



Universidade do Estado do Rio de Janeiro
Centro Biomédico
Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes

Caroline Pires Carvalho

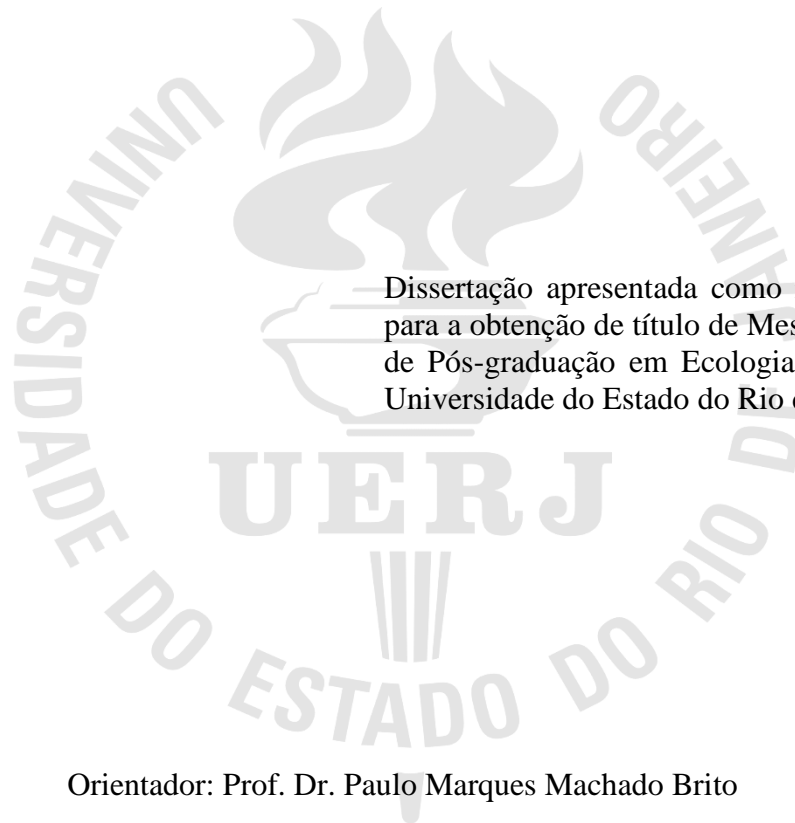
**Revisão das raias viola (Chondrichthyes: Rhinopristiformes) do
Atlântico sul ocidental**

Rio de Janeiro

2022

Caroline Pires Carvalho

Revisão das raias viola (Chondrichthyes: Rhinoprístiformes) do Atlântico sul ocidental



—Dissertação apresentada como requisito parcial para a obtenção de título de Mestre ao Programa de Pós-graduação em Ecologia e Evolução, da Universidade do Estado do Rio de Janeiro.

Orientador: Prof. Dr. Paulo Marques Machado Brito

Rio de Janeiro

2022

CATALOGAÇÃO NA FONTE
UERJ / REDE SIRIUS / BIBLIOTECA CTC-A

C331 Carvalho, Caroline Pires.
Revisão das raias viola (Chondrichthyes: Rhinoprístiformes) do Atlântico sul ocidental / Caroline Pires Carvalho – 2022.
175 f. ; il.
Orientador: Paulo Marques Machado Brito.
Dissertação (Mestrado em Ecologia e Evolução) - Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes.
1. Peixes - Teses. 2. Raia(Peixe) - Teses. 3. Ontogenia - Teses I. Brito, Paulo Marques Machado. II. Universidade do Estado do Rio de Janeiro. Instituto de Biologia Roberto Alcantra Gomes. III. Título.
CDU 597.35

Márcia França Ribeiro - CRB7/3669 - Bibliotecária responsável pela elaboração da ficha catalográfica

Autorizo, apenas para fins acadêmicos e científicos, a reprodução total ou parcial desta dissertação desde que citada a fonte.

Assinatura

Data

Caroline Pires Carvalho

Revisão das raias viola (Chondrichthyes: Rhinopristiformes) do Atlântico sul ocidental

Dissertação apresentada como requisito parcial para a obtenção de título de Mestre ao Programa de Pós-graduação em Ecologia e Evolução, da Universidade do Estado do Rio de Janeiro.

Aprovada em 11 de maio de 2022.

Orientador:

Prof. Dr. Paulo Marques Machado Brito
Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes - UERJ

Banca Examinadora:

Prof. Dr. Paulo Marques Machado Brito (Orientador)
Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes - UERJ

Prof.^a Dra. Camila David Cupelo – examinadora interna
Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes - UERJ

Prof. Dr. Kleyton Magno Cantalice Severiano
Universidad Nacional Autonoma de Mexico

Rio de Janeiro

2022

DEDICATÓRIA

A mim mesma, por ter conquistado e chegar aonde cheguei; à minha família e aos meus amigos, por sempre me apoiarem em tudo o que eu faço; aos professores que passaram por minha vida; e ao meio ambiente, pois é quem mais precisa de conhecimento e dedicação.

AGRADECIMENTOS

Agradeço com as mais sinceras intenções às pessoas que, de alguma forma, contribuíram para a obtenção de meu grau em mestre:

À minha família, especialmente aos meus pais Cláudia e Marcelo, por sempre me apoiarem em toda a minha carreira acadêmica e por formarem a pessoa que eu sou hoje;

Ao meu orientador Paulo Marques Machado Brito, por ter aceitado me orientar e me acompanhar em mais uma jornada, sempre me ensinando e me enriquecendo com sabedoria e muito carinho, além de me formar uma profissional com um senso de ética incrível (e, infelizmente, muito escasso);

Aos amigos que passaram pela minha vida e me proporcionaram experiências incríveis e memórias que ficarão guardadas para a eternidade;

À toda equipe do Laboratório de Ictiologia, Tempo e Espaço e a todos que já passaram por lá, por me acolherem, ajudarem, ensinarem muito e proporcionarem também amizades incríveis que vão além do ambiente acadêmico e de laboratório;

Ao Professor Marcelo Britto, por ter me permitido consultar a coleção de raias viola do Museu Nacional do Rio de Janeiro, o que foi de ajuda crucial na minha dissertação;

À agência de fomento Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoa de Nível Superior (CAPES), pela bolsa de mestrado e financiamento dos estudos.

Agora, mais do que nunca, as ilusões da segregação ameaçam nossa existência. Todos nós sabemos a verdade. Mais coisas nos conectam do que nos separam. Mas em tempos de crise, os sábios constroem pontes, enquanto os tolos constroem barreiras.

T'Challa
(Pantera Negra, 2018)

RESUMO

CARVALHO, Caroline Pires. **Revisão das raias viola (Chondrichthyes: Rhinoprístiformes) do Atlântico sul ocidental.** 2022. 175 f. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Evolução) - Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2022.

As raias viola do Atlântico sul ocidental compreendem três espécies: *Pseudobatos horkelii*, *Pseudobatos percellens* e *Zapteryx brevirostris*. Elas sofreram recentes mudanças taxonômicas: a ordem mudou de Rhinobatiformes para Rhinoprístiformes; *P.horkelii* e *P. percellens* eram do gênero *Rhinobatos*; e *Zapteryx* agora está inserida na família Trygonorrhinidae. Algumas características marcantes deste grupo são: região caudal robusta, cartilagem rostral bem desenvolvida e forma alongada do corpo. Essas mudanças taxonômicas foram propostas por recentes estudos filogenéticos e moleculares, especialmente baseados na morfologia oronasal. Esta morfologia é conservada dentro dos gêneros mas diverge em toda ordem; portanto, problemas taxonômicos não-resolvidos ainda existem dentro do grupo. Além disso, a morfologia de *P. horkelii* e *P. percellens* é extremamente similar, alguns considerando inclusive serem apenas uma espécie, e para estudos e trabalhos de preservação e conservação, a correta identificação das espécies é crucial, especialmente no caso de *P. horkelii*, a qual está criticamente ameaçada segundo os critérios da IUCN. O presente estudo teve como objetivos: I) apresentar uma redescrição anatômica das três espécies nominais de raias viola encontradas na costa brasileira; II) testar a validade das espécies de *Pseudobatos* brasileiras, através de técnicas morfológicas; e III) propor uma diagnose para os taxa do Brasil baseada em dados morfológicos. O material utilizado foi advindo da parceria com os pescadores das praias de Itaipu e Copacabana (pelas doações das pescas dos mesmos), que passou pela preparação por coleópteros dermestídeos, de espécimes anteriormente diafanizados e depositados nas coleções da UERJ e da consulta à coleção de *Pseudobatos* spp. do Museu Nacional da UFRJ. Para a diferenciação da morfologia externa entre *P. horkelii* e *P. percellens*, apenas um carácter (anteriormente descrito na literatura) foi considerado válido: a mancha escura oval na superfície ventral da porção do rosto. Entretanto, foi observado um novo carácter para a diferenciação de ambas as espécies na morfologia interna: a inserção de dois raios da nadadeira peitoral diretamente na cintura peitoral em *P. percellens* e a inserção de apenas um raio em *P. horkelii*. Não foi observado dimorfismo sexual em *P. horkelii* e em *P. percellens*, ao contrário de *Z. brevirostris*, na qual o dimorfismo sexual começou na fase juvenil. Na análise ontogenética houve uma mudança na forma geral do corpo, originadas principalmente do alongamento do rosto, migração das órbitas para a superfície dorsal e do prolongamento do propterígio e metapterígio peitorais. Foi visto também que *P. percellens* adquire calcificação previamente a *P. horkelii*. *Z. brevirostris* apresentou mais variação intraespecífica do que *Pseudobatos* spp., principalmente nas nadadeiras peitorais e pélvicas. A descrição do complexo anatômico-esquelético para as três espécies pode ser considerada bem-sucedida, logo, as três tiveram suas validades confirmadas; entretanto, para melhor conhecimento da biologia delas ainda são necessários muitos estudos. Como as três espécies estão ameaçadas de extinção, estudos mais detalhados da sistemática, anatomia e biologia são importantes para ajudar na conservação e preservação das mesmas.

Palavras-chave: *Zapteryx*. *Pseudobatos*. Rhinoprístiformes. Complexo anatômico. Ontogenia.

ABSTRACT

CARVALHO, Caroline Pires. **Review of the guitarfish (Chondrichthyes: Rhinopristiformes) from the south western Atlantic.** 2022. 175 f. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Evolução) - Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2022.

The guitarfish from south-western Atlantic embrace three species: *Pseudobatos horkelii*, *Pseudobatos percellens* e *Zapteryx brevirostris*. They have undergone through recent taxonomic changes: the order has changed from Rhinobatiformes to Rhinopristiformes; both of *Pseudobatos* were *Rhinobatos*; and now *Zapteryx* is arranged inside of the family Trygonorrhinidae. Some evident characteristics of this group are: robust caudal region, well-developed rostral cartilage and elongated body shape. Those taxonomic changes have been proposed by recent phylogenetic and molecular studies, especially based on the oronasal morphology. This morphology is conserved among the genus but differs in the whole order; therefore, there are still unsolved taxonomic problems inside the group. Furthermore, the morphology of *P. horkelii* and *P. percellens* is extremely similar, some scientists even considering to be only one species, and for studies and works of preservation and conservation, the accurate identification of species is crucial, especially in the case of *P. horkelii*, which is critically endangered according to the IUCN criteria. The following study had as aims: I) to present an anatomical redescription of the three nominal species of guitarfish found in the Brazilian coast; II) to test the validity of Brazilian *Pseudobatos* species, through morphological techniques; and III) to propose a diagnosis for the Brazilian *taxa* based in morphological data. The used material was accrued from the association of the fishermen of Itaipu and Copacabana beaches (by donation of their fishery), which has undergone through preparation by dermestidae coleoptera, from previously diaphanised and laid up in UERJ collection specimen and from the lookup at the *Pseudobatos spp.* collection from the National Museum of UFRJ. For the differentiation of the external morphology between *P. horkelii* and *P. percellens*, just one character (previously described in literature) was considered valid: the oval dark blot on the ventral surface of the rostrum portion. However, it was found a new character for the differentiation of both species in inner morphology: the insertion of two rays of the pectoral fin directly in the pectoral girdle in *P. percellens* and the insertion of only one ray in *P. horkelii*. It was not found sexual dimorphism between *Pseudobatos spp.*, unlike *Z. brevirostris*, and the it was seen starting in juvenile stage. In the ontogenetic analysis there was a change in the whole body shape, originated mainly from the rostrum elongating, migration of the eye sockets to the dorsal surface and extension of the pectoral propterygium and metapterygium. It was also seen that *P. percellens* acquires calcification prior to *P. horkelii*. *Z. brevirostris* has shown more intraspecific variation than *Pseudobatos spp.*, mainly in pectoral and pelvic fins. The description of the skeletal-anatomical complex for the three species can be considered successful, thus, the three species have had their validity confirmed; however, for better knowledge of their biology there are still needed plenty of studies. As the three species are endangered, more detailed studies of the systematic, anatomy and biology are important to help in their conservation and preservation.

Keywords: *Zapteryx*. *Pseudobatos*. Rhinopristiformes. Anatomical complex. Ontogeny.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 -	Forma geral de um tubarão (Elasmobranchii), com destaque para os três elementos basais de sustentação da nadadeira peitoral.....	20
Figura 2 -	Algumas formas de raias. A e B – formas bentônicas, C e D – formas pelágicas.....	22
Figura 3 -	Interrelações dos principais grupos de raias.....	24
Figura 4 -	Região oronasal de <i>Pseudobatos percellens</i> , (A) vista dorsal e (B) ventral, espécime 547.....	25
Figura 5 -	Plano corporal geral de um Rhinoprístiforme. (A) vista dorsal e (B) vista ventral do holótipo macho de <i>Rhinobatos borneensis</i>	26
Figura 6 -	Mapa de distribuição de <i>P. horkelii</i>	29
Figura 7 -	Mapa de distribuição de <i>P. percellens</i>	29
Figura 8 -	Mapa de distribuição de <i>Zapteryx brevirostris</i>	30
Figura 9 -	Grupo de juvenis de <i>P. horkelii</i> na REBIO Arvoredo.....	32
Figura 10 -	Desembarques anuais de <i>P. horkelii</i> pelas pescas artesanal e industrial no porto de Rio Grande, demonstrando sua notável decadência de abundância.....	32
Figura 11 -	Desenho das medidas da morfologia vista dorsal de <i>Z. brevirostris</i> (espécime 571).....	37
Figura 12 -	Desenho das medidas da morfologia vista ventral de <i>Z. brevirostris</i> (espécime 571).....	38
Figura 13 -	Desenho das medidas da morfologia vista dorsal de <i>P. horkelii</i> (espécime 548).....	39
Figura 14 -	Desenho das medidas da morfologia vista ventral de <i>P. horkelii</i> (espécime 548).....	40
Figura 15 -	Desenho das medidas da morfologia vista dorsal de <i>P. percellens</i> (espécime 547).....	41
Figura 16 -	Desenho das medidas da morfologia vista ventral de <i>P. percellens</i> (espécime 547).....	42
Figura 17 -	Espécime 546 de <i>P. percellens</i> preparado para o dermestário vista dorsal.....	43

Figura 18 -	Espécime 546 de <i>P. percellens</i> preparado para o dermestário vista ventral.....	43
Figura 19 -	Espécimes de <i>Z. brevisrostris</i> vista dorsal (A - 571 e B - 1234) e vista ventral (C - 571 e D - 1234) antes e depois da preparação no dermestário.....	45
Figura 20 -	Espécime 548 de <i>P. horkelii</i> vista dorsal (A e B) e vista ventral (C e D) antes e depois da preparação no dermestário.....	46
Figura 21 -	Espécime 548 fêmea de <i>P. horkelii</i> , vista dorsal.....	51
Figura 22 -	Espécime 548 fêmea de <i>P. horkelii</i> , vista ventral.....	52
Figura 23 -	Foto (A) e desenho (B) da superfície dorsal do crânio do espécime 548.....	55
Figura 24 -	Foto (A) e desenho (B) da superfície ventral do crânio do espécime 548.....	56
Figura 25 -	Foto (A) e desenho (B) da superfície ventral do arco mandibular do espécime 548.....	57
Figura 26 -	Foto (A) e desenho (B) da superfície ventral dos arcos hioide e branquial do espécime 548.....	59
Figura 27 -	Foto (A) e desenho (B) da vista lateral da cintura peitoral do espécime 548.....	61
Figura 28 -	Foto (A) e desenho (B) da superfície dorsal da cintura e nadadeiras peitorais do espécime 548.....	63
Figura 29 -	Foto (A) e desenho (B) da superfície ventral da cintura e nadadeiras peitorais do espécime 548.....	64
Figura 30 -	Espécime 548 - Foto (A) e desenho (B) da superfície dorsal da cintura e nadadeiras pélvicas.....	66
Figura 31 -	Espécime 548 - Foto (A) e desenho (B) da superfície ventral da cintura e nadadeiras pélvicas.....	67
Figura 32 -	Foto (A) e desenho (B) da superfície dorsal da sinarcual do espécime 548.....	69
Figura 33 -	Espécime macho 546 de <i>P. percellens</i> , vista dorsal.....	70
Figura 34 -	Espécime macho 546 de <i>P. percellens</i> , vista ventral.....	72
Figura 35 -	Foto da superfície dorsal do crânio (A) do espécime 547 e desenho do crânio superfície dorsal (B) do espécime 546.....	75

Figura 36 -	Foto da superfície ventral do crânio (A) do espécime 547 e desenho do crânio superfície ventral (B) do espécime 546.....	76
Figura 37 -	Foto (A) e desenho (B) da superfície ventral dos arcos mandibular e hiomandibular do espécime 547.....	77
Figura 38 -	Foto (A) e desenho (B) da superfície ventral dos arcos hioide e branquial superfície ventral do espécime 547.....	79
Figura 39 -	Foto (A) e desenho (B) da vista lateral da cintura peitoral do espécime 546.....	81
Figura 40 -	Foto (A) e desenho (B) da superfície dorsal da cintura e nadadeiras peitorais do espécime 547.....	83
Figura 41 -	Foto (A) e desenho (B) da superfície ventral da cintura e nadadeiras peitorais do espécime 547.....	84
Figura 42 -	Foto (A) e desenho (B) da superfície dorsal da cintura, nadadeiras pélvicas e <i>clasper</i> do espécime 546.....	87
Figura 43 -	Foto (A) e desenho (B) da superfície ventral da cintura, nadadeiras pélvicas e <i>clasper</i> do espécime 546.....	88
Figura 44 -	Foto (A) e desenho (B) da superfície dorsal da sinarcual do espécime 547.....	90
Figura 45 -	Foto (A) e desenho (B) da superfície ventral da sinarcual do espécime 546.....	91
Figura 46 -	Espécimes macho 571 (A) e fêmea 566 (B) de <i>Z. brevirostris</i> , vista dorsal.....	92
Figura 47 -	Formato do disco nos espécimes macho 571 (A) e fêmea 566 (B) de <i>Z. brevirostris</i> , vista dorsal.....	94
Figura 48 -	Espécimes macho 571 (A) e fêmea 566 (B) de <i>Z. brevirostris</i> , vista ventral.....	95
Figura 49 -	Foto e desenho da superfície dorsal do crânio do espécime 1234 (A) e do espécime 1235 (B).....	99
Figura 50 -	Foto (A) e desenho (B) da superfície ventral do crânio do espécime 558.	100
Figura 51 -	Foto (A) e desenho (B) na superfície ventral dos arcos mandibular e hiomandibular do espécime 549.....	102
Figura 52 -	Foto (A) e desenho (B) na superfície ventral dos arcos hioide e branquial do espécime 558.....	104

Figura 53 -	Fotos dos espécimes 1235 (A) e 558 (B) e desenho do espécime 558 (C) da vista lateral da cintura peitoral.....	106
Figura 54 -	Foto (A) e desenho (B) da superfície dorsal da cintura e nadadeiras peitorais do espécime 1234.....	108
Figura 55 -	Foto (A) e desenho (B) da superfície ventral da cintura e nadadeiras peitorais do espécime 558.....	109
Figura 56 -	Foto (A) e desenho (B) da superfície dorsal da nadadeira peitoral do espécime 1240.....	110
Figura 57 -	Foto (A) e desenho (B) da superfície ventral da nadadeira peitoral do espécime 1240.....	111
Figura 58 -	Espécime 1240 - Foto (A) e desenho (B) da superfície dorsal da cintura, nadadeiras pélvicas e <i>clasper</i>	114
Figura 59 -	Espécime 1234 - Foto (A) e desenho (B) da superfície ventral da cintura, nadadeiras pélvicas e <i>clasper</i>	116
Figura 60 -	Foto (A) e desenho (B) da superfície dorsal da sinarcual do espécime 1240.....	118
Figura 61 -	Espécime 1240 - Foto (A) e desenho (B) da superfície ventral da sinarcual.....	119
Figura 62 -	Foto vista dorsal (A) e vista ventral (B) do embrião 565 de <i>P. horkelii</i>	122
Figura 63 -	Foto vista dorsal (A) e vista ventral (B) do embrião 564 de <i>P. horkelii</i>	125
Figura 64 -	Foto com vista dorsal (A) e ventral (B) do embrião 563 de <i>P. percellens</i>	128
Figura 65 -	Embrião de <i>Z. brevirostris</i> 570.....	130
Figura 66 -	Embrião de <i>Z. brevirostris</i> 571.....	131
Figura 67 -	Embrião de <i>Z. brevirostris</i> 572.....	132
Figura 68 -	Embrião de <i>Z. brevirostris</i> 573.....	133
Figura 69 -	Embrião de <i>Z. brevirostris</i> 574.....	134
Figura 70 -	Embrião 562 de <i>Z. brevirostris</i> vistas dorsal (A) e ventral (B).....	135
Figura 71 -	Embrião 561 de <i>Z. brevirostris</i> vistas dorsal (A) e ventral (B).....	137
Figura 72 -	Embrião 559 de <i>Z. brevirostris</i> vistas dorsal (A) e ventral (B).....	139

Figura 73 -	Embrião 793 de <i>Z. brevirostris</i> vistas dorsal (A) e ventral (B).....	141
Figura 74 -	Neonato 567 de <i>Z. brevirostris</i> vistas dorsal (A) e ventral (B).....	143
Figura 75 -	Neonato 560 de <i>Z. brevirostris</i> vistas dorsal (A) e ventral (B).....	145
Figura 76 -	Juvenil 568 de <i>Z. brevirostris</i> vistas dorsal (A) e ventral (B).....	147
Figura 77 -	Juvenil 569 de <i>Z. brevirostris</i> vistas dorsal (A) e ventral (B).....	149
Figura 78 -	Dimorfismo sexual em <i>Z. brevirostris</i> (A – espécime macho 571 e B – espécime fêmea) e a ausência de dimorfismo sexual em <i>Pseudobatos spp.</i> (C – espécime macho 546 de <i>P. percellens</i> e D – espécime fêmea 548 de <i>P. horkelii</i>).....	151
Figura 79 -	Mancha oval escura na ponta do rostró que diferencia <i>P. horkelii</i> (A – espécime 548) de <i>P. percellens</i> (B – espécime 546).....	153
Figura 80 -	<i>Claspers</i> em <i>Z. brevirostris</i> (A – espécime 571) e em <i>P. percellens</i> (B – espécime 547).....	154
Figura 81 -	Desenhos dos crânios vistas dorsal (A – <i>Z. brevirostris</i> espécime 1235 e B – <i>P. percellens</i> espécime 546) e ventral (C – <i>Z. brevirostris</i> e D – <i>P. percellens</i> espécime 546).....	156
Figura 82 -	Desenhos dos arcos mandibulares de <i>Z. brevirostris</i> (A) e <i>P. percellens</i> (B – espécime 547).....	158
Figura 83 -	Desenhos dos arcos hioides e branquiais de <i>Z. brevirostris</i> (A) e <i>P. percellens</i> (B – espécime 547).....	159
Figura 84 -	Desenhos das laterais das cinturas peitorais de <i>Z. brevirostris</i> (A – espécime 1235) e <i>P. percellens</i> (B – espécime 547).....	161
Figura 85 -	Desenho da vista dorsal da nadadeira peitoral de <i>Z. brevirostris</i> (A – espécime 1240; escala 3 cm) e foto do embrião diafanizado 573 de <i>Z. brevirostris</i> (B).....	163
Figura 86 -	Desenhos da vista dorsal das cinturas e nadadeiras peitorais de <i>P. horkelii</i> (A – espécime 548) e de <i>P. percellens</i> (B – espécime 546).....	164
Figura 87 -	Desenhos das cinturas e nadadeiras pélvicas de <i>Z. brevirostris</i> (A – espécime 1235) e <i>P. horkelii</i> (B – espécime 548).....	165
Figura 88 -	Desenhos das superfícies dorsais dos <i>claspers</i> de <i>Z. brevirostris</i> (A – espécime 1234) e <i>P. percellens</i> (B – espécime 546).....	167
Figura 89 -	Desenhos das vistas dorsais das sinarcuais de <i>Z. brevirostris</i> (A – espécime 1240) e de <i>P. horkelii</i> (B – espécime 548).....	168

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

APND	Altura da primeira nadadeira dorsal
ASND	Altura da segunda nadadeira dorsal
BPD	Barra pseudohioide dorsal
BPI	Barra puboisquiática
BPV	Barra pseudohioide ventral
CAN	Cartilagem anterorbital
CB	Cartilagem basibranquial
CC	Cartilagem ceratobranquial
CCB	Comprimento da cesta branquial
CCR	Cartilagem coracoidea
CCU	Comprimento caudal
CD	Comprimento do disco
CE	Cartilagem epibranquial
CEP	Comprimento do espiráculo
CH	Cartilagem hiomandibular
CL	Crista lateral
CLA	<i>Clasper</i>
CM	Cartilagem de Meckel
CMEC	Comprimento da margem externa do <i>clasper</i>
CMIC	Comprimento da margem interna do <i>clasper</i>
CMO	Comprimento do olho
CMP	Crista mesopterigiana
CN	Cápsula nasal
CNE	Cartilagem nasal externa
CNI	Cartilagem nasal interna
CNU	Cartilagem nucal
CO	Côndilos occipitais
COC	Colar occipital
CPND	Comprimento da primeira nadadeira dorsal
CRI	Crista

CS	Crista supraorbital
CSND	Comprimento da segunda nadadeira dorsal
CT	Comprimento total
DBPAB	Distância da boca até a primeira abertura branquial
DE	Depressão escapular
DIO	Distância interorbital
DPN	Distância pré-nasal
DPO	Distância pré-oral
DPPFB	Distância entre o primeiro par de fendas branquiais
DQPFB	Distância entre o quinto par de fendas branquiais
DRMAC	Distância entre o rostro e a margem anterior da cloaca
FACI	Forame da artéria carótida interna
FAD	Fenestra antero-dorsal
FAV	Fenestra antero-ventral
FAT	Faceta articular para o metapterígio pélvico
FC	Fontanela craniana
FE	Forame endolinfático
FM	Forame magno
FO	Fissura orbital
FP	Forame perilinfático
FPA	Fossa parietal
FPD	Fenestra postero-dorsal
FPV	Fenestra postero-ventral
FRD	Forame da raiz dorsal
FRV	Forame da raiz ventral
IUCN	União Mundial para a Natureza
LB	Largura da boca
LD	Largura do disco
LE	Lâmina escapular
MNKB	<i>Museum für Naturkunde</i> , Berlim
MNRJ	Museu Nacional da UFRJ, Rio de Janeiro
MPL	Metapterígio pélvico
MPT	Metapterígio peitoral

MSC	Mesocôndilo
MST	Mesopterígio peitoral
MTC	Metacôndilo
NHM	<i>Natural History Museum</i>
<i>P.</i>	<i>Pseudobatos</i>
PA	Ponte anterior
PC	Procôndilo
PE	Processo escapular
PEL	Par de extensões laterais
PIL	Processo ilíaco
PIS	Processo isquial
PNE	Ponte escapular
POD	Processo odontoide
PPL	Propterígio pélvico
PPO	Processo pós-orbital
PPR	Processo pré-orbital
PPT	Propterígio peitoral
PQ	Palato quadrado
PRL	Processo pré-pélvico lateral
PTP	Processo triangular posterior
PVL	Processo ventro-lateral
SA	Superfície articular
SE	Supraescapular
SIA	Septo intermuscular anterior
<i>sp.</i>	Espécie
<i>spp.</i>	Espécies
UERJ	Universidade do Estado do Rio de Janeiro
<i>Z.</i>	<i>Zapteryx</i>

LISTA DE SÍMBOLOS

=	Igual
°	Graus
%	Porcentagem
°C	Graus Celsius
†	Táxon extinto
cm	Centímetro
h	Horas
m	Metros
mm	Milímetro
x	Vezes

SUMÁRIO

	INTRODUÇÃO	20
1	OBJETIVOS	34
2	MATERIAL E MÉTODOS	35
2.1	Espécimes utilizados	35
2.2	Aquisição do material, morfometria e dissecação manual	35
2.3	Preparação por coleópteros dermestídeos	43
2.4	Diafanização	46
2.4.1	<u>Preparação para coloração</u>	47
2.4.2	<u>Coloração com alcian blue</u>	47
2.4.3	<u>Neutralização</u>	47
2.4.4	<u>Branqueamento</u>	48
2.4.5	<u>Clareamento</u>	48
2.4.6	<u>Limpeza</u>	48
2.4.7	<u>Armazenamento em glicerina</u>	48
3	RESULTADOS E DISCUSSÃO	50
3.1	Descrições morfológicas	50
3.1.1	<i>Pseudobatos horkelii</i>	50
3.1.1.1	Descrição da morfologia externa do espécime adulto 548 – vista dorsal.....	50
3.1.1.2	Descrição da morfologia externa do espécime adulto 548 – vista ventral.....	52
3.1.1.3	Descrição da morfologia interna dos espécime adulto 548.....	53
3.1.1.3.1	Crânio.....	53
3.1.1.3.2	Arcos mandibular e hiomandibular.....	56
3.1.1.3.3	Arco hioide.....	58
3.1.1.3.4	Arco branquial.....	58
3.1.1.3.5	Cintura peitoral.....	59
3.1.1.3.6	Nadadeira peitoral.....	62
3.1.1.3.7	Cintura pélvica.....	65
3.1.1.3.8	Nadadeira pélvica.....	65
3.1.1.3.9	Coluna vertebral.....	67
3.1.2	<i>Pseudobatos percellens</i>	69

3.1.2.1	Descrição da morfologia externa dos espécimes adultos 546 e 547 – vista dorsal.....	70
3.1.2.1.1	Variações intraespecíficas.....	71
3.1.2.2	Descrição da morfologia externa dos espécimes adultos 546 e 547 – vista ventral.....	71
3.1.2.3	Descrição da morfologia interna dos espécimes adultos 546 e 547.....	73
3.1.2.3.1	Crânio.....	73
3.1.2.3.2	Arcos mandibular e hiomandibular.....	76
3.1.2.3.3	Arco hioide.....	78
3.1.2.3.4	Arco branquial.....	78
3.1.2.3.5	Cintura peitoral.....	79
3.1.2.3.6	Nadadeira peitoral.....	82
3.1.2.3.7	Cintura pélvica.....	85
3.1.2.3.8	Nadadeira pélvica.....	85
3.1.2.3.9	<i>Clasper</i>	85
3.1.2.3.10	Coluna vertebral.....	89
3.1.3	<i>Zapteryx brevirostris</i>	91
3.1.3.1	Descrição da morfologia externa dos espécimes adultos 571 e 566 – vista dorsal.....	92
3.1.3.2	Descrição da morfologia externa dos espécimes adultos 571 e 566 – vista ventral.....	95
3.1.3.3	Descrição da morfologia interna dos espécimes adultos 549, 1234, 1240, 558 e 1235.....	96
3.1.3.3.1	Crânio.....	96
3.1.3.3.2	Arcos mandibular e hiomandibular.....	101
3.1.3.3.3	Arco hioide.....	104
3.1.3.3.4	Arco branquial.....	103
3.1.3.3.5	Cintura peitoral.....	104
3.1.3.3.5.1	Variações intraespecíficas.....	105
3.1.3.3.6	Nadadeira peitoral.....	106
3.1.3.3.6.1	Variações intraespecíficas.....	107
3.1.3.3.7	Cintura pélvica.....	111
3.1.3.3.8	Nadadeira pélvica.....	112

3.1.3.3.9	<i>Clasper</i>	113
3.1.3.3.9.1	Variações intraespecíficas.....	115
3.1.3.3.10	Coluna vertebral.....	117
3.2	Séries ontogenéticas	119
3.2.1	<u><i>Pseudobatos horkelii</i></u>	119
3.2.1.1	Embrião 565.....	119
3.2.1.1.1	Morfologia externa.....	119
3.2.1.1.2	Morfologia interna.....	120
3.2.1.2	Embrião de 564.....	122
3.2.1.2.1	Morfologia externa.....	122
3.2.1.2.2	Morfologia interna.....	123
3.2.2	<u><i>Pseudobatos percellens</i></u>	125
3.2.2.1	Embrião 563.....	125
3.2.2.1.1	Morfologia externa.....	125
3.2.2.1.2	Morfologia interna.....	126
3.2.3	<u><i>Zapteryx brevirostris</i></u>	128
3.2.3.1	Embrião 570.....	129
3.2.3.2	Embrião 571.....	130
3.2.3.3	Embrião 572.....	131
3.2.3.4	Embrião 573.....	132
3.2.3.5	Embrião 574.....	133
3.2.3.6	Embrião 562 - CT 75 mm.....	134
3.2.3.7	Embrião 561 - CT 82 mm.....	136
3.2.3.8	Embrião 559 - CT 105 mm.....	137
3.2.3.9	Embrião 793 - CT 115 mm.....	139
3.2.3.10	Neonato 567 - CT 139 mm.....	141
3.2.3.11	Neonato 560 - CT 144 mm.....	143
3.2.3.12	Juvenil 568 - CT 280 mm.....	145
3.2.3.13	Juvenil 569 - CT 290 mm.....	148
3.3	Comparações interespecíficas ao longo da ontogenia	150
3.3.1	<u>Morfologia externa – vista dorsal</u>	150
3.3.2	<u>Morfologia externa – vista ventral</u>	152
3.3.3	<u>Morfologia interna</u>	155

3.3.3.1	Crânio.....	155
3.3.3.2	Arcos mandibular e hiomandibular.....	157
3.3.3.3	Arco hioide.....	159
3.3.3.4	Arco branquial.....	159
3.3.3.5	Cintura peitoral.....	160
3.3.3.6	Nadadeira peitoral.....	162
3.3.3.7	Cintura pélvica.....	164
3.3.3.8	Nadadeira pélvica.....	166
3.3.3.9	<i>Clasper</i>	166
3.3.3.10	Coluna vertebral.....	167
	CONCLUSÃO	170
	REFERÊNCIAS	171

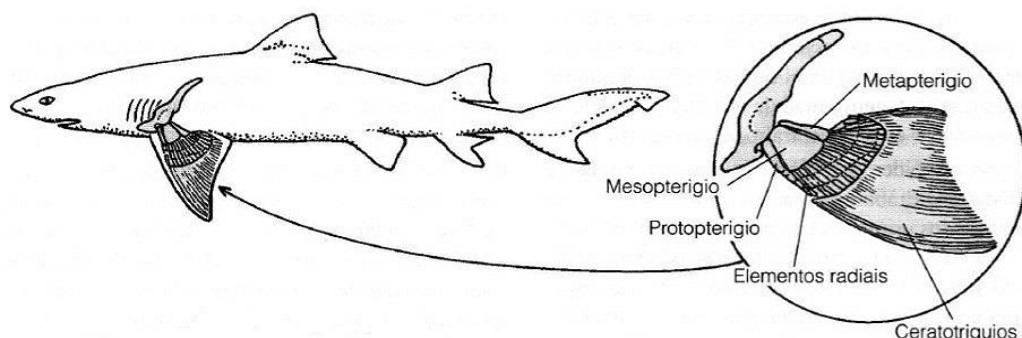
INTRODUÇÃO

Chondrichthyes, Elasmobrânquios e Batomorphi

Os Chondrichthyes, chamados de “peixes cartilagosos”, são o grupo formado pelos tubarões, raias e quimeras, e possuem o esqueleto cartilaginoso, com deposição de cálcio (AMORIM *et al.*, 2019). A perda do osso diminuiu o peso corporal, tornando o corpo mais manobrável (POUGH *et al.*, 2008). Eles são caracterizados por: terem condrocânio fundido em peça única, dando suporte ao encéfalo; nadadeiras peitorais e pélvicas pares, com as cinturas esqueléticas correspondentes; nadadeiras sustentadas por ceratotríquias (raios conectivos elásticos); serem desprovidos de pulmões e bexiga natatória; órgãos copuladores externos, localizados na margem interna das nadadeiras pélvicas dos machos; e cauda sustentada pela coluna ao longo de seu eixo longitudinal, com vértebras apresentando os arcos hemais e neurais como auxiliares nessa sustentação (AMORIM *et al.*, 2019).

Dentro dessa classe, há a subclasse Elasmobranchii, formada pelos tubarões e raias, que diferem na forma corporal e nos hábitos. Eles tem múltiplas aberturas branquiais em cada lado da cabeça, articulação escapular estreita, três elementos basais para sustentação da nadadeira peitoral e o basibrânquial separado do basiâncial por uma fenda (figura 1). Além disso, possuem as ampolas de Lorenzini, as quais são capazes de detectar campos elétricos gerados por outros organismos (POUGH *et al.*, 2008). A maioria dos elasmobrânquios tem uma lenta taxa de crescimento, maturidade tardia e baixa fecundidade quando comparados com os “peixes ósseos”. Esses atributos resultam em taxas de crescimento e resiliência à mortalidade muito baixas (MARIGUELA *et al.*, 2009).

Figura 1: Forma geral de um tubarão (Elasmobranchii), com destaque para os três elementos basais de sustentação da nadadeira peitoral.

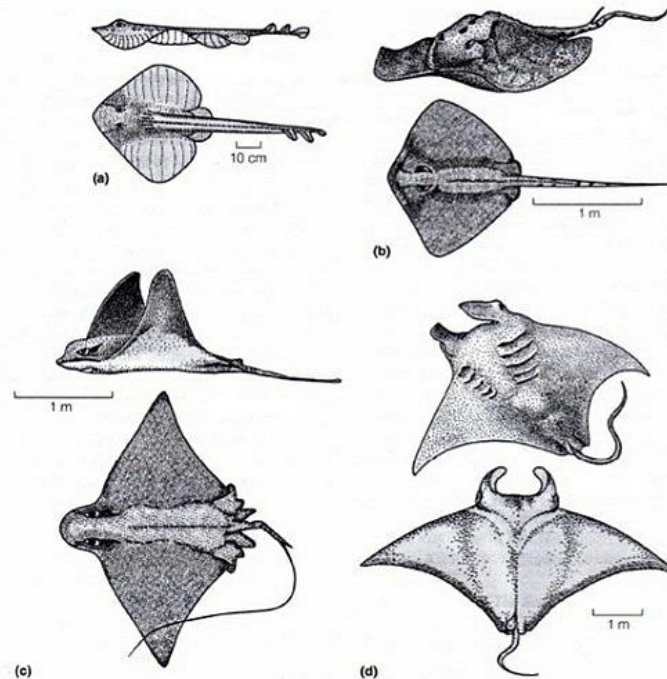


Fonte: Adaptado de Pough *et al.*, 2008.

Os Batomorphi, conhecidos como as “raias”, são caracterizados por: corpo geralmente muito achatado dorso-ventralmente (NELSON *et al.*, 2016); superfície externa do corpo coberta por escamas placoides, semelhantes a dentes, com coroa esmaltada e dentina; normalmente apresentam um rostro, com fendas nasais situadas na superfície ventral do corpo; um par de narinas na porção ventral do rostro, com abertura simples divididas por lobos nasais (AMORIM *et al.*, 2019); limite anterior da nadadeira peitoral, consideravelmente desenvolvida, anexado ao lado da cabeça via cartilagem antorbital, anteriormente às aberturas branquiais; olhos e espiráculos, os quais são resquícios de fendas branquiais (POUGH *et al.*, 2008), na superfície dorsal do corpo; membrana nictitante ausente, uma vez que a córnea é anexada diretamente à pele ao redor dos olhos; mandíbulas na maioria do grupo, pois o palato quadrado não articula com o neurocrânio diretamente (NELSON *et al.*, 2016); dentes maxilares e mandibulares em séries que podem ser substituídas ao longo da vida (AMORIM *et al.*, 2019); pelas brânquias com abertura ventral; supraescápula da cintura peitoral unida dorsalmente com a coluna vertebral e se articulando com a mesma ou a sinarcual ou fusionada com a sinarcual; ausência de nadadeira anal (NELSON *et al.*, 2016); e nadadeiras dorsais e caudal reduzidas ou ausentes (AMORIM *et al.*, 2019). Alguns grupos (como o do presente estudo) possuem a cauda robusta e sem o espinho, estando presentes as nadadeiras dorsais e caudal, e em outros a cauda é extremamente fina, do famoso tipo “chicote”, com a presença do espinho dorsal, serrilhado e venenoso; esse espinho substituiu as nadadeiras presentes na cauda. Alguns grupos de raias possuem tecidos especializados capazes de emitir cargas elétricas, utilizadas na captura de presas (POUGH *et al.*, 2008).

As raias com as nadadeiras peitorais mais largas são formas pelágicas (natação em mar aberto) e com nadadeiras mais estreitas são formas bentônicas (substrato) (figura 2); as formas pelágicas utilizam o batimento das nadadeiras no sentido cima-baixo para se movimentar, e muitas formas bentônicas repousam sobre o substrato, cobrindo-se até de uma camada fina de areia, com apenas os olhos proeminentes para fora. Fundamentalmente, as raias se alimentam de invertebrados bentônicos, podendo ser também de pequenos peixes; já as grandes raias, como a manta, alimentam-se de plâncton, utilizando a filtração (POUGH *et al.*, 2008). A maioria das raias dá a luz indivíduos jovens (NELSON *et al.*, 2016) mas algumas são ovíparas, colocando ovos encapsulados em invólucros espinhosos (conhecidos popularmente como “bolsas de sereia”) (POUGH *et al.*, 2008).

Figura 2: Algumas formas de raias. A e B – formas bentônicas, C e D – formas pelágicas.



Fonte: Adaptado de Pough *et al.*, 2008.

Apesar da maioria dos Batomorphi ter um corpo fortemente achatado, alguns possuem formas relativamente semelhantes a tubarões. McEachran e Aschliman (2004) demonstraram que o corpo achatado e em forma de disco característico da maioria das raias mais derivadas provavelmente foi adquirido independentemente em duas linhagens (Rajídeos e Myliobatiformes), através da separação de *taxa* ancestrais (Rhinobatídeos e Platyrhinídeos, respectivamente). O táxon basal retém uma morfologia similar à do tubarão com um disco espesso e apenas moderadamente expandido, formado pela fusão das nadadeiras peitorais com a cabeça e tronco (CARRIER *et al.*, 2004). O corpo achatado dos Rajídeos provavelmente foi originado de um ancestral semelhante a um Rhinobatidae de corpo mais robusto, enquanto que o corpo achatado de Myliobatiformes mais derivados foi originado de um ancestral semelhante a um Platyrhinidae de corpo robusto (NELSON *et al.*, 2016). Diferenças morfológicas adquiridas ao longo do processo evolutivo podem ter afetado igualmente os respectivos modos de locomoção nos diferentes grupos (CARRIER *et al.*, 2004). Fósseis Batomorphi são conhecidos desde o Jurássico na Europa e Argentina e incluem *taxa* como os gêneros Rhinobatidae †*Asterodermus*, †*Belemnobatis* e †*Spathobatis* (CAPPETTA, 1987; CIONE, 1996).

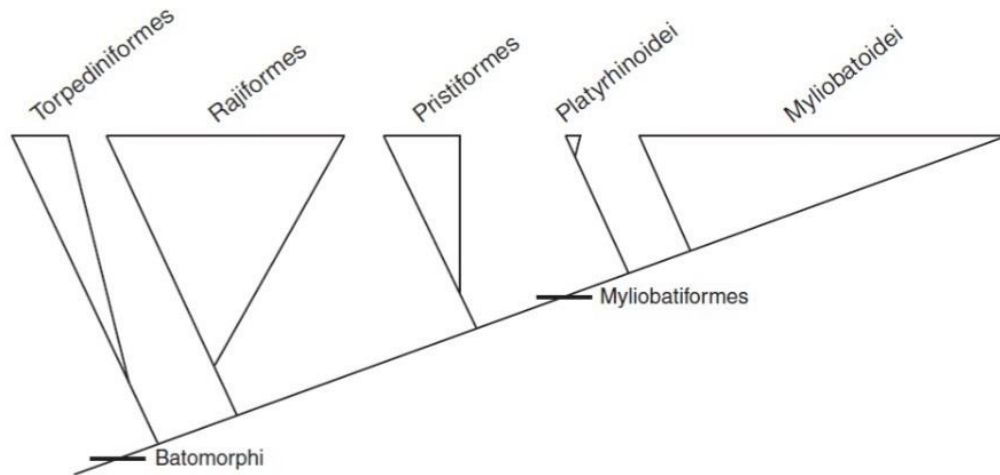
No ambiente natural as maiores ameaças às raias são a atividade pesqueira (em particular a predatória, a qual afeta consideravelmente as populações, fazendo com que um grande número de espécies tenha sido incluído na lista vermelha de espécies ameaçadas da União Mundial para a Natureza - IUCN), a destruição de *habitats* e a ocupação de faixa costeira, além de vários tipos de poluição do ambiente marinho (como pesticidas, produtos químicos e esgoto industrial) (AMARAL; JABLONSKI, 2005). As raias são componentes importantes de peixarias comerciais e artesanais ao redor do mundo, e apesar de grande parte da coleta não estar documentada, provavelmente representa mais da metade da captura global de elasmobrânquios. Apesar de ter valor histórico para peixarias e de seu importante papel ecológico, a informação limitada do apanhado que existe está ligada a erros de identificação de espécies. Muitas espécies não são reconhecidas em estatísticas pesqueiras e não tem sido registradas em terra porque não há fontes de identificação disponíveis (LAST *et al.*, 2016). Na última década e meia foi surgindo uma revolução no entendimento da riqueza de espécies dos Batomorphi. Quase um quarto das raias existentes foram descritas nesse período e mais outras estão sendo descritas (LAST *et al.*, 2016).

Os Batomorphi tinham nomes taxonômicos diferentes aplicados em uma literatura mais antiga, referindo-se às raias como um todo (NELSON *et al.*, 2016), e alguns deles eram: Batoidea, Batidoidimorpha, Hypotremata, Rajiformes e Rajimorphi. O grupo dos Batomorphi possui quatro ordens, 17 famílias, 83 gêneros (NELSON *et al.*, 2016) e, aproximadamente, 630 espécies (BERNARDO *et al.*, 2020).

As raias tem sido consideradas o grupo mais problemático em termos taxonômicos entre os elasmobrânquios (LAST *et al.*, 2016). A monofilia delas parece bem estabelecida, porém, as interrelações permanecem muito incertas. Muitas visões diferentes foram propostas nas interrelações Batomorphi, com *taxa* variados vistos como o grupo basal (NELSON *et al.*, 2016) (figura 3). Rhinobatiformes, por exemplo, já foi considerado um grupo polifilético e, portanto, não-natural, por Nishida (1990), com base em caracteres que classificam os gêneros *Rhina* e *Rhyncobatus* como grupo-irmão de todas as outras raias, com exceção de Pristiformes. Shirai (1992), McEachran *et al.* (1996), McEachran & Aschliman (2004) e Aschliman *et al.* (2012a), apesar de confirmarem o polifiletismo de Rhinobatiformes, obtiveram filogenias diferentes de Nishida (1990): em Shirai (1992) os gêneros *Rhyncobatus* e *Rhina* formam uma tricotomia com Torpediniformes; em McEachran *et al.* (1996) *Rhina* e *Rhyncobatus* são classificados em grupos diferentes (Rhiniformes e Rhyncobatiformes, respectivamente); em McEachran & Aschliman (2004) *Platyrhina* + *Platyrhinoidis* e *Zanobatus* são grupos-irmãos sucessivos de Myliobatiformes, enquanto que os outros Rhinobatídeos (inclusive *Rhyncobatus* e *Rhina*)

formam um clado com os Rajídeos. Em Aschliman *et al.* (2012a) os grupos que seriam pertencentes a Rhinobatiformes (*Rhynchobatus*, *Rhina*, *Rhinobatos*, *Zapteryx* e *Trygonorrhina*) formam uma politomia que também inclui os Rajiformes e o grande grupo formado por Platyrrhinidae, Zanobatidae e Myliobatiformes (RAGNO, 2013).

Figura 3: Interrelações dos principais grupos de raias.

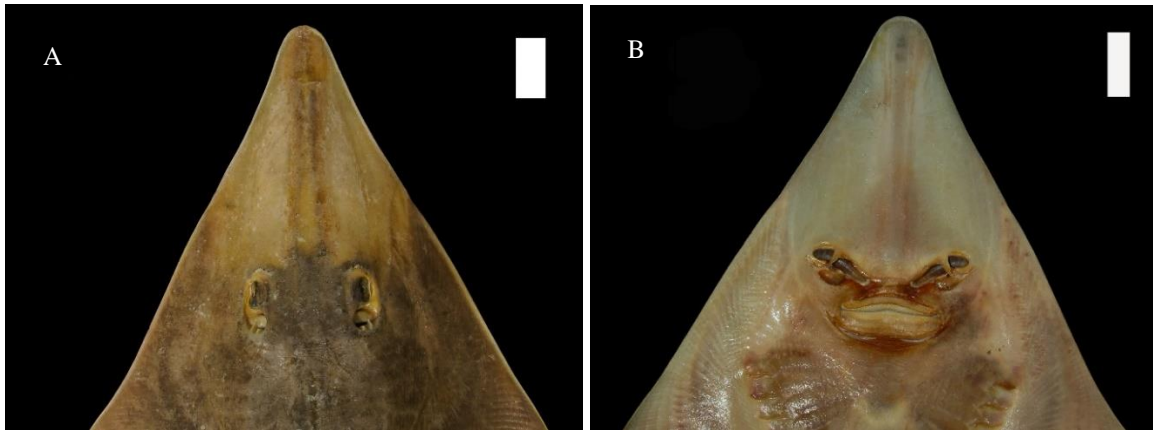


Fonte: Nelson *et al.*, 2016.

Ordem Rhinopristiformes

A ordem Rhinopristiformes foi atualmente proposta por recentes estudos filogenéticos e moleculares (topologias), especialmente baseada na morfologia oronasal (figura 4), unindo-se os Rhinobatiformes de Compagno (1973) com *Zanobatus* e excluindo *Platyrrhina* (RAGNO, 2013). Os Rhinopristiformes atualmente são compostos de cinco famílias: três *taxa* nominais válidos, que são Pristidae (2 gêneros, 5 espécies), Rhinidae (incorporando Rhynchobatidae, 2 gêneros, 9 espécies), Rhinobatidae (3 gêneros, 31 espécies); e dois novos *taxa*, Glaucostegidae (único gênero, 6 espécies) e Trygonorrhinidae (3 gêneros, 8 espécies) (LAST *et al.*, 2016).

Figura 4: Região oronasal de *Pseudobatos percellens* (A) vista dorsal e (B) ventral, espécime 547. Escala 3 cm.

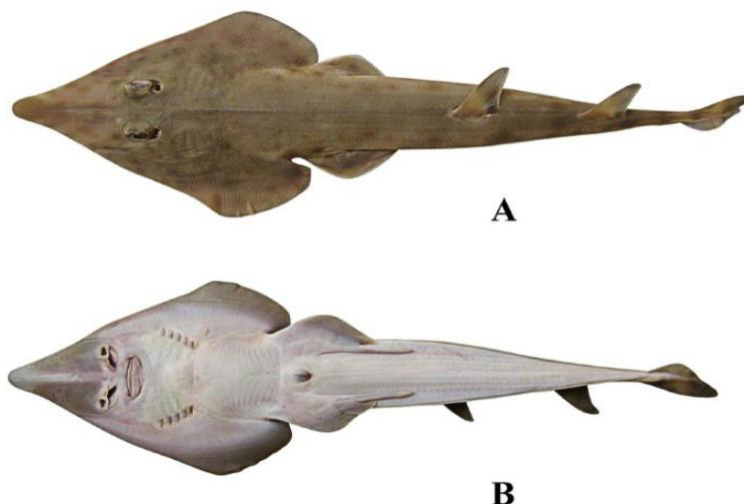


Fonte: A autora, 2019.

Existem grandes diferenças entre esses grupos baseadas em uma morfologia comparada da região oronasal, a qual determina esses gêneros. Essa morfologia é conservada dentro dos gêneros mas diverge em toda a ordem. Portanto, problemas taxonômicos não-resolvidos ainda existem dentro do grupo, os quais necessitam de uma análise molecular detalhada, junto com evidências de suporte de estudos morfológicos mais compreensíveis, além de averiguações particulares da anatomia esquelética com análise cladística associada (LAST *et al.*, 2016). Ocorrem esses problemas nas relações taxonômicas por causa de análises baseadas na morfologia, na maior parte pela presença de *taxa* muito derivados como *Pristis* e raias elétricas, que complicam a identificação de sinapomorfias entre esses *taxa* e os mais plesiomórficos nas suas respectivas ordens (VILLALOBOS-SEGURA *et al.*, 2019).

Como dito anteriormente, esse clado é sustentado por uma combinação de caracteres: a presença de úvula lateral nos dentes e escapulocoracoide alongada entre o mesocôndilo e o metacôndilo, com a articulação direta de raios peitorais ao escapulocoracoide. E, basicamente, o plano corporal de um Rhinoprístiforme consiste de: cartilagens rostrais alargadas e bem desenvolvidas, forma alongada do corpo e região caudal robusta (VILLALOBOS-SEGURA *et al.*, 2019). Acredita-se que esse rostro avantajado é utilizado para forrageamento, impulso na natação e hidrodinâmica (RODRIGUES *et al.*, 2019). Claeson (2010) reconheceu um padrão evolutivo no qual afirma que em toda ordem Batomorphi há um grupo com esse plano corporal (figura 5), sugerindo que esse plano geral é um caráter primitivo dentro dos Batomorphi (VILLALOBOS-SEGURA *et al.*, 2019).

Figura 5: Plano corporal geral de um Rhinoprístiforme. (A) vista dorsal e (B) vista ventral do holótipo macho de *Rhinobatos borneensis*.



Fonte: Adaptado de Last *et al.*, 2016.

Raias viola do Atlântico sul ocidental

A definição de raia viola, pelo menos para um biólogo, é direta. Porém, para não-biólogos, raias viola sofrem de uma confusão de frequentes sobreposições de nomes vernaculares em inglês. Um exemplo é o termo “raia viola gigante”, usado para ambos *Rhynchobatus* (Rhinidae) e Glaugostegidae (também conhecidos até como “peixe-espada”) (MOORE, 2017). Nomes comuns ainda se referem à tubarões, como o termo genérico tubarão viola. Essa falta de uma nomenclatura e identidade claras demonstra uma barreira ao engajamento do público, políticas conservacionistas e manejo de pescarias, e sugere que a adoção de um nome padrão, as “raias violas”, vale a pena (MOORE, 2017).

As raias desse agrupamento são as espécies *Pseudobatos horkelii* (Müller & Henle 1841), *Pseudobatos percellens* (Walbaum, 1792) e *Zapteryx brevirostris* (Müller & Henle 1841). *Z. brevirostris* ainda é conhecida como pequena raia viola, “viola-de-focinho-curto”, “viola-sem-focinho” (por ter menores dimensões do que as outras duas espécies do grupo), e essa espécie representa o gênero *Zapteryx* na costa do Brasil (PERES; KLIPPEL, 2005). Atualmente, *Z. brevirostris* está inserida na família Trygonorrhinidae, pois seu gênero, junto com *Aptychotrema* e *Trygonorrhina*, foi considerado polifilético dentro de Rhinobatiformes *sensu* Compagno 1975 (LAST *et al.*, 2016); *P. horkelii* e *P. percellens* estão inseridas na família Rhinobatidae, mas tiveram seus gêneros mudados recentemente, uma vez que antes essas espécies eram *Rhinobatos horkelii* e *Rhinobatos percellens*. Isto ocorreu por conta dos

Rhinobatos anfi-americanos diferirem sutilmente na morfologia das abas nasais em relação a outros *Rhinobatos*; entretanto, compartilham com *Rhinobatos rhinobatos* (espécie-tipo do gênero) abas nasais relativamente pouco desenvolvidas, e por isso, provisoriamente, permanecem na mesma família, apesar de não estarem totalmente resolvidos (LAST *et al.*, 2016). Esta questão precisa de uma investigação além, baseada na sua aparente polifilia com outros gêneros, baseada em dados moleculares (LAST *et al.*, 2016).

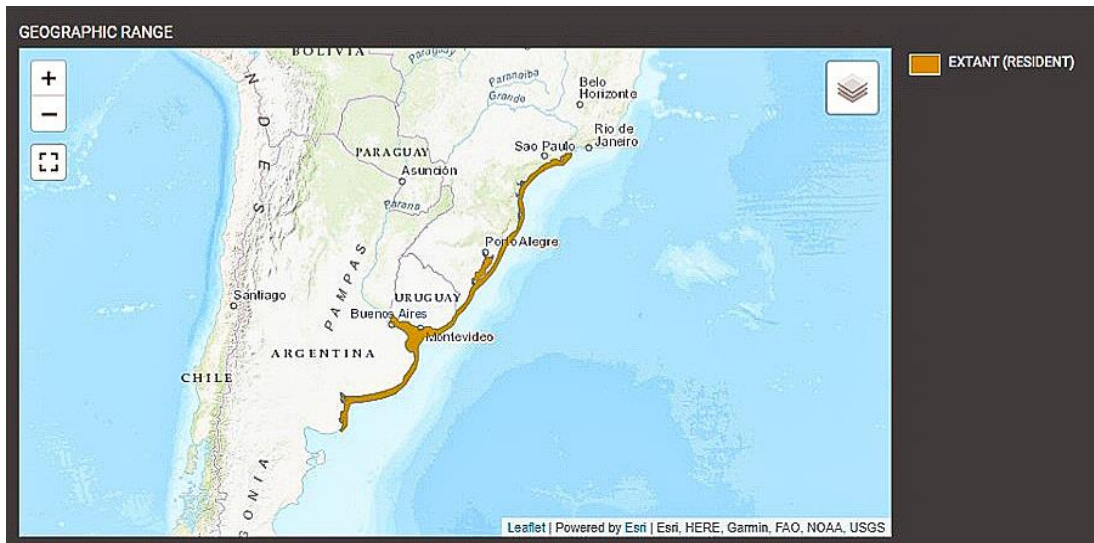
A morfologia do gênero *Pseudobatos* é caracterizada pelas narinas mais longas do que a distância internasal; pela abertura posterior estreita, bem alongada, ligeiramente oblíqua à abertura anterior; abas nasais anteriores bilobadas, não fundidas formando uma cortina nasal, com bases curtas (menos da metade do comprimento das narinas); abertura anterior de tamanho médio, oval-alongada; lobo posterior da aba nasal anterior com a base bem curta e estreita e com uma margem oblíqua, quase reta; aba nasal posterior bem desenvolvida, a base cerca de metade ou menos do comprimento da narina; maxilar inferior comumente convexo próximo à sínfise; margem da pele formando o lábio superior ligeiramente côncavo; sulcos laterais superior e inferior no seu ângulo; sulco oral moderado, estendendo-se do lado das mandíbulas em torno do queixo (LAST *et al.*, 2016). A morfologia do gênero *Zapteryx* é caracterizada pela cauda longa, larga e bem robusta, envergadura relativamente pequena das nadadeiras peitorais, pelo corpo inteiramente coberto com dentículos dérmicos e rostro curto e arredondado, mas rígido e proeminente comparado a outras espécies (PERES; KLIPPEL, 2005). As raias viola possuem a habilidade de retrair os olhos para dentro da cavidade orbital, de forma similar à membrana nictitante ou habilidade de mexer os olhos em alguns tubarões; isso promove proteção durante a predação e para as raias pode ser uma vantagem em relação à captura acidental (RODRIGUES *et al.*, 2019).

Estudos de MARTINS *et al.* 2018 demonstraram que não costuma haver espécimes de *P. horkelii* capturadas no inverno e que são poucas as amostras no outono. Já foi observada para essa espécie migração longitudinal depois do parto e da cópula (de novembro a março indivíduos maduros em águas superficiais e depois desse período eles se deslocam para águas frias mais fundas), e que esse comportamento, provavelmente, ocorre tanto no sudeste quanto no sul do Brasil. Somando-se a isso, os machos capturados na primavera e no verão apresentam sêmen na vesícula seminal, o que indica que essa espécie deve se reproduzir nos meses mais quentes. Observa-se aumento na massa das gônadas, o que reflete o investimento em reprodução desses animais (MARTINS *et al.*, 2018). A fecundidade uterina de *P. percellens* varia entre dois e treze embriões, com uma média de cinco embriões, e a ovulação ocorre entre agosto e novembro. A presença de muitas fêmeas adultas não grávidas e de óvulos encapsulados

durante estações consecutivas, período de ovulação e estimativas longas do período de nascimento do verão ao outono sugerem um ciclo reprodutivo assíncrono, com período de descanso entre as gestações e a possibilidade de diapausa; segundo alguns estudos, a gestação é de doze meses, com sete a oito meses de diapausa e quatro a cinco meses de desenvolvimento embrionário. Os machos são encontrados frequentemente com esperma nos ductos espermáticos (o que indica espermatogênese), portanto, sendo capazes de se reproduzirem durante todo o ano (ROCHA; GADIG, 2013). Há pouca informação publicada sobre a biologia de *Z. brevirostris*, com a maioria dos estudos abordando exclusivamente a área da sistemática (FOWLER, 1941; BIGELOW e SCHROEDER, 1953; BARCELLOS, 1963) (BATISTA, 1987). Em um estudo realizado por Colonello *et al.*, 2010 foi demonstrado que as fêmeas possuem um ciclo reprodutivo de três anos, com dois de maturação ovariana e um de gestação, incluindo uma fecundidade anual média de um a dois embriões.

As três espécies ocorrem simpatricamente no Atlântico sul ocidental. A raia viola brasileira *P. horkelii* é endêmica dessa área, ocorrendo do estado do Rio de Janeiro, no Brasil, à província de Buenos Aires, na Argentina (MARTINS *et al.*, 2018) (figura 6). *P. percellens* se distribui ao longo da plataforma continental do oceano Atlântico ocidental, do Panamá à tã ao sul quanto o estado do Paraná (sul do Brasil) (figura 7); ela ocorre de águas superficiais à profundidades de aproximadamente de 110 m, mas geralmente não mais fundo do que 80 m (ROCHA; GADIG, 2013). *Z. brevirostris* alcança seu centro de distribuição ao longo da costa do Rio de Janeiro (figura 8) (CASTELLO, 1971; FIGUEIREDO, 1977). Muitos elasmobrânquios ocorrem nas águas sul brasileiras e norte uruguaias mas não além da Argentina (MENNI & STEHMANN, 2000; MENNI *et al.*, 2009); esse fato talvez ocorra por causa do lançamento do rio de La Plata, um dos mais importantes ambientes estuarinos no continente (GUERRERO *et al.*, 1997; MIANZAN *et al.*, 2001; PIOLA *et al.*, 2005, 2008), o qual pode agir como uma barreira geográfica como sugerido por Briggs (1974). *Z. brevirostris*, todavia, possui uma distribuição contínua da plataforma continental do Brasil à Argentina, desde a região do arquipélago de Fernando de Noronha até Mar del Plata, indicando que as condições ambientais não influenciam todos os elasmobrânquios da mesma maneira (COLONELLO *et al.*, 2011). Frequentemente, *Z. brevirostris* é encontrada em águas costeiras mas já foi capturada a até 60 m de profundidade (SANTOS *et al.*, 2006).

Figura 6: mapa de distribuição de *P. horkelii*.



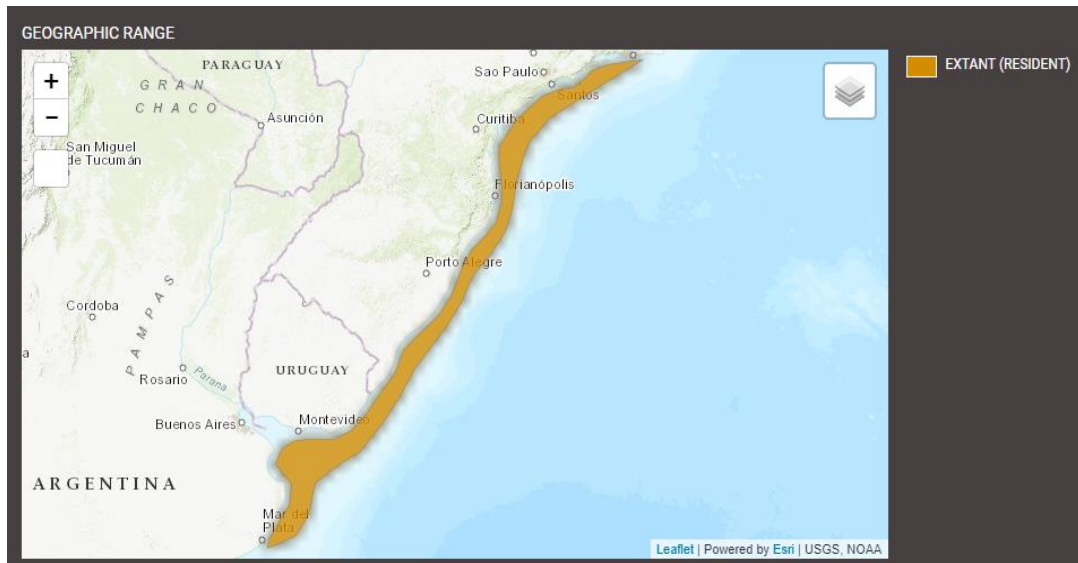
Fonte: Adaptado de iucnredlist.org.

Figura 7: mapa de distribuição de *P. percellens*.



Fonte: Adaptado de iucnredlist.org.

Figura 8: mapa de distribuição de *Zapteryx brevirostris*.

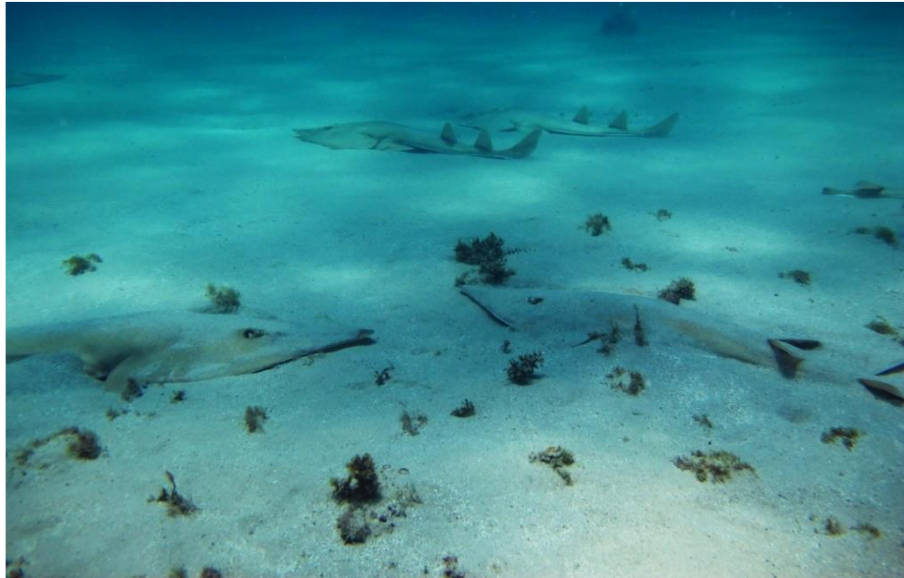


Fonte: Adaptado de iucnredlist.org.

Elas são frequentemente encontradas no litoral e capturadas por redes de arrasto (captura acessória), especialmente de camarão (AMORIM *et al.*, 2019), e como captura acidental na pesca artesanal (ABILHOA *et al.*, 2007), e recentemente vem sofrendo fortes declínios populacionais, particularmente na plataforma continental brasileira (DE-FRANCO *et al.*, 2010). Registros de sobrevivência e recuperação pós-devolução continuam escassos, assim como descrições detalhadas de lesões externas feitas pela captura. Normalmente, o processo de captura leva o animal em uma tentativa de fuga, causando exaustão, fadiga muscular, hipoventilação e traumas físicos externos e internos (acidose extracelular, perda da homeostase, redução da potência cardíaca, hipoxia, colapso das brânquias), gerando alterações fisiológicas (longa exposição ao ar) que podem reduzir a resiliência e sobrevivência a curto e longo prazo (RODRIGUES *et al.*, 2019). Espécies de *Pseudobatos* costumam ter contusões na região rostral, sugerindo que as utilizam durante o escape; por causa da sua fina espessura, constantemente, o rostro passa pelos buracos das redes, reduzindo a habilidade de locomoção do animal. Esta particularidade pode ser uma das possíveis causas da alta mortalidade observada nas raias viola (RODRIGUES *et al.*, 2019). Mesmo com o fato dessas espécies sofrerem um sério risco de extinção, especialmente *P. horkelii* (criticamente em perigo, segundo a lista da IUCN; *P. percellens* está classificada como quase ameaçada e *Z. brevirostris* está como vulnerável (CALTABELLOTTA *et al.*, 2019), medidas governamentais para proteger as raias, como um banimento imediato de sua pesca e venda, ainda não foram implementadas; isso provavelmente acontece por causa da falta de registros oficiais de capturas dessas espécies pelas agências governamentais regulatórias de atividade pesqueira (DE-FRANCO *et al.*, 2010).

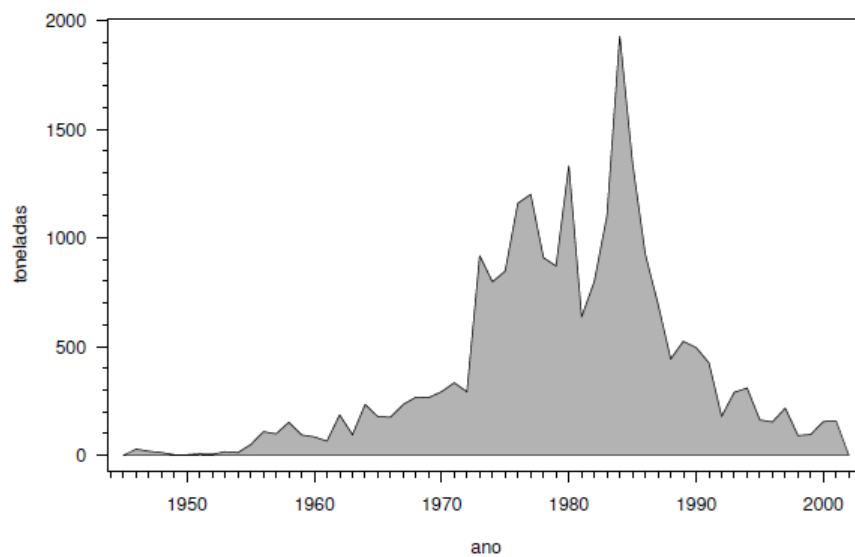
No sudeste e sul do Brasil até a década de 90, muitas espécies de raias eram descartadas, principalmente os exemplares de menor porte, devido ao seu baixo valor comercial (KOTAS *et al.*, 2017), como era o caso de *Z. brevirostris*. Entretanto, atualmente são aproveitadas tanto no mercado externo quanto interno (KOTAS *et al.*, 2017), e mesmo com poucas pescarias direcionadas para esses animais, eles são tipicamente retidos como sub-produtos, pelas suas nadadeiras (peitorais, conhecidas popularmente como “asas” (KOTAS *et al.*, 2017) de alto valor e boa qualidade da carne; o comércio (e tráfico) internacional dessas nadadeiras é considerado uma força motriz da super-exploração de algumas raias (D’ALBERTO *et al.*, 2019). Portanto, mesmo espécies que ainda não sejam consideradas criticamente ameaçadas, provavelmente dentro de um breve período de tempo serão (MOORE, 2017), caso o quadro não melhore. O valor econômico de *P. horkelii* varia de acordo com a área, mas mesmo uma única captura já representa um bom ganho econômico, uma vez que quando ocorre essa espécie costuma ser em concentrações densas (figura 9), sendo que esta espécie possui até uma rede específica; na plataforma sul do Brasil é um importante recurso pesqueiro (VOOREN *et al.*, 2005). A distribuição contínua dessa espécie sobre a plataforma sul e o fato de pescarias importantes desta espécie existirem somente nesse local, são evidências de que “a viola da plataforma sul” constitui uma unidade em termos do manejo pesqueiro e da conservação da biodiversidade, além de que a população da espécie nessa área teve sua abundância reduzida em 80% em relação à sua abundância original (figura 10), necessitando de ações urgentes de conservação (VOOREN *et al.*, 2005). O declínio da abundância dessas espécies na região, junto com uma baixa eficiência reprodutiva, indica que as populações das mesmas devem ser monitoradas habitualmente (COLONELLO *et al.*, 2010).

Figura 9: Grupo de juvenis de *P. horkelii* na REBIO Arvoredo.



Fonte: Adaptado de Kotas *et al.*, 2017.

Figura 10: Desembarques anuais de *P. horkelii* pelas pescas artesanal e industrial no porto de Rio Grande, demonstrando sua notável decadência de abundância.



Fonte: Vooren *et al.*, 2005.

Justificativa

Um dos principais entraves para o desenvolvimento de planos de conservação é a falta de informação relacionada à captura de cada espécie, não distinguindo entre um nível espécie-específico e grupos de espécies (DE-FRANCO *et al.*, 2010); um abismo do conhecimento

ecológico significativo ocorre para peixes cartilagosos, principalmente em relação às espécies que não são comercializadas para consumo e que simplesmente são descartadas depois da pesca (LOPES *et al.*, 2019). Compilar essas informações, junto com a identificação morfológica e reconhecimento das particularidades de cada espécie, torna-se mais difícil devido à prática dos pescadores de remover partes (como a cabeça) dos animais antes do desembarque, assim como as similaridades morfológicas entre as três espécies (DE-FRANCO *et al.*, 2010). A identificação de espécies é importante para planos de manejo e preservação (DE-FRANCO *et al.*, 2010), pois mesmo entre *taxa* muito próximos entre si e que são similares em sua aparência, parâmetros biológicos e também suas vulnerabilidades podem variar (MOORE, 2017); portanto, o desenvolvimento de ferramentas práticas para a diferenciação no menor nível taxonômico se tornou essencial (DE-FRANCO *et al.*, 2010). E o impacto da pesca nas populações de elasmobrânquios ao redor do mundo é atualmente foco de considerável interesse internacional (MARIGUELA *et al.*, 2009).

A morfologia de *P. horkelii* e *P. percellens* é extremamente similar, inclusive, às vezes, sendo consideradas apenas uma espécie, e para os tipos de estudos descritos no parágrafo anterior, a correta identificação das espécies é crucial assim como muitos estudos da biologia geral ainda são necessários, especialmente no caso de *P. horkelii*, a qual está criticamente ameaçada de extinção. Acrescentando-se a esses fatores, há o fato do grupo ter passado por recentes mudanças taxonômicas, não estando com as interrelações resolvidas e ainda tendo problemas taxonômicos.

1. OBJETIVOS

O presente estudo teve como objetivos: I) apresentar uma redescrição anatômica das três espécies nominais de raias viola encontradas na costa brasileira (c.f. *Pseudobatos horkelii*, *Pseudobatos percellens* e *Zapteryx brevirostris*); II) testar a validade das espécies de *Pseudobatos* brasileiras, através da utilização de técnicas morfológicas; e III) propor uma diagnose para os *taxa* do Brasil baseada em dados morfológicos.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Espécimes utilizados

O material utilizado para o presente trabalho foi advindo de espécimes de *Z. brevirostris* depositados anteriormente na coleção do Laboratório de Ictiologia, Tempo e Espaço da UERJ (5 espécimes: 549, 1234, 1240, 558 e 1235) e na coleção da UERJ (2 espécimes: 566 e 571); espécimes de *Pseudobatos spp.* advindos das doações de pescadores nas praias de Itaipu e Copacabana (3 espécimes: 546, 547 e 548); embriões de *Z.brevirostris* (8 espécimes: 793, 559, 560, 561, 562, 567, 568 e 569) e *Pseudobatos spp.* (3 espécimes: 565, 564 e 563) também anteriormente depositados na coleção do Laboratório de Ictiologia, Tempo e Espaço, em soluções de álcool a 70% e diafanizados, respectivamente; e fotografias de embriões de *Z.brevirostris* anteriormente diafanizados (5 espécimes).

Também foi consultada a coleção de *Pseudobatos spp.* do Museu Nacional - UFRJ (MNRJ), para a complementação de informações sobre a morfologia externa do grupo. Ao todo foram 19 espécimes, dentre os quais: MNRJ15559, MNRJ49410, MNRJ38320, MNRJ611, MNRJ51462, MNRJ51464, MNRJ574, MNRJ614, MNRJ32655, MNRJ15168, MNRJ32667, MNRJ17781.

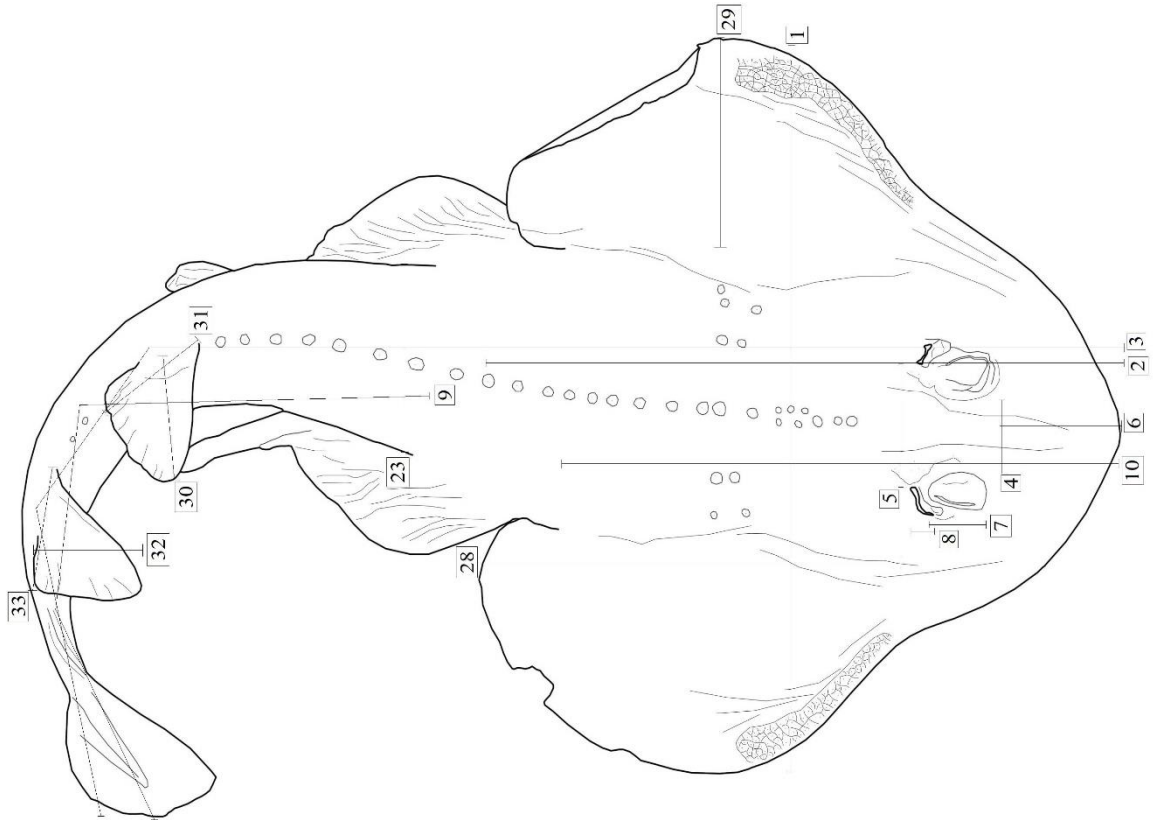
2.2 Aquisição do material, morfometria e dissecação manual

A aquisição dos espécimes de *Z.brevirostris* e *Pseudobatos spp.* foi feita nas praias de Itaipu (Niteroi – RJ), na colônia de pescadores Z-7, e Copacabana (Rio de Janeiro – RJ), na colônia Z-13, através de doações das sobras das pescas. O material foi levado imediatamente ao laboratório e fixado em uma solução de álcool 70%, aproximadamente durante uma semana. Após a fixação, os espécimes de *Z. brevirostris* e *Pseudobatos spp.* foram fotografados (utilizando-se a câmera fotográfica Sony modelo nº DSLR – A580), obtendo-se as imagens em formato digital e com foco nas seguintes estruturas: corpo inteiro em vistas dorsal e ventral; rosto em vistas dorsal e ventral; e *clasper* com as nadadeiras pélvicas (em indivíduos machos) ou apenas as nadadeiras pélvicas (em fêmeas). Os espécimes de *Z.brevirostris* já estavam depositados nas coleções da sala 227 e do Laboratório de Ictiologia, Tempo e Espaço da Universidade do Estado do Rio de Janeiro.

Posteriormente à fixação e às fotografias, foram aferidas 33 medidas da morfometria das morfologias externa e interna (baseadas em NISHIDA, 1990, COMPAGNO, 1999 e NASCIMENTO, 2015), dentre as quais (figuras 11 à 16):

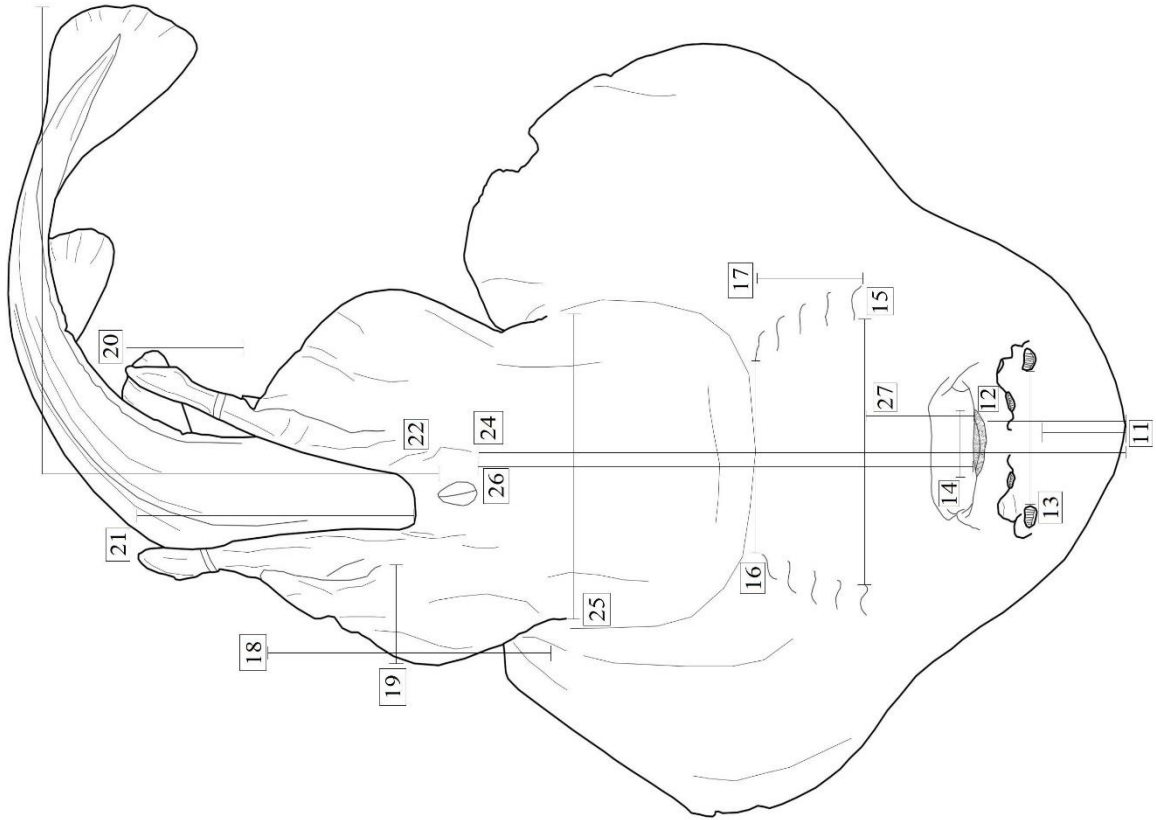
1. Largura do disco; 2. Comprimento do disco; 3. Comprimento total; 4. Distância interorbital; 5. Distância interespiracular; 6. Distância do ápice cartilaginoso à margem anterior das órbitas (ponto médio); 7. Comprimento do olho; 8. Comprimento do espiráculo; 9. Comprimento caudal; 10. Distância do ápice cartilaginoso à origem interna do disco; 11. Distância pré-nasal; 12. Distância pré-oral; 13. Distância entre as abas nasais; 14. Largura da boca; 15. Distância entre o primeiro par de fendas branquiais; 16. Distância entre o quinto par de fendas branquiais; 17. Comprimento da cesta branquial; 18. Comprimento das nadadeiras pélvicas; 19. Largura das nadadeiras pélvicas; 20. Comprimento da margem externa do *clasper*; 21. Comprimento da margem interna do *clasper*; 22. Distância entre a margem posterior da cloaca e a ponta da cauda; 23. Largura da cauda; 24. Distância entre o rostro e a margem anterior da cloaca; 25. Distância entre as origens internas do disco; 26. Distância da boca à porção proximal da cloaca; 27. Distância da boca à primeira abertura branquial; 28. Comprimento da nadadeira peitoral; 29. Largura da nadadeira peitoral; 30. Altura da primeira nadadeira dorsal; 31. Comprimento da primeira nadadeira dorsal; 32. Altura da segunda nadadeira dorsal; 33. Comprimento da segunda nadadeira dorsal.

Figura 11: Desenho das medidas da morfologia vista dorsal de *Z. brevirostris* (espécime 571). Escala 5 cm.



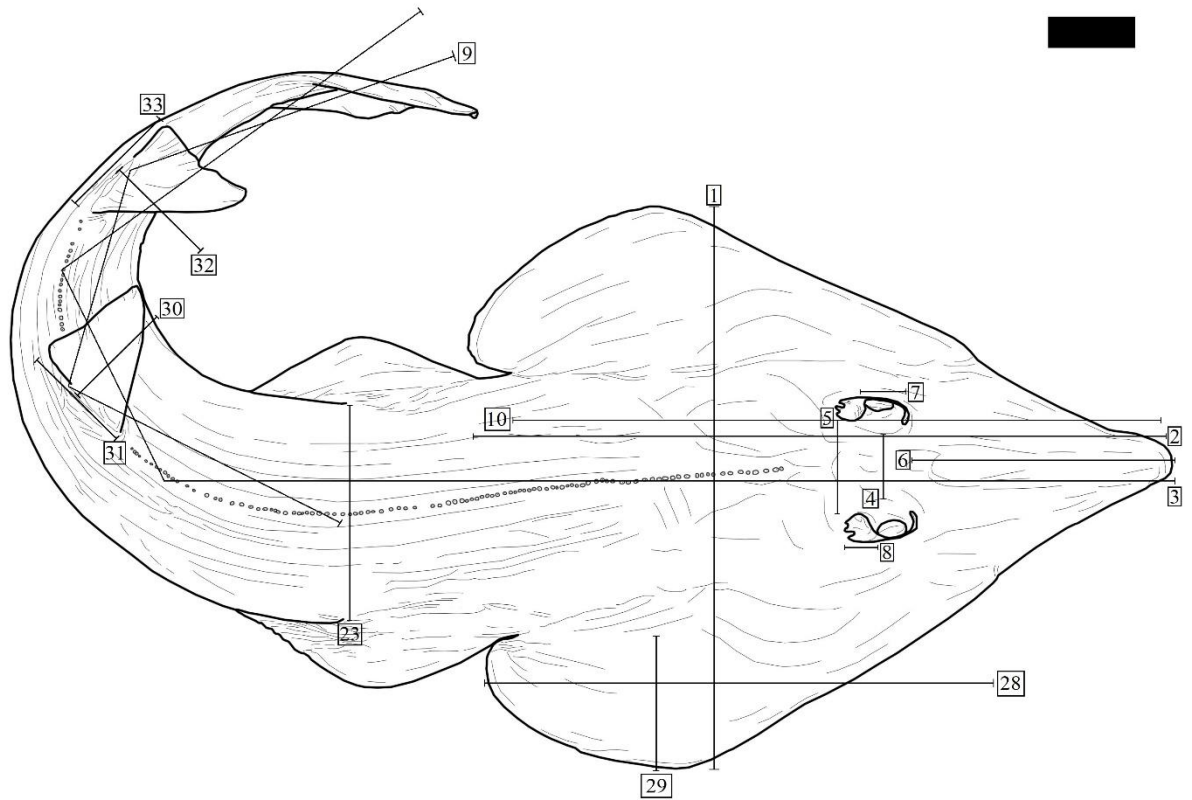
Fonte: A autora, 2019.

Figura 12: Desenho das medidas da morfologia vista ventral de *Z. brevirostris* (espécime 571). Escala 5 cm.



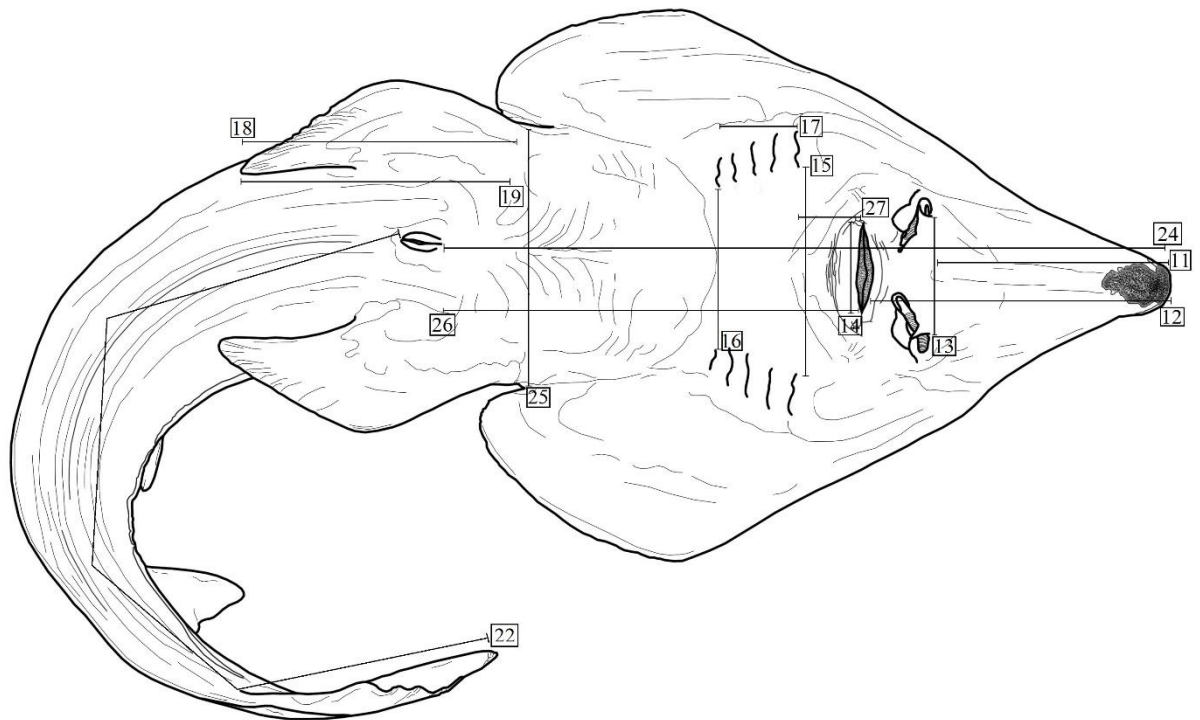
Fonte: A autora, 2019.

Figura 13: Desenho das medidas da morfologia vista dorsal de *P. horkelii* (espécime 548). Escala: 5 cm.



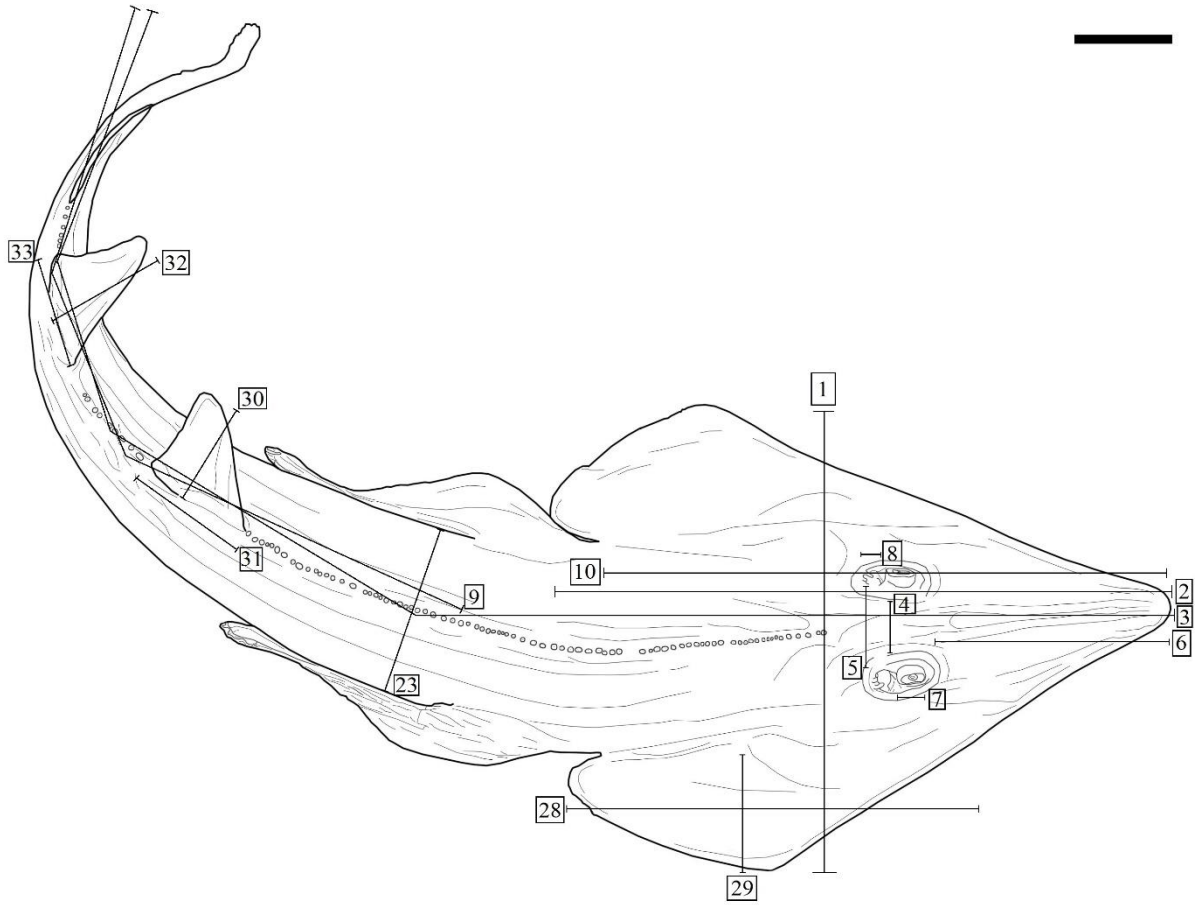
Fonte: A autora, 2021.

Figura 14: Desenho das medidas da morfologia vista ventral de *P. horkelii* (espécime 548). Escala: 5 cm.



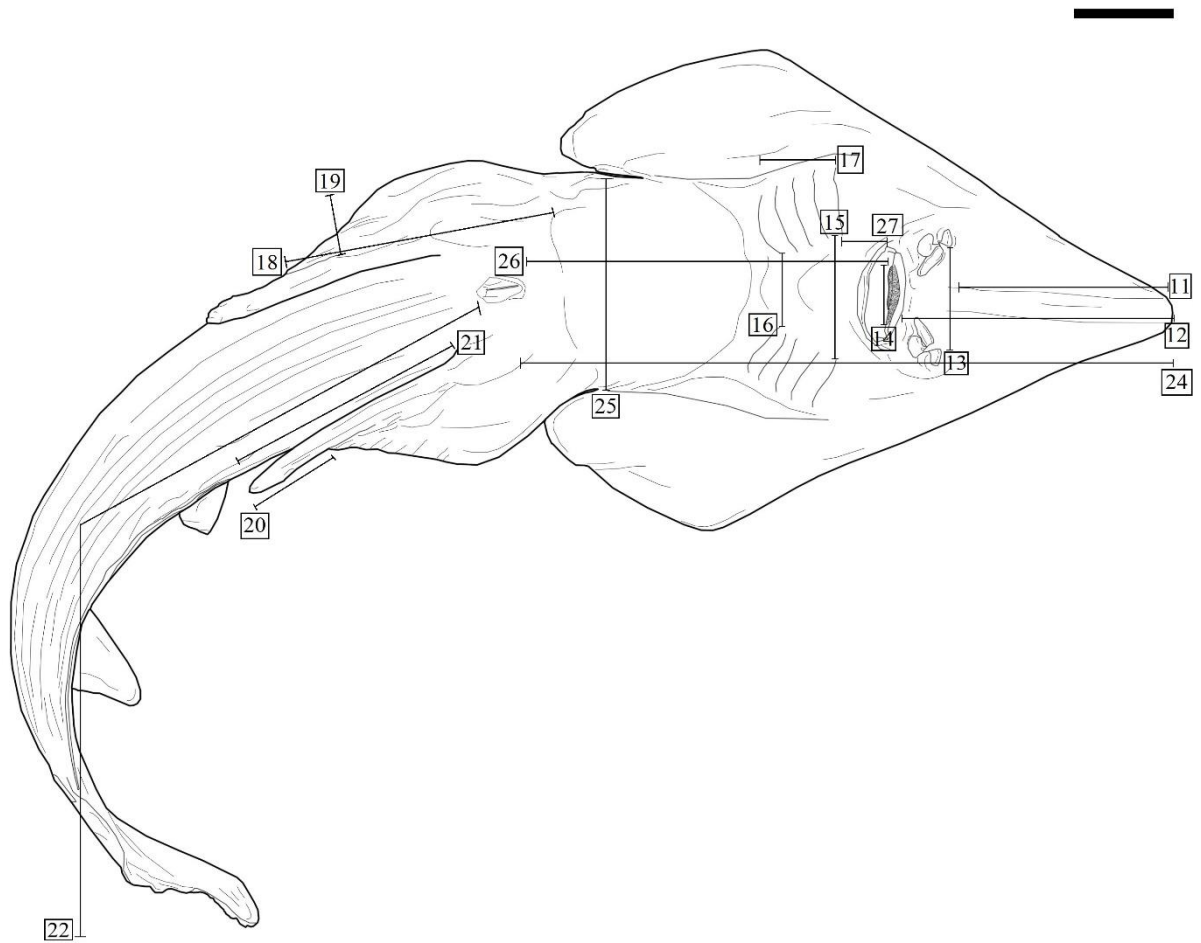
Fonte: A autora, 2021.

Figura 15: Desenho das medidas da morfologia vista dorsal de *P. percellens* (espécime 547). Escala: 5 cm.



Fonte: A autora, 2021.

Figura 16: Desenho das medidas da morfologia vista ventral de *P. percellens* (espécime 547). Escala: 5 cm.



Fonte: A autora, 2021.

Seguidamente, foi realizada a retirada das vísceras, pele e da maior parte da musculatura, através da utilização de bisturis, pinças e tesouras. As vísceras e a musculatura foram armazenadas em solução de álcool também 70% para futuros trabalhos. Após a execução de toda a dissecção, o material foi posto para secar completamente (exposto na sala multi-uso da UERJ; figuras 17 e 18) para assim seguir para a preparação pelos coleópteros dermestídeos.

Figura 17: Espécime 546 de *P. percellens* preparado para o dermestário vista dorsal. Escala 5 cm.



Fonte: A autora, 2019.

Figura 18: Espécime 546 de *P. percellens* preparado para o dermestário vista ventral. Escala: 5 cm.



Fonte: A autora, 2016.

As fotos foram tratadas nos softwares Adobe Photoshop e Adobe Photoshop Lightroom, e no Photoshop também foram confeccionados os desenhos com as respectivas morfometrias.

2.3 Preparação por coleópteros dermestídeos (RODRIGUES *et al.*, 2012)

O protocolo utilizado foi o de RODRIGUES *et al.*, 2012. O material, após ficar em solução alcoólica e ser dissecado, é posto para secar completamente para evitar o apodrecimento e aparecimento de larvas (NASCIMENTO, 2015). Após o material estar completamente seco, os espécimes (oito no total) foram colocados em caixas de plástico contendo algodão em rama e também as colônias. Os dermestídeos, adultos e larvas, são saprófagos ou necrófagos, ou seja, alimentam-se da matéria orgânica deixada por outros destruidores de carcaças de animais, músculos e tendões, que se prendem ao esqueleto. Assim que os espécimes são postos na caixa, a matéria orgânica vai sendo retirada até permanecer apenas o complexo esquelético. O tempo de permanência do material no dermestário depende das características do material, tamanho dos espécimes e tamanho da colônia. É necessário haver o acompanhamento diário do dermestário para que os esqueletos permaneçam articulados, sem sofrer grandes perdas de material e informação anatômica. Ao final do processo, os coleópteros são retirados dos esqueletos com pinças e recolocados na colônia. Para retirar coleópteros que tenham permanecido em locais de difícil acesso, foi utilizado algodão embebido em éter ao longo de todo o esqueleto, pois os dermestídeos tem rejeição ao forte odor do éter (eles tentam escapar e acabam presos e mortos nos maços de algodão).

A limpeza por dermestídeos possui a vantagem de facilmente atingir regiões do complexo anatômico-esquelético de difícil acesso, como a região craniana, deixando os componentes limpos e bastante visíveis. Porém, essa prática não é tão simples quanto parece, pois em alguns casos, como o das raias trabalhadas, deve-se levar em consideração a fragilidade do esqueleto.

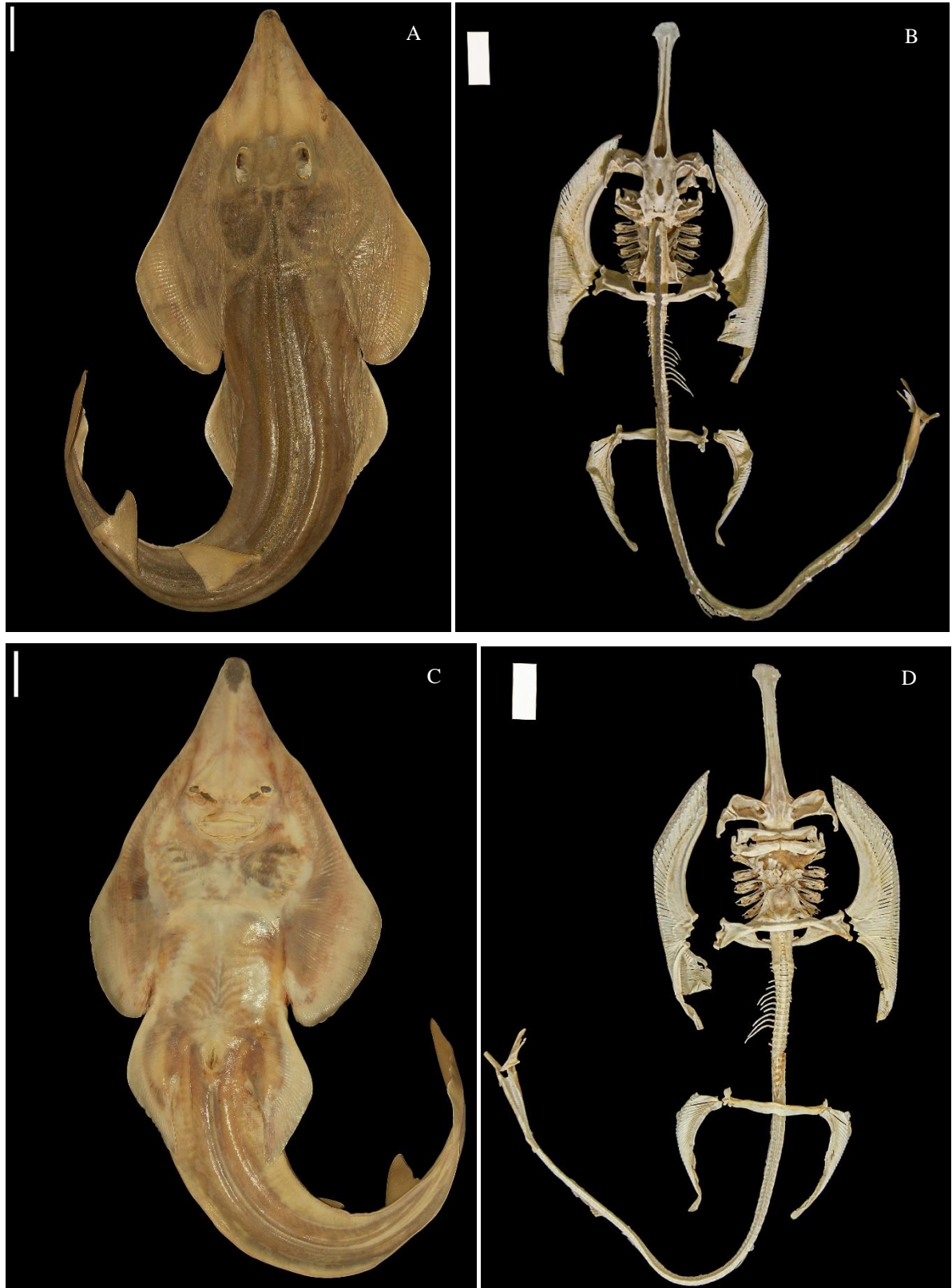
Posteriormente ao final do processo de preparo do material pelos coleópteros dermestídeos, os espécimes de *Z.brevirostris* e *Pseudobatos spp.* (figuras 19 e 20, respectivamente) foram fotografados e foram feitos os desenhos de estruturas do complexo anatômico-esquelético das as espécies.

Figura 19: Espécimes de *Z. brevirostris* vista dorsal (A – 517 e B – 1234) e vista ventral (C - 571 e D – 1234) antes e depois da preparação no dermestário. Escala: 5 cm.



Fonte: A autora, 2019.

Figura 20: Espécime 548 de *P. horkelii* vista dorsal (A e B) e vista ventral (C e D) antes e depois da preparação no dermestário. Escala: 5 cm.



Fonte: A autora, 2016.

2.4 Diafanização (TAYLOR AND VAN DYKE, 1985)

Os embriões, os quais já estavam diafanizados antes da realização deste trabalho, seguiram o protocolo de TAYLOR AND VAN DYKE, 1985. A técnica de diafanização objetiva o clareamento da musculatura a partir de processos enzimáticos e da coloração de tecidos ósseos e cartilagosos com corantes específicos. Esse procedimento envolve diferentes etapas: fixação, lavagem, coloração cartilaginosa, rehidratação, digestão muscular, remoção de enzima, coloração óssea, remoção do excesso de corante e armazenamento; como as raias possuem a estrutura cartilaginosa, a etapa da coloração óssea com alizarina red S foi desconsiderada. A etapa de fixação também foi desconsiderada pois os espécimes embriões já estavam fixados em solução de álcool 70%.

2.4.1 Preparação para coloração

Os espécimes são transferidos para serem duplamente coloridos; como estavam fixados em solução de álcool 70%, foi feita uma transferência para uma solução com álcool 70% preparada com água destilada; em seguida, foi feita uma nova transferência para uma solução de álcool etílico 99%, seguida por uma ou duas trocas de álcool absoluto para o máximo de desidratação. Cada solução de álcool foi mantida de 12 a 24 h ou mais, dependendo do tamanho do espécime (quanto maior o espécime, mais tempo é necessário no álcool para que a hidratação seja mais eficiente).

2.4.2 Coloração com alcian blue

Os espécimes são transferidos de álcool absoluto para a solução de coloração com *alcian blue* preparada com álcool etílico; esse volume com a coloração deve ser de aproximadamente 10x o volume do espécime. O tempo de permanência no alcian blue deve ser o mais curto possível, e o mesmo é determinado de acordo com o tamanho dos espécimes e pela dissecação para observar a intensidade do azul nas estruturas de cartilagem superficiais. Normalmente, 12 a 24 h são necessárias para colorir um espécime de 3 a 5 cm de comprimento, que foi o caso dos embriões.

2.4.3 Neutralização

Imediatamente após a coloração da cartilagem, os espécimes são transferidos para uma solução de hidróxido de potássio com um volume aproximado de 50x o volume dos mesmos. Os espécimes são deixados nessa solução por um ou dois dias.

2.4.4 Branqueamento

Os espécimes são postos em uma solução constituída de 10 a 20 partes de peróxido de hidrogênio e 80 a 90 partes de uma solução de hidróxido de potássio. As cavidades corporais possíveis são abertas para permitir que a solução branqueadora tenha acesso às membranas pigmentadas de órgãos. O tempo necessário para clarear um espécime adequadamente varia com a profundidade e intensidade do pigmento. A dissolução completa do pigmento não é necessária mas o branqueamento deve ser prosseguido até que todas as áreas fortemente pigmentadas tenham se tornado pálidas de forma convincente.

2.4.5 Clareamento

Os espécimes são colocados em uma solução tampão de enzima em um volume de 10 a 40x o volume dos mesmos, e depois é adicionado pó de pancreatina, a qual pode substituir a tripsina quando esta não puder ser usada ou for ausente. A solução é agitada mas não a ponto de formar espuma, e é posta em um ambiente em torno de 20 a 30 °C para clarear os espécimes; temperaturas mais altas não são recomendáveis para a atividade digestiva. A solução é mudada completamente em cerca de dois dias e após a primeira troca foi provido uma nova solução digestiva a cada 7 a 10 dias. O material é deixado em uma solução digestiva até que apenas uma parcela mínima do tecido muscular tenha ficado reconhecível.

2.4.6 Limpeza

Os espécimes são removidos da solução, enxaguados em água destilada e por conseguinte eviscerados.

2.4.7 Armazenamento em glicerina

Seguindo a etapa de clareamento por enzima, muitos espécimes estão adequadamente transparentes para o estudo em álcool. Para atingir uniformidade e evitar problemas de

armazenamento, os espécimes são colocados em glicerina 100% e armazenados em recipientes de vidro.

3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

3.1 Descrições morfológicas

3.1.1 *Pseudobatos horkelii*

Euselachii Hay, 1902

Neoselachii Compagno, 1977

Batoidea sensu Compagno (1973)

Rhinopristiformes Last *et al.* (2016)

Rhinobatidae Bonaparte, 1835

***Pseudobatos* Last *et al.* (2016)**

***Pseudobatos horkelii* (Müller & Henle, 1841)**

Holótipo: Museum für Naturkunde, Berlim (MNKB).

Distribuição geográfica: Atlântico Sul Ocidental, do Rio de Janeiro à Argentina.

Sinonímia: *Rhinobatus horkelii* Müller & Henle, 1841

Rhinobatos horkelii Müller & Henle, 1841

Rhinobatos horkeli Müller & Henle, 1841

Diagnose emendada: narinas mais longas, coroa plana transversalmente ou até superficialmente convexa, tubérculos na linha mediana mais largos, em formato de espinho, numerosos. Origem da primeira dorsal posterior às pontas das nadadeiras pélvicas, equivalente à base da primeira dorsal. Superfície dorsal de cinza-oliva ou marrom chocolate uniforme, sem manchas pálidas ou escuras. Rostro com uma área escura oval na superfície ventral. Um raio da nadadeira peitoral inserido diretamente no processo escapular da cintura peitoral.

3.1.1.1 Descrição da morfologia externa do espécime adulto 548 – vista dorsal (figura 21)

Figura 21: Espécime 548 fêmea de *P. horkelii*, vista dorsal. Escala: 5 cm.



Fonte: A autora, 2016.

A coloração na porção dorsal é amarronzada, sendo um pouco mais clara na porção mais anterior. O disco possui forma triangular, sendo que a largura é um pouco menor do que o comprimento (largura tem aproximadamente $4/5$ do comprimento). Os espiráculos são bem desenvolvidos, possuem forma circular e estão localizados posteriormente às órbitas (comprimento do espiráculo é aproximadamente $3/10$ da distância interespiracular)

Aproximadamente na linha mediana do comprimento total, há uma fileira de dentículos (SHIRAI, 1996), que se estende até a altura da segunda nadadeira dorsal (VOOREN *et al.*, 2005); eles são bem desenvolvidos, assim como os dentículos posteriormente (separados por essa fileira) e ao redor das órbitas. Os olhos estão dispostos dorsalmente e possuem forma circular (comprimento do olho é aproximadamente $1/5$ da distância interorbital).

As nadadeiras peitorais possuem o comprimento maior do que a largura (largura é aproximadamente $2/5$ do comprimento), sendo bem desenvolvidas em relação às outras nadadeiras. Posteriormente às nadadeiras peitorais, situam-se as nadadeiras pélvicas, menores do que as peitorais; o comprimento da pélvica é maior do que a largura (largura é aproximadamente $4/5$ do comprimento). Como é uma família mais primitiva ocorrem duas nadadeiras dorsais (caráter primitivo), que são menores do que as nadadeiras peitorais e pélvicas (comprimento das dorsais é aproximadamente $3/10$ do comprimento da peitoral, e o

comprimento das dorsais é aproximadamente $2/5$ do comprimento da pélvica); a primeira dorsal possui o comprimento um pouco menor do que o da segunda (primeira é aproximadamente $9/10$ da segunda) e a segunda possui a altura menor do que a da primeira (altura da segunda é aproximadamente $9/10$ da altura da primeira). Posteriormente às nadadeiras peitorais se situa a nadadeira caudal, o começo estando próximo à segunda nadadeira dorsal; não possui o ferrão, pois é um grupo primitivo. A cauda tem o comprimento consideravelmente maior do que a largura (largura é aproximadamente $3/10$ do comprimento); o comprimento caudal é metade do comprimento total do corpo.

3.1.1.2 Descrição da morfologia externa do espécime adulto 548 – vista ventral (figura 22)

Figura 22: Espécime 548 fêmea de *P. horkelii*, vista ventral. Escala: 5 cm.



Fonte: A autora, 2016.

O padrão da coloração na porção ventral é bege e há uma pequena mancha marrom-acinzentada na ponta do rostro. Na porção anterior se localizam as abas nasais (a distância entre as abas nasais é aproximadamente $3/5$ da distância pré-nasal), as quais tem o filamento superior pontiagudo e a parte inferior redonda. Posteriormente às abas se situa a boca, a qual possui a largura maior do que o comprimento e a forma de “V” (DEAN *et al.*, 2007); a largura da boca

é aproximadamente $2/5$ da distância pré-oral. Ao redor da boca, ocorrem várias pontoações, estendendo-se até a linha mediana da cesta branquial.

Posteriormente à boca se localiza a cesta branquial, que tem cinco aberturas branquiais dispostas em duas fileiras de brânquias. A distância entre o quinto par de fendas branquiais é menor do que a distância entre o primeiro par de fendas branquiais (distância entre o quinto par é aproximadamente $7/10$ da distância entre o primeiro par). A cloaca está situada aproximadamente na altura da metade do comprimento da nadadeira pélvica (a distância entre o rostro e a margem anterior da cloaca é aproximadamente $4/5$ da distância entre a margem posterior da cloaca e ponta da cauda).

3.1.1.3 Descrição da morfologia interna do espécime adulto 548

3.1.1.3.1 Crânio (figuras 23 e 24)

Protege os órgãos auditivos, olfatórios (narinas) e visuais (olhos), canais da linha lateral e as ampolas de Lorenzini. O crânio possui forma triangular e é achatado dorso-ventralmente, o qual é o padrão de achatamento das raias; o comprimento é maior do que a largura. A largura máxima do crânio é delimitada pelas cartilagens anterorbitais e o comprimento máximo é delimitado anteriormente pelo processo pré-orbital e posteriormente pela superfície articular. A região ventral do crânio é bem mais plana do que o resto das regiões.

Na porção mais anterior do crânio se localiza o processo pré-orbital (PPR), o qual é muito desenvolvido antero-posteriormente (característico da família); possui o comprimento maior do que a largura e uma abertura dorsal por quase toda a sua extensão. Posteriormente ao processo pré-orbital se situa o septo interno (SPI), na linha mediana do crânio; possui forma retangular achatada dorso-ventralmente e o comprimento maior do que a largura. O septo separa, lateralmente, a região óptica na porção dorsal e as cápsulas nasais na porção ventral. Ventral e lateralmente ao septo interno, há o par de forames da artéria carótida interna (FACI).

Na porção ventral do crânio, posteriormente ao processo pré-orbital, localizam-se as cápsulas nasais (CN), que abrigam as narinas; são achatadas dorso-ventralmente e alongadas lateralmente, com uma forma oval (BRITO *et al.*, 2013), e possuem a largura maior do que o comprimento, sendo bem desenvolvidas. As cápsulas nasais estão fusionadas com a margem externa do septo interno e são orientadas ventralmente. Na parte interna das cápsulas nasais ocorrem duas cartilagens: a cartilagem nasal interna (CNI; mais anterior) e a cartilagem nasal externa (CNE; mais posterior); essas cartilagens reforçam as abas nasais.

Na margem externa das cápsulas nasais, lateralmente, localizam-se as cartilagens anterorbitais (CAN), as quais estão articuladas entre si. As cartilagens possuem formato triangular e são orientadas antero-posteriormente e achatadas lateralmente. A porção mais externa da cartilagem está localizada próxima da margem interna e da porção anterior do propterígio peitoral, quase fazendo contato com a mesma.

Na porção dorsal do crânio, lateralmente à região óptica, há a crista supraorbital (CARRIER *et al.*, 2004) (CS), estando situada pouco mais posteriormente à cartilagem anterorbital, quase como se fosse uma continuação da mesma. A crista delimita toda a região óptica, estando logo posteriormente ao processo pré-orbital e se estendendo até a base do processo pós-orbital, e possui aparência contorcida. Posteriormente à crista e à região óptica, localiza-se o processo pós-orbital (PPO), projetado lateralmente na margem externa do crânio, com forma pontiaguda. Tanto a crista quanto o processo estão localizados na margem externa do septo interno.

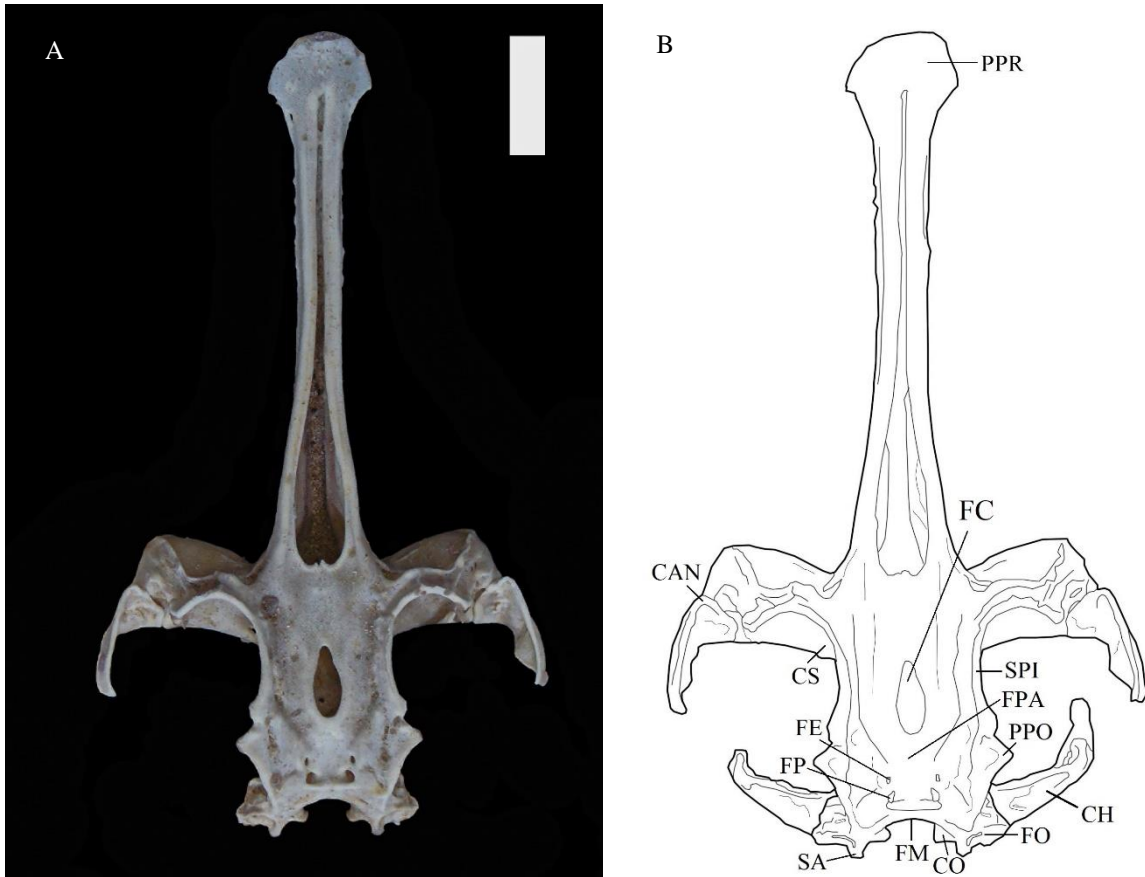
O septo interno na porção dorsal, aproximadamente na linha mediana, possui uma cavidade em formato de gota: a fontanela craniana, com a porção mais estreita na parte mais anterior e se alargando mais posteriormente. Anteriormente à fontanela, ocorre um pequeno forame, também na linha mediana do crânio. Posteriormente à fontanela craniana, existem os forames endolinfáticos (FE) e perilinfáticos (FP); os endolinfáticos estão localizados anteriormente aos perilinfáticos. Esses forames estão situados na fossa parietal (FPA), que é levemente afundada.

A região lateral do crânio abriga um grande número de forames da superfície lateral do corpo. O forame mais anterior é o forame anterior da veia cerebral; posteriormente ao mesmo, localiza-se o forame do nervo óptico. Posteriormente ao forame do nervo óptico, um pouco mais superiormente, situa-se o forame do nervo oculomotor. Inferiormente ao forame do nervo oculomotor, localiza-se o forame da artéria espiracular eferente. Posteriormente ao forame da artéria espiracular eferente e ao forame do nervo oculomotor, situa-se o forame da veia intercerebral. Posteriormente ao forame da veia intercerebral, está localizado o forame do ramo hiomandibular do nervo facial. E, posteriormente ao forame do ramo hiomandibular do nervo facial, localiza-se a fissura orbital (FO), inferiormente ao processo pós-orbital.

Na porção mais posterior do crânio se localiza o forame magno (FM), o forame da medula espinal. Lateral ao forame magno, situa-se o forame do nervo vago, e inferiormente ao forame magno se situa a superfície articular (SA). A superfície articular se articula com o processo odontoide da sinarcual; lateralmente à superfície articular, localizam-se os côndilos occipitais (CO), que reforçam a articulação com a sinarcual, articulando-se com o par de

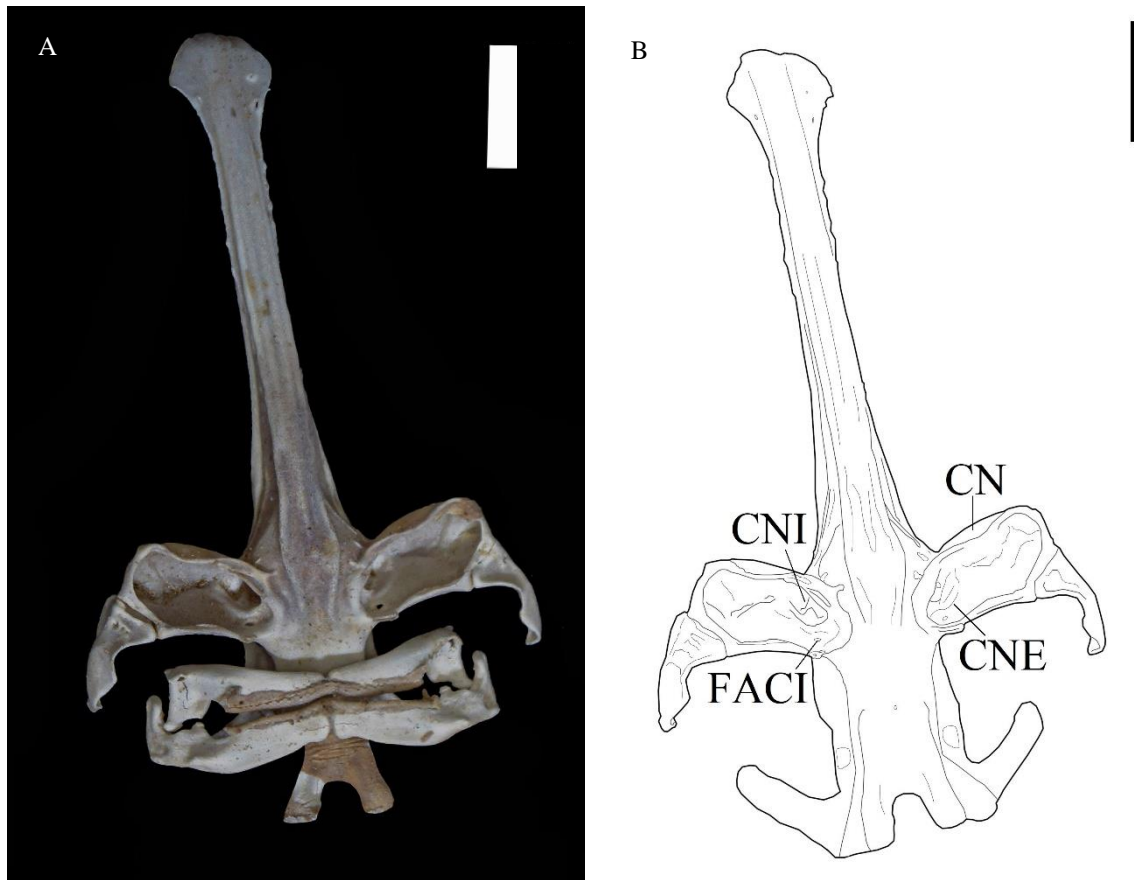
projeções laterais da sinarcual e sua porção anterior. Na porção mais posterior do crânio, ventrolateralmente, localizam-se as facetas hiomandibular e da barra pseudohioide dorsal, e mais anteriormente às mesmas, situam-se as facetas articulares, que se articulam ventralmente com os arcos mandibular, hiomandibular e hioide.

Figura 23: Foto (A) e desenho (B) da superfície dorsal do crânio do espécime 548. CAN – Cartilagem anterorbital; CH – Cartilagem hiomandibular; CO – Cêndilos occipitais; CS – Crista supraorbital; FE – Forames endolinfáticos; FM – Forame magno; FO – Fissura orbital; FP – Forames perilinfáticos; FPA – Fossa parietal; PPO – Processo pós-orbital; PPR – Processo pré-orbital; SA – Superfície articular; SPI – Septo interno. Escala: 3 cm.



Fonte: A autora, 2021.

Figura 24: Foto (A) e desenho (B) da superfície ventral do crânio do espécime 548. CN – Cápsulas nasais; CNE – Cartilagem nasal externa; CNI – Cartilagem nasal interna; FACI – Forames da artéria carótida interna. Escala: 3 cm.



Fonte: A autora, 2021.

3.1.1.3.2 Arcos mandibular e hiomandibular (figura 25)

O arco mandibular é composto pela cartilagem de Meckel (CM) e pelo palato quadrado (PQ), e o arco hiomandibular é composto pela cartilagem hiomandibular (CH).

A porção anterior do arco mandibular é constituída pelo palato quadrado; é achatado dorso-ventralmente, possui formato de barra, um afundamento na porção do meio e a largura é maior do que o comprimento. Na extremidade antero-lateral do palato ocorre o processo triangular posterior (PTP), o qual é bem desenvolvido e pontiagudo. As extremidades são orientadas antero-posteriormente e se articulam com a extremidade da cartilagem de Meckel, na porção anterior.

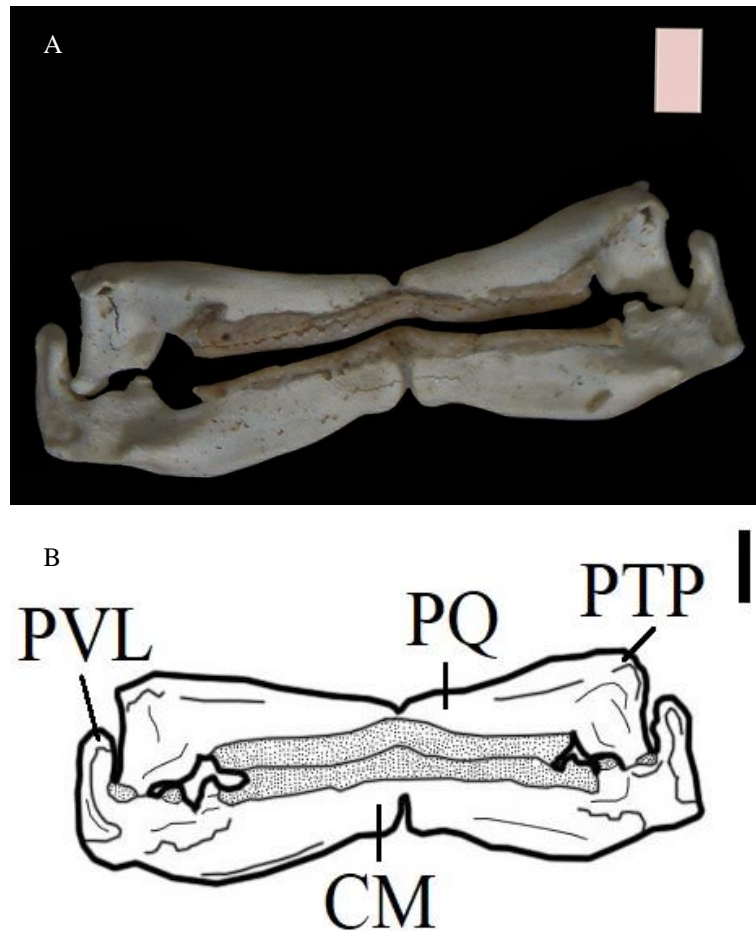
Posteriormente e articulada anterior e lateralmente ao palato quadrado, localiza-se a cartilagem de Meckel; possui formato de barra, é achatada dorso-ventralmente e existe uma concavidade na parte central. As extremidades são orientadas antero-posteriormente e possuem

protuberâncias bem desenvolvidas, as quais são os processos ventro-laterais (PVL). A cartilagem de Meckel possui largura maior do que o comprimento e se articula dorsalmente com a porção anterior da cartilagem hiomandibular.

A dentição dessa espécie é igual para ambos os sexos: a dentição é monocúspide, com uma cúspide ampla e arredondada, uma coroa lisa de forma aproximadamente retangular. Os dentes da região distal são menores do que a dentição da parte mais externa (RANGEL *et al.* 2014).

O arco hiomandibular está situado posteriormente ao arco mandibular, e ambos estão articulados entre si. A cartilagem hiomandibular possui forma triangular que se estreita na porção externa, achatada dorso-ventralmente. A cartilagem hiomandibular possui na porção dorsal uma protuberância orientada dorsalmente; a margem interna, na porção posterior, articula-se com a lateral do crânio, na porção posterior.

Figura 25: Foto (A) e desenho (B) da superfície ventral do arco mandibular do espécime 548. CM – Cartilagem de Meckel; PQ – Palatoquadado; PTP – Processo triangular posterior; PVL – Processos ventro-laterais. Escala: 1cm.



Fonte: A autora, 2021.

3.1.1.3.3 Arco hioide (figura 26)

O arco hioide é composto pelas barras pseudohioide dorsal e pseudohioide ventral. O arco hioide está articulado com o arco hiomandibular (DEAN *et al.*, 2007), sendo que a angulação entre esses arcos é bastante aguda, a margem interna se articula com o arco branquial na cartilagem basibranquial, e com a porção posterior do crânio na extremidade lateral.

A barra pseudohioide dorsal tem forma retangular achatada dorso-ventralmente; é similar à primeira cartilagem epibranquial, está articulada à mesma e sustenta os primeiros raios branquiais. A barra pseudohioide ventral possui formato retangular, achatada dorso-ventralmente. É similar à primeira cartilagem ceratobranquial, está articulada à mesma e sustenta os primeiros raios branquiais.

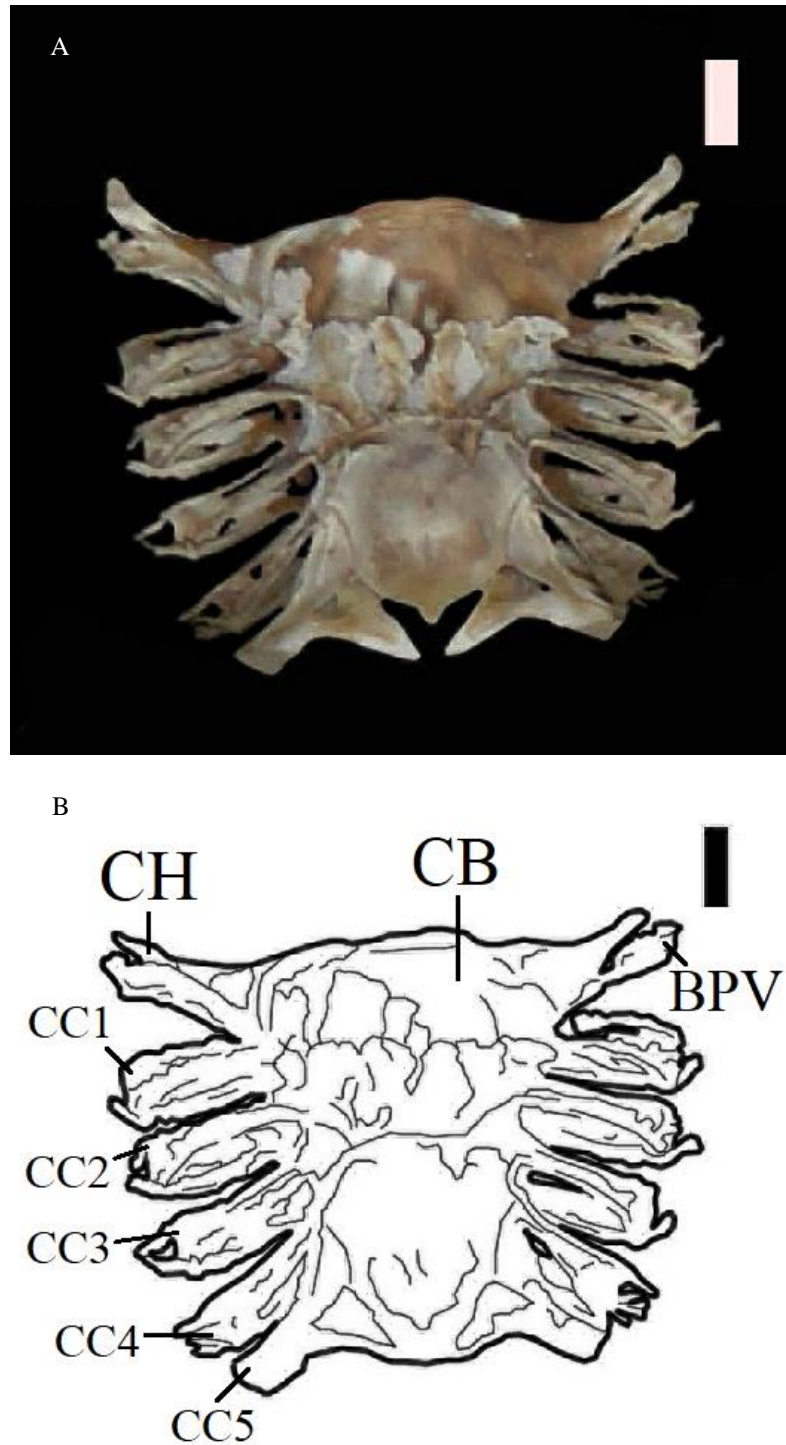
3.1.1.3.4 Arco branquial (figura 26)

O arco branquial é composto pelas cartilagens basibranquial, epibranquiais e ceratobranquiais, possui uma forma quadrangular, achatada dorso-ventralmente. O arco branquial se localiza posteriormente ao arco hioide e ao crânio e se articula com a porção ventral da sinarcual.

A cartilagem basibranquial está situada na linha mediana do arco branquial; na margem externa se articulam as barras pseudohioide dorsal e ventral, as cartilagens epibranquiais e ceratobranquiais e a cartilagem hiomandibular. A cartilagem basibranquial possui forma oval, achatada dorso-ventralmente; na porção posterior possui um prolongamento pontiagudo, orientado antero-posteriormente. A porção anterior da basibranquial possui a largura maior do que a porção posterior, e quase faz contato com a cartilagem de Meckel no arco mandibular.

As cartilagens epibranquiais e ceratobranquiais estão dispostas em cinco pares cada uma e possuem forma triangular achatada dorso-ventralmente. Essas cartilagens sustentam raios branquiais, exceto as últimas (quintas) unidades de cada tipo. A porção posterior das últimas cartilagens epibranquial e ceratobranquial se articula com os côndilos do processo escapular da cintura peitoral, na porção anterior e interior da mesma. Os primeiros pares de cartilagem epibranquial e ceratobranquial, a porção interna deles está fusionada com as barras pseudohioide dorsal e ventral, respectivamente.

Figura 26: Foto (A) e desenho (B) da superfície ventral dos arcos hioide e branquial do espécime 548. BPV – Barra pseudohioide ventral; CB – Cartilagem basibrânquial; CC1-5 – Cartilagens ceratobranquiais. Escala: 1 cm.



Fonte: A autora, 2021.

3.1.1.3.5 Cintura peitoral (figuras 27 e 28)

A cintura peitoral é composta pela supraescapular, processo escapular e cartilagem coracoidea; todos esses elementos estão fusionados entre si. A cintura peitoral sustenta as nadadeiras peitorais na margem externa, na região dos côndilos; possui forma de um anel retangular, está localizada transversalmente à coluna vertebral e está sempre em contato com a mesma.

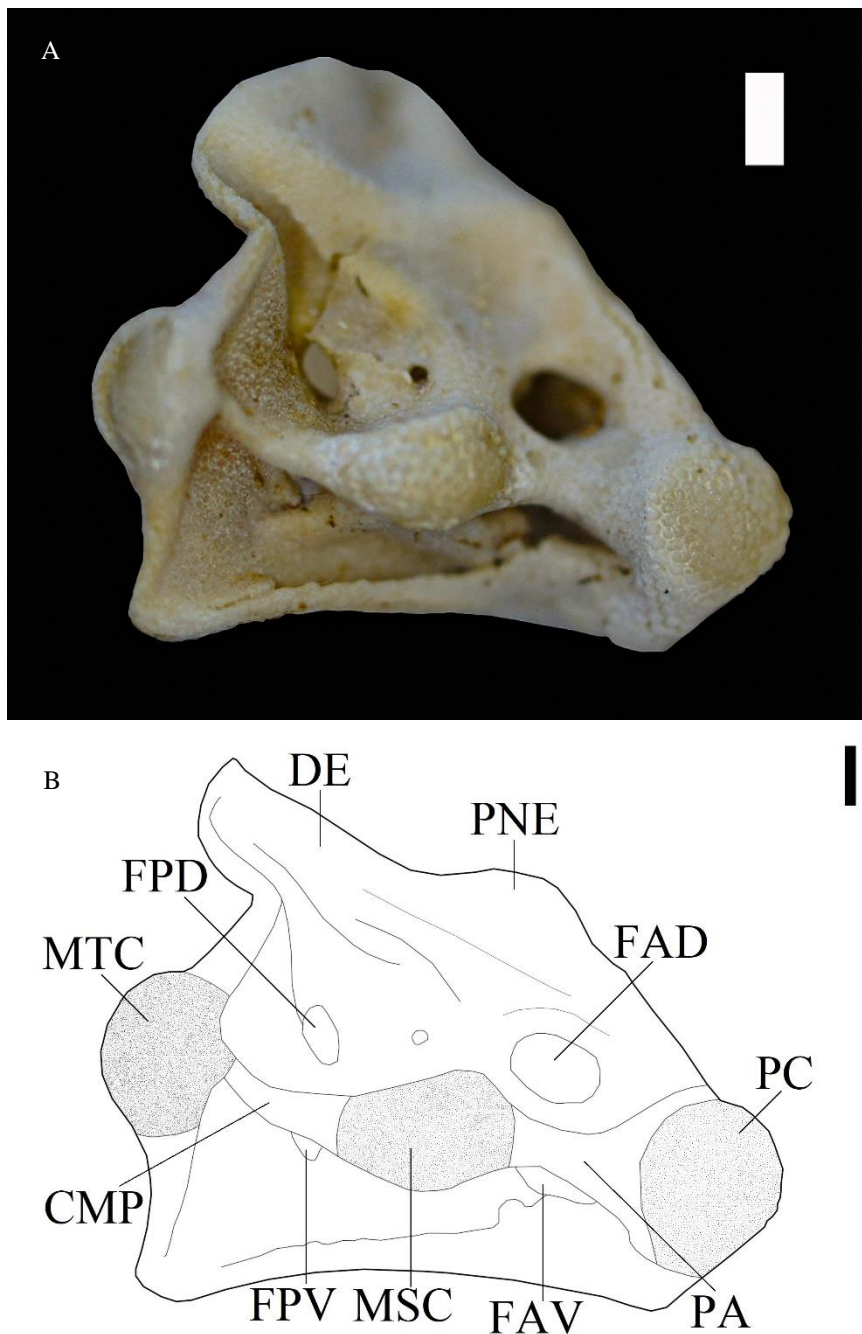
A supraescapular (SE) está situada na porção dorsal da cintura; é achatada dorso-ventralmente e possui formato de barra. A supraescapular possui dois segmentos em sua porção mediana: o segmento anterior e o segmento posterior; ambos os segmentos possuem uma forma triangular, sendo que o anterior tem a extremidade arredondada e é maior do que o posterior; eles também são achatados dorso-ventralmente.

Entre as extremidades da supraescapular e da cartilagem coracoidea, está localizado o processo escapular (PE). O processo escapular é orientado antero-posteriormente, bem desenvolvido e em vista lateral possui formato de trapézio. Na porção anterior e interna do processo há dois côndilos que se articulam com as últimas cartilagens epibrânquiais e ceratobrânquiais. Na superfície dorsal do processo há uma ponte chamada de ponte escapular (PNE), e posteriormente à mesma há uma depressão chamada de depressão escapular (DE); ambas se estendem até as extremidades antero-posteriores do processo.

Na margem externa do processo existem os três côndilos - dispostos em uma unidade cada um e orientados lateralmente (CARRIER *et al.*, 2004), o que é considerado um estado derivado (AFONSO; GALLO, 2001) - que sustentam e se articulam com a nadadeira peitoral nas estruturas de base (AFONSO; GALLO, 2001): o procôndilo (PC), que se articula com o propterígio peitoral, é o maior dos três e o localizado mais anteriormente; o mesocôndilo (MSC), que se articula com o mesopterígio peitoral, localiza-se posteriormente ao procôndilo e anteriormente ao metacôndilo; e o metacôndilo (MTC), que se articula com o metapterígio peitoral, é o côndilo situado mais posteriormente dos três côndilos e está situado posteriormente ao mesocôndilo. Entre o procôndilo e o mesocôndilo há a ponte anterior (PA), que liga ambos, e entre o mesocôndilo e o metacôndilo há a crista mesopterigiana (CMP), que faz a conexão entre ambos. Na porção lateral do processo ocorrem forames e fenestras, de onde emergem nervos, músculos e artérias. Existem também as fenestras antero-dorsal (FAD) e postero-dorsal (FPD), que estão localizadas superiormente aos côndilos laterais, e as fenestras antero-ventral (FAV) e postero-ventral (FPV), que estão localizadas inferiormente a esses côndilos (AFONSO; GALLO, 2001).

A cartilagem coracoidea (CCR) está localizada na porção ventral da cintura, é achatada dorso-ventralmente, possui formato de barra e largura maior do que o comprimento. Na porção ventral da coracoidea há um sulco interno.

Figura 27: Foto (A) e desenho (B) da vista lateral da cintura peitoral do espécime 548. CMP – Crista mesopterigiana; DE – Depressão escapular; FAD – Fenestra antero-dorsal; FAV – Fenestra antero-ventral; FPV – Fenestra postero-ventral; MSC – Mesocôndilo; MTC – Metacôndilo; PA – Ponte anterior; PC – Procôndilo; PNE – Ponte escapular. Escala: 1 cm.



Fonte: A autora, 2021.

3.1.1.3.6 Nadadeira peitoral (figuras 28 e 29)

A nadadeira é composta pelas estruturas de sustentação da nadadeira, chamadas placas basais, que são o propterígio peitoral (PPT), mesopterígio peitoral (MST) e metapterígio peitoral (MPT), e pelos raios da nadadeira, que são orientados lateralmente; todas essas estruturas estão articuladas entre si. As placas sustentam os raios da peitoral, os quais se estendem por toda a extensão da nadadeira. A peitoral possui um formato triangular e é achatada dorso-ventralmente.

O propterígio é a estrutura na porção mais anterior da nadadeira, possui formato de barra achatada dorso-ventralmente, a margem interna é achatada lateralmente e o comprimento é maior do que a largura. A porção anterior do propterígio é segmentada (quatro segmentações). O propterígio possui uma curvatura e um sulco internos por toda a extensão e quase está em contato com a margem externa das cartilagens anterorbitais (SHIRAI, 1996; BRITO *et al.*, 2013).

O mesopterígio não é segmentado e é a menor das estruturas de suporte; localiza-se e se articula posteriormente ao propterígio e anteriormente ao metapterígio, estando situado na porção mediana da peitoral, possui formato oval e é achatado dorso-ventralmente. Posteriormente ao mesopterígio e anteriormente ao metapterígio um raio da nadadeira se insere diretamente no processo escapular da cintura peitoral (BRITO *et al.*, 2013).

O metapterígio está situado na porção mais posterior da peitoral; possui formato de barra achatada lateralmente, uma curvatura interna por todo o seu comprimento e sulcos internos, de onde se inserem músculos e nervos. A porção mais posterior é segmentada.

Figura 28: Foto (A) e desenho (B) da superfície dorsal da cintura e nadadeiras peitorais do espécime 548. CCR – Cartilagem coracoidea; MST – Mesopterégio peitoral; MPT – Metapterégio peitoral; PE – Processo escapular; PPT – Propterégio peitoral; SE - Supraescapular. Escala: 3 cm.

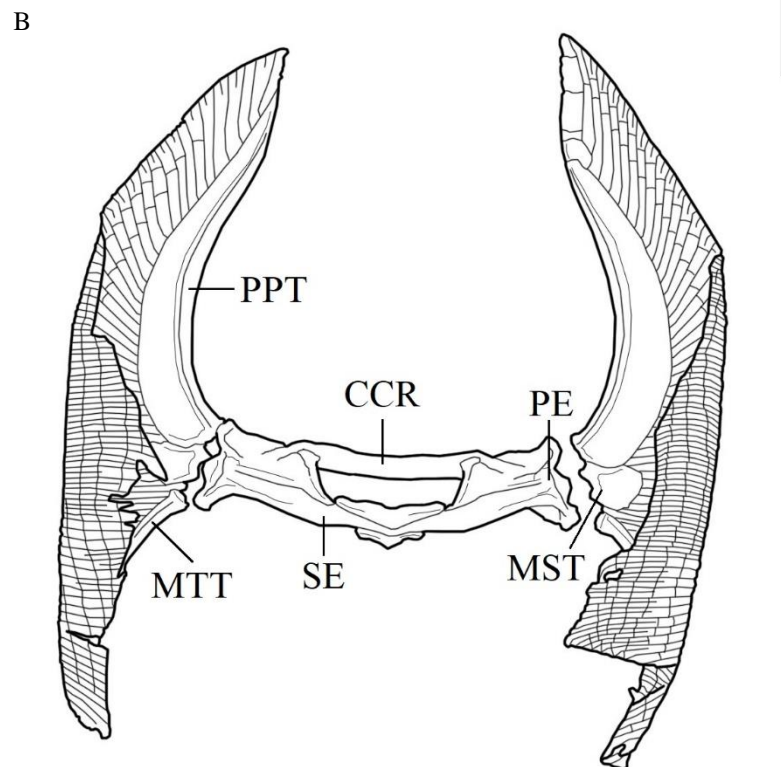
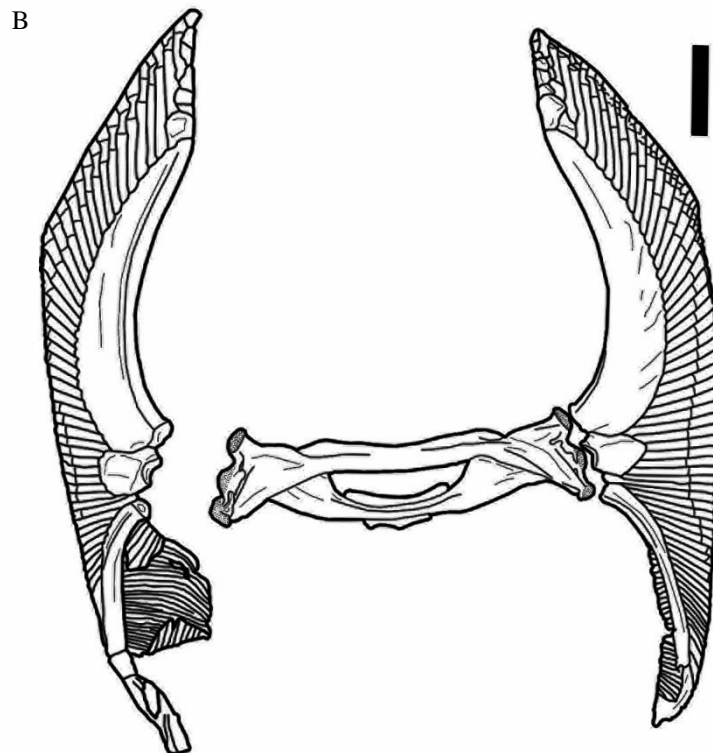


Figura 29: Foto (A) e desenho (B) da superfície ventral da cintura e nadadeiras peitorais do espécime 548. Escala: 3 cm.



3.1.1.3.7 Cintura pélvica (figuras 30 e 31)

A cintura pélvica é composta pela barra puboisquiática (BPI), processo pré-pélvico lateral (PRL), processo ilíaco (PIL) e processo isquial (PIS); esses processos estão fusionados nas extremidades da barra. E na base dos três processos há o forame obturador, disposto em três orifícios de tamanho reduzido. A cintura pélvica está localizada posteriormente às vértebras monospondílicas da coluna vertebral.

A barra puboisquiática possui forma de barra achatada dorso-ventralmente e uma acentuada curvatura por sua extensão. A porção dorsal da barra se articula com a porção ventral da coluna vertebral, e a barra está situada transversalmente à mesma. As extremidades da barra estão orientadas dorso-ventralmente, e na porção ventral da extremidade há a faceta articular para o metapterígio pélvico. A largura da barra é muito maior do que o comprimento.

Na porção anterior das extremidades da barra se situa o processo pré-pélvico lateral; é orientado anteriormente, possui forma triangular achatada dorso-ventralmente e é bem desenvolvido. A parte pontiaguda é a porção mais anterior do processo pré-pélvico lateral. Orientado dorsalmente e localizado posteriormente ao processo pré-pélvico lateral, localiza-se o processo ilíaco, o qual possui forma oval, é achatado lateralmente e bem desenvolvido. Inferior e lateralmente na margem interna do processo ilíaco há o processo isquial, que está orientado antero-posteriormente.

3.1.1.3.8 Nadadeira pélvica (figuras 30 e 31)

A nadadeira é composta pelo propterígio pélvico (PPL), metapterígio pélvico (MPL) e raios da nadadeira, os quais se estendem por toda a extensão da mesma. Os raios estão orientados lateralmente e a nadadeira possui uma forma triangular, e ela está posteriormente à cintura pélvica, articulada à mesma na barra puboisquiática.

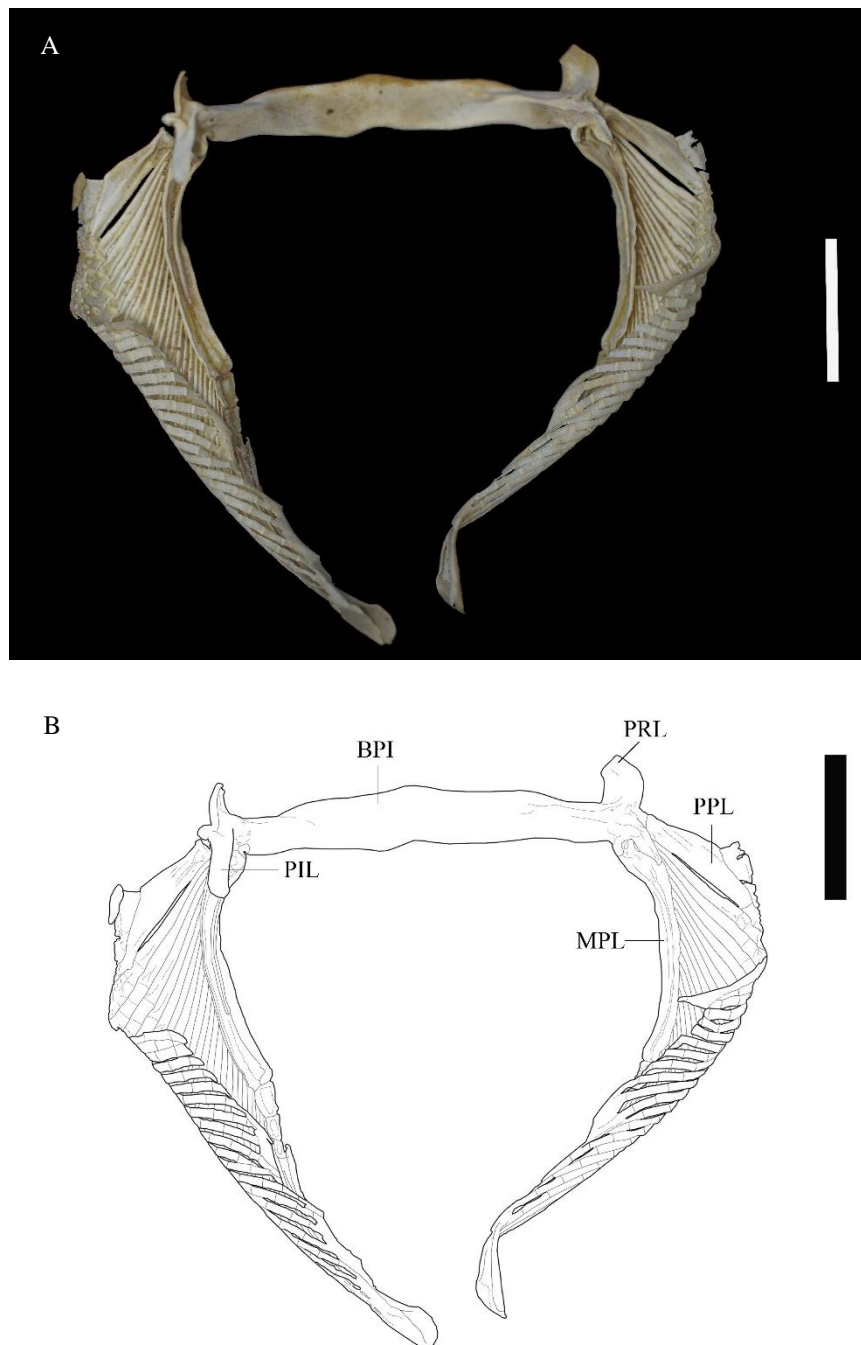
O propterígio pélvico se localiza na margem externa da nadadeira; possui formato retangular achatado dorso-ventralmente, sendo que a extremidade externa possui uma leve forma pontiaguda, e é segmentado (quatro segmentos) na porção mais posterior. A porção anterior do propterígio pélvico se articula no processo isquial e com o metapterígio pélvico.

O metapterígio pélvico possui formato de barra e um sulco interno ao longo do comprimento, e se localiza na margem interna da nadadeira. A porção anterior do metapterígio se articula com o processo isquial e com o propterígio pélvico, e a porção posterior é

segmentada (quatro segmentos). O metapterígio se articula na barra puboisquiática pela faceta articular para o metapterígio pélvico (FAT).

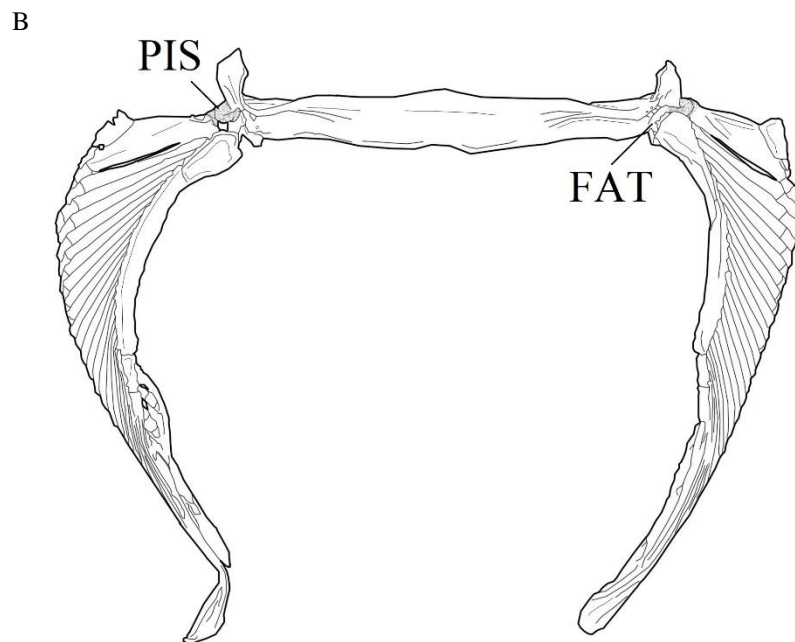
Quando o indivíduo é fêmea, o metapterígio é segmentado, ao contrário do que acontece com indivíduos machos: no lugar das segmentações finais está o local de articulação do *clasper*.

Figura 30: Espécime 548 - Foto (A) e desenho (B) da superfície dorsal da cintura e nadadeiras pélvicas. BPI – Barra puboisquiática; MPL – Metapterígio pélvico; PIL – Processo ilíaco; PPL – Propterígio pélvico; PRL – Processo pré-pélvico lateral. Escala: 3 cm.



Fonte: A autora, 2021.

Figura 31: Espécime 548 - Foto (A) e desenho (B) da superfície ventral da cintura e nadadeiras pélvicas. FAT – Faceta articular para o metapterígio pélvico; PIS – Processo isquial. Escala: 3 cm.



Fonte: A autora, 2021.

3.1.1.3.9 Coluna vertebral (figura 32)

A coluna vertebral é composta pela sinarcual (constituída de apenas uma unidade, característico desse grupo), a qual é a principal estrutura, uma fusão de várias vértebras; intersinarcual e vértebras monospondílicas e diplospondílicas. A coluna se localiza posteriormente ao crânio e aos arcos hiomandibular e hioide, aos quais ela está articulada.

A sinarcual se localiza posteriormente ao crânio; a porção ventral se articula com a porção dorsal do arco branquial, e a porção posterior se articula com a porção anterior da intersinarcual. Possui forma de pirâmide e o comprimento é maior do que a largura, estendendo-se até a cartilagem intersinarcual. A porção mais anterior da sinarcual é delimitada pelo processo odontoide, o qual é bifurcado. Posteriormente ao processo odontoide se localiza o colar occipital. Posterior e lateralmente ao colar occipital está situado o par de extensões laterais, que se articula com o crânio abaixo da superfície articular nos côndilos occipitais.

Na porção dorsal da sinarcual se localiza o septo intermuscular anterior, o qual é orientado dorsalmente; o septo se estende do processo odontoide até a supra-escápula. Ventralmente ao septo se localiza o suporte lateral, o qual está fusionado ao mesmo. Posteriormente ao septo localizam-se a lâmina escapular, na porção anterior da supra-escápula, a qual vai afunilando na direção posterior e possui formato laminar, estando fusionada ao septo, e a supra-escápula ventralmente à lâmina, a qual está fusionada com a sinarcual (CARRIER *et al.*, 2004) e possui maior largura na porção posterior. Ao longo da estrutura da sinarcual, apresentam-se várias cristas lateralmente, e aproximadamente na porção mediana da parede da sinarcual, ocorre uma estrutura orientada dorsalmente: a crista lateral, que possui forma de trapézio e é achatada lateralmente.

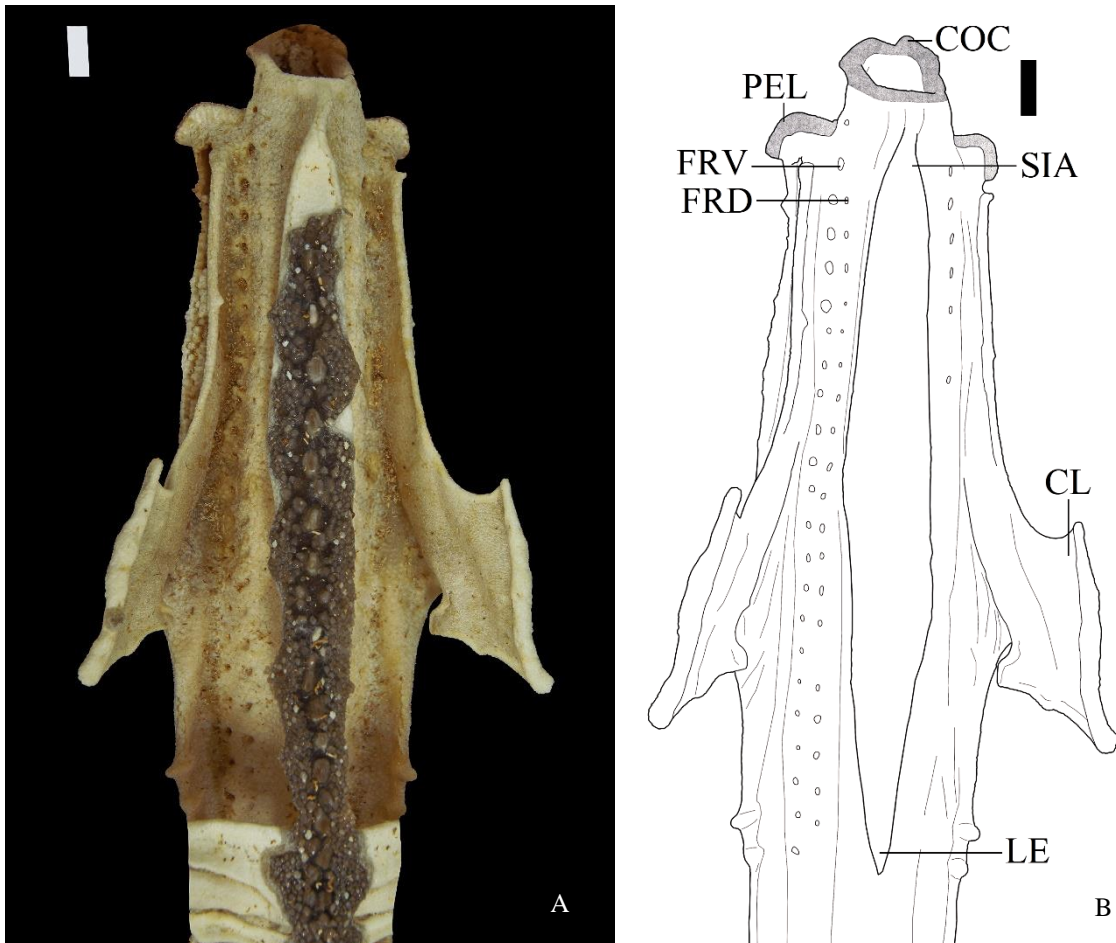
Por todo o comprimento da sinarcual (do processo odontoide até a supraescápula), verificam-se vários forames, os quais são dos nervos espinhais; emergem e se distribuem pelos canais do nervo espinhal. Eles estão dispostos em duas fileiras: forames espinhais da raiz dorsal e ventral; a fileira dorsal tem os forames da raiz dorsal, e a fileira ventral possui os forames da raiz ventral. O canal dos nervos espinhais se localiza entre essas fileiras. Mais ao centro na superfície ventral da sinarcual há um par de forames basais.

A intersinarcual é o fusionamento de três vértebras da coluna vertebral, que se articula com a sinarcual, o encaixe da cintura peitoral e o restante da coluna; separa a sinarcual das vértebras monospondílicas. A intersinarcual está localizada posteriormente à sinarcual.

A coluna vertebral propriamente dita possui as vértebras monospondílicas e diplospondílicas. As vértebras monospondílicas estão situadas posteriormente à intersinarcual e se estendem até a cintura pélvica. As vértebras diplospondílicas estão situadas posteriormente

à cintura pélvica e se estendem até o fim do comprimento total na nadadeira caudal, reduzindo de tamanho.

Figura 32: Foto (A) e desenho (B) da superfície dorsal da sinarcual do espécime 548. CL – Crista lateral; COC – Colar occipital; FRD – Forames da raiz dorsal; FRV – Forames da raiz ventral; LE – Lâmina escapular; PEL – Par de extensões laterais; SIA – Septo intermuscular anterior. Escala: 1 e 3 cm.



Fonte: A autora, 2021.

3.1.2 *Pseudobatos percellens*

Euselachii Hay, 1902

Neoselachii Compagno, 1977

Batoidea sensu Compagno (1973)

Rhinopristiformes Last *et al.* (2016)

Rhinobatidae Bonaparte, 1835

***Pseudobatos* Last *et al.* (2016)**

***Pseudobatos percellens* (Walbaum, 1792)**

Holótipo: sem holótipo conhecido.

Distribuição geográfica: Atlântico Oeste, do Caribe ao Brasil, e possivelmente além sul ao norte da Argentina. Atlântico Leste, águas tropicais da África Oeste.

Sinonímia: *Raja percellens* Walbaum, 1792

Rhinobatos percellens (Walbaum, 1792)

Rhinobatus percellens (Walbaum, 1792)

Rhinobatus undulatus Olfers, 1831

Rhinobatus glaucostictos Olfers, 1831

Rhinobatus stellio Jordan & Rutter, 1897

Diagnose emendada: narinas mais curtas, sem tubérculos alargados na ponta do rostro. Cinza oliva, marrom avermelhado ou marrom chocolate. Área pálida translúcida em cada lado dos cumes rostrais. Pontos ou manchas marrom-escuros nos lados. Superfície ventral amarelada, acinzentada pálida ou branco escura, ponta do rostro com uma mancha escura mais ou menos conspícua. Dois raios da nadadeira peitoral inseridos diretamente no processo escapular da cintura peitoral.

3.1.2.1 Descrição da morfologia externa dos espécimes adultos 546 (figura 33) e 547 – vista dorsal

Figura 33: Espécime macho 546 de *P. percellens*, vista dorsal. Escala: 5 cm.



Fonte: A autora, 2016.

A coloração da porção dorsal é amarronzada uniforme. O disco tem forma triangular, sendo que a largura é menor do que o comprimento (largura é aproximadamente $7/10$ do comprimento). A estrutura do rostro é bem evidente. Os espiráculos são bem desenvolvidos, possuem abertura com forma retangular e estão localizados posteriormente às órbitas. O comprimento do espiráculo é aproximadamente $1/10$ da distância interespiracular.

Aproximadamente na linha mediana do comprimento total ocorre uma fileira de denticulos, os quais são bem desenvolvidos, assim como os denticulos posteriormente (separados por essa fileira) e ao redor das órbitas. Os olhos estão dispostos na superfície dorsal e possuem forma circular; o comprimento do olho é cerca de $1/5$ da distância interorbital.

As nadadeiras peitorais possuem o comprimento maior do que a largura (largura é aproximadamente $3/10$ do comprimento), sendo bem desenvolvidas em relação às outras nadadeiras. Posteriormente às peitorais, há as nadadeiras pélvicas; o comprimento da pélvica é aproximadamente $3/5$ do comprimento da peitoral. O comprimento da nadadeira pélvica é maior do que a largura (largura é cerca de $3/10$ do comprimento). Na superfície dorsal, após as nadadeiras pélvicas, há as duas nadadeiras dorsais, as quais são menores do que as peitorais e as pélvicas; o comprimento das nadadeiras dorsal é aproximadamente $1/5$ do comprimento da peitoral e cerca de $2/5$ do comprimento da pélvica. A primeira dorsal possui a altura um pouco menor do que a da segunda (é cerca de $9/10$).

Posteriormente às nadadeiras dorsais se situa a nadadeira caudal, o começo estando próximo à segunda dorsal; não ocorre o ferrão. A cauda possui o comprimento consideravelmente maior do que a largura (largura é aproximadamente $1/10$ do comprimento). O comprimento caudal é metade do comprimento total.

3.1.2.1.1 Variações intraespecíficas

O espécime 546 tem a primeira nadadeira dorsal com o comprimento um pouco maior do que a segunda dorsal (comprimento da segunda é aproximadamente $9/10$ da primeira), e a altura da primeira dorsal é aproximadamente $9/10$ da altura da segunda dorsal. O espécime 547 possui a primeira dorsal com comprimento menor do que o da segunda (aproximadamente $9/10$).

3.1.2.2 Descrição da morfologia externa dos espécimes adultos 546 (figura 34) e 547 – vista ventral

Figura 34: Espécime macho 546 de *P. percellens*, vista ventral. Escala: 5 cm.



Fonte: A autora, 2016.

O padrão da coloração na porção ventral é bege uniforme. Na porção anterior, após o rostró, localizam-se as abas nasais; a distância entre as abas é aproximadamente $2/5$ da distância pré-nasal. Depois das abas nasais está a boca, que tem a largura maior do que o comprimento; a largura da boca é aproximadamente $3/10$ da distância pré-oral. Posteriormente à boca se localiza a cesta branquial, que tem cinco aberturas branquiais organizadas em duas fileiras de brânquias. A distância entre o primeiro par de fendas branquiais é maior do que a distância entre o quinto par de fendas branquiais (distância entre o quinto par é aproximadamente $7/10$ da distância entre o primeiro par).

O *clasper* é bem desenvolvido e em ambos os exemplares ultrapassa o limite posterior da nadadeira pélvica, indicando que são espécimes adultos. Ele está localizado junto às nadadeiras pélvicas, na sua extremidade posterior; portanto, está um pouco atrás da cloaca. Os *claspers* são estruturas reprodutivas condutoras do esperma para facilitar a fertilização interna (CARRIER *et al.*, 2004). O formato é tubular achatado dorso-ventralmente e bem alongado no comprimento, característico da espécie (CARRIER *et al.*, 2004). A glândula é a porção mais posterior dessa estrutura e a parte mais larga do *clasper*; é achatada lateralmente e tem formato oval (CARRIER *et al.*, 2004). Na glândula há pequenas dobras, que provavelmente auxiliam o macho a deixar o *clasper* inserido na cloaca da fêmea na hora da cópula (POUGH *et al.*, 2008).

3.1.2.3 Descrição da morfologia interna dos espécimes adultos 546 e 547

3.1.2.3.1 Crânio (figuras 35 e 36)

O crânio possui forma triangular e é achatado dorso-ventralmente. O comprimento é maior do que a largura. A largura máxima é delimitada pelas cartilagens anteorbitais (CAN) e o comprimento máximo é delimitado pelo processo pré-orbital (PPR, porção anterior) e pela superfície articular (SA, porção posterior). A região ventral do crânio é mais plana do que as outras regiões.

Na parte mais anterior do crânio está o processo pré-orbital; ele é muito desenvolvido antero-posteriormente, com o comprimento sendo muito maior do que a largura. Na sua porção dorsal tem uma abertura que começa do meio do comprimento do processo pré-orbital e se estende até as cápsulas nasais (CN), terminando em uma forma ovalada. Seguidamente ao processo pré-orbital se situa o septo interno (SPI), na linha mediana do crânio. Ele possui uma forma retangular achatada dorso-ventralmente e separa, dorsalmente, a região óptica e separa, ventralmente, as cápsulas nasais. Ventral e lateralmente ao septo interno ocorre o par de forames da artéria carótida interna (FACI).

As cápsulas nasais possuem forma oval, são estendidas lateralmente e achatadas dorso-ventralmente. Elas possuem largura maior do que o comprimento. Na parte interna das cápsulas há duas cartilagens: a cartilagem nasal interna (CNI, mais anterior) e a cartilagem nasal externa (CNE, mais posterior). Essas cartilagens reforçam as abas nasais. As cápsulas nasais estão fusionadas ao septo interno e são orientadas ventralmente. Articuladas às cápsulas nasais estão as cartilagens anteorbitais. Elas possuem uma forma meio triangular, são achatadas lateralmente e orientadas antero-posteriormente. A parte externa da cartilagem anteorbital está próxima à margem interna e à porção anterior do propterígio peitoral, quase fazendo contato com o mesmo.

Na porção dorsal do septo, na sua linha mediana, há a fontanela craniana (FC). Ela possui formato de gota, com a parte anterior mais afunilada e a porção posterior se alarga. Um pouco antes da fontanela ocorre um pequeno forame, também na linha mediana do septo. Posteriormente à fontanela, na porção mais posterior do crânio, há os forames endolinfáticos (FE) e perilinfáticos (FP); os pares do endolinfáticos estão localizados antes dos pares dos perilinfáticos. Estes forames estão na região da fossa parietal (FPA), a qual é levemente afundada.

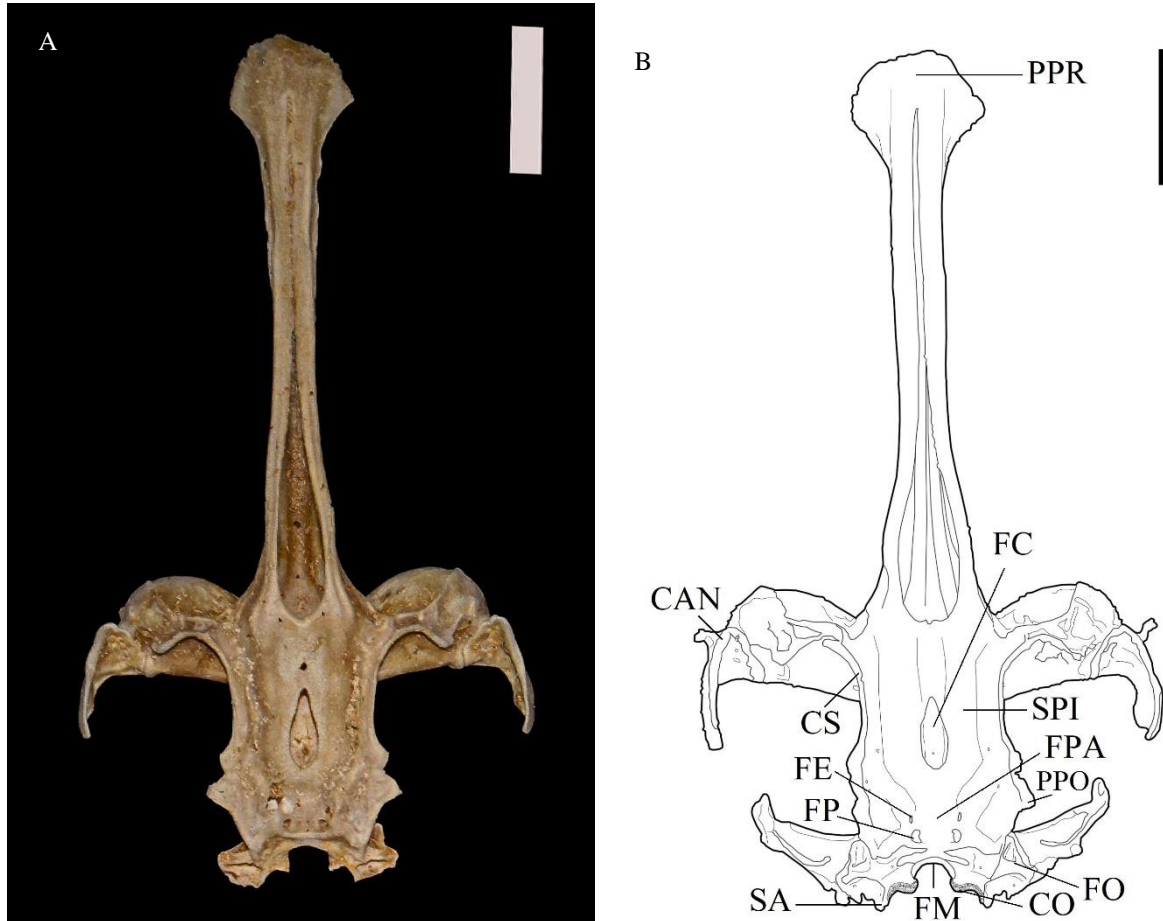
Posteriormente às cápsulas nasais, na porção dorsal do septo, localiza-se a região óptica, que tem o comprimento maior do que a largura. Na região óptica ocorre a crista supra-orbital (CS); ela está fusionada às cápsulas nasais na porção anterior. A crista é quase uma continuação da cartilagem anterorbital e tem uma forma contorcida, estendendo-se pela região óptica (delimitando-a) até o processo pós-orbital (PPO). O processo pós-orbital se localiza posteriormente à região óptica, é orientado lateralmente e é bifurcado. Tanto a crista supra-orbital quanto o processo pós-orbital estão situados na margem externa do septo interno.

A região lateral do crânio abriga um grande número de forames da superfície lateral do corpo. O forame mais anterior é o forame anterior da veia cerebral; posteriormente ao mesmo, localiza-se o forame do nervo óptico. Após o forame do nervo óptico, um pouco mais superiormente, situa-se o forame do nervo oculomotor. Inferiormente ao forame do nervo oculomotor, localiza-se o forame da artéria espiracular eferente. Posteriormente ao forame da artéria espiracular eferente e ao forame do nervo oculomotor, situa-se o forame da veia intercerebral. Após o forame da veia intercerebral, está localizado o forame do ramo hiomandibular do nervo facial. E posteriormente ao forame do ramo hiomandibular do nervo facial, há a fissura orbital (FO), inferiormente ao processo pós-orbital.

Na porção mais posterior do crânio se localiza o forame magno (FM), que é o forame da medula espinhal. Lateralmente a ele, situa-se o forame do nervo vago. Inferiormente ao forame magno está a superfície articular, que é a porção mais posterior do crânio e que se articula com a coluna vertebral, no processo odontoide. Mais externa e lateralmente à superfície articular, há os côndilos occipitais (CO), que justamente fazem o reforço da articulação com a coluna vertebral.

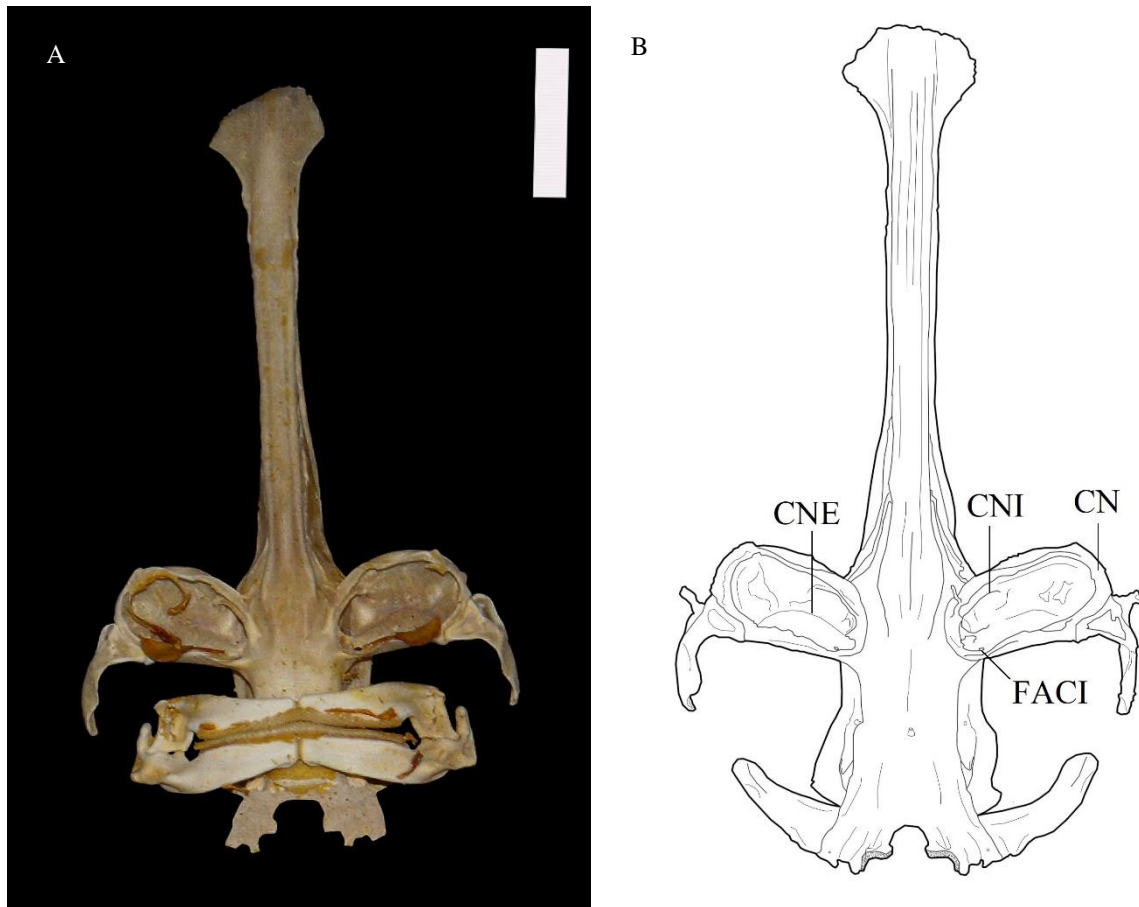
Na porção mais posterior do crânio, ventro-lateralmente, há as facetas hiomandibular e da barra pseudohioide dorsal. E um pouco antes das mesmas, há as facetas articulares, as quais se articulam ventralmente com a mandíbula e o arco hioide.

Figura 35: Foto da superfície dorsal do crânio (A) do espécime 547 e desenho do crânio superfície dorsal (B) do espécime 546. CAN – Cartilagem anterorbital; CO – Cêndilos occipitais; CS – Crista supraorbital; FC – Fontanela craniana; FE – Forames endolinfáticos; FM – Forame magno; FO – Fissura orbital; FP – Forames perilinfáticos; FPA – Fossa parietal; PPO – Processo pós-orbital; PPR – Processo pré-orbital; SA – Superfície articular; SPI – Septo interno. Escala: 3 cm.



Fonte: A autora, 2021.

Figura 36: Foto da superfície ventral do crânio (A) do espécime 547 e desenho do crânio superfície ventral (B) do espécime 546. CN – Cápsulas nasais; CNE – Cartilagem nasal externa; CNI – Cartilagem nasal interna; FACI – Forames da artéria carótida interna. Escala: 3 cm.



Fonte: A autora, 2021.

3.1.2.3.2 Arcos mandibular e hiomandibular (figura 37)

O arco mandibular é constituído pelo palato quadrado e pela cartilagem de Meckel, e o arco hiomandibular é composto pela cartilagem hiomandibular. O arco hiomandibular está situado após o arco mandibular. A porção dorsal do arco mandibular se articula com a porção ventral do crânio e a margem interna do arco hiomandibular se articula com a lateral do crânio, na porção mais posterior.

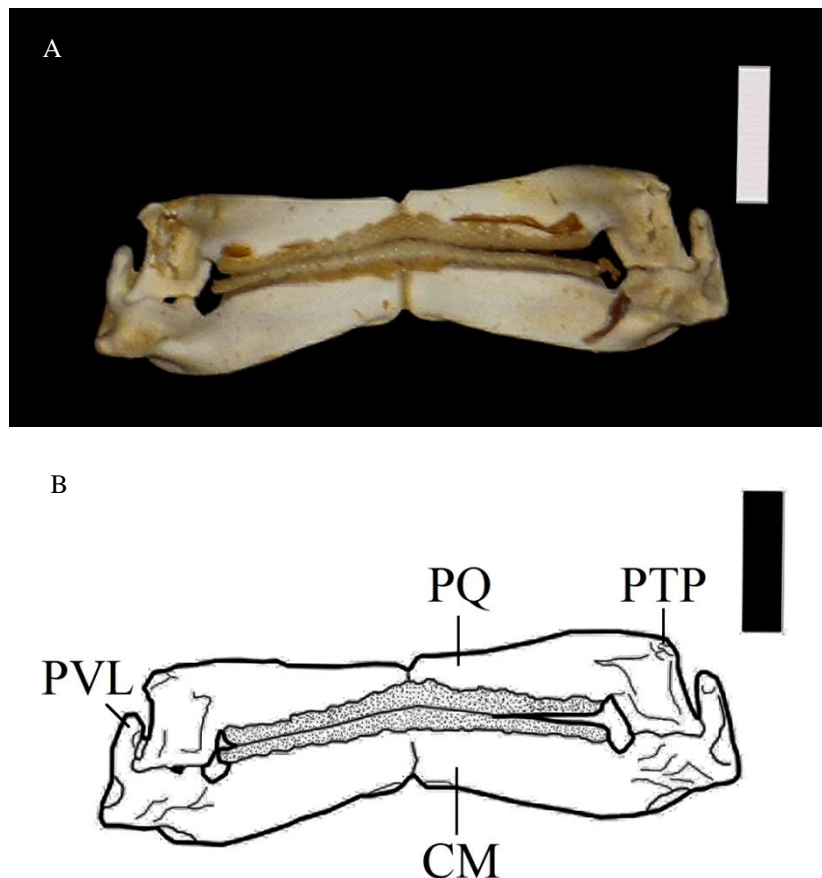
O palato quadrado compõe a porção anterior do arco mandibular. Ele possui formato de barra e é achatado dorso-ventralmente. O palato faz a articulação com a cartilagem de Meckel, em sua porção anterior, e possui largura maior do que o comprimento. O palato quadrado tem em suas extremidades anteriores duas protuberâncias, as quais são os processos triangulares posteriores; eles são orientados antero-posteriormente, possuem formato pontiagudo e são as estruturas que se articulam com a cartilagem de Meckel.

A cartilagem de Meckel está localizada posteriormente ao palato quadrado e articulada ao mesmo. Ela possui formato de barra achatada dorso-ventralmente, largura maior do que o comprimento e a porção central é um pouco côncava. As extremidades da cartilagem são protuberâncias, as quais são os processos ventrolaterais; eles são orientados antero-posteriormente. A cartilagem de Meckel se articula com a cartilagem hiomandibular, na porção anterior.

Essa espécie tem a dentição igual para ambos os sexos. Sua dentição é monocúspide, com a cúspide ampla e arredondada, e a coroa é lisa com uma forma meio retangular. Os dentes da região distal são menores do que a dentição da parte mais externa (RANGEL *et al.* 2014).

A cartilagem hiomandibular tem forma triangular achatada dorso-ventralmente; a parte mais estreita é a porção anterior e mais externa. Em sua porção dorsal, há uma protuberância orientada dorsalmente.

Figura 37: Foto (A) e desenho (B) da superfície ventral dos arcos mandibular e hiomandibular do espécime 547. CM – Cartilagem de Meckel; PQ – Palatoquadrado; PTP – Processo triangular posterior; PVL – Processos ventrolaterais. Escala: 1 cm.



3.1.2.3.3 Arco hioide (figura 38)

O arco hioide é composto pelas barras pseudohioide ventral (BPV) e dorsal. As barras pseudohioides possuem formato retangular e são achatadas dorso-ventralmente. As margens internas das barras se articulam com a lateral da cartilagem basibrânquial do arco branquial. As barras pseudohioides se localizam após às cartilagens hiomandibulares e elas quase estão em contato, uma vez que a angulação entre elas é bastante aguda. As barras pseudohioides sustentam raios branquiais.

A barra pseudohioide dorsal é similar à primeira cartilagem epibrânquial e está articulada à mesma. A barra possui um protuberância orientada dorsalmente e se articula com a porção posterior do crânio, na faceta da barra pseudohioide dorsal. A barra pseudohioide ventral é similar à primeira cartilagem ceratobrânquial e está articulada à mesma.

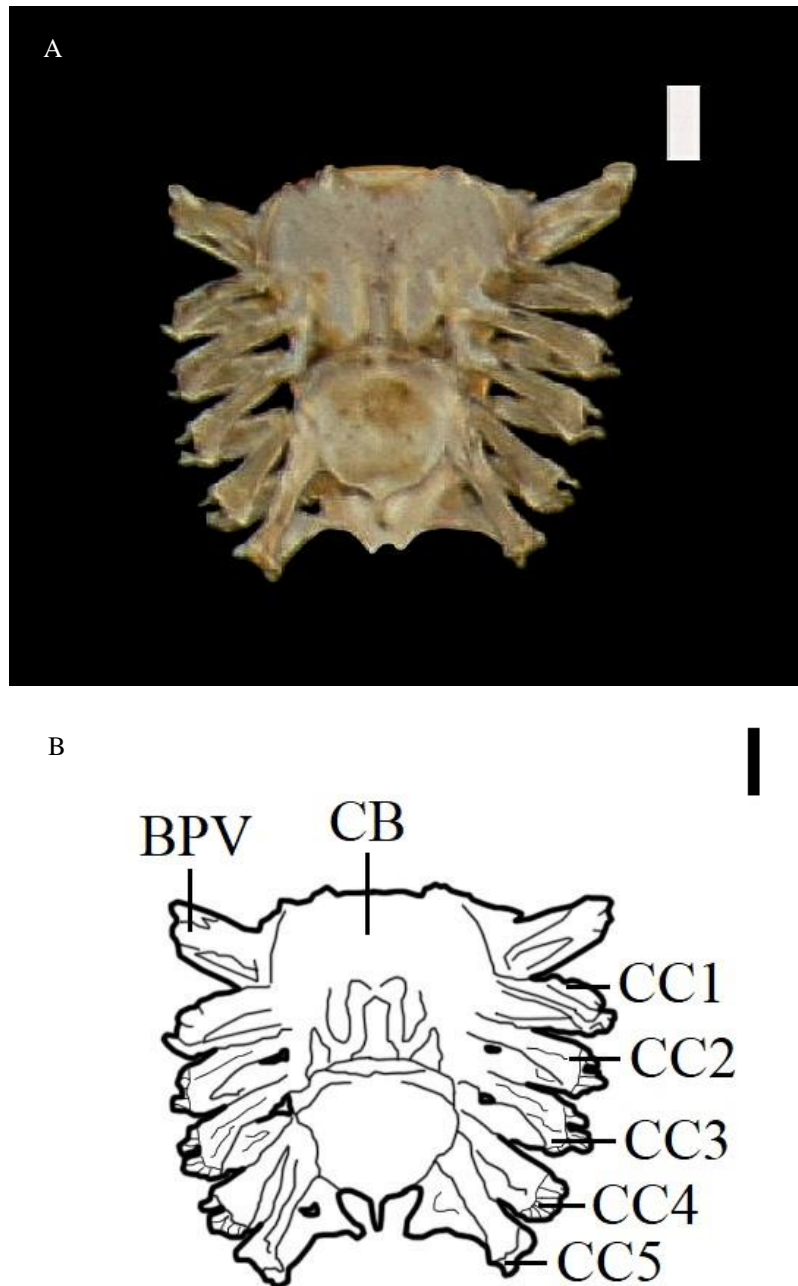
3.1.2.3.4 Arco branquial (figura 38)

O arco branquial é constituído pelas cartilagens basibrânquial (CB), epibrânquiais e ceratobrânquiais (CC). Ele está situado após o arco hioide e se articula com a porção ventral da sinarcual da coluna vertebral.

A cartilagem basibrânquial se situa na linha mediana do comprimento total e do arco branquial. Ela possui uma forma oval achatada dorso-ventralmente, e na sua porção posterior existe um prolongamento pontiagudo, orientado antero-posteriormente. A porção anterior da basibrânquial tem a largura maior do que a porção posterior, e quase está em contato com a cartilagem de Meckel. As cartilagens epibrânquiais e ceratobrânquiais estão articuladas na lateral da basibrânquial, e na margem externa se articulam as barras pseudohioide dorsal e ventral e a cartilagem hiomandibular.

As cartilagens epibrânquiais e ceratobrânquiais estão dispostas em cinco pares cada uma. Elas possuem formato triangular achatado dorso-ventralmente. Essas cartilagens sustentam raios branquiais, exceto a quinta cartilagem, que tem sua porção posterior articulada com os côndilos da porção interior da cintura peitoral. A porção interna do primeiro par de cartilagens epibrânquiais está fusionada com a barra pseudohioide dorsal, e a porção interna do primeiro par de cartilagens ceratobrânquiais está fusionada com a barra pseudohioide ventral.

Figura 38: Foto (A) e desenho (B) da superfície ventral dos arcos hioide e branquial superfície ventral do espécime 547. BPV – Barra pseudohioide ventral; CB – Cartilagem basibrânquial; CC1-5 – Cartilagens ceratobranquiais. Escala: 1 cm.



Fonte: A autora, 2021.

3.1.2.3.5 Cintura peitoral (figuras 39 à 41)

A cintura peitoral é composta pela supraescapular (SE), pelo processo escapular (PE) e pela cartilagem coracoidea (CCR); todos estes elementos estão fusionados entre si, assim como outros elementos da cintura. A cintura possui formato de um anel meio retangular e se situa

transversalmente à coluna vertebral, em contato com a mesma; sua largura é maior do que o comprimento. A cintura sustenta as nadadeiras peitorais, na margem externa na região dos côndilos.

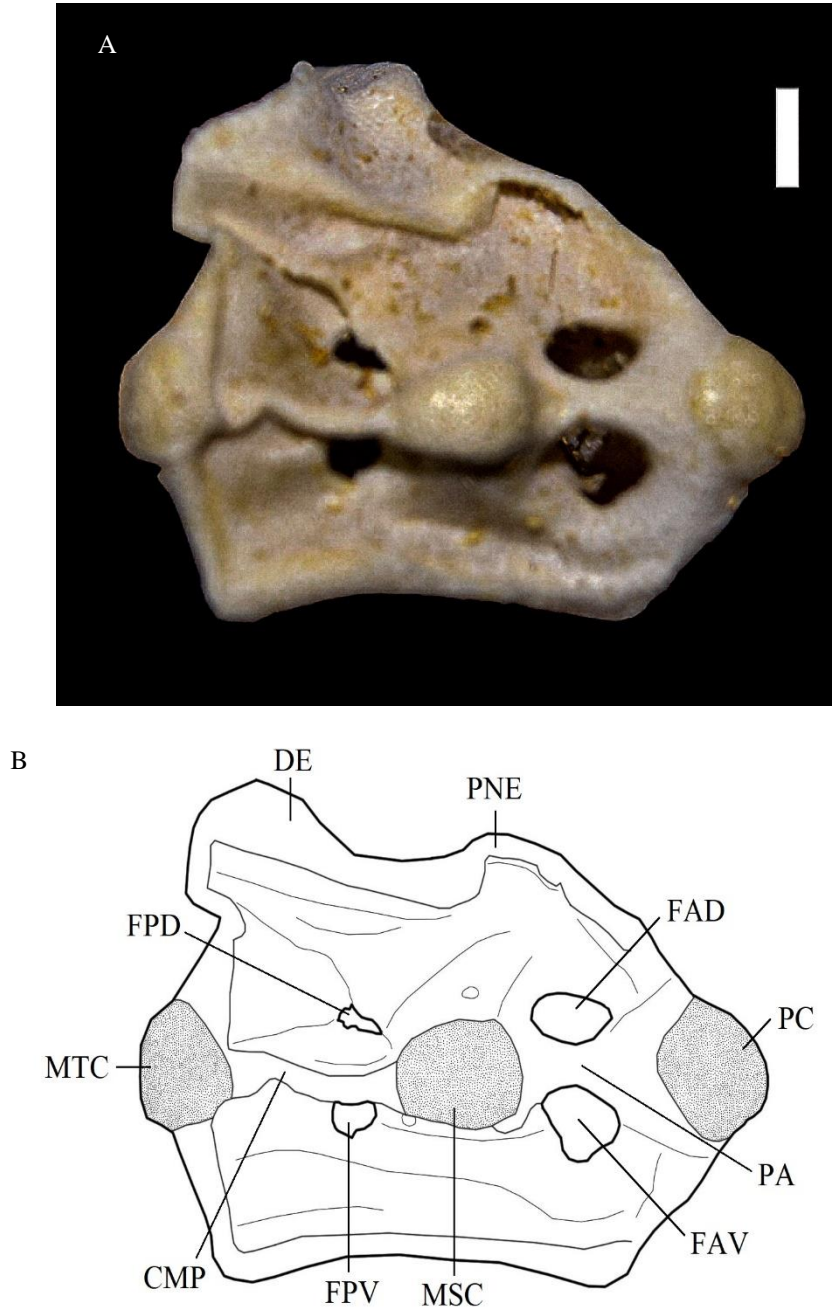
A porção dorsal da cintura é formada pela supraescapular. Ela possui formato de barra achatada dorso-ventralmente e tem suas laterais fusionadas com o processo escapular. Na porção mediana da supraescapular existem dois segmentos: o segmento anterior, que tem forma retangular com a extremidade arredondada, sendo o maior, e o segmento posterior, que tem forma retangular também. Ambos os segmentos são achatados dorso-ventralmente.

Entre as extremidades da supraescapular e da cartilagem coracoidea, ocorre o processo escapular. O processo é orientado antero-posteriormente e bem desenvolvido; em vista lateral, possui forma de trapézio. Ele sustenta as peitorais na região dos côndilos, à qual as peitorais se articulam. Na superfície dorsal do processo ocorre a ponte escapular (PNE), e posteriormente se tem a depressão escapular (DE, uma depressão lateral); ambas se estendem até a extremidade do processo escapular. Na porção anterior interna do processo escapular há dois côndilos, os quais se articulam com as últimas cartilagens epibrânquial e ceratobrânquial.

Na margem lateral externa estão situados os três côndilos que se articulam com as nadadeiras peitorais: I) o procôndilo (PC), que se articula com o propterígio peitoral, é o mais anteriormente localizado e é o maior dos côndilos; II) o mesocôndilo (MSC), que se articula com o mesopterígio peitoral, está entre o procôndilo e o metacôndilo e está representado em uma unidade; III) o metacôndilo (MTC), que se articula com o metapterígio peitoral e é o mais posteriormente localizado. Entre o procôndilo e o mesocôndilo há a ponte anterior (PA), e entre o mesocôndilo e o metacôndilo há a crista mesopterigiana (CMP); estas estruturas fazem a ligação entre os côndilos.

A margem lateral também apresenta vários forames e fenestras, onde há passagem de artérias, nervos e inserção de músculos. Há dois pares principais de fenestras: as fenestras antero dorsal (FAD) e postero dorsal (FPD), localizadas superiormente aos côndilos principais, e as fenestras antero ventral (FAV) e postero ventral (FPV), localizadas inferiormente aos côndilos.

Figura 39: Foto (A) e desenho (B) da vista lateral da cintura peitoral do espécime 546. CMP – Crista mesopterigiana; DE – Depressão escapular; FAD – Fenestra antero-dorsal; FAV – Fenestra antero-ventral; FPD – Fenestra postero-dorsal; FPV – Fenestra postero-ventral; MSC – Mesocôndilo; MTC – Metacôndilo; PA – Ponte anterior; PC – Procôndilo; PNE – Ponte escapular. Escala: 1 cm.



Fonte: A autora, 2021.

A porção ventral da cintura peitoral é composta pela cartilagem coracoidea. Ela possui formato de barra achatada dorso-ventralmente e a largura maior do que o comprimento. Na porção interna, mais ao centro, há um sulco interno.

3.1.2.3.6 Nadadeira peitoral (figura 40 e 41)

As nadadeiras peitorais são formadas pelas placas basais, que são as estruturas de sustentação das nadadeiras, e pelos raios peitorais. São três placas: o propterígio peitoral (PPT), o mesopterígio peitoral (MST) e o metapterígio peitoral (MTT). Estas estruturas sustentam os raios das peitorais, os quais se estendem por toda a extensão da nadadeira e são orientados lateralmente.

O propterígio peitoral é o maior dos três pterígios. Ele tem a forma de barra achatada dorso-ventralmente, sua margem interna é achatada lateralmente e é segmentado na porção mais anterior (três segmentos). O propterígio tem uma curvatura interna ao longo do comprimento e tem o comprimento maior do que a largura. A porção anterior está próxima das cartilagens anterorbitais do crânio e a porção posterior se articula com a porção anterior do mesopterígio. Esta porção posterior é a porção que se articula com o procôndilo da cintura peitoral.

O mesopterígio peitoral é o pterígio situado na porção mediana da nadadeira peitoral, entre o propterígio e o metapterígio (articulado a ambos), e é o menor dos três pterígios. Ele possui forma oval achatada dorso-ventralmente e não é segmentado. O mesopterígio se articula com o mesocôndilo da cintura peitoral. Posteriormente ao mesopterígio, dois raios da nadadeira peitoral se inserem diretamente no processo escapular da cintura peitoral.

O metapterígio peitoral é o pterígio localizado mais posteriormente e a porção anterior se articula com o metacôndilo da cintura peitoral. Ele possui forma de barra achatada lateralmente, tem uma curvatura interna ao longo do comprimento e um pequeno sulco, onde se inserem músculos e nervos. A porção posterior do metapterígio é segmentada.

Figura 40: Foto (A) e desenho (B) da superfície dorsal da cintura e nadadeiras peitorais do espécime 547. CCR – Cartilagem coracoidea; MST – Mesopterégio peitoral; MTT – Metapterégio peitoral; PE – Processo escapular; PPT – Propterégio peitoral; SE - Supraescapular. Escala: 3 cm.

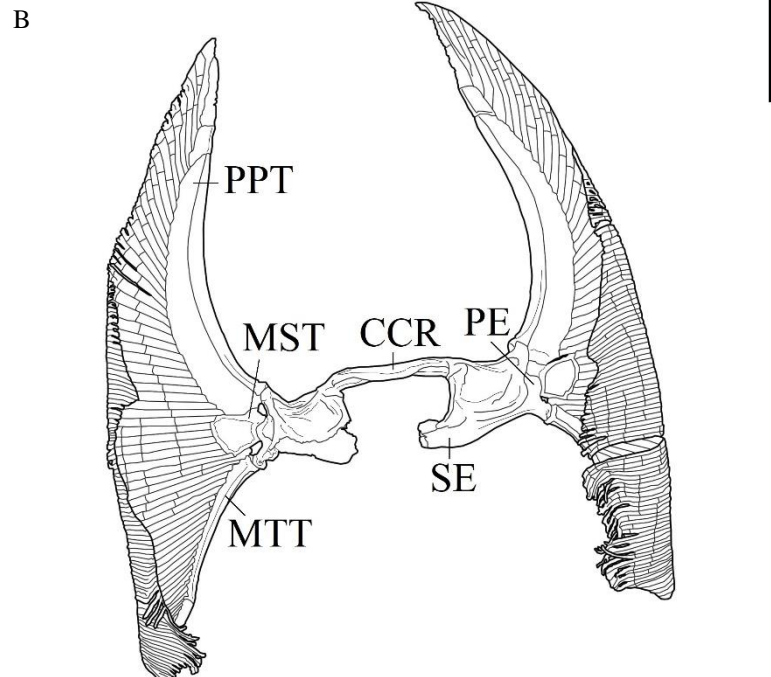
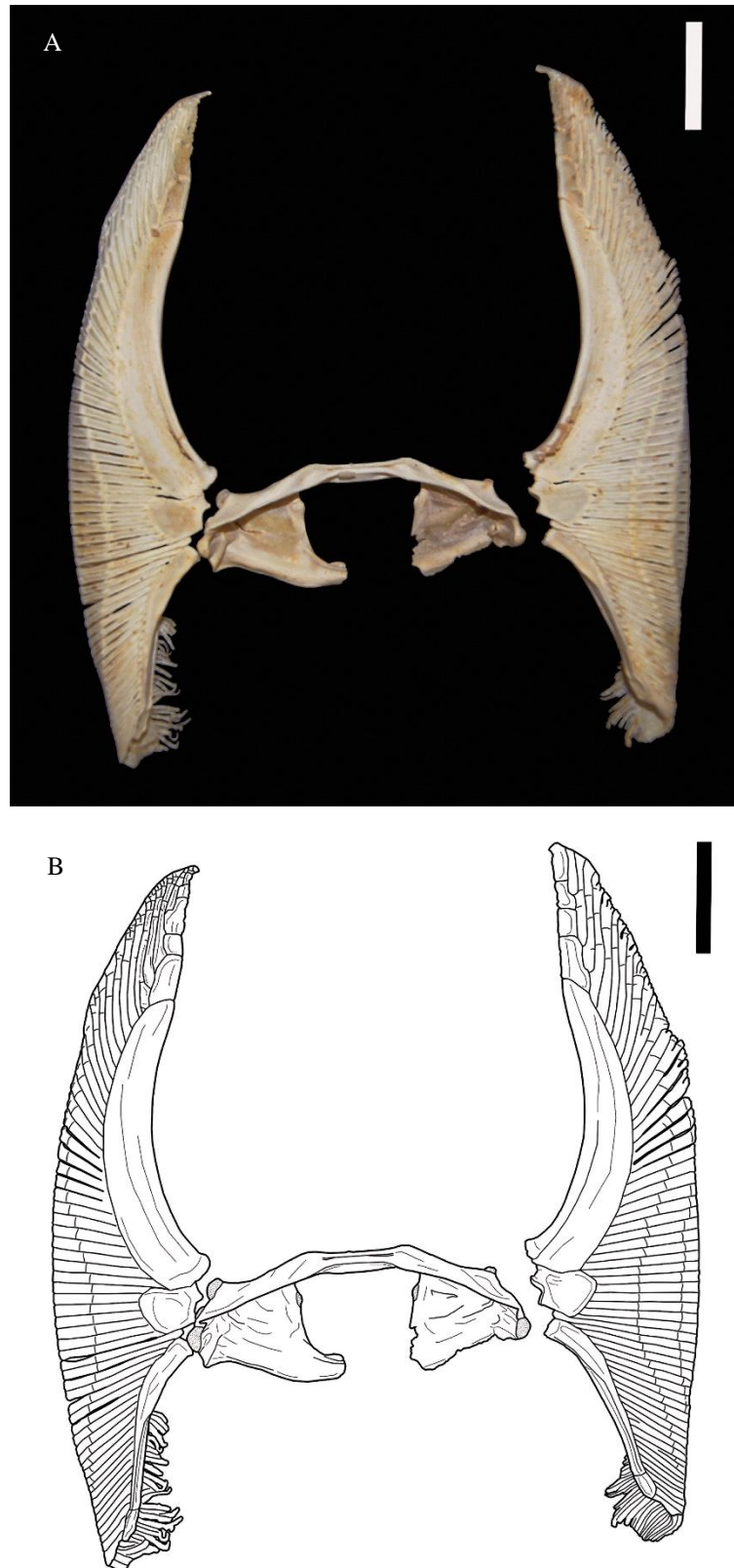


Figura 41: Foto (A) e desenho (B) da superfície ventral da cintura e nadadeiras peitorais do espécime 547. Escala: 3 cm.



Fonte: A autora, 2022.

3.1.2.3.7 Cintura pélvica (figuras 42 e 43)

A cintura pélvica é composta pela barra puboisquiática (BPI), pelo processo ilíaco (PIL), processo pré-pélvico lateral (PRL) e processo isquial (PIS).

A barra puboisquiática tem a forma retangular, achatada dorso-ventralmente e tem uma curvatura ao longo do comprimento. Ela está situada transversalmente à coluna vertebral, com sua porção dorsal se articulando com a porção ventral da coluna. Os processos citados anteriormente são fusionados nas extremidades da barra, e na base deles há o forame obturador, representado por três pequenos orifícios.

Na lateral da barra puboisquiática está o processo pré-pélvico lateral. Ele é bem desenvolvido, possui formato triangular achatado lateralmente e é orientado antero-posteriormente.

Posteriormente ao processo pré-pélvico lateral, ocorre o processo ilíaco. Ele possui forma oval achatada lateralmente e é orientado dorsalmente. Inferiormente ao processo ilíaco está o processo isquial, o qual é orientado antero-posteriormente. Na porção ventral do processo isquial está localizada a faceta articular para o metapterígio pélvico (FAT).

3.1.2.3.8 Nadadeira pélvica (figuras 42 e 43)

A nadadeira pélvica é constituída pelo propterígio pélvico (PPL), metapterígio pélvico (MPL) e raios da nadadeira. Os raios se estendem por toda a extensão da nadadeira.

O propterígio pélvico tem forma de barra achatada dorso-ventralmente e a extremidade é um pouco pontiaguda. Ele se localiza na margem externa da nadadeira e a porção anterior se articula com o processo isquial e o metapterígio pélvico. A porção posterior é segmentada (três segmentos).

O metapterígio pélvico tem formato de barra achatada lateralmente e tem um sulco interno ao longo do comprimento. Ele se localiza na margem interna da nadadeira, com o encaixe na faceta articular para o metapterígio pélvico, presente na barra puboisquiática, e está articulado com o processo isquial e o propterígio pélvico.

Quando o indivíduo é fêmea, o metapterígio é segmentado, ao contrário do que acontece com indivíduos machos: no lugar das segmentações finais está o local de articulação do *clasper*.

3.1.2.3.9 *Clasper* (figuras 42 e 43)

O *clasper* (CLA) também é chamado de mixopterígio e são extensões do eixo endoesquelético da nadadeira pélvica do macho; há também modificações na musculatura da região, as quais também podem ocorrer nos raios da nadadeira e na escamação (CARRIER *et al.*, 2004). Ele possui formato tubular e é bem alongado no comprimento. A porção posterior, na qual está situada a glândula (GLA), é mais larga do que o restante do comprimento: ela tem um formato oval achatado lateralmente. O *clasper* está articulado aos raios da nadadeira e ao metapterígio pélvico, o qual é sua estrutura de sustentação, e também está situado posteriormente ao mesmo (CARRIER *et al.*, 2004).

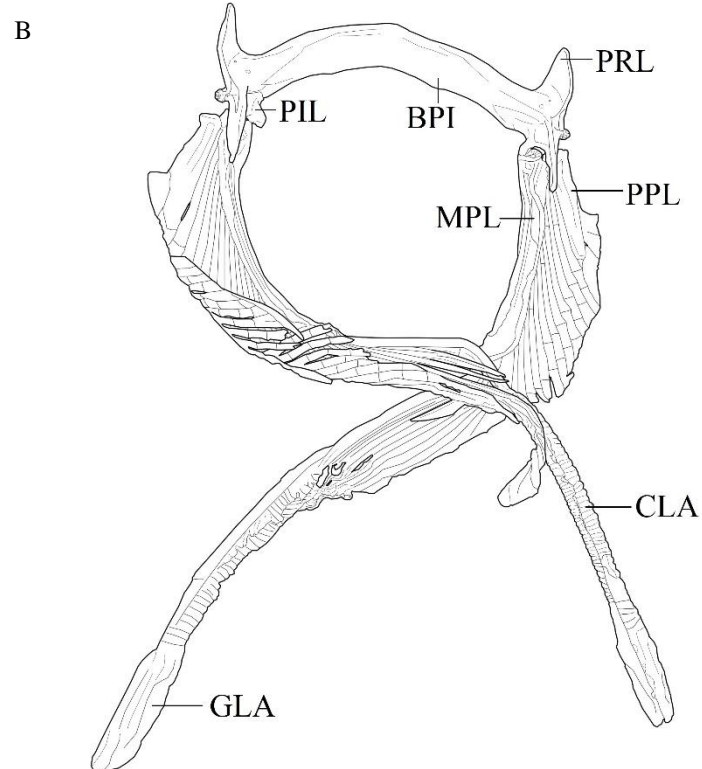
Há várias ranhuras por toda a extensão do *clasper*. Internamente, ele possui o mesmo formato da parte externa, o que também se aplica à glândula. Articulando-se ao metapterígio pélvico, estão as cartilagens intermediárias, que são o começo do *clasper*. Ambos os *claspers* possuem três dessas cartilagens, sendo que as duas primeiras são mais compridas do que a terceira. A partir da primeira cartilagem intermediária, começa a cartilagem beta, a qual é bem fina e se estende até o início da cartilagem axial.

O eixo principal do *clasper* é formado pela cartilagem axial. Ela é final e alongada e se estende desde a terceira cartilagem intermediária até a ponta das glândulas (CARRIER *et al.*, 2004). A cartilagem axial é calcificada na maior parte do comprimento, exceto pela ponta, a qual é oca.

A porção proximal da glândula é constituída pelas cartilagens marginais dorsal e ventral. Elas são um pouco alargadas lateralmente e são fundidas nas superfícies dorso-medial e lateral da cartilagem axial; elas também são um pouco encurvadas ao longo do comprimento, formando um tubo, e nesse gênero, a marginal dorsal carece de um rebordo (CARRIER *et al.*, 2004). A porção distal da glândula é formada pelas cartilagens terminais dorsal e ventral; são curtas e amplas, e estão unidas nas suas extensões à cartilagem axial. Entre as cartilagens marginal ventral e terminal ventral, ocorre a garra componente, que em *Pseudobatos* se projeta do sulco do *clasper* (CARRIER *et al.*, 2004).

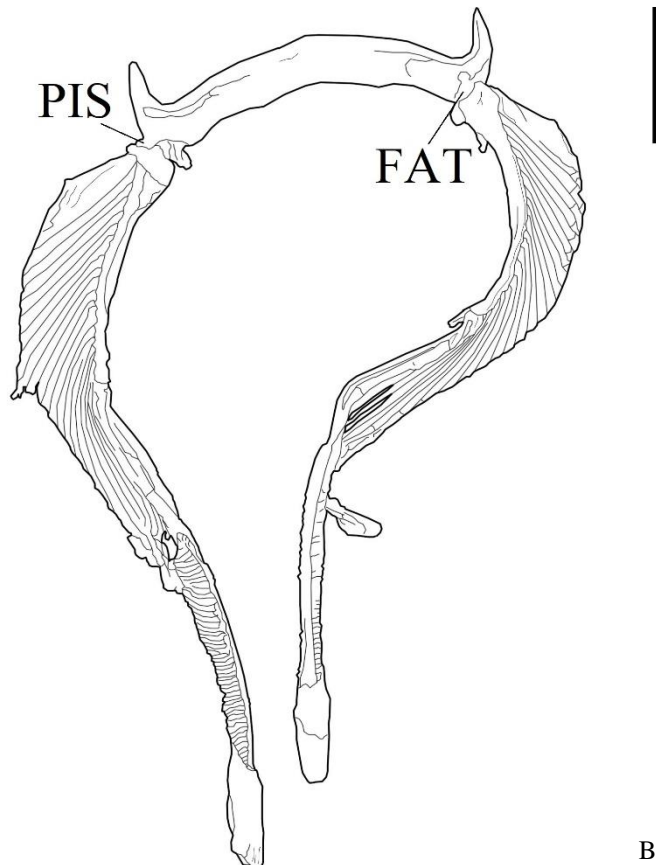
Cobrindo a superfície ventral das glândulas há a peça de revestimento ventral. Ela possui uma forma similar a de escudo e é o local de inserção do músculo dilatador, que estende a porção das glândulas durante a cópula (CARRIER *et al.*, 2004). A margem medial dessa peça forma uma parte do componente pseudosifão, que compõe o saco sifonal, o qual é um saco muscular subcutâneo que se estende das nadadeiras pélvicas do macho, possuindo um revestimento secretor que expelle o fluido seminal durante a cópula (POUGH *et al.*, 2008).

Figura 42: Foto (A) e desenho (B) da superfície dorsal da cintura, nadadeiras pélvicas e *clasper* do espécime 546. BPI – Barra puboisquiática; CLA – *clasper*; GLA – Glande; MPL – Metaptergígio pélvico; PIL – Processo ilíaco; PPL – Propterígio pélvico; PRL – Processo pré-pélvico lateral. Escala: 3 cm.



Fonte: A autora, 2021.

Figura 43: Foto (A) e desenho (B) da superfície ventral da cintura, nadadeiras pélvicas e *clasper* do espécime 546. FAT – Faceta articular para o metapterígio pélvico; PIS – Processo isquial. Escala: 3 cm.



3.1.2.3.10 Coluna vertebral

A coluna vertebral é constituída pela sinarcual (figuras 44 e 45), intersinarcual, vértebras monospondílicas e vértebras diplospondílicas.

A sinarcual é a principal estrutura da coluna vertebral e também a porção anterior da mesma. Ela possui forma de pirâmide e tem o comprimento maior do que a largura. O processo odontoide (POD) da sinarcual se articula com a superfície articular do crânio. A porção ventral da sinarcual se articula com a porção dorsal do arco branquial. A porção posterior da sinarcual se articula com a porção anterior da intersinarcual.

A porção mais anterior da sinarcual é delimitada pelo processo odontoide. O processo é bifurcado; posteriormente ao mesmo, situa-se o colar occipital (COC), que também se articula com o crânio. Posteriormente ao processo odontoide e lateralmente na sinarcual, há o par de extensões laterais (PEL).

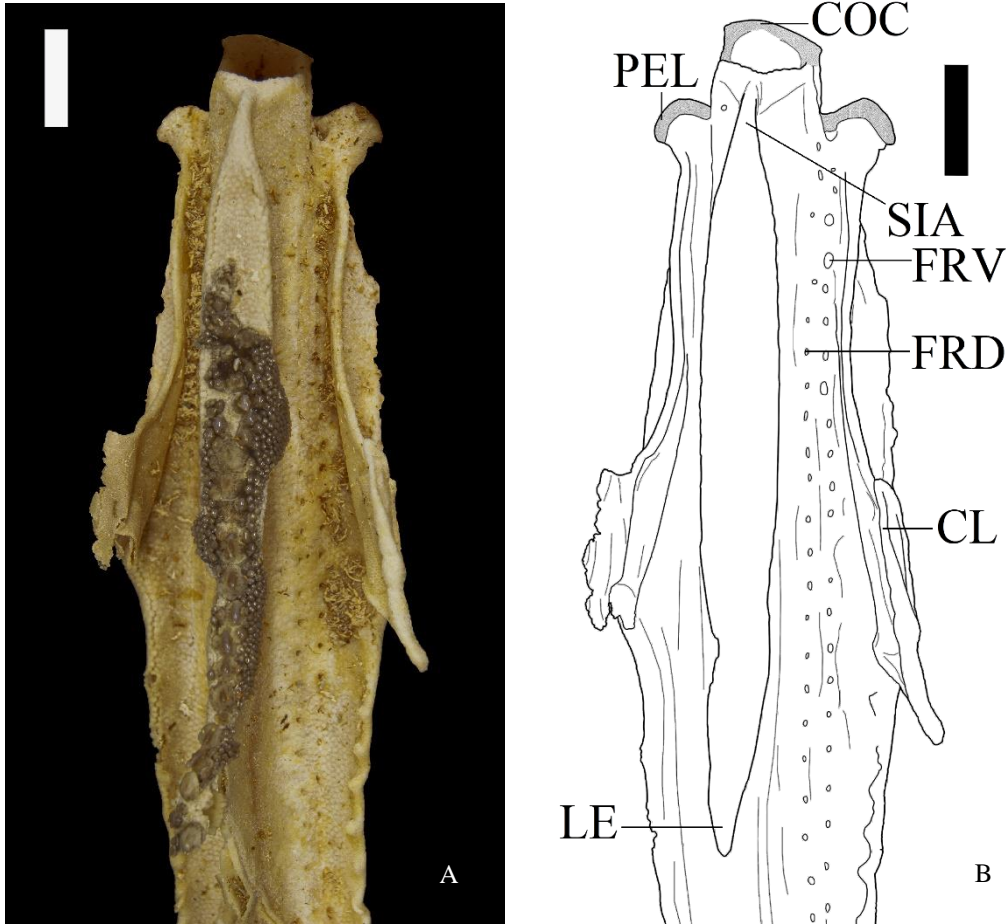
Ao longo da estrutura da sinarcual, apresentam-se várias cristas (CRI), lateralmente. Aproximadamente na porção mediana, existe uma estrutura orientada dorsalmente: a crista lateral (CL); ela possui forma de trapézio e é achatada lateralmente. Ao longo da parede lateral ocorrem vários forames em fileiras, denominadas fileira da raiz dorsal (contem os forames da raiz dorsal, FRD) e fileira da raiz ventral (contem os forames da raiz ventral, FRV), as quais são as fileiras dos nervos espinhais. Entre elas estão localizados os canais do nervo espinhal, pelos quais esses nervos se distribuem. As fileiras e os canais se estendem do processo odontoide até abaixo da supra-escápula.

Mais ao centro, na superfície ventral, há um par de forames basais. Na superfície dorsal da sinarcual tem o septo intermuscular anterior (SIA), orientado dorsalmente. O septo se estende do processo odontoide até a supra-escápula. Inferiormente ao septo ocorre o suporte lateral, que está fusionado ao septo. Posteriormente ao septo se localiza a supra-escápula, a qual é fusionada com a sinarcual e a largura é maior na porção posterior. Na porção anterior da supra-escápula, superiormente, há a lâmina escapular (LE). A lâmina possui formato laminar e vai afunilando na direção posterior, e ela está fusionada ao septo intermuscular anterior.

Posteriormente à sinarcual, tem-se a intersinarcual. Ela é a fusão de três vértebras da coluna vertebral e separa a sinarcual da coluna vertebral propriamente dita (vértebras). A coluna vertebral propriamente dita é composta pelas vértebras monospondílicas e diplospondílicas. As vértebras monospondílicas (porção anterior da coluna) estão localizadas posteriormente à intersinarcual e se estendem até a cintura pélvica. Posteriormente à cintura pélvica, estão as

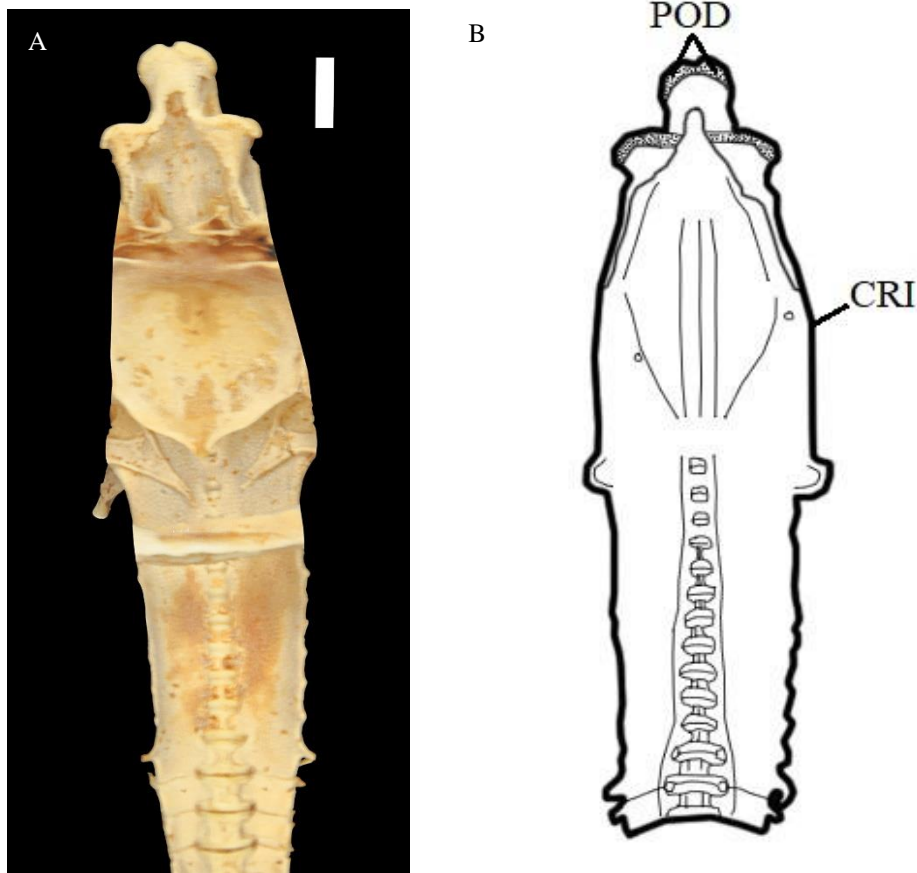
vértebras diplospondílicas, que se estendem até o final do comprimento total, na nadadeira caudal, reduzindo de tamanho.

Figura 44: Foto (A) e desenho (B) da superfície dorsal da sinarcual do espécime 547. CL – Crista lateral; COC – Colar occipital; FRD – Forames da raiz dorsal; FRV – Forames da raiz ventral; LE – Lâmina escapular; PEL – Par de extensões laterais; SIA – Septo intermuscular anterior. Escala: 1 cm.



Fonte: A autora, 2021.

Figura 45: Foto (A) e desenho (B) da superfície ventral da sinarcual do espécime 546. CRI – Cristas laterais; POD – Processo odontoide. Escala: 1,5 cm e 3 cm.



Fonte: A autora, 2021.

3.1.3 *Zapteryx brevirostris*

Euselachii Hay, 1902

Neoselachii Compagno, 1977

Batoidea sensu Compagno (1973)

Rhinopristiformes Last *et al.* (2016)

Trygonorrhinidae Last *et al.* (2016)

***Zapteryx* Jordan & Gilbert, 1880**

***Zapteryx brevirostris* (Müller & Henle, 1841)**

Holótipo: *Natural History Museum*, Londres, Inglaterra (NHM).

Distribuição geográfica: Atlântico Sul Ocidental, do norte da Argentina ao sul do Brasil.

Sinonímia: *Rhinobatus brevirostris* Müller & Henle, 1841

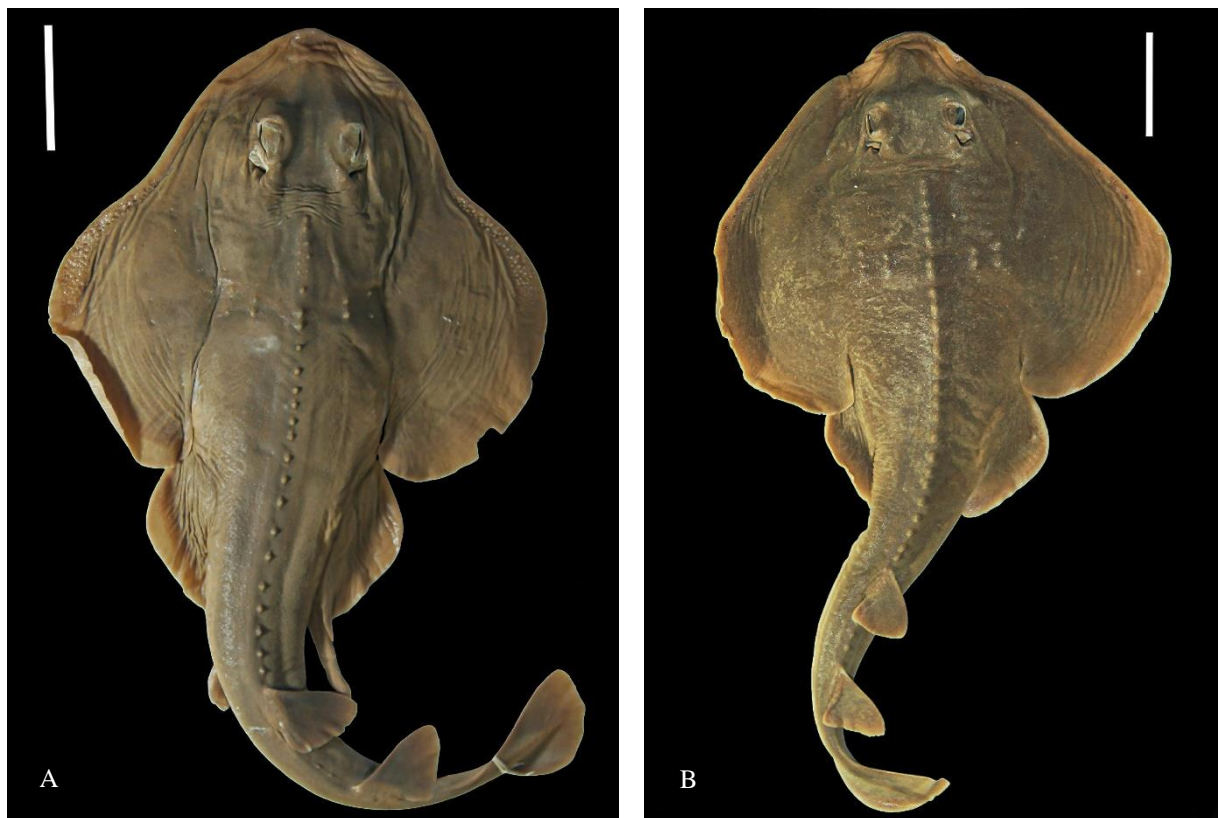
Rhinobatos brevirostris Müller & Henle, 1841

Syrrhina brevirostris (Müller & Henle, 1841)

Diagnose emendada: focinho obtuso, disco em formato de coração mais extenso. Porção dorsal cinza oliva a acastanhada, sem marcações definidas, dorsal e caudal mais escuras do que a matiz geral, margens da peitoral e da pélvica mais pálidas. Superfície ventral branca acinzentada ou amarelada, cantos posteriores das nadadeiras peitorais e pontas das nadadeiras pélvicas mais ou menos obscuros. Dimorfismo sexual, machos com reentrância na porção anterior do disco e com denso agrupamento de dentículos dérmicos na mesma região na superfície dorsal. Fêmeas com disco em formato de triângulo melhor definido e com agrupamento de dentículos dérmicos menos denso na região anterior e dorsal do disco. Dois raios da nadadeira peitoral inseridos diretamente no processo escapular da cintura peitoral.

3.1.3.1 Descrição da morfologia externa dos espécimes adultos 571 e 558 – vista dorsal (figura 46)

Figura 46: Espécimes macho 571 (A) e fêmea 566 (B) de *Z. brevirostris*, vista dorsal. Escala: 5 cm.



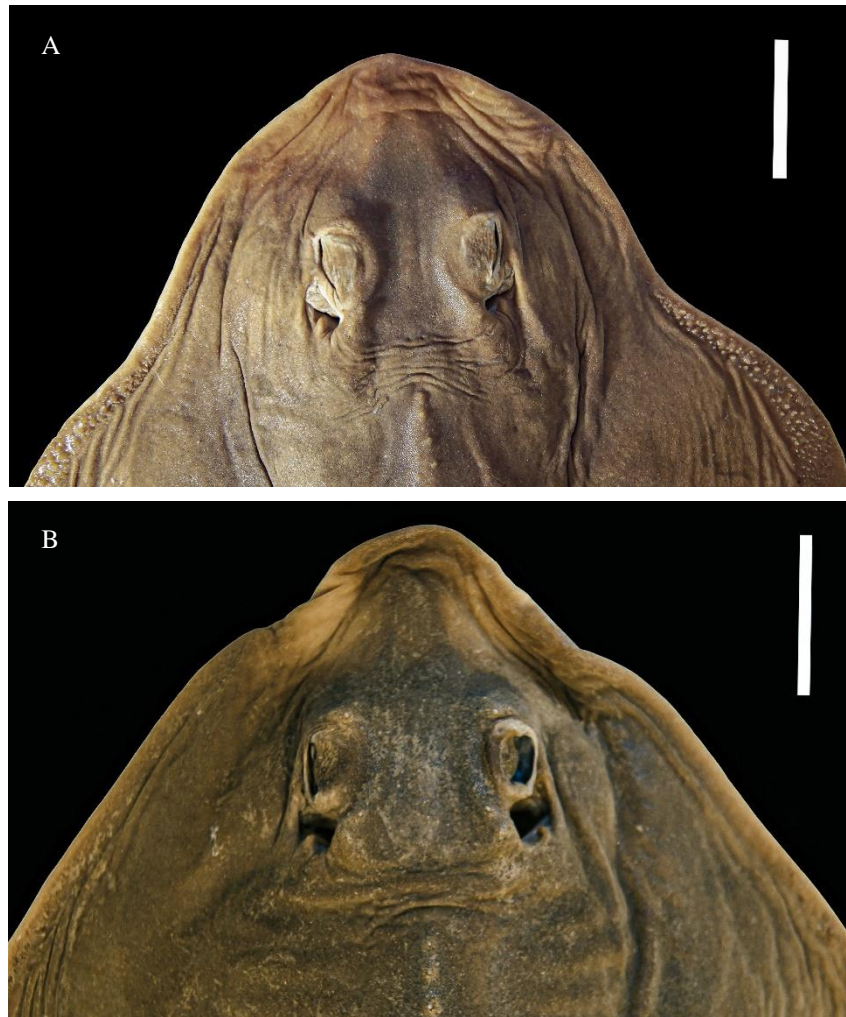
Fonte: A autora, 2019.

A coloração é amarronzada na parte dorsal. A cartilagem do rostró é bem evidente, e esta é formada pelo processo pré-orbital, separando na linha mediana as órbitas e as aberturas dos espiráculos. As órbitas estão dispostas dorsalmente e possuem formato circular; o comprimento do olho é aproximadamente $7/10$ da distância interorbital no macho e na fêmea é aproximadamente $3/5$. A abertura do espiráculo é circular, os espiráculos são bem desenvolvidos e estão localizados posteriormente às órbitas. O comprimento do espiráculo é aproximadamente $1/5$ da distância interespiracular no macho e aproximadamente $2/5$ na fêmea.

Posteriormente à abertura do espiráculo, há alguns dentículos dérmicos (SHIRAI, 1996). Pouco depois desses dentículos, começa a fileira de dentículos dérmicos na linha mediana do corpo, característica típica da espécie; essa fileira se estende aproximadamente até a altura da segunda nadadeira dorsal (VOOREN *et al.*, 2005). Situada exatamente na linha da cintura peitoral há outra fileira de dentículos, separada pela fileira da linha mediana.

O disco possui forma triangular e a largura é um pouco maior do que o comprimento (o comprimento é aproximadamente $9/10$ da largura, para ambos os sexos). Observa-se que no indivíduo do sexo masculino o formato da parte anterior do disco é diferente em relação às fêmeas: o macho possui a inserção das nadadeiras peitorais formando um ângulo de aproximadamente 160° com a cabeça, e nas fêmeas não tem essa angulação, com o disco tendo um formato mais inteiro e triangular melhor definido (figura 47). Aproximadamente na mesma altura, na borda do disco dos machos, há um agrupamento de dentículos dérmicos de tamanho menor do que os outros localizados na superfície dorsal. Acredita-se que esses dentículos menores auxiliem o macho a prender a fêmea durante a cópula e também auxiliem na proteção do animal. A fêmea também possui esse agrupamento, porém, a quantidade de dentículos é bem menor em relação aos machos; portanto, acredita-se que na fêmea esses dentículos sejam prioritariamente para o auxílio na proteção.

Figura 47: Formato do disco nos espécimes macho 571 (A) e fêmea 566 (B) de *Z. brevirostris*, vista dorsal. Escala: 3 cm.



Fonte: A autora, 2019.

As nadadeiras peitorais são bem desenvolvidas em relação às outras nadadeiras; a largura é aproximadamente metade do comprimento nos machos e nas fêmeas é aproximadamente $2/5$. Posteriormente às peitorais se localizam as nadadeiras pélvicas, bem menores do que as peitorais (o comprimento da pélvica nos machos é aproximadamente $7/10$ do comprimento da peitoral e nas fêmeas é aproximadamente $2/5$). A largura da pélvica é aproximadamente $2/5$ do comprimento nos machos, e nas fêmeas é aproximadamente metade do comprimento. Existem duas nadadeiras dorsais (caráter primitivo), que são menores do que as peitorais e pélvicas (o comprimento da primeira e segunda dorsal é aproximadamente $3/10$ do comprimento da peitoral nos machos e nas fêmeas é aproximadamente $1/5$; e o comprimento da primeira e segunda dorsal é aproximadamente $2/5$ do comprimento da pélvica em ambos os sexos). O comprimento da primeira dorsal é aproximadamente $9/10$ do comprimento da segunda dorsal, e a altura da segunda dorsal é aproximadamente $9/10$ da primeira dorsal (as

proporções são iguais para ambos os sexos). Posteriormente às dorsais, há a nadadeira caudal, o começo estando próximo à segunda dorsal; não possui o ferrão (caráter primitivo). A cauda possui o comprimento consideravelmente maior do que a largura (a largura é aproximadamente $1/10$ do comprimento para os machos e $3/10$ para as fêmeas); o comprimento da caudal é aproximadamente $7/10$ do comprimento total do corpo para os machos e aproximadamente metade do comprimento total para as fêmeas.

3.1.3.2 Descrição da morfologia externa dos espécimes adultos 571 e 566 – vista ventral (figura 48)

Figura 48: Espécimes macho 571 (A) e fêmea 558 (B) de *Z. brevirostris*, vista ventral. Escala: 5 cm.



Fonte: A autora, 2019.

A coloração é clara e uniforme, na tonalidade bege. Na porção anterior se situam as abas nasais (a distância entre as abas nasais é aproximadamente $9/10$ da distância pré-nasal para ambos os sexos), as quais tem a forma do filamento meio arredondada. Posteriormente às abas, localiza-se a boca, que possui a largura maior do que o comprimento e tem a forma em “V” (DEAN *et al.*, 2007); a largura da boca é aproximadamente $7/10$ da distância pré-oral para ambos os sexos. Posteriormente à boca, situa-se a cesta branquial, que possui cinco aberturas

branquiais organizadas em duas fileiras de brânquias. A distância entre o quinto par de fendas branquiais é aproximadamente 7/10 da distância entre o primeiro par de fendas branquiais nos machos e nas fêmeas é aproximadamente 4/5.

A cloaca está situada aproximadamente na altura da metade do comprimento da nadadeira pélvica (a distância entre o rostro e a margem anterior da cloaca é aproximadamente 4/5 da distância entre a margem posterior da cloaca e a ponta da cauda para ambos os sexos). Nos machos há a presença do *clasper*, o qual possui forma delgada e deprimida; a glândula também possui um formato similar, porém, ela é mais larga do que o resto da estrutura, possuindo uma forma oval (CARRIER *et al.*, 2004). Há duas pequenas linhas, dobras de pele, demarcando o início da glândula; essas dobras, juntas com outras pequenas dobras ao longo do *clasper*, ajudam o *clasper* a ficar firme na cloaca da fêmea quando são inseridos (CARRIER *et al.*, 2004). A origem dos *claspers* é bem marcada entre as suas margens internas, fazendo um contorno entre eles de forma um pouco arredondada.

Com a presença do *clasper* é possível afirmar com exatidão que o indivíduo está na fase adulta se o *clasper* é bem desenvolvido e ultrapassa o comprimento das nadadeiras pélvicas (o comprimento da margem externa do *clasper* é aproximadamente 3/5 do comprimento da margem interna). Já isso nas fêmeas é mais difícil, mas como as medidas da fêmea são similares às do macho (tanto as medidas corporais como as medidas das pélvicas), pode-se afirmar que determinada fêmea é um indivíduo adulto comparando essas medidas. Kimley (1987) afirmou que ambos os sexos atingem a maturidade na mesma idade. Entretanto, segundo Mellinger (1989), os machos atingem a maturidade em tamanhos menores do que as fêmeas, o que é considerado praticamente uma regra para as espécies de elasmobrânquios.

3.1.3.3 Descrição da morfologia interna dos espécimes adultos 549, 1234, 1240, 558 e 1235

3.1.3.3.1 Crânio (figuras 49 e 50)

É composto pelas cápsulas nasais (CN), processo pré-orbital (PPR), processo pós-orbital (PPO), cartilagem anterorbital (CAN) e pelo septo interno (SPI). Possui forma triangular, achatada dorso-ventralmente. O comprimento é um pouco maior do que a largura; o comprimento máximo é delimitado pelo processo pré-orbital, na porção mais anterior do crânio, e pela superfície articular (SA), na porção mais posterior do crânio; e a largura máxima é delimitada pelas cartilagens anterorbitais. A superfície ventral do crânio possui uma forma meio retangular, porém, sua largura é menor comparada com a superfície dorsal.

Na extremidade anterior se localiza o processo pré-orbital, o qual é bem desenvolvido antero-posteriormente (BRITO; SERET, 1996); seu comprimento é maior do que a largura. Posteriormente ao processo pré-orbital, há o septo interno e as cápsulas nasais. Ventral e lateralmente ao septo, ocorre o par de forames da artéria carótida interna (FACI) (figura 51); também lateralmente, na margem interna do septo interno, há alguns forames, dos quais provavelmente emergem nervos.

As cápsulas nasais estão dispostas lateralmente e orientadas ventralmente. Na parte interna das cápsulas existem duas cartilagens: a cartilagem nasal interna (CNI), mais anterior, e a cartilagem nasal externa (CNE), mais posterior. As cápsulas são bem desenvolvidas lateralmente, possuem largura maior do que o comprimento, formato oval (BRITO *et al.*, 2013) e são achatadas dorso-ventralmente. Na margem externa das cápsulas, articulados às mesmas, estendem-se as cartilagens anterorbitais. As cartilagens tem forma triangular, com a porção posterior mais pontiaguda, orientadas antero-posteriormente e quase contatam a margem interna e a porção anterior do propterígio peitoral.

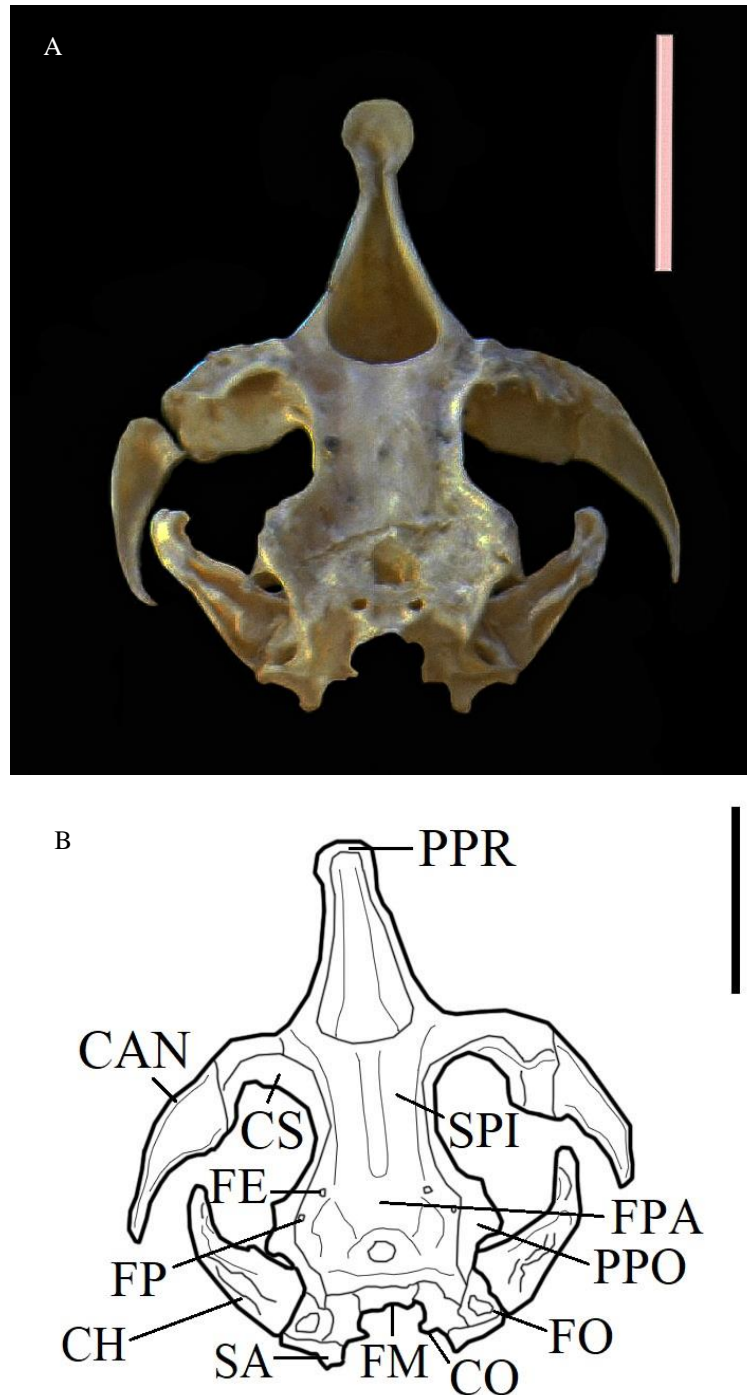
Posteriormente à cartilagem anterorbital está situada a crista supraorbital (CARRIER *et al.*, 2004) (CS), contornando a região óptica e se estendendo até a base do processo pós-orbital; a crista possui uma forma contorcida. Na linha mediana da superfície dorsal do crânio não há abertura da fontanela craniana, apenas uma suave depressão.

A região lateral do crânio abriga um grande número de forames da superfície lateral do corpo. O forame mais anterior é o forame anterior da veia cerebral; posteriormente ao mesmo, localiza-se o forame do nervo óptico. Posteriormente ao forame do nervo óptico, um pouco mais superior, situa-se o forame do nervo oculomotor. Posteriormente ao forame do nervo oculomotor, localiza-se o forame da artéria espiracular eferente, um pouco mais inferiormente localizado. Posteriormente ao forame da artéria espiracular eferente, situa-se o forame da veia intercerebral. Posteriormente ao forame da veia intercerebral, está localizado o forame do ramo hiomandibular do nervo facial. E, posteriormente ao forame do ramo hiomandibular do nervo facial, localiza-se a fissura orbital (FO), estando inferiormente ao processo pós-orbital na superfície lateral do crânio.

Na margem posterior da região óptica está o processo pós-orbital, o qual possui formato pontiagudo e é bem desenvolvido; é projetado lateralmente na margem externa do crânio. Posteriormente à região da fontanela, lateralmente ao processo, situam-se os pares de forames endolinfáticos (FE) e perilinfáticos (FP); os forames endolinfáticos estão situados anteriormente aos perilinfáticos. A região onde esses forames estão situados é a fossa parietal (FPA), a qual é levemente afundada.

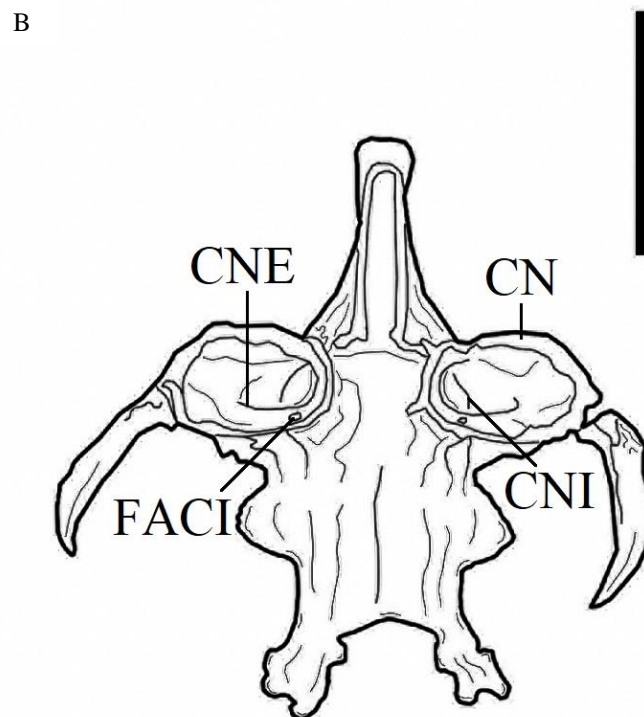
Na porção mais posterior do crânio se situa o forame magno (FM), situado mais ao centro. Lateralmente ao magno está localizado o forame do nervo vago. Inferiormente ao magno se situa a superfície articular, a qual é a região que a porção mais anterior da sinarcual se articula. Lateralmente à superfície articular, localizam-se os côndilos occipitais (CO), articulados com o colar occipital e o par de projeções laterais da sinarcual. A porção mais posterior do neurocrânio se articula ventralmente com os arcos hioide, hiomandibular e mandibular.

Figura 49: Foto e desenho da superfície dorsal do crânio do espécime 1234 (A) e do espécime 1235 (B). CAN – Cartilagem anterorbital; CH – Cartilagem hiomandibular; CO – Cêndilos occipitais; CS – Crista supraorbital; FE – Forames endolinfáticos; FM – Forame magno; FO – Fissura orbital; FP – Forames perilinfáticos; FPA – Fossa parietal; PPO – Processo pós-orbital; PPR – Processo pré-orbital; SA – Superfície articular; SPI – Septo interno. Escala: 3 cm.



Fonte: A autora, 2019.

Figura 50: Foto (A) e desenho (B) da superfície ventral do crânio do espécime 558. CN – Cápsulas nasais; CNE – Cartilagem nasal externa; CNI – Cartilagem nasal interna; FACI – Forames da artéria carótida interna. Escala: 3 cm.



3.1.3.3.2 Arcos mandibular e hiomandibular (figura 51)

O arco mandibular compreende a cartilagem de Meckel (CM) e o palatoquadrado (PQ), e o arco hiomandibular é composto pela cartilagem hiomandibular (CH). Os arcos estão localizados posteriormente às cápsulas nasais e são achatados dorso-ventralmente; o arco hiomandibular se situa posteriormente ao arco mandibular.

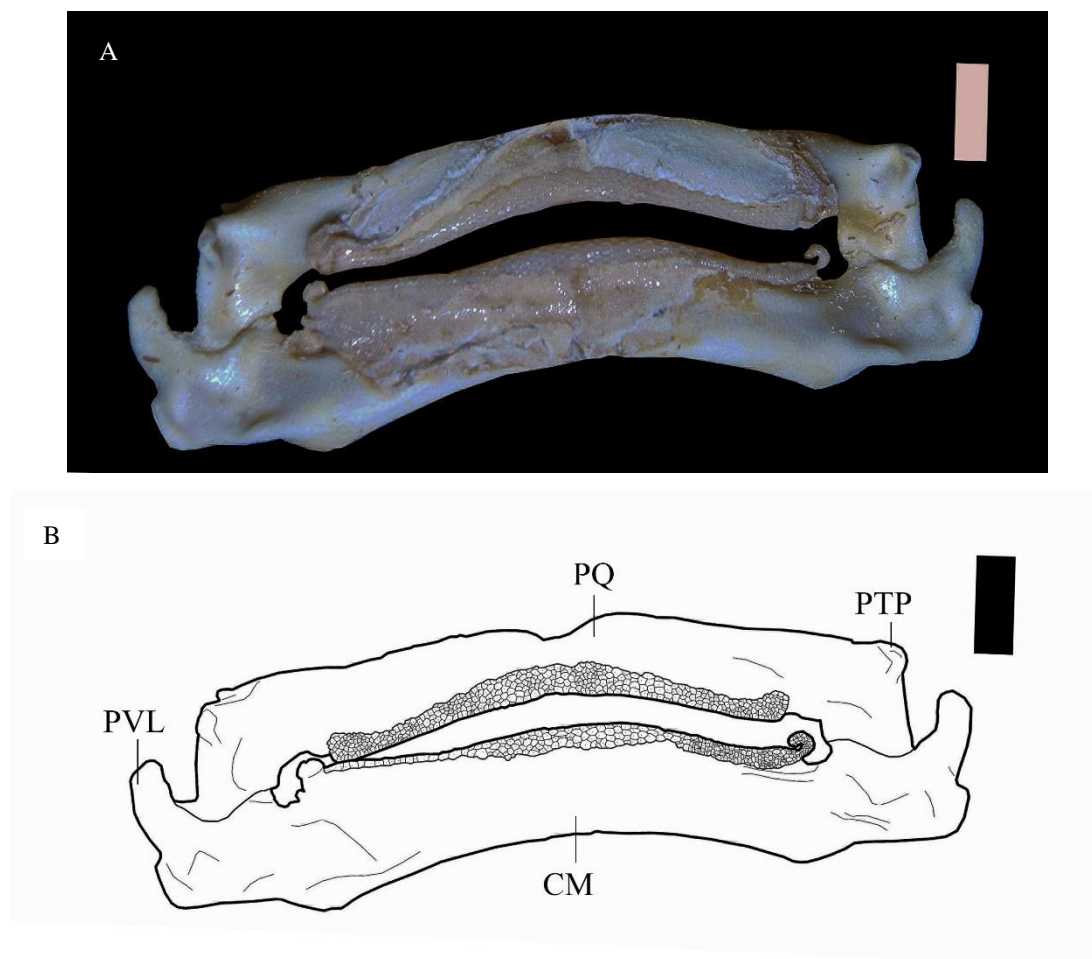
O palatoquadrado possui formato retangular e é achatado dorso-ventralmente; possui a largura maior do que o comprimento e uma pequena concavidade em seu centro. Nas extremidades laterais do palato se localiza o processo triangular posterior (PTP), orientado antero-posteriormente e bem desenvolvido. A extremidade lateral do palato se articula com a extremidade lateral da cartilagem de Meckel.

A cartilagem de Meckel possui a largura maior do que o comprimento e uma concavidade na sua porção central; possui forma retangular achatada dorso-ventralmente e é mais larga do que o palatoquadrado. As extremidades da cartilagem são côncavas, bem desenvolvidas e orientadas antero-posteriormente, estando próximas à cartilagem anterorbital; essas orientações são chamadas processos ventro-laterais (PVL).

Essa espécie possui heterodontia sexual, isto é, dentes de formatos diferentes em ambos os sexos (RANGEL *et al.* 2014). As fêmeas possuem a dentição tipo “destruidora”, com os dentes molariformes na região labial (a mais externa), sendo estes com a superfície dorsal mais ovalada. Machos jovens tem os dentes bem similares às fêmeas, com a cúspide pouco pronunciada. Os machos maduros possuem a dentição tipo “agarradora”, com os dentes da região central das mandíbulas, na parte mais externa, monocúspides: cúspide pronunciada e cônica e o ápice arredondado (RANGEL *et al.* 2014).

A cartilagem hiomandibular possui forma triangular achatada dorso-ventralmente, com uma leve curvatura próxima à cartilagem anterorbital. Existe uma pequena protuberância orientada dorsalmente na superfície dorsal da cartilagem. A porção externa, ventral e mais anterior da cartilagem hiomandibular se articula com a porção anterior da cartilagem de Meckel, e a porção posterior se articula com a lateral da porção mais posterior do crânio e também com o arco hioide (DEAN *et al.*, 2007).

Figura 51: Foto (A) e desenho (B) da superfície ventral dos arcos mandibular e hiomandibular do espécime 549. CM – Cartilagem de Meckel; PQ – Palatoquadrado; PTP – Processo triangular posterior; PVL – Processos ventrolaterais. Escala: 1 cm.



Fonte: A autora, 2019.

3.1.3.3.3 Arco hioide (figura 52)

O arco hioide é composto pelas barras pseudohioides dorsal (BPD) e ventral (BPV). O arco está localizado posteriormente ao arco hiomandibular e ao crânio, estando articulado aos mesmos (DEAN *et al.*, 2007); também está articulado com a parte lateral do arco branquial e com as primeiras cartilagens epibrânquial e ceratobrânquial.

As barras pseudohioides são semelhantes às primeiras cartilagens ceratobrânquial e epibrânquial. As barras possuem formato retangular, largura maior do que o comprimento, são achatadas dorso-ventralmente e sustentam os primeiros raios branquiais. A barra pseudohioide dorsal se articula com a sinarcual. A barra pseudohioide dorsal está articulada com a primeira cartilagem epibrânquial e a barra pseudohioide ventral está articulada com a primeira cartilagem ceratobrânquial.

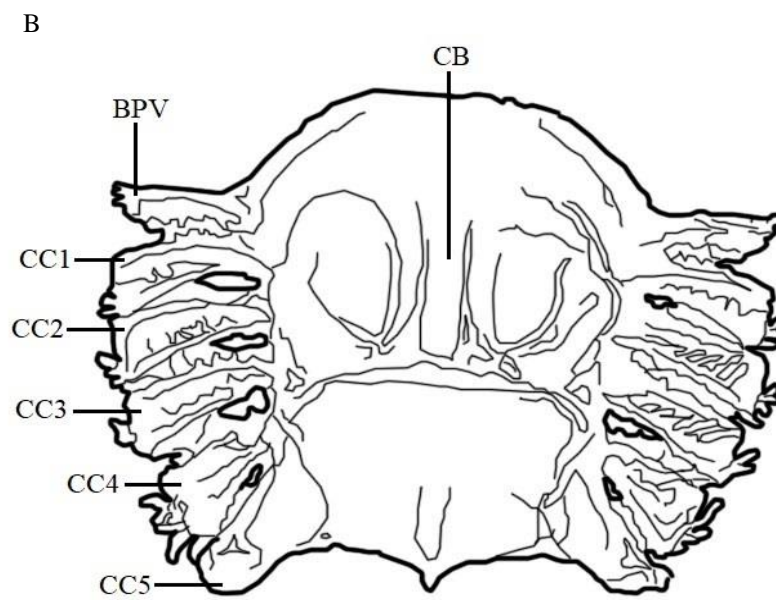
3.1.3.3.4 Arco branquial (figura 52)

O arco branquial abrange as cartilagens basibranquial (CB), epibranquiais (CE) e ceratobranquiais (CC). O arco como um todo se situa inferiormente à sinarcual e está situado na mesma linha do arco hiode, posteriormente ao mesmo, estando articulados entre si; possui forma quadrangular, achatada dorso-ventralmente.

A cartilagem basibranquial é achatada dorso-ventralmente, possui formato retangular com um prolongamento pontiagudo na porção posterior, orientado antero-posteriormente; é mais comprida do que larga e sua porção anterior é levemente arredondada. A basibranquial está localizada na porção mediana do arco branquial e separa as cartilagens epibranquiais e ceratobranquiais; a basibranquial também está articulada às cartilagens.

As cartilagens epibranquiais e ceratobranquiais estão dispostas em cinco unidades de cada tipo. As cartilagens epibranquiais e ceratobranquiais possuem formato retangular, achatado dorso-ventralmente. A margem interna das primeiras cartilagens epibranquial e ceratobranquial está articulada com as barras pseudohioides dorsal e ventral, respectivamente. A porção posterior das quintas cartilagens epibranquial e ceratobranquial se articula com o côndilo do processo escapular (porção interior da cintura peitoral). As cartilagens epibranquiais estão orientadas dorsalmente e as ceratobranquiais estão orientadas ventralmente. As epibranquiais estão articuladas lateralmente com a sinarcual da coluna vertebral.

Figura 52: Foto (A) e desenho (B) da superfície ventral dos arcos hioide e branquial do espécime 558. BPV – Barra pseudohioide ventral; CB – Cartilagem basibrânquial; CC1-5 – Cartilagens ceratobranquiais. Escala: 1 cm.



Fonte: A autora, 2019.

3.1.3.3.5 Cintura peitoral (figuras 53, 54 e 55)

A cintura tem a largura maior do que o comprimento, possui formato de um anel retangular que envolve a coluna vertebral. A cintura é formada por três elementos fusionados entre si: processo escapular (PE), supraescapular (SE) e cartilagem coracoidea (CCR) (figuras 54 e 55). A cintura se localiza posteriormente à sinarcual.

A supraescapular tem formato de barra achatada dorso-ventralmente e possui a largura maior do que o comprimento. Existem dois segmentos na porção mediana da supraescapular, os quais são achatados dorso-ventralmente e fusionados entre si: o segmento anterior, que possui forma triangular com a extremidade arredondada, sendo maior do que o posterior; e o posterior, que possui forma retangular, com uma curvatura interna.

Nas laterais da cintura se localiza o processo escapular, o qual é orientado posteriormente. No processo ocorrem os três côndilos das nadadeiras (figura 53), orientados lateralmente (CARRIER *et al.*, 2004): o procôndilo (PC), que é o maior dos três côndilos e o mais anteriormente localizado; ocorre a ponte anterior (PA); o mesocôndilo (MSC), que está situado posteriormente ao procôndilo e anteriormente ao metacôndilo (MTC); ocorre a crista mesopterigiana (CMP); e o metacôndilo, que é o côndilo mais posteriormente localizado.

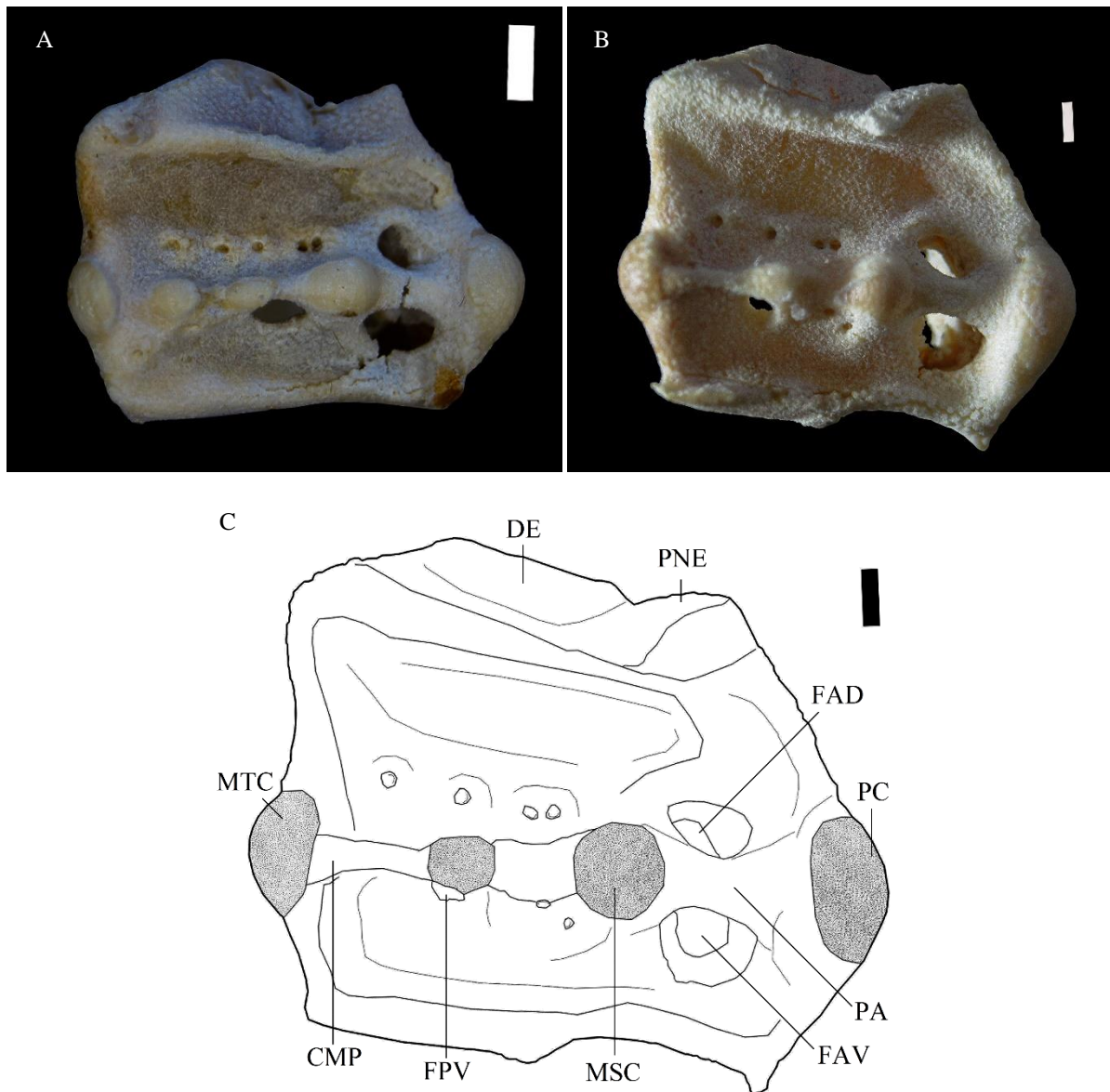
Superiormente ao processo escapular há a depressão escapular (DE), e anteriormente à mesma, ocorre a ponte escapular (PNE). Em vista lateral, o processo escapular possui uma forma de trapézio, com forames e fenestras. Anteriormente, posteriormente ao procôndilo, existem duas grandes fenestras: antero-dorsal (FAD) e antero-ventral (FAV). E posteriormente, anteriormente ao metacôndilo, também existe uma grande fenestra: a postero-ventral (AFONSO; GALLO, 2001) (FPV). As fenestras anteriores são maiores do que a posterior. Há os dois côndilos na face interna do processo escapular, que se articulam com as quintas cartilagens epibrânquial e ceratobrânquial.

A cartilagem coracoidea possui formato retangular achatado dorso-ventralmente e a largura é consideravelmente maior do que o comprimento. Na porção mediana ocorre um sulco centralizado.

3.1.3.3.5.1 Variações intraespecíficas

O espécime 558 de *Z. brevirostris*, ao invés de possuir três sub-divisões do mesocôndilo, possui apenas duas, como é possível ver na figura 53.

Figura 53: Fotos dos espécimes 1235 (A) e 558 (B) e desenho do espécime 558 (C) da vista lateral da cintura peitoral. CMP – Crista mesopterigiana; DE – Depressão escapular; FAD – Fenestra antero-dorsal; FAV – Fenestra antero-ventral; FPV – Fenestra postero-ventral; MSC – Mesocôndilo; MTC – Metacôndilo; PA – Ponte anterior; PC – Procôndilo; PNE – Ponte escapular. Escala: 1 cm.



Fonte: A autora, 2019.

3.1.3.3.6 Nadadeira peitoral (figuras 54 à 57)

As nadadeiras peitorais tem o propterígio peitoral (PPT), o mesopterígio peitoral (MST) e o metapterígio peitoral (MTT). Os raios estão dispostos por todo o comprimento e largura da peitoral. As peitorais possuem forma triangular, adquirindo um formato pontiagudo na porção anterior; possuem o comprimento maior do que a largura e são achatadas dorso-ventralmente.

O propterígio é a placa na posição mais anterior e o maior dos três pterígios; possui forma retangular achatada dorso-ventralmente, a qual se torna pontiaguda ao longo do comprimento anteriormente. Por todo seu comprimento, na margem interna, apresentam-se uma curvatura e sulcos, para inserção de músculos e nervos. A porção mais anterior do propterígio é segmentada e quase entra em contato com a margem externa da cartilagem anterorbital (SHIRAI, 1996; BRITO *et al.*, 2013). O propterígio possui o comprimento maior do que a largura; a porção mais posterior também se articula com a porção anterior do mesopterígio.

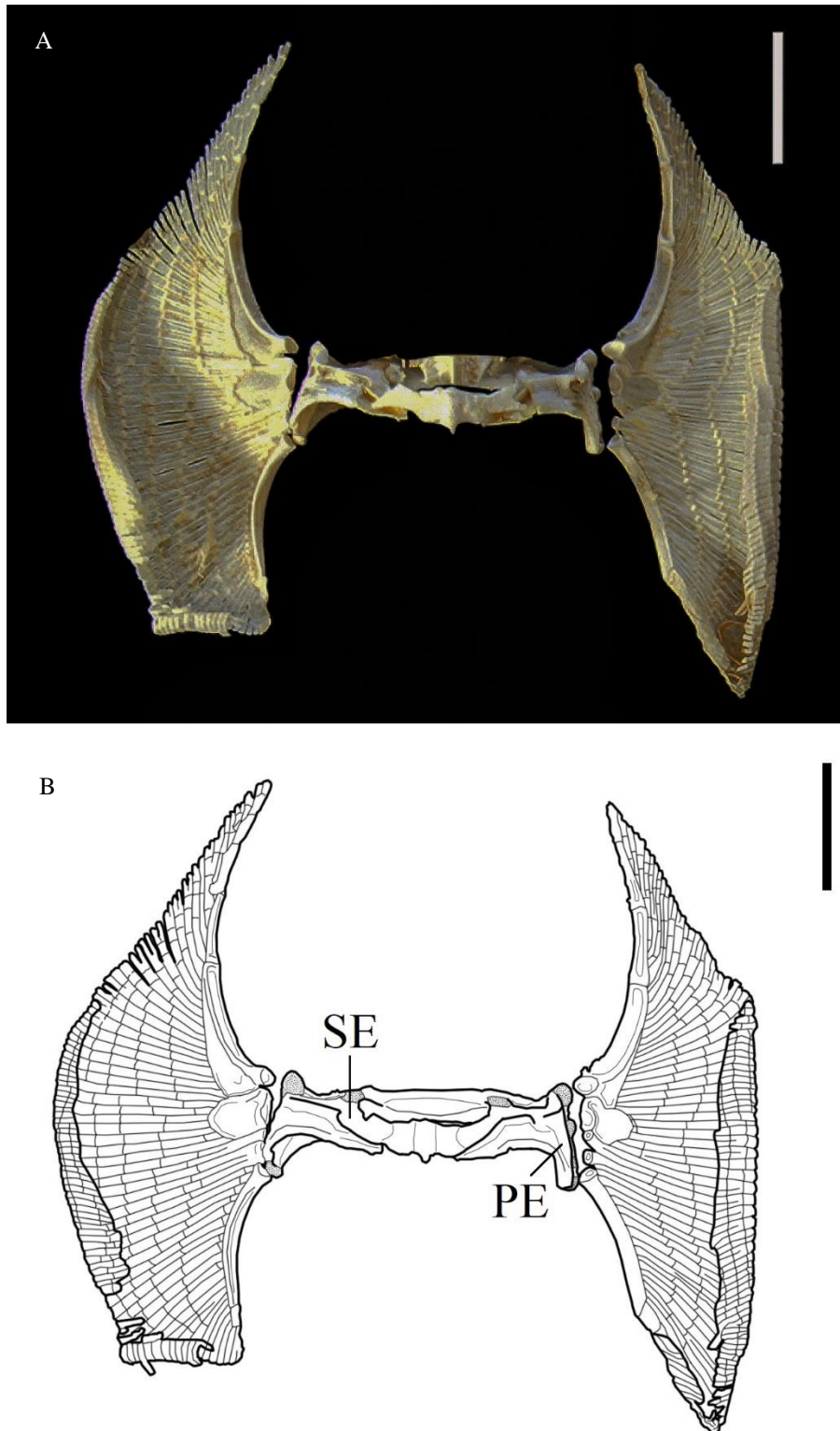
O mesopterígio possui forma oval achatada dorso-ventralmente, a largura é maior do que o comprimento e está situado anteriormente ao metapterígio e posteriormente ao propterígio. É o pterígio localizado na porção mediana da peitoral. Entre o mesopterígio e o metapterígio se articulam diretamente na cintura peitoral dois raios da peitoral (caráter da espécie *Z. brevirostris*) (BRITO *et al.*, 2013).

O metapterígio possui formato de uma barra achatada lateralmente, sulcos na margem interna e uma curvatura pelo comprimento em direção à coluna vertebral. A porção mais posterior é fragmentada e as partes fragmentadas são semelhantes aos raios; e a porção anterior se articula com os dois raios que se inserem diretamente no processo escapular. O metapterígio é o pterígio situado mais posteriormente.

3.1.3.3.6.1 Variações interespecíficas

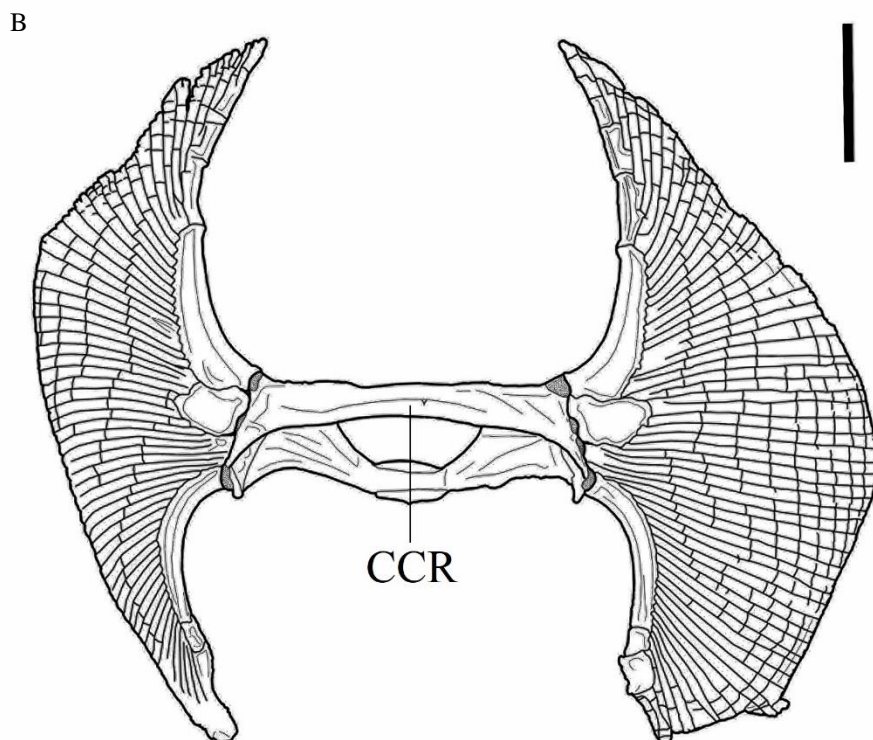
Os espécimes de *Zapteryx* apresentaram algumas variações dentro das segmentações do propterígio e metapterígio. O espécime 549 tem ambos os propterígios com três segmentos e três raios terminais; seus metapterígios possuem dois segmentos mas o esquerdo tem três raios terminais e o direito possui quatro. O espécime 1234 possui ambos os propterígios com três segmentos e quatro raios terminais; neste não foi possível contabilizar os segmentos e raios terminais do metapterígio. O espécime 1240 tem o propterígio direito com três segmentos (não se pôde ver os raios terminais nem os segmentos da peitoral esquerda, pois só há a nadadeira direita deste espécime). O espécime 558 tem ambos os propterígios com três segmentos e três raios terminais; seus metapterígios também possuem três segmentos (não foi viável de observar os raios terminais neste espécime). O espécime 1235 tem ambos os propterígios com três segmentos, mas o esquerdo possui quatro raios terminais e o direito possui três raios; seus metapterígios possuem dois segmentos (não foi possível ver os raios terminais neste espécime).

Figura 54: Foto (A) e desenho (B) da superfície dorsal da cintura e nadadeiras peitorais do espécime 1234. PE – Processo escapular; SE - Supraescapular. Escala: 3 cm.



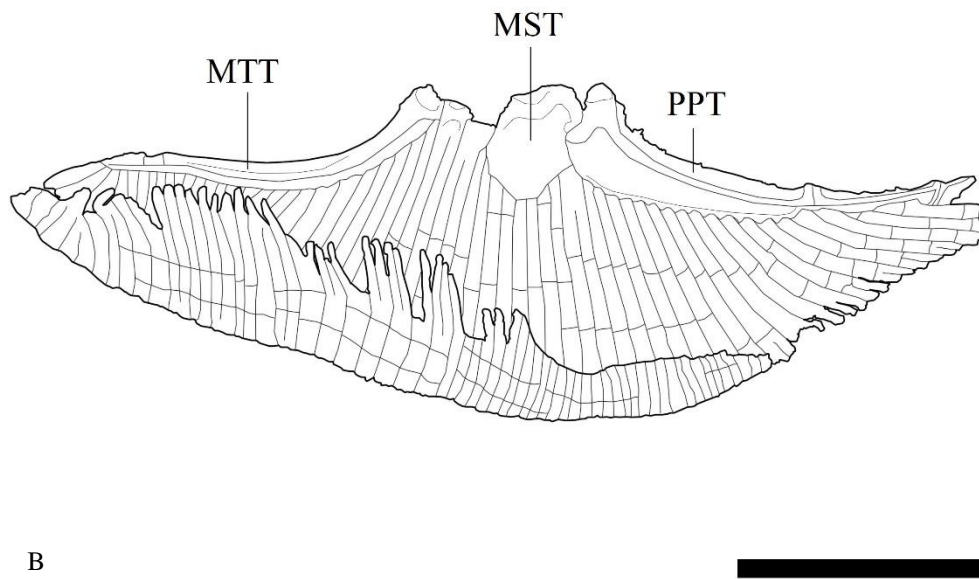
Fonte: A autora, 2019.

Figura 55: Foto (A) e desenho (B) da superfície ventral da cintura e nadadeiras peitorais do espécime 558. CCR – Cartilagem coracoidea. Escala: 3 cm.



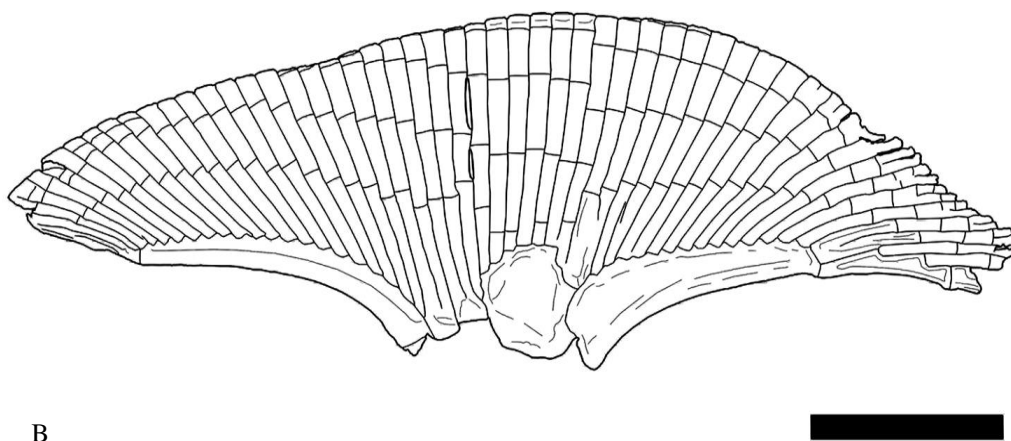
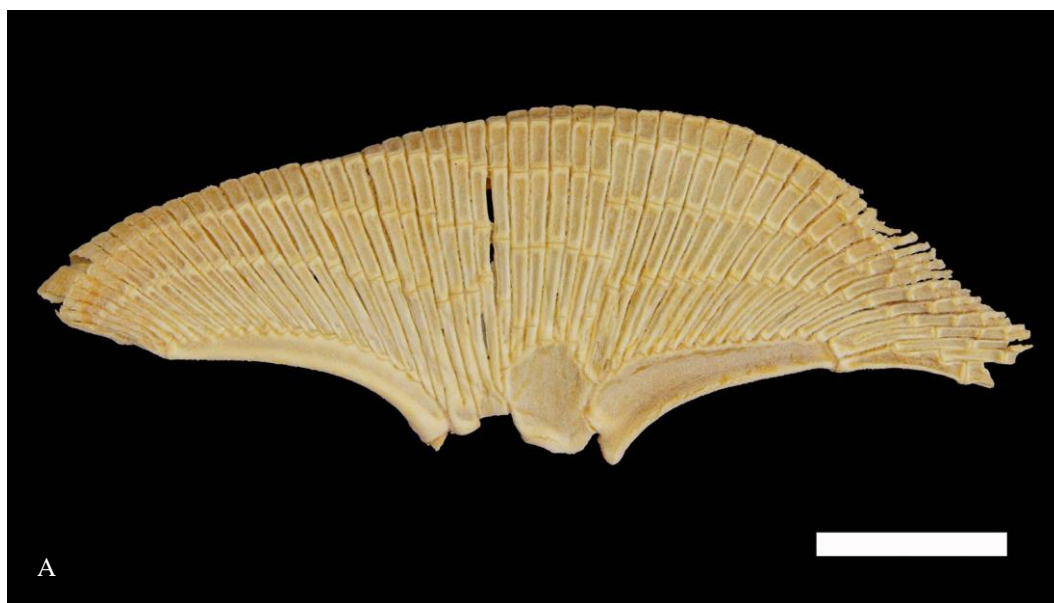
Fonte: A autora, 2021.

Figura 56: Foto (A) e desenho (B) da superfície dorsal da nadadeira peitoral do espécime 1240. MST – Mesopterígio peitoral; MTT – Metapterígio peitoral; PPT – Propterígio peitoral. Escala: 3 cm.



Fonte: A autora, 2021.

Figura 57: Foto (A) e desenho (B) da superfície ventral da nadadeira peitoral do espécime 1240. Escala: 3 cm.



Fonte: A autora, 2022.

3.1.3.3.7 Cintura pélvica (figuras 58 e 59)

A cintura pélvica compreende a barra puboisquiática (BPI), processo pré-pélvico lateral (PRL), processo íliaco (PIL) e processo isquial (PIS); está situada posteriormente às vértebras monospondílicas da coluna vertebral.

A barra é achatada dorso-ventralmente, tem a largura maior do que o comprimento e uma curvatura ao longo da extensão. A barra está situada transversalmente à coluna e a porção dorsal se articula com a porção ventral da coluna. Na porção ventral da extremidade da barra está localizada a faceta articular (FAT) para o metapterígio pélvico. Também na base da

extremidade da barra, que é a base dos três processos da cintura, localiza-se o forame obturador, representado por três orifícios reduzidos.

O processo pré-pélvico lateral é o mais anteriormente localizado; é orientado antero-posteriormente, pontiagudo, bem desenvolvido e está fusionado na extremidade da barra, incluindo com os outros processos. Posteriormente ao processo pré-pélvico lateral se localiza o processo ilíaco; é orientado dorsalmente, pontiagudo, bem desenvolvido e também está fusionado na extremidade da barra. O processo ilíaco se articula com o propterígio pélvico, o metapterígio pélvico e o processo isquial.

Ventralmente ao processo ilíaco se localiza o processo isquial, o qual está articulado com a porção mais anterior e interna do processo ilíaco e também ao processo pré-pélvico lateral; situa-se na margem interna da pélvica, orientado mais internamente em relação ao metapterígio pélvico. O processo isquial é bem desenvolvido, possui o comprimento maior do que a largura, é achatado lateralmente e tem forma retangular.

3.1.3.3.8 Nadadeira pélvica (figuras 58 e 59)

As nadadeiras pélvicas possuem o comprimento maior do que a largura e formato triangular. São constituídas pelo propterígio pélvico (PPL), metapterígio pélvico (MPL), raios da nadadeira e o *clasper* nos machos. Os raios da nadadeira se estendem por toda a extensão da mesma. O propterígio e o metapterígio pélvico, que são as estruturas de base, sustentam os raios.

O propterígio pélvico é achatado dorso-ventralmente e possui formato retangular, sendo que a extremidade externa possui uma leve forma pontiaguda, a qual se afunila na extremidade posterior. O propterígio está situado na margem externa da nadadeira, e a porção anterior está articulada com a porção posterior do processo isquial e com o metapterígio pélvico; a porção mais posterior do propterígio é segmentada.

O metapterígio pélvico tem formato retangular e se articula com o processo isquial e com o propterígio; localiza-se na margem interna da pélvica, mais internamente em relação ao processo isquial. A porção anterior do metapterígio se articula na barra puboisquiática através da faceta articular para o metapterígio pélvico. Ele está em quatro segmentos e a porção posterior é mais larga do que o resto do comprimento, e nela está articulado o *clasper*.

Quando o indivíduo é fêmea, o metapterígio é segmentado, ao contrário do que acontece com indivíduos machos: no lugar das segmentações finais está o local de articulação do *clasper*.

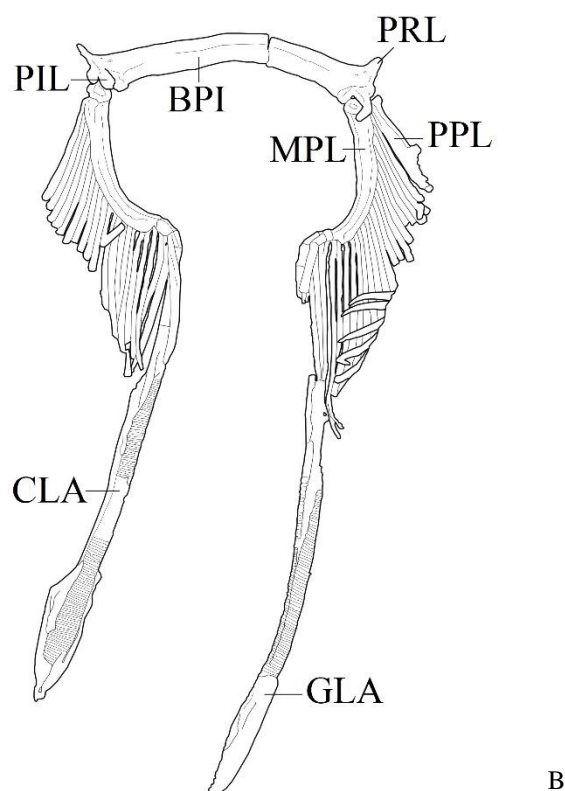
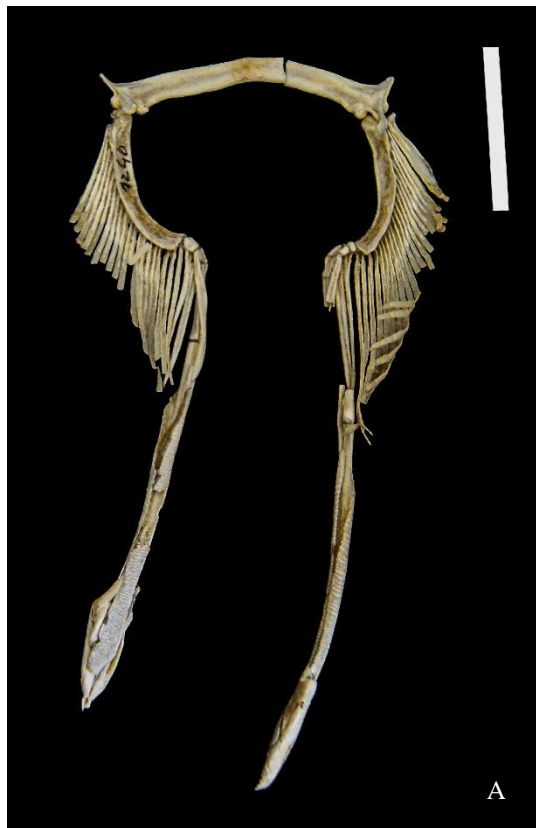
3.1.3.3.9 *Clasper* (figuras 58 e 59)

Ao longo de todo o comprimento do *clasper*, há muitas ranhuras. Internamente, o *clasper* (CLA) possui o mesmo formato da parte externa, assim como sua glânde (GLA). O começo do *clasper* é composto pelas cartilagens intermediárias (CARRIER *et al.*, 2004), as quais estão articuladas ao metapterígio pélvico e possuem aproximadamente o mesmo tamanho. O eixo do *clasper* é constituído pela cartilagem axial, fina e alongada e que se estende da última cartilagem intermediária à ponta das glândes (CARRIER *et al.*, 2004). Há a cartilagem beta, bem fina, que se estende de uma parte das cartilagens intermediárias até o início da cartilagem axial.

As cartilagens marginais dorsal e ventral formam a porção proximal das glândes. Elas são um pouco alargadas lateralmente e estão fundidas nas porções dorso-medial e lateral da cartilagem axial, além de serem moderadamente encurvadas ao longo do seu comprimento para formarem um tubo; nesse gênero, a marginal dorsal carece de um rebordo (CARRIER *et al.*, 2004). A porção distal da glânde é formada pelas cartilagens terminais dorsal e ventral; são curtas e amplas, e estão ligadas nos seus comprimentos à cartilagem axial. Entre as cartilagens marginal ventral e terminal ventral ocorre a garra componente, que em *Zapteryx* se projeta do sulco do *clasper* (CARRIER *et al.*, 2004).

A superfície ventral das glândes é coberta pela peça de revestimento ventral, a qual tem um formato próximo a um escudo (CARRIER *et al.*, 2004). A margem medial dessa peça forma uma parte do componente pseudosifão, o qual compõe o saco sifonal (POUGH *et al.*, 2008).

Figura 58: Espécime 1240 - Foto (A) e desenho (B) da superfície dorsal da cintura, nadadeiras pélvicas e *clasper*. BPI – Barra puboisquiática; CLA – *clasper*; GLA – Glande; MPL – Metaptergígio pélvico; PIL – Processo ilíaco; PPL – Propterígio pélvico; PRL – Processo pré-pélvico lateral. Escala: 3 cm.

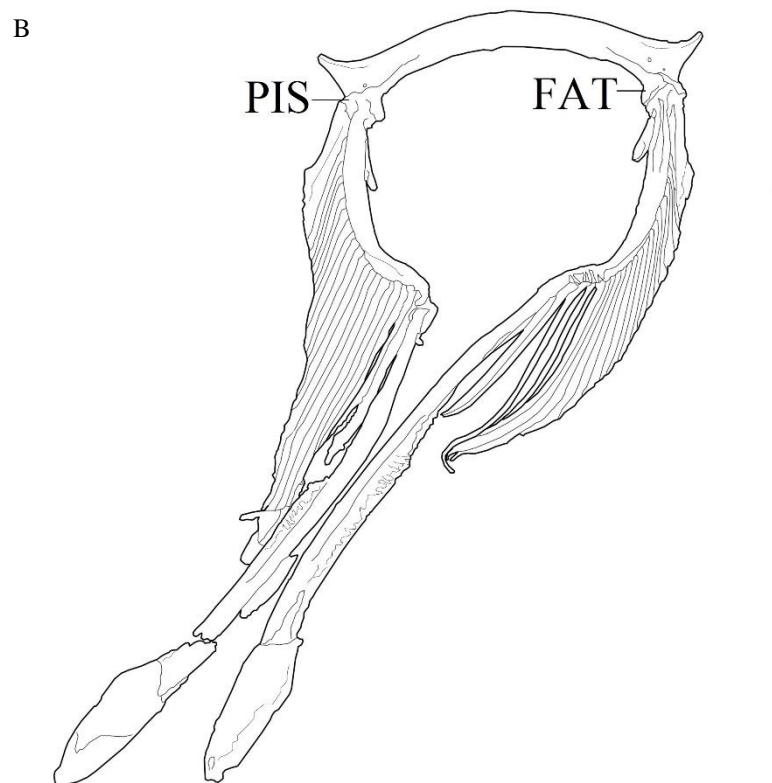


3.1.3.3.9.1 Variações intraespecíficas

Foi verificado que nos espécimes 1234 e 1240 de *Z. brevirostris* ocorrem diferenças na composição dos *claspers*. No espécime 1234 o *clasper* esquerdo tem quatro cartilagens intermediárias, enquanto que no direito há três cartilagens intermediárias (figura 59). No espécime 1240 ambos os *claspers* possuem quatro cartilagens intermediárias.

Em relação à cartilagem beta, no espécime 1234, no *clasper* esquerdo, ela se estende da terceira cartilagem intermediária até o início da cartilagem axial, e no *clasper* direito, ela se encontra da segunda cartilagem intermediária até o início da axial. No espécime 1240, no *clasper* esquerdo, a cartilagem beta se estende da segunda cartilagem intermediária ao início da cartilagem axial, e no *clasper* direito, ela se encontra da terceira cartilagem intermediária ao início da axial.

Figura 59: Espécime 1234 - Foto (A) e desenho (B) da superfície ventral da cintura, nadadeiras pélvicas e *clasper*.
FAT – Faceta articular para o metapterígio pélvico; PIS – Processo isquial. Escala: 3 cm.



3.1.3.3.10 Coluna vertebral (figuras 60 e 61)

A coluna vertebral é composta pela sinarcual (disposta em apenas uma unidade, o que é uma característica do grupo), intersinarcual, vértebras monospondílicas e diplospondílicas. A coluna está localizada posteriormente ao arco hioide e crânio, aos quais está articulada.

A sinarcual possui formato de pirâmide e se estende até o encaixe da cintura peitoral; é bem desenvolvida no comprimento, sendo maior do que a largura. A sinarcual está localizada posteriormente ao crânio e arco hioide, aos quais se articula; a articulação com o crânio, na superfície articular, é feita pela cartilagem nucal (CNU) (antigamente denominada arcualia dorsal) (BRITO *et al.*, 2013). Está situada superiormente à cartilagem basibrânquial e articulada ao arco branquial. A porção anterior da sinarcual é delimitada pelo processo odontoide (POD), o qual se apresenta bifurcado. Posteriormente ao processo odontoide está situado o colar occipital (COC), e posteriormente ao colar occipital ocorre o par de extensões laterais (PEL), além dos côndilos occipitais, fusionados com as extensões laterais.

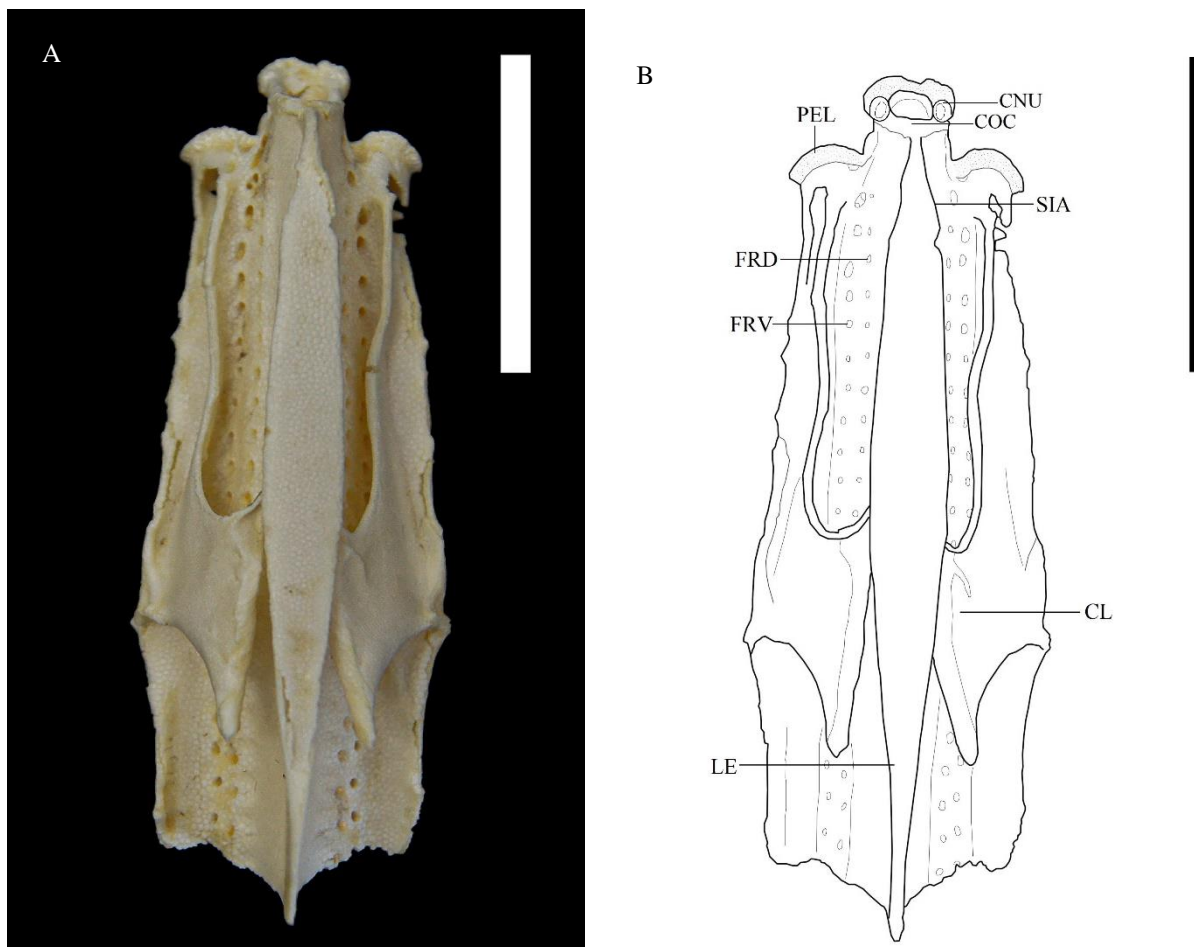
Na superfície dorsal da sinarcual está o septo intermuscular anterior (SIA); é achatado lateralmente, bem desenvolvido no comprimento e se estende por todo o comprimento da mesma, do processo odontoide até a supra-escápula. O septo é orientado dorsalmente e fusionado à sinarcual; localizado inferiormente ao septo está o suporte lateral. A supra-escápula delimita a porção posterior da sinarcual, estando fusionada à mesma (CARRIER *et al.*, 2004); é achatada lateralmente e está situada ventralmente ao septo. Na porção anterior da supra-escápula e posteriormente ao septo, localiza-se a lâmina escapular (LE), mais fina do que o septo e afunilada na porção próxima à cintura peitoral. Há uma pequena depressão para a margem interna da supra-escápula para fornecer espaço ao processo escapular da cintura peitoral.

Na parede lateral da sinarcual há uma estrutura orientada dorsalmente: a crista lateral (CL), localizada aproximadamente na linha mediana da sinarcual; e lateralmente ao longo do comprimento há várias cristas (CRI). Ao longo do comprimento, posteriormente ao processo odontoide nas paredes laterais, existem vários forames em fileira, de onde saem os nervos espinhais. Os forames dos nervos espinhais ocorrem em duas fileiras: raiz dorsal (FRD) e ventral (FRV); essas duas fileiras se estendem até abaixo da supra-escápula.

Posteriormente à sinarcual se localiza a cartilagem intersinarcual. A coluna vertebral propriamente dita está situada posteriormente à intersinarcual e é composta de vértebras monospondílicas e diplospondílicas; é bem desenvolvida no comprimento. As vértebras

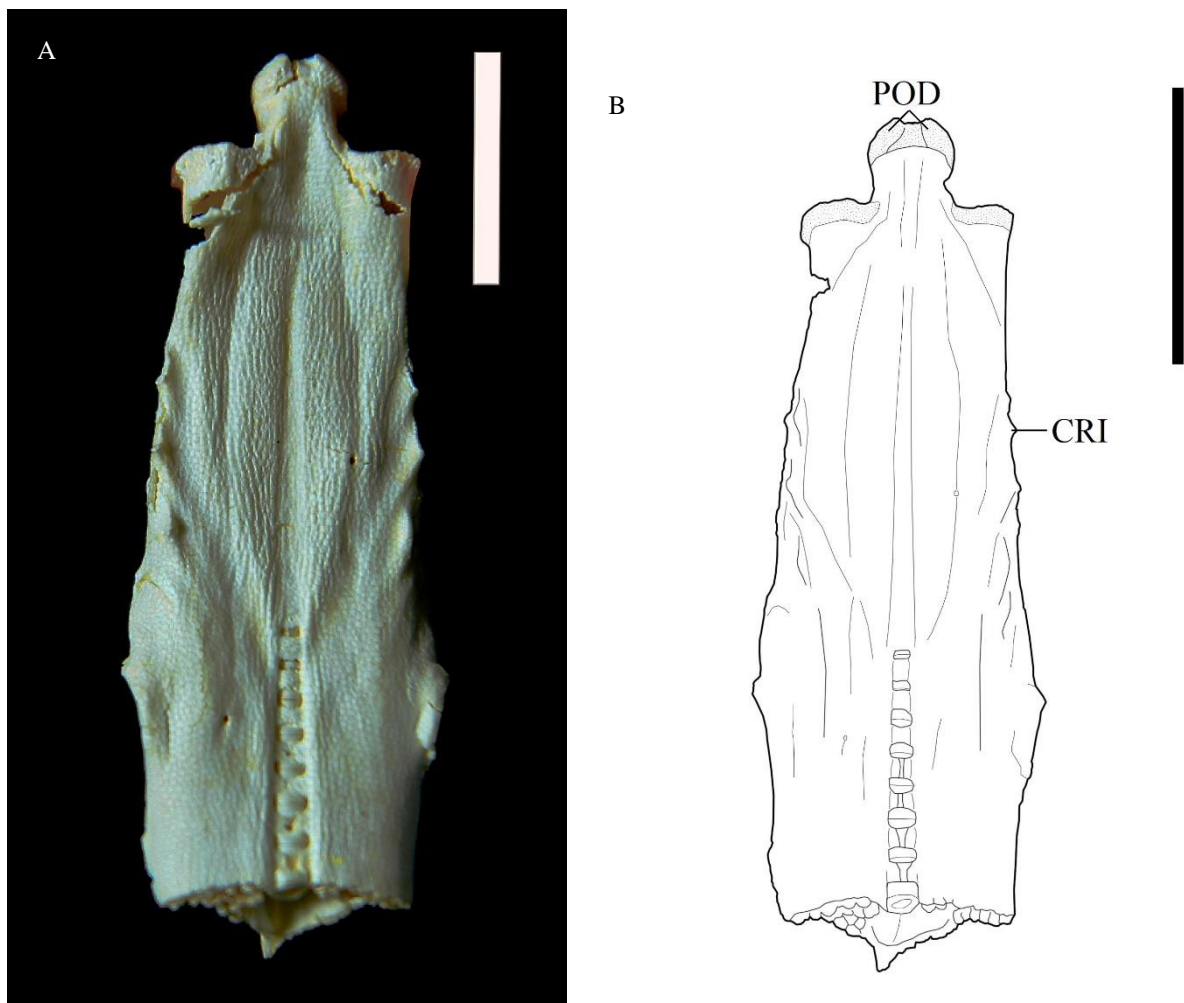
monospondílicas estão localizadas posteriormente à intersinarcual, estendendo-se até a cintura pélvica. Posteriormente à cintura pélvica, localizam-se as vértebras diplospondílicas, as quais se estendem até o fim do comprimento total e reduzem de tamanho na nadadeira caudal.

Figura 60: Foto (A) e desenho (B) da superfície dorsal da sinarcual do espécime 1240. CL – Crista lateral; CNU – Cartilagem nucal; COC – Colar occipital; FRD – Forames da raiz dorsal; FRV – Forames da raiz ventral; LE – Lâmina escapular; PEL – Par de extensões laterais; SIA – Septo intermuscular anterior. Escala: 3 cm.



Fonte: A autora, 2019.

Figura 61: Espécime 1240 - Foto (A) e desenho (B) da superfície ventral da sinarcual. CRI – Cristas laterais; POD – Processo odontoide. Escala: 3 cm.



Fonte: A autora, 2019.

3.2 Séries ontogenéticas

Para estudar o complexo esquelético e as transformações que acontecem ao longo de seu desenvolvimento nas raias viola, além de ser uma importante ferramenta na distinção das três espécies, foi analisada uma série de embriões.

3.2.1 *Pseudobatos horkelii*

3.2.1.1 Embrião 565 (figura 62)

3.2.1.1.1 Morfologia externa

O padrão da coloração dorsal é esbranquiçado, porém, como o espécime está diafanizado, não se pode dizer com precisão. O disco desde já tem forma triangular e certo desenvolvimento, incluindo as nadadeiras peitorais e a cartilagem frontal; a largura do disco é menor do que o comprimento. As órbitas estão localizadas posteriormente à cartilagem frontal e tem forma circular. Os espiráculos estão pouco desenvolvidos e localizados posteriormente às órbitas; a abertura dos espiráculos tem forma retangular. Não é possível ver os dentículos da fileira da linha mediana do comprimento total, da região da cintura peitoral e ao redor das órbitas. As nadadeiras peitorais desde logo estão mais desenvolvidas proporcionalmente em relação às outras nadadeiras. Há as nadadeiras pélvicas, com comprimento maior do que a largura. Aproximadamente na mesma linha das nadadeiras pélvicas, começa a cauda, com comprimento muito maior do que a largura. O padrão de coloração também é esbranquiçado na porção ventral. Há as abas nasais e a mandíbula, com largura maior do que o comprimento. Há a cesta branquial, com cinco aberturas branquiais organizadas em duas fileiras de brânquias.

3.2.1.1.2 Morfologia interna

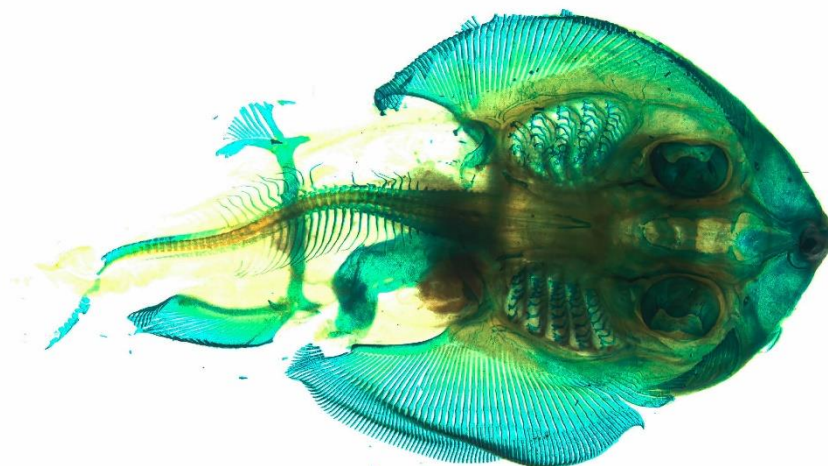
Como o indivíduo está diafanizado, é possível reparar e analisar algumas estruturas internas, mesmo o exemplar não estando dissecado. O crânio já possui formato triangular achatado dorso-ventralmente mas sem calcificação. Os processos anteriores do neurocrânio podem ser avistados. Observa-se o processo pré-orbital, com certo desenvolvimento mas sem calcificação. Há as cápsulas nasais e o septo interno, pouco desenvolvido. A visualização da crista supra-orbital é discreta. Há o processo pós-orbital, projetado lateralmente. A fontanela craniana se encontra nesta fase com uma grande abertura e com a porção que a delimita com o processo pré-orbital em fase de fechamento. O palato quadrado tem forma de barra achatada dorso-ventralmente e largura maior do que o comprimento. A cartilagem de Meckel possui forma similar ao palato quadrado e largura maior do que o comprimento. A cartilagem hiomandibular tem visualização sutil, só possível de observar na porção dorsal. As barras pseudohiodes dorsal e ventral desde já aparecem, com angulação bastante aguda com a cartilagem hiomandibular, quase em contato com a mesma. A cartilagem basibranquial está pouco desenvolvida. As cartilagens epibrânquiais e ceratobranquiais estão em cinco pares (cada tipo), com forma retangular achatada dorso-ventralmente.

A cartilagem coracoidea apresenta formato de barra achatada dorso-ventralmente. O processo escapular está pouco desenvolvido. A supraescapular tem uma curvatura bastante acentuada na extensão. O segmento anterior e segmento posterior estão fusionados entre si. O

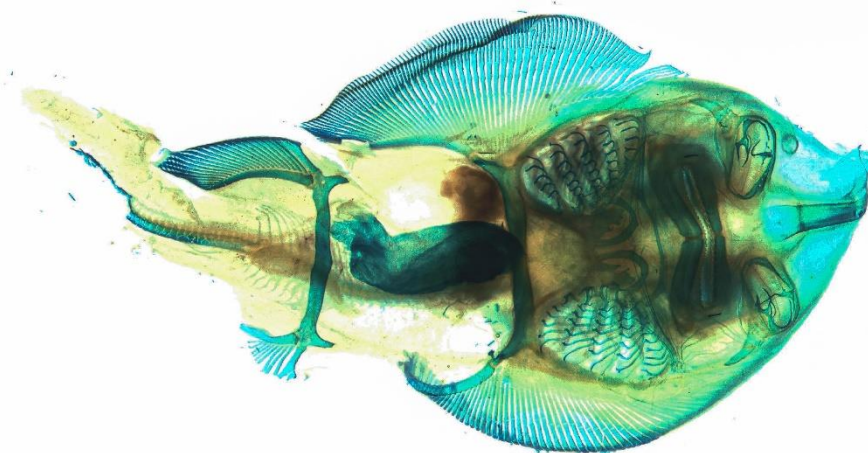
propterígio possui formato de barra achatada lateralmente, a curvatura interna por todo o comprimento e comprimento maior do que a largura. É possível ver somente um sombreado do mesopterígio, não sendo possível dizer com precisão sua forma. O metapterígio tem formato de barra achatada lateralmente e uma curvatura interna ao longo de todo o comprimento. A barra puboisquiática tem formato retangular achatado dorso-ventralmente mas possui uma curvatura ao longo do comprimento. O processo pré-pélvico lateral está orientado antero-posteriormente. O propterígio pélvico possui formato retangular, sendo que a extremidade externa é ligeiramente pontiaguda. O metapterígio pélvico tem formato de barra. A sinarcual possui comprimento maior do que a largura. Há o septo intermuscular anterior, pouco desenvolvido, não totalmente fusionado e não-calcificado. A sinarcual e a intersinarcual não podem ser distinguidas. Vértebras monospondílicas e diplospondílicas não podem ser diferidas entre si.

Figura 62 – Foto vista dorsal (A) e vista ventral (B) do embrião 565 de *P. horkelii*. Escala: 5 cm.

A



B



Fonte: A autora, 2022.

3.2.1.2 Embrião 564 (figura 63)

3.2.1.2.1 Morfologia externa

O padrão da coloração dorsal é esbranquiçado, porém, como o espécime está diafanizado, não se pode dizer com precisão. O disco desde já tem forma triangular e está consideravelmente desenvolvido (com o rosto um pouco aparente), com largura menor do que

o comprimento. As órbitas estão localizadas posteriormente à cartilagem frontal e possuem forma circular. Os espiráculos estão pouco desenvolvidos e localizados posteriormente às órbitas; a abertura dos espiráculos tem forma retangular. As nadadeiras peitorais de imediato estão evidentes, e possuem comprimento maior do que a largura. Já é possível observar que as peitorais são mais desenvolvidas proporcionalmente em relação às outras nadadeiras. Tem-se as nadadeiras pélvicas e o comprimento delas é maior do que a largura.

A nadadeira dorsal é ligeiramente menor do que as pélvicas. É possível constatar apenas uma dorsal porque parte da cauda do espécime foi deteriorada; porém, não foi possível tirar as medidas da mesma e fazer a comparação entre as proporções em relação às outras nadadeiras. Aproximadamente na mesma linha das nadadeiras pélvicas, começa a cauda, com comprimento muito maior do que a largura. O padrão de coloração também é esbranquiçado na porção ventral. Na porção anterior, posteriormente à cartilagem frontal, localizam-se as abas nasais, e posteriormente às mesmas está alocada a mandíbula, com largura maior do que o comprimento. Posteriormente à mandíbula está situada a cesta branquial, com cinco aberturas branquiais organizadas em duas fileiras de brânquias.

3.2.1.2.2 Morfologia interna

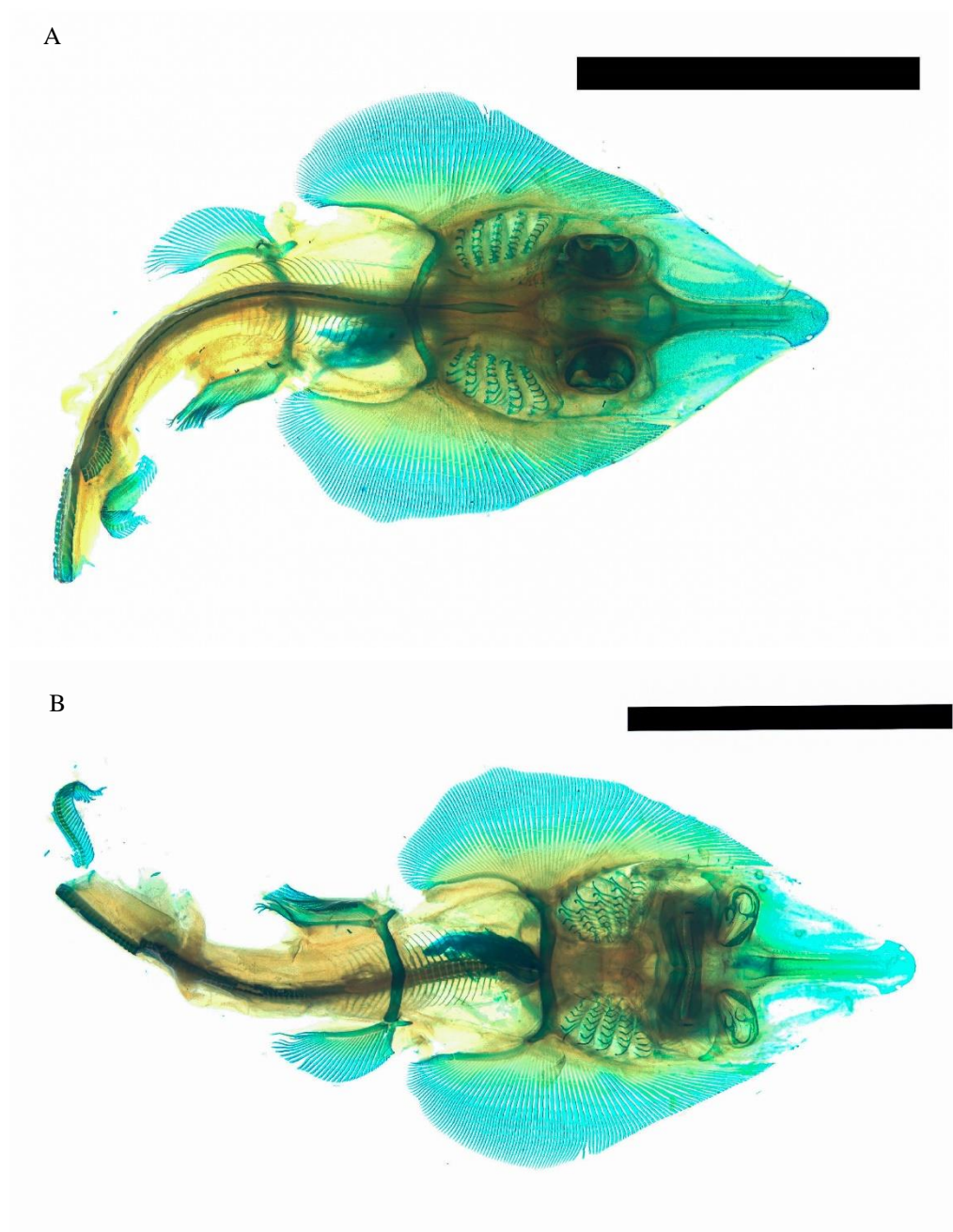
Como o indivíduo está diafanizado, é possível reparar e analisar algumas estruturas internas, mesmo não estando dissecado. O crânio já possui o formato triangular achatado dorso-ventralmente. Os processos anteriores do neurocrânio já estão presentes e o processo pré-orbital já tem certo desenvolvimento mas sem calcificação. As cápsulas nasais estão presentes. O septo interno está pouco desenvolvido. A visualização da crista supra-orbital é discreta, estende-se até a base do processo pós-orbital e contorna toda a região óptica. O processo pós-orbital está localizado – e projetado lateralmente - na margem externa do crânio e posteriormente à região óptica. A fontanela craniana fechou no limite com o processo pré-orbital e começa a se estreitar na porção mediana do septo interno. A fossa parietal ainda está em formação. O arco hioide tem visualização discreta, ao contrário dos arcos hiomandibular e mandibular.

O palato quadrado tem forma de barra achatada dorso-ventralmente e largura maior do que o comprimento. A cartilagem de Meckel possui forma similar ao palato quadrado e largura maior do que o comprimento. A cartilagem hiomandibular sutilmente aparece na visualização, mas só é possível observar na porção dorsal. As barras pseudohioides dorsal e ventral estão presentes e com angulação bastante aguda com a cartilagem hiomandibular, quase em contato com a mesma. A visualização da cartilagem basibrânquial é possível mas não a descrição. As

cartilagens epibrânquiais e ceratobrânquiais estão em cinco pares e possuem forma retangular achatada dorso-ventralmente.

A cartilagem coracoidea tem formato de barra achatada dorso-ventralmente. A visão está pouco nítida do processo escapular. A supraescapular está um pouco menos encurvada do que no estágio anterior. O segmento anterior e o segmento posterior estão fusionados entre si, tornando-se uma única peça. O propterígio tem formato de barra achatada lateralmente, uma curvatura interna por todo o comprimento, a porção mais anterior ligeiramente pontiaguda e o comprimento maior do que a largura. É possível ver somente um sombreado do mesopterígio, não dando para dizer com precisão sua forma. O metapterígio possui formato de barra achatada lateralmente e a curvatura interna ao longo de todo o comprimento. A barra puboisquiática tem formato retangular achatado dorso-ventralmente mas tem uma curvatura ao longo de seu comprimento. O processo pré-pélvico lateral está orientado antero-posteriormente. O propterígio pélvico possui formato retangular, sendo que a extremidade é ligeiramente pontiaguda. O metapterígio pélvico tem formato de barra. A sinarcual possui comprimento maior do que a largura. O septo intermuscular anterior está quase fusionado por completo. A sinarcual e a intersinarcual não podem ser distinguidas. Vértex monospondílicas e diplospondílicas não podem ser diferenciadas entre si.

Figura 63: Foto vista dorsal (A) e vista ventral (B) do embrião 564 de *P. horkelii*. Escala: 5 cm.



Fonte: A autora, 2022.

3.2.2 *Pseudobatos percellens*

3.2.2.1 Embrião 563 (figura 64)

3.2.2.1.1 Morfologia externa

O padrão da coloração dorsal é esbranquiçado, porém, como o espécime está diafanizado, não se pode dizer exatamente. O disco possui forma triangular e está consideravelmente desenvolvido; a largura do disco é menor do que o comprimento. As órbitas estão localizadas posteriormente à cartilagem frontal e tem forma circular. Os espiráculos estão desenvolvidos e localizados posteriormente às órbitas; a abertura deles tem uma forma retangular. Aproximadamente na linha mediana do comprimento total, ocorre uma fileira de dentículos, os quais neste estágio já estão sobressalentes; o mesmo ocorre com os dentículos da região da cintura peitoral e os dentículos ao redor das órbitas. As nadadeiras peitorais estão bem evidentes, com comprimento maior do que a largura; também estão mais desenvolvidas proporcionalmente em relação às outras nadadeiras. Posteriormente às peitorais, localizam-se as nadadeiras pélvicas, com comprimento maior do que a largura. Há as duas nadadeiras dorsais, menores do que as peitorais e ligeiramente menores do que as pélvicas; porém, não foi possível tirar as medidas das dorsais e fazer a comparação entre as proporções entre elas e em relação às outras nadadeiras. Posteriormente às nadadeiras pélvicas, começa a cauda, com comprimento muito maior do que a largura e formato robusto. Na porção superior, posteriormente às nadadeiras dorsais, há a nadadeira caudal. O padrão de coloração também é esbranquiçado na porção ventral. Na porção anterior, posteriormente à cartilagem frontal, situam-se as abas nasais, e posteriormente às mesmas está a mandíbula, com largura maior do que o comprimento. Posteriormente à mandíbula está a cesta branquial, com cinco aberturas branquiais organizadas em duas fileiras de brânquias. Posteriormente às nadadeiras pélvicas, localiza-se a abertura da cloaca, porém, não é possível observá-la nitidamente.

3.2.2.1.2 Morfologia interna

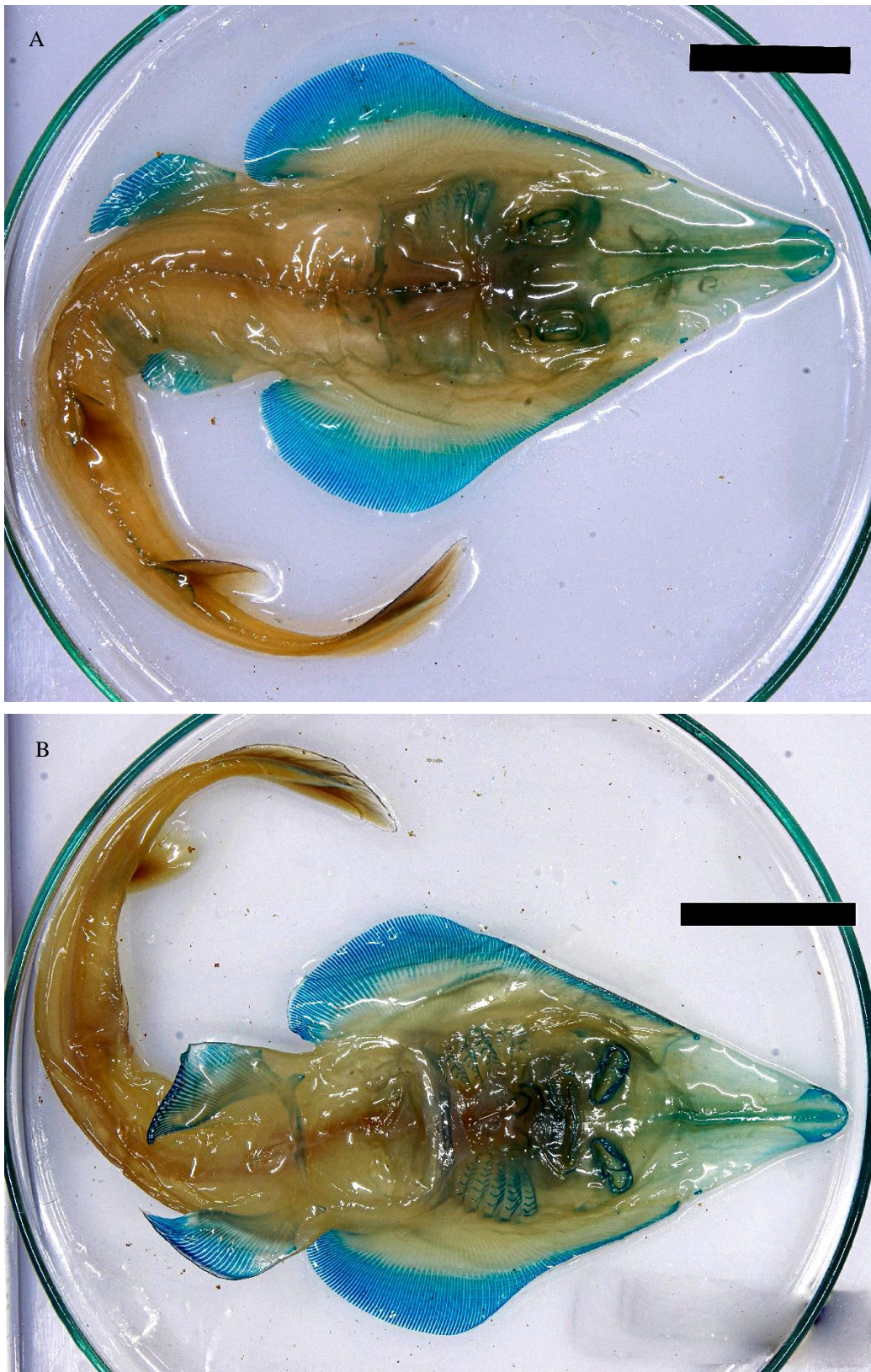
Como o indivíduo está diafanizado, é possível ver e analisar algumas estruturas internas, mesmo não estando dissecado.

O crânio já possui o formato triangular achatado dorso-ventralmente. Os processos anteriores do neurocrânio já são possíveis de observar. O processo pré-orbital já está relativamente bem desenvolvido, inclusive calcificado. Há as cápsulas nasais e o septo interno, pouco desenvolvido. A visualização da crista supra-orbital é discreta. Há o processo pós-orbital, projetado e bifurcado lateralmente. A fontanela craniana se encontra mais fechada neste estágio, com a superfície dorsal do septo interno mais saliente. A fossa parietal ainda está em formação, mas já apresentando um suave desenvolvimento. É possível ver a articulação ventral da porção mais posterior do neurocrânio com os arcos mandibular e hiomandibular.

O palato quadrado tem forma de barra achatada dorso-ventralmente; a cartilagem de Meckel tem forma similar ao palato. A cartilagem hiomandibular aparece discretamente mas só é possível observar na porção dorsal. As cartilagens epibrânquias e ceratobrânquiais estão em cinco pares cada tipo, com forma retangular achatada dorso-ventralmente. A cartilagem coracoidea possui formato de barra achatada dorso-ventralmente. O processo escapular não se pode observar nitidamente. A supraescapular está mais próxima do formato de barra achatada dorso-ventralmente, com uma curvatura bem discreta na extensão. O segmento anterior e o segmento posterior estão fusionados entre si, tornando-se uma única peça. O propterígio tem formato de barra achatada lateralmente e uma curvatura interna por todo o comprimento; a porção mais anterior está ligeiramente pontiaguda e o comprimento maior do que a largura. O mesopterígio está com o formato oval achatado dorso-ventralmente. O metapterígio está com o formato de barra achatada lateralmente e a curvatura interna ao longo de todo o comprimento.

A barra puboisquiática tem formato retangular achatado dorso-ventralmente e uma curvatura ao longo do comprimento. Há o processo pré-pélvico lateral. O propterígio pélvico possui formato retangular achatado dorso-ventralmente e a extremidade lateral tem uma leve forma pontiaguda. O metapterígio pélvico está com formato de barra. A sinarcual está desenvolvida, calcificada e possui o comprimento maior do que a largura. A crista lateral está com visualização discreta. Há o septo intermuscular anterior, já fusionado por completo e calcificado, inclusive com os denticulos da linha mediana do comprimento total (localizados em cima do septo na região externa do corpo) formados e sobressalentes. A sinarcual e a intersinarcual não podem ser distinguidas. As vértebras monospondílicas e diplospondílicas não podem ser diferidas entre si, porém elas já estão calcificadas.

Figura 64: Foto com vista dorsal (A) e ventral (B) do embrião 563 de *P. percellens*. Escala: 5 cm.



Fonte: A autora, 2022.

3.2.3 *Zapteryx brevirostris*

A nomenclatura dos estágios ontogenéticos seguiu a literatura de Gomes *et al.* 2010. Os espécimes analisados não eram da mesma fêmea e estavam depositados no Laboratório de Ictiologia, Tempo e Espaço da UERJ. Treze estágios de desenvolvimento ontogenético foram descritos, porém ainda permanecem lacunas depois do comprimento total de 144,5 mm, porque depois deste nenhum espécime foi adquirido ou observado.

Apenas os cinco primeiros estágios embrionários foram possíveis de observar na diafanização (mesmo não tendo foto de mais de um plano visual; eles já estavam diafanizados), pois não foi possível realizar os procedimentos nos outros espécimes (alguns eram únicos e muito antigos, não sendo possível de passar pela diafanização pois havia o risco de perder o exemplar).

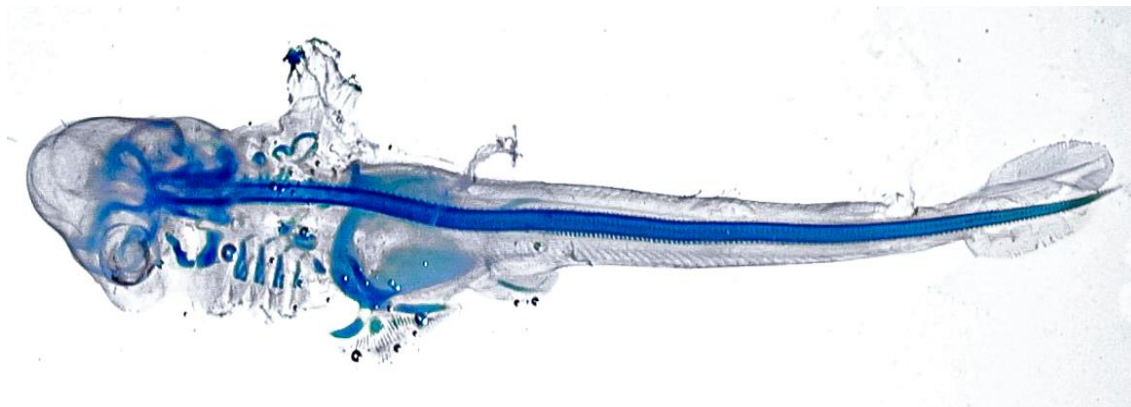
Os seguintes estágios ontogenéticos foram analisados: CT 1, CT 2, CT 3, CT 4, CT 5, CT 75,92 mm, CT 82,05 mm, CT 105,5 mm, CT 115 mm, CT 139 mm, CT 144,5 mm, CT 280 mm e CT 290 mm.

3.2.3.1 Embrião 570 (figura 65)

Primeiro estágio analisado. Não é possível ver o padrão da coloração dorsal (espécime diafanizado) nem informar o sexo. O disco não está completamente desenvolvido, não sendo observado o formato triangular achatado dorso-ventralmente. O processo pré-orbital está com discreto desenvolvimento. Há apenas indício das órbitas; entretanto, estão localizadas lateralmente e não dorsalmente como é típico das raias. Com essa disposição lateral das órbitas, a maior largura do crânio é delimitada pelas mesmas. O septo interno está pouco desenvolvido. A fontanela craniana apresenta abertura. Os arcos mandibular e hioide possuem visualização discreta, porém, sem se distinguir as estruturas. Apenas se consegue verificar o desenvolvimento de poucas cartilagens epibrânquiais. O processo escapular da cintura peitoral tem pequena projeção para um dos lados, estando ainda pouco desenvolvida. A supraescapular possui pequeno desenvolvimento mas ainda não é possível ver seu formato. Há um pequeno prolongamento de uma das nadadeiras peitorais, e as estruturas mais evidentes são o propterígio e o metapterígio (o metapterígio ainda está sem a típica curvatura acentuada); o mesopterígio possui discreto desenvolvimento e há poucos raios desenvolvidos. Há apenas um pequeno indício de uma das nadadeiras pélvicas. A sinarcual está discretamente desenvolvida e possui comprimento maior do que a largura. É possível ver a distinção entre as vértebras monospondílicas e diplospondílicas, mesmo bem discreta. Pode se observar um indício de uma

das nadadeiras dorsais. Posteriormente à dorsal, já é possível ver certo desenvolvimento da nadadeira caudal. A cauda está com desenvolvimento razoável, verificando-se que o comprimento é maior do que a largura.

Figura 65: Embrião de *Z. brevirostris* 570.

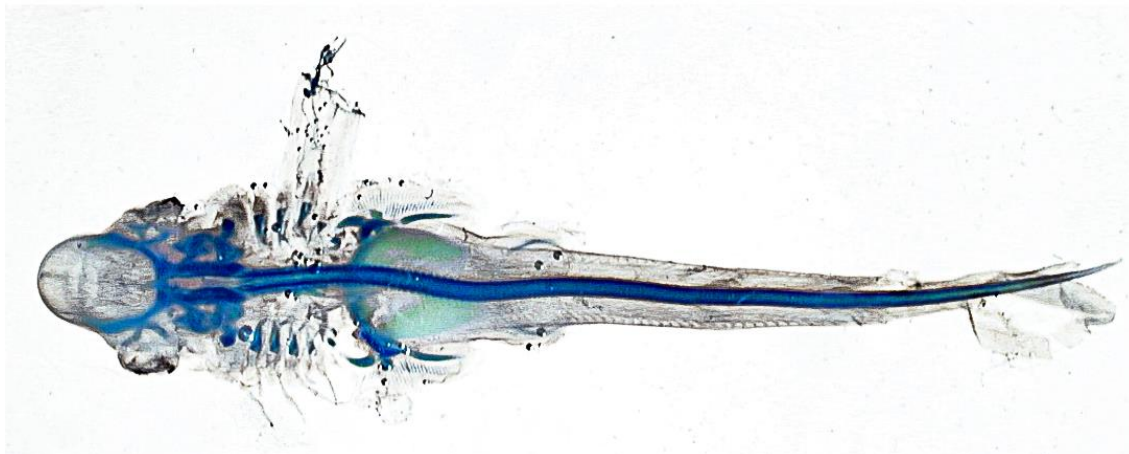


Fonte: arquivo do orientador.

3.2.3.2 Embrião 571 (figura 66)

Segundo estágio analisado. Não é possível informar o sexo. O septo interno do crânio está um pouco mais desenvolvido. As cartilagens epibrânquiais e ceratobrânquiais estão com pequeno desenvolvimento em ambos os lados do arco branquial. A cintura peitoral está com desenvolvimento um pouco maior no processo escapular. As nadadeiras peitorais possuem pequeno desenvolvimento. A cintura pélvica está com maior desenvolvimento, mas não sendo capaz de distinguir suas estruturas. Ocorre a mesma situação das peitorais com as nadadeiras pélvicas, mas também não sendo capaz de diferenciar sua composição. Nota-se o começo do desenvolvimento da cartilagem nucal e também um vestígio da lâmina escapular.

Figura 66: Embrião de *Z. brevisrostris* 571.

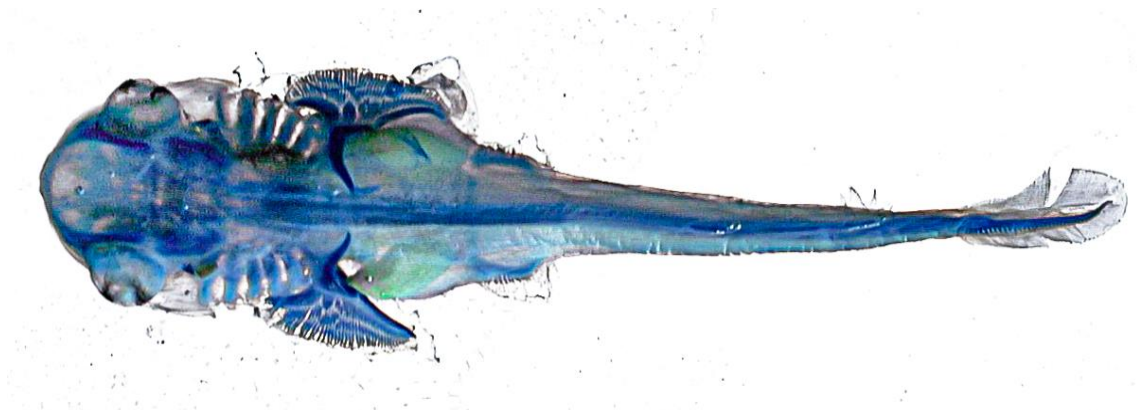


Fonte: arquivo do orientador.

3.2.3.3 Embrião 572 (figura 67)

Terceiro estágio analisado. Não é possível informar o sexo. O disco está com desenvolvimento um pouco maior. As órbitas estão com maior desenvolvimento, com ambas as unidades praticamente formadas. A abertura dos espiráculos está discreta. Observa-se o arco hiomandibular, com as cartilagens hiomandibulares estando mais desenvolvidas. O arco hioide está mais desenvolvido, com melhor visualização. As cartilagens epibrânquiais e ceratobrânquiais possuem maior desenvolvimento, estando praticamente desenvolvidas. A cintura peitoral está com maior desenvolvimento, com a supraescapular mais desenvolvida; nesta ocorre uma curvatura ao longo da extensão. A porção esquerda da cintura peitoral está com um indício da depressão escapular e da ponte escapular. As nadadeiras peitorais estão com maior desenvolvimento: raios um pouco mais desenvolvidos, propterígio mais desenvolvido antero-posteriormente, assim como o metapterígio, e este começa a adquirir a concavidade interna característica, mesopterígio mais desenvolvido lateralmente e a margem externa tem formato um pouco pontiagudo. As nadadeiras pélvicas possuem maior desenvolvimento assim como a cintura pélvica, na qual é possível distinguir a barra puboisquiática das nadadeiras. A sinarcual está um pouco mais larga. Há indícios de ambas as nadadeiras dorsais. A nadadeira caudal está com maior desenvolvimento assim como a cauda. A musculatura corporal está mais desenvolvida desde a região da cabeça até a caudal.

Figura 67: Embrião de *Z. brevirostris* 572.



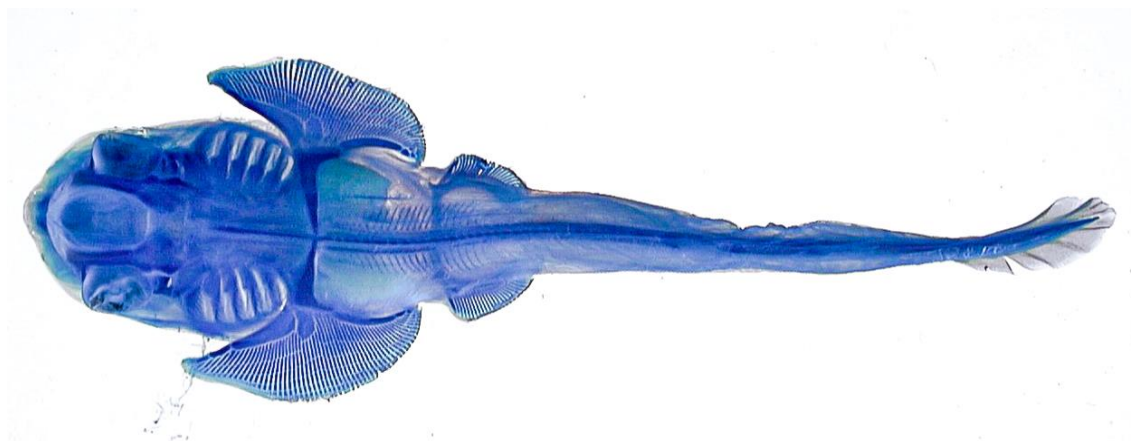
Fonte: arquivo do orientador.

3.2.3.4 Embrião 573 (figura 68)

Quarto estágio analisado. Não é possível informar o sexo. O disco possui maior desenvolvimento, com a musculatura melhor formada. A musculatura das órbitas está mais desenvolvida, assim como ao redor, constatando-se que o limite das órbitas está na altura da largura do disco e não mais ultrapassando o limite do mesmo. A visualização da abertura dos espiráculos está mais clara. Tem-se um indício do processo pré-orbital. O septo interno está mais desenvolvido e começa o fechamento da fontanela craniana. Observa-se a crista supraorbital, o processo pós-orbital e a fissura orbital. A fossa parietal está com visualização mais clara. As barras pseudohioides dorsal e ventral estão mais desenvolvidas. As cartilagens epibrânquiais e ceratobranquias estão mais desenvolvidas e a musculatura ao redor do arco branquial está praticamente formada. A cintura peitoral está mais desenvolvida: supraescapular perdeu a curvatura que tinha ao longo da extensão, adquirindo forma de barra; os dois côndilos da face interna do processo escapular são observados. As nadadeiras peitorais estão mais desenvolvidas: há mais raios e estão mais compridos; as placas basais se desenvolveram mais, especialmente o propterígio, no qual se vê uma notável diferença em seu comprimento, tornando as nadadeiras mais alongadas antero-posteriormente. Por causa disso, a porção mais posterior da peitoral está mais próxima ao corpo, enquanto que a porção anterior está mais afastada pois o desenvolvimento do propterígio se acentuou mais e ele está praticamente do mesmo tamanho do metapterígio (o qual era o pterígio mais comprido). O propterígio não tem a porção anterior pontiaguda, e sim segmentada. A margem externa do mesopterígio não é mais pontiaguda e a forma oval começa a se formar. Raios se inserem diretamente no processo escapular. A curvatura interna ao longo do metapterígio está mais evidente, com a porção

posterior segmentada. A cintura pélvica e as nadadeiras pélvicas estão mais desenvolvidas. A barra puboisquiática está mais nítida assim como a pequena projeção antero-posterior do processo pré-pélvico lateral, vendo-se seu formato triangular. Constata-se a distinção entre o propterígio e o metapterígio pélvicos, além de se ver mais raios e que os mesmos estão maiores. É possível notar o limite anterior da sinarcual, mas não a distinção das estruturas da porção anterior. A cartilagem nucal está mais desenvolvida e a crista lateral tem visualização bem discreta. O septo intermuscular anterior e a lâmina escapular estão com maior desenvolvimento. É possível distinguir a intersinarcual das vértebras monospondílicas. A visualização da fileira de dentículos da linha mediana do comprimento total está mais nítida. Tem-se um maior desenvolvimento da nadadeira caudal, cauda e da musculatura corporal.

Figura 68: Embrião de *Z. brevirostris* 573.



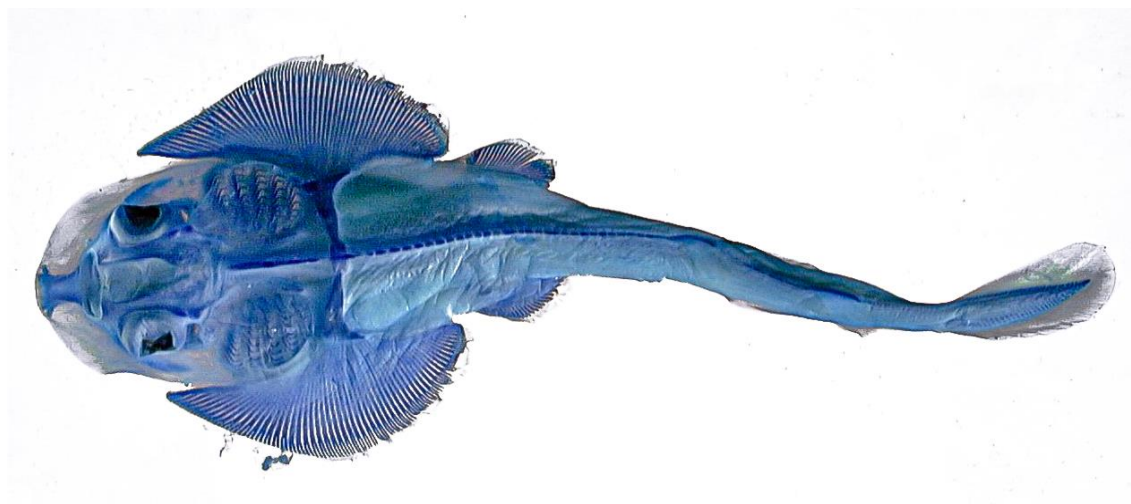
Fonte: arquivo do orientador.

3.2.3.5 Embrião 574 (figura 69)

Quinto estágio analisado. Não é possível informar o sexo. O disco tem praticamente a metade do tamanho formada, com desenvolvimento maior das nadadeiras peitorais e do rosto; o formato triangular achatado dorso-ventralmente está mais evidente. A abertura dos espiráculos está clara e as órbitas estão dispostas dorsalmente. A visualização dos dentículos da fileira da linha mediana do comprimento total e ao redor das órbitas está nítida. O processo pré-orbital está um pouco mais desenvolvido e a abertura da fontanela craniana está menor. O septo interno está mais desenvolvido e vê-se as cartilagens anterorbitais, delimitando a largura máxima do crânio. A visualização da crista supra-orbital, do processo pós-orbital, da fossa parietal e fissura orbital está mais nítida. Vê-se a superfície articular mesmo não tão nítida. Os processos ventro-laterais da cartilagem de Meckel estão mais nítidos, vendo-se a orientação

antero-posterior. Ocorrem raios branquiais tanto no arco hioide quanto no branquial. Distingue-se a supra escapular do processo escapular. Vê-se os segmentos anterior e posterior da supraescapular. As nadadeiras peitorais estão com maior desenvolvimento e aproximadamente metade da peitoral está fusionada com a porção posterior do disco; ocorrem também mais raios e estão mais desenvolvidos, ocupando praticamente toda a extensão da peitoral. As placas basais estão maiores, especialmente o propterígio, o qual agora é a placa mais comprida. A sinarcual está mais desenvolvida e nítida, assim como a crista lateral. O septo intermuscular anterior está com maior desenvolvimento e o suporte lateral tem uma discreta visualização. A lâmina escapular está mais marcada. O indício de ambas as nadadeiras dorsais está mais visível. A nadadeira caudal, cauda e musculatura corporal estão mais desenvolvidas.

Figura 69: Embrião de *Z. brevirostris* 574.



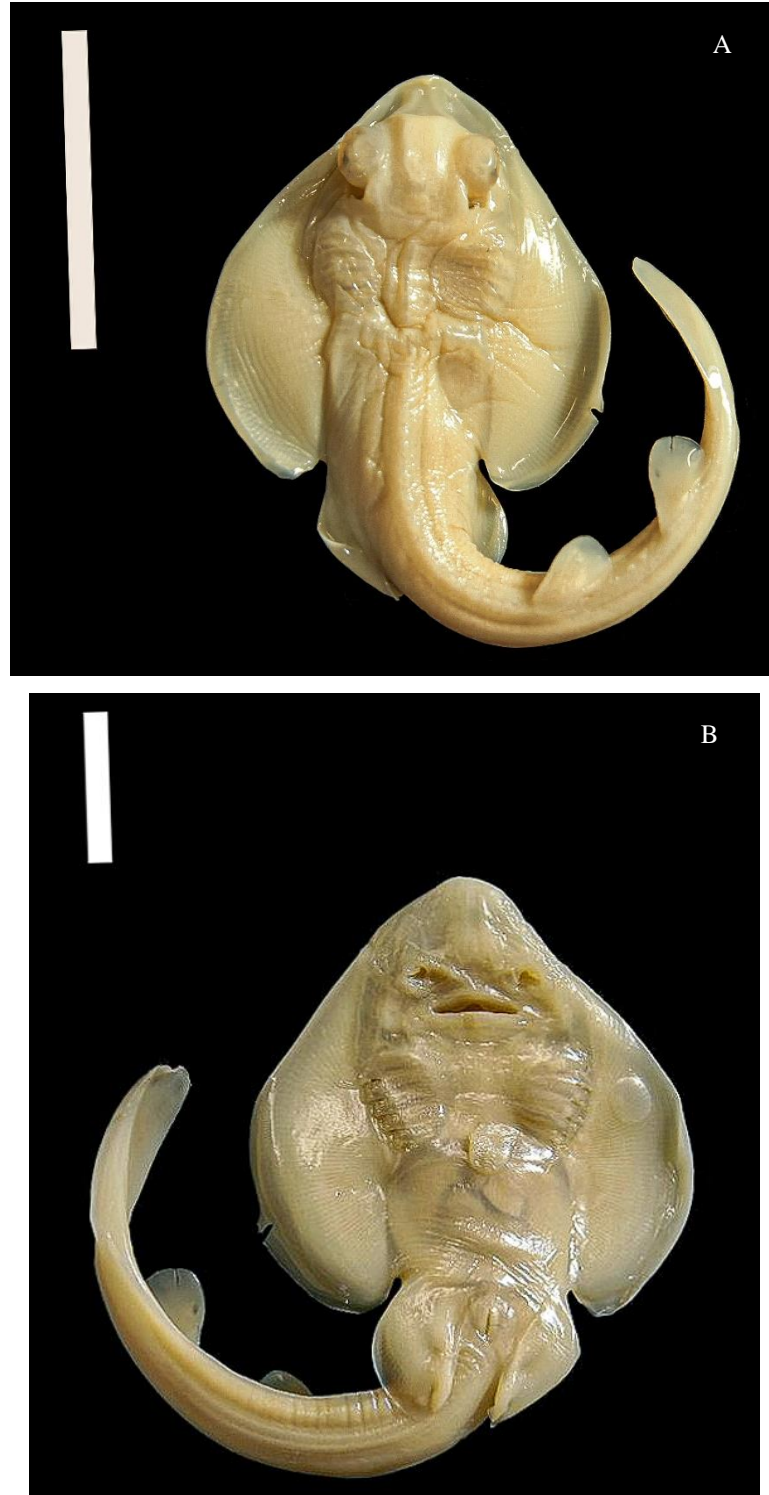
Fonte: arquivo do orientador.

3.2.3.6 Embrião 562 - CT 75 mm

Sexto estágio analisado. Espécime macho. O padrão de coloração é esbranquiçado tanto na porção dorsal quanto ventral (figura 70). O disco está completamente formado e com forma triangular. A musculatura ao redor das órbitas está praticamente formada. Os espiráculos estão desenvolvidos e com a abertura formada, com forma retangular. Observam-se as abas nasais, boca, com largura maior do que o comprimento, e a cesta branquial, com as cinco aberturas branquiais. As brânquias estão levemente inclinadas na direção posterior. Os dentículos da cintura peitoral começam a ser perceptíveis. As nadadeiras peitorais estão completamente formadas e fusionadas com a musculatura da região do rosto; já é possível notar que as peitorais são mais desenvolvidas proporcionalmente em relação às outras nadadeiras. É possível ver o

clasper, assim como diferenciá-lo da nadadeira pélvica; todavia, ainda não possui calcificação e também não ultrapassa o comprimento da pélvica. Ambas as dorsais estão formadas e menores do que as demais nadadeiras. A nadadeira caudal está completamente formada.

Figura 70: Embrião 562 de *Z. brevirostris* vistas dorsal (A) e ventral (B). Escala: 2 cm.

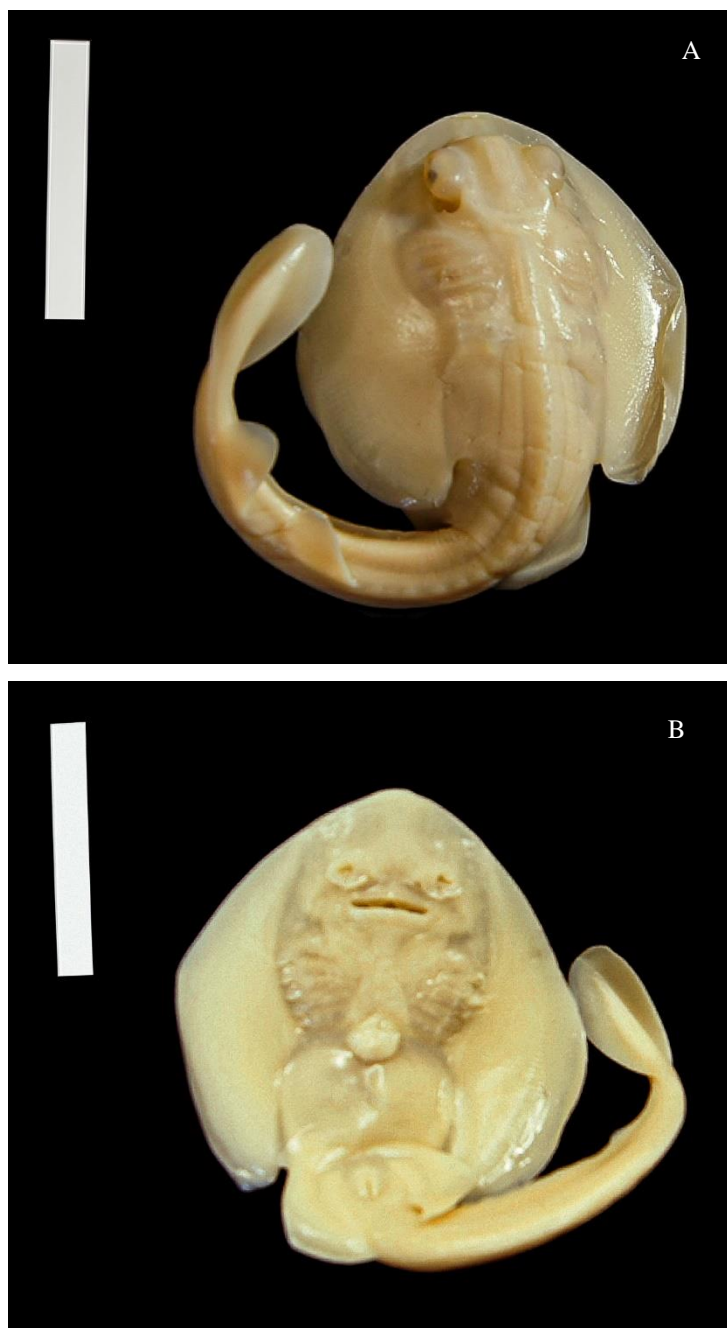


Fonte: A autora, 2019.

3.2.3.7 Embrião 561 - CT 82 mm (figura 71)

Sétimo estágio analisado. Espécime fêmea. A fileira de dentículos na linha mediana do comprimento total está um pouco mais proeminente. O comprimento do olho é aproximadamente $4/5$ da distância interorbital, ligeiramente menor do que no estágio anterior. A distância pré-nasal é aproximadamente $9/10$ da distância entre as abas nasais, ligeiramente maior do que no estágio anterior. A largura da boca é aproximadamente $7/10$ da distância pré-oral, um pouco maior do que no estágio anterior. A distância entre o quinto par de fendas branquiais é aproximadamente $9/10$ da distância entre o primeiro par, um pouco maior do que no estágio anterior. A largura da nadadeira peitoral é aproximadamente $2/5$ do comprimento, vagamente maior do que o estágio anterior. O comprimento da nadadeira pélvica é aproximadamente $3/10$ do comprimento da peitoral, um pouco menor do que o estágio anterior. A largura da pélvica é aproximadamente $2/5$ do comprimento, um pouco menor do que o estágio anterior. A distância entre o rostro e a margem anterior da cloaca é aproximadamente $3/5$ da distância entre a margem posterior da cloaca e a ponta da cauda, um pouco menor do que no estágio anterior. O comprimento da pélvica é aproximadamente $9/10$ dos comprimentos de ambas as dorsais, e no estágio anterior as pélvicas são maiores do que as dorsais. A segunda nadadeira dorsal está com medidas maiores do que a primeira, e no estágio anterior a altura da primeira dorsal é maior do que a da segunda. O comprimento caudal é aproximadamente metade do comprimento total, um pouco menor do que no estágio anterior.

Figura 71: Embrião 561 de *Z. breviostris* vistas dorsal (A) e ventral (B). Escala: 2 cm.



Fonte: A autora, 2019.

3.2.3.8 Embrião 559 - CT 105 mm (figura 72)

Oitavo estágio analisado. Espécime fêmea. A largura do disco é aproximadamente $4/5$ do comprimento, um pouco menor do que no estágio anterior. Os dentículos da linha mediana do comprimento total, ao redor das órbitas e da linha da cintura peitoral estão um pouco mais proeminentes. O comprimento do olho é aproximadamente $9/10$ da distância interorbital, um pouco maior do que no estágio anterior. O comprimento do espiráculo é aproximadamente $1/5$

da distância interespiracular, um pouco maior do que no estágio anterior. A distância entre as abas nasais é aproximadamente $7/10$ da distância pré-nasal, ao contrário do estágio anterior. A distância entre o quinto par de fendas branquiais é aproximadamente $4/5$ da distância entre o primeiro par, um pouco menor do que no estágio anterior. As nadadeiras peitorais possuem largura aproximadamente $3/10$ do comprimento, um pouco menor do que no estágio anterior. A largura da pélvica é metade do comprimento, um pouco maior do que no estágio anterior. A distância entre o rostro e a margem anterior da cloaca é aproximadamente $7/10$ da distância entre a margem posterior da cloaca e a ponta da cauda, um pouco maior do que no estágio anterior. O comprimento de ambas as nadadeiras dorsais é aproximadamente $1/5$ do comprimento da peitoral, um pouco menor do que no estágio anterior. O comprimento das dorsais é aproximadamente metade do comprimento da pélvica, diferente do estágio anterior (pélvicas estavam menores do que as dorsais). O comprimento da cauda é quase $7/10$ do comprimento total do corpo, um pouco maior do que no estágio anterior.

Figura 72: Embrião 559 de *Z. brevirostris* vistas dorsal (A) e ventral (B). Escala: 3 cm.



Fonte: A autora, 2019.

3.2.3.9 Embrião 793 - CT 115 mm (figura 73)

Nono estágio analisado. Espécime macho. A coloração da porção dorsal tem algumas manchas escuras. O comprimento do olho e a distância interorbital estão com a mesma medida, diferentemente do estágio anterior (comprimento do olho estava um pouco menor). O comprimento do espiráculo é aproximadamente 1/10 da distância interespiracular, um pouco menor do que o estágio anterior. A distância entre as abas nasais é aproximadamente 4/5 da distância pré-nasal, um pouco maior do que no estágio anterior. A largura da boca é

aproximadamente $\frac{3}{5}$ da distância pré-oral, um pouco menor do que no estágio anterior. A largura das nadadeiras peitorais é aproximadamente $\frac{2}{5}$ do comprimento, um pouco maior do que no estágio anterior. Este foi o estágio máximo encontrado com o saco vitelínico. A largura da pélvica é aproximadamente $\frac{2}{5}$ do comprimento, um pouco menor do que no estágio anterior. O comprimento das nadadeiras dorsais é aproximadamente $\frac{3}{5}$ do comprimento da pélvica, um pouco maior do que no estágio anterior. Ambas as dorsais possuem medidas iguais para as alturas, diferentemente do estágio anterior (altura da primeira estava ligeiramente menor do que a altura da segunda). O comprimento da cauda é aproximadamente $\frac{2}{5}$ do comprimento total do corpo, menor do que no estágio anterior.

Figura 73: Embrião 793 de *Z. brevirostris* vistas dorsal (A) e ventral (B). Escala: 3 cm.



Fonte: A autora, 2019.

3.2.3.10 Neonato 567 - CT 139 mm (figura 74)

Décimo estágio analisado. Espécime macho. Os dentículos estão mais sobressalentes. Diferente do estágio anterior, o comprimento do disco aproximadamente é 9/10 da largura. A

cartilagem do rostro está com um pequeno desenvolvimento. Começa o dimorfismo sexual na porção anterior do disco, sendo notável a pequena reentrância nesta região dos machos. O comprimento do olho é aproximadamente $3/5$ da distância interorbital, diferente do estágio anterior (ambas as medidas estavam idênticas). O comprimento do espiráculo é aproximadamente $1/5$ da distância interespiracular, um pouco maior do que no estágio anterior. A distância entre as abas nasais é aproximadamente metade da distância pré-nasal, um pouco menor do que no estágio anterior. O comprimento da nadadeira pélvica é aproximadamente $3/10$ do comprimento da peitoral, um pouco menor do que no estágio anterior. A largura da nadadeira pélvica é aproximadamente $3/5$ do comprimento, um pouco maior do que no estágio anterior. O comprimento da segunda nadadeira dorsal é aproximadamente $9/10$ do comprimento da primeira (praticamente equivalente e exatamente ao contrário do estágio anterior), e a altura da segunda dorsal é aproximadamente $9/10$ da altura da primeira (praticamente equivalente e diferente do estágio anterior). A distância entre o rostro e a margem anterior da cloaca é aproximadamente $4/5$ da distância entre a margem posterior da cloaca e ponta da cauda, um pouco maior do que no estágio anterior. O *clasper* não ultrapassa a nadadeira, portanto, este espécime ainda não atingiu a idade adulta. A largura da cauda é aproximadamente $1/5$ do comprimento caudal, um pouco maior do que o estágio anterior. O comprimento caudal é aproximadamente metade do comprimento total do corpo, um pouco maior do que no estágio anterior.

Figura 74: Neonato 567 de *Z. brevirostris* vistas dorsal (A) e ventral (B). Escala: 5 cm.



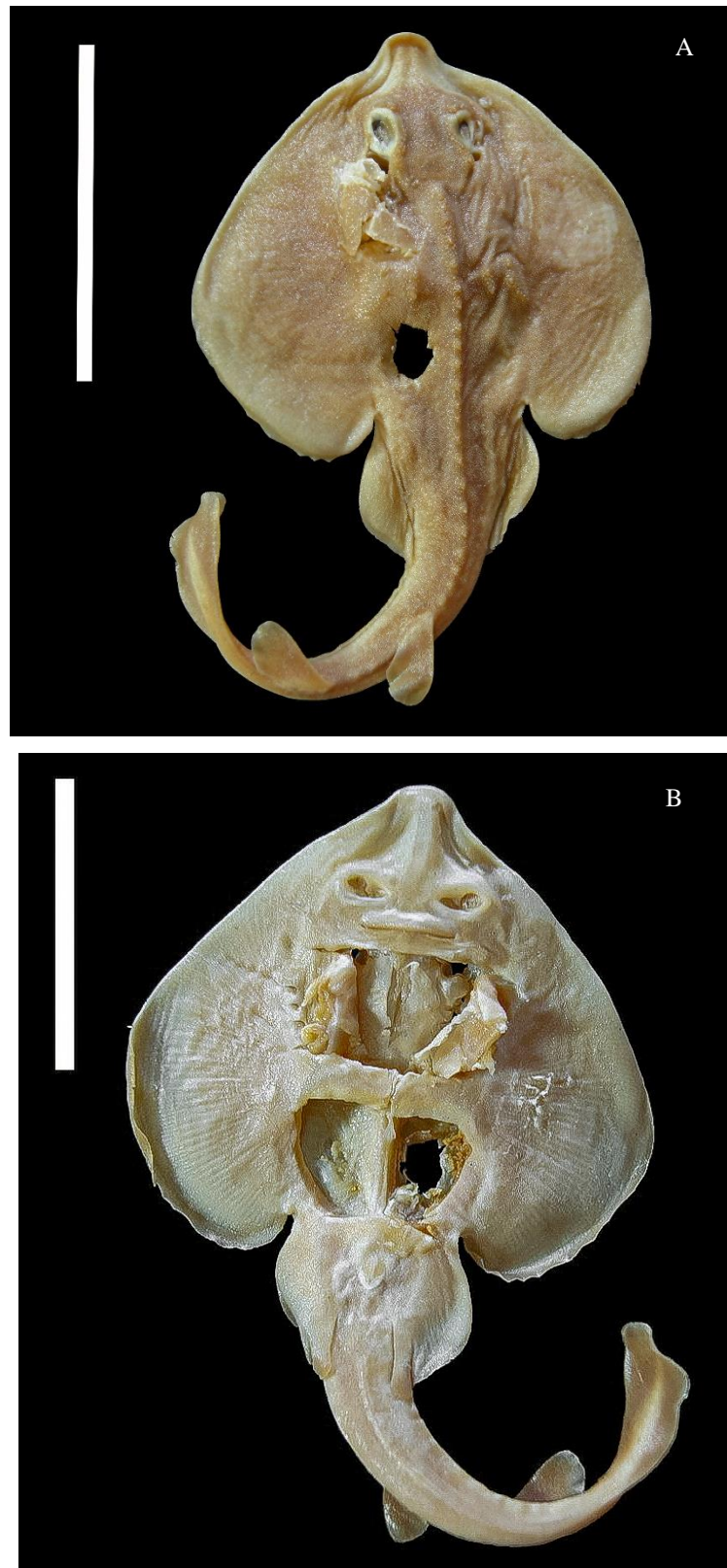
Fonte: A autora, 2019.

3.2.3.11 Neonato 560 - CT 144 mm (figura 75)

Décimo primeiro estágio analisado. Espécime fêmea. A largura do disco é aproximadamente $4/5$ do comprimento. Os dentículos dérmicos mais sobressalentes são os situados após a primeira nadadeira dorsal. O comprimento do olho é aproximadamente $7/10$ da distância interorbital, um pouco maior do que no estágio anterior. O comprimento do espiráculo é $1/10$ da distância interespiracular, um pouco menor do que o estágio anterior. A distância pré-

nasal é aproximadamente $7/10$ da distância entre as abas nasais, um pouco maior do que no estágio anterior. A distância entre o quinto par de fendas branquiais é aproximadamente $7/10$ da distância entre o primeiro par, um pouco menor do que o estágio anterior. O comprimento da nadadeira pélvica é aproximadamente $2/5$ do comprimento da peitoral, um pouco maior do que no estágio anterior. O comprimento da pélvica é aproximadamente $4/5$ da largura, ao contrário do estágio anterior que a largura era um pouco menor do que o comprimento. O comprimento de ambas as nadadeiras dorsais é aproximadamente metade do comprimento da pélvica, um pouco menor do que o estágio anterior. O comprimento da segunda dorsal é aproximadamente $9/10$ do comprimento da primeira, ao contrário do estágio anterior. A largura da cauda é aproximadamente $1/10$ do comprimento, um pouco menor do que no estágio anterior.

Figura 75: Neonato 560 de *Z. brevirostris* vistas dorsal (A) e ventral (B). Escala: 5 cm.

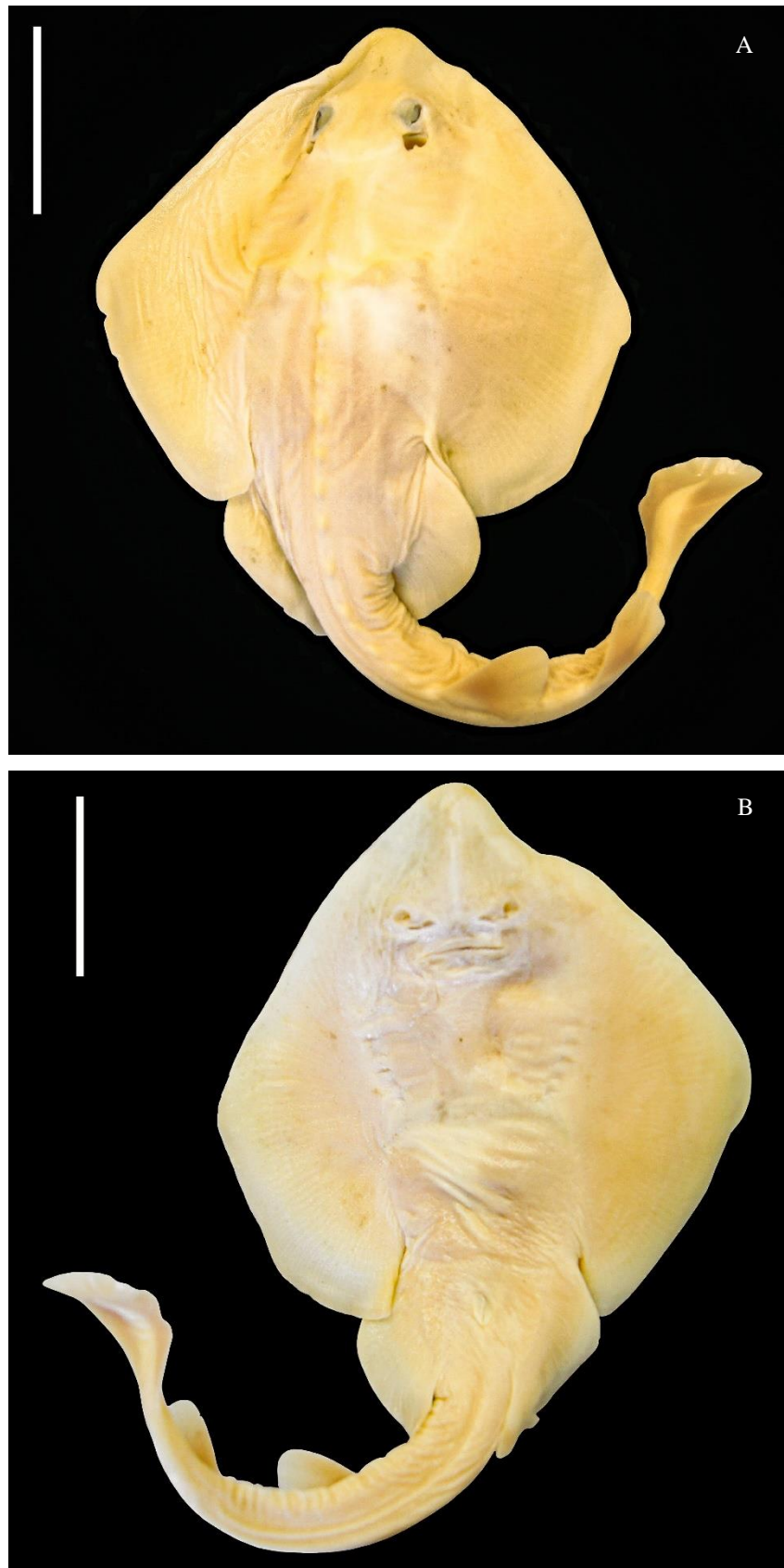


Fonte: A autora, 2019.

3.2.3.12 Juvenil 568 - CT 280 mm (figura 76)

Décimo segundo estágio analisado. Espécime fêmea. A coloração na porção dorsal está em bege mais claro. Começa a calcificação da cartilagem frontal do rostro (desenvolvimento do processo pré-orbital). O comprimento do disco é aproximadamente $9/10$ da largura. As órbitas estão um pouco mais desenvolvidas, assim como a membrana que as reveste; o comprimento do olho é aproximadamente $4/5$ da distância interorbital. As aberturas do espiráculo estão mais expandidas; o comprimento do espiráculo é aproximadamente $1/5$ da distância interespiracular. A distância entre as abas nasais é aproximadamente $2/5$ da distância pré-nasal, ao contrário do estágio anterior; há uma pequena protuberância nas abas. A distância entre o quinto par de fendas branquiais é aproximadamente $4/5$ da distância entre o primeiro par. Os dentículos dérmicos da superfície dorsal estão mais desenvolvidos e sobressalentes. As nadadeiras peitorais estão mais desenvolvidas, assim como as pélvicas. A largura da nadadeira pélvica é aproximadamente metade do comprimento. O limite entre as peitorais e pélvicas está praticamente sem espaçamento, com as nadadeiras estando muito próximas umas das outras. A distância entre o rostro e a margem anterior da cloaca é aproximadamente $7/10$ da distância entre a margem posterior da cloaca e a ponta da cauda. O comprimento da segunda nadadeira dorsal é aproximadamente $3/5$ do comprimento da pélvica. O comprimento da primeira dorsal é aproximadamente $9/10$ do comprimento da segunda, e a altura da primeira dorsal é aproximadamente $9/10$ da altura da segunda; ou seja, as medidas da primeira dorsal são menores do que as mesmas da segunda.

Figura 76: Juvenil 568 de *Z. brevirostris* vistas dorsal (A) e ventral (B). Escala: 5 cm.

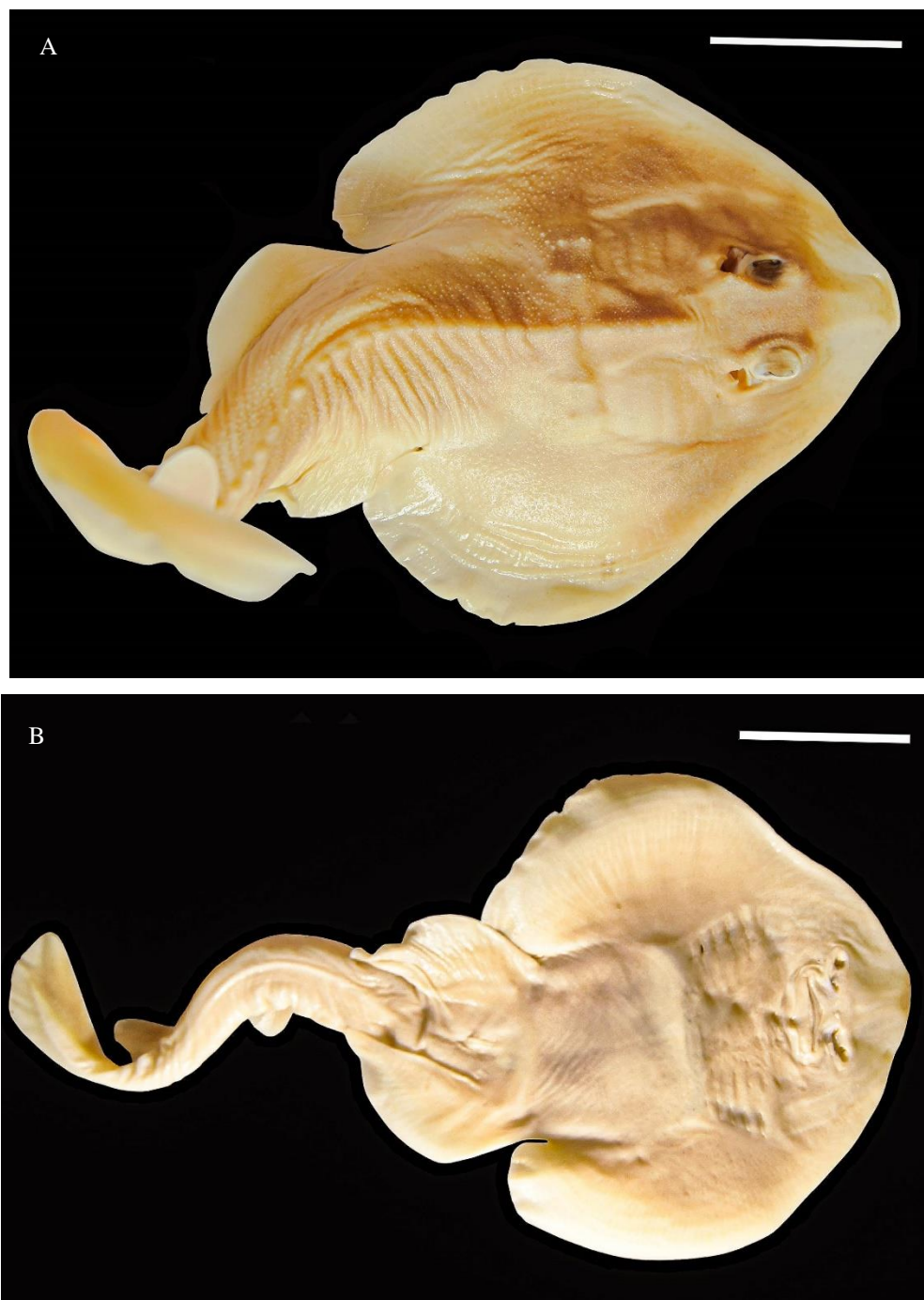


Fonte: A autora, 2019.

3.2.3.13 Juvenil 569 - CT 290 mm (figura 77)

Décimo terceiro estágio analisado. Espécime fêmea. Verificam-se manchas marrons na porção dorsal. A cartilagem do rostro está mais calcificada (rígida e desenvolvida). As órbitas estão mais desenvolvidas; o comprimento do olho é aproximadamente $7/10$ da distância interorbital. Os dentículos dérmicos da superfície dorsal estão mais distintos entre si. A largura da nadadeira pélvica é aproximadamente $2/5$ do comprimento. A distância entre o rostro e a margem anterior da cloaca é aproximadamente $9/10$ da distância entre a margem posterior da cloaca e a ponta da cauda. O comprimento da primeira e segunda nadadeiras dorsais é aproximadamente metade do comprimento da pélvica. A altura da segunda dorsal é aproximadamente $9/10$ da altura da primeira. A largura caudal é aproximadamente $1/5$ do comprimento caudal.

Figura 77: Juvenil 569 de *Z. brevirostris* vistas dorsal (A) e ventral (B). Escala: 5 cm.



Fonte: A autora, 2019.

Em um estudo de Belleggia *et al.* 2019, foi demonstrada uma mudança ontogenética na dieta para *Z. brevirostris*: o consumo de peixes aumentou em relação ao comprimento total do predador, enquanto que o consumo de crustáceos e poliquetas diminuiu. Este fenômeno é quase universal para peixes marinhos, uma vez que também há várias mudanças nos organismos, como o tamanho das mandíbulas e dentes. Mesmo sendo considerada um grande chondrichthye, os indivíduos de *Z. brevirostris* continuaram se alimentando tanto de grandes quanto de

pequenos caranguejos. Isso se deve ao fator tamanho e forma da boca, o qual nessa espécie, desde o início, não é dos maiores entre os chondrichthyes. Essa mudança ontogenética na dieta, junto com a relação dependente do tamanho predador-presa, proporcionaria uma diminuição na competição intraespecífica (BELLEGGIA *et al.* 2019).

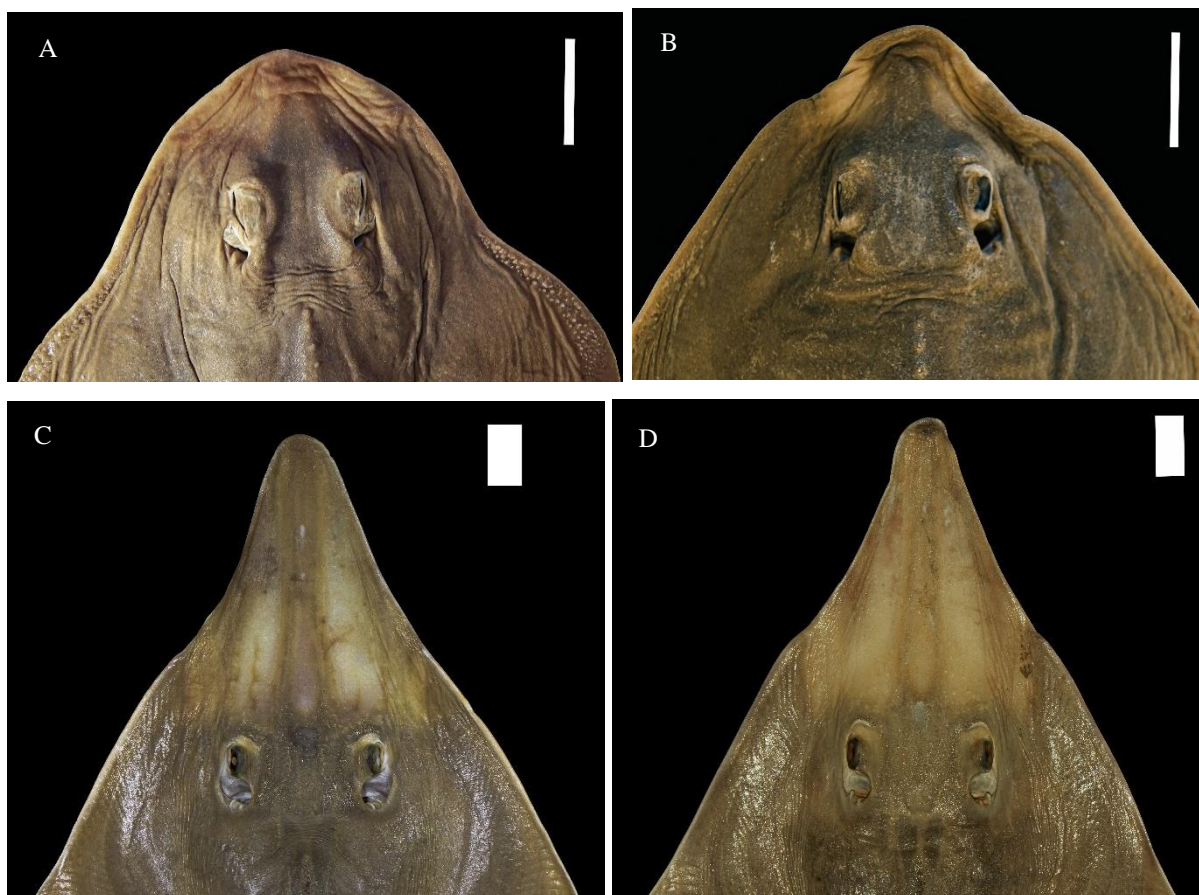
3.3 Comparações interespecíficas ao longo da ontogenia

3.3.1 Morfologia externa – vista dorsal

A faixa de comprimento total (C_T) é diferente entre *Z. brevirostris* e *Pseudobatos spp.* *Z. brevirostris* alcança menores comprimentos do que *Pseudobatos spp.* As faixas encontradas para os adultos destas espécies foram similares dentro da literatura (CALTABELLOTTA *et al.*, 2019). Foi constatado também que os espécimes adultos de *Z. brevirostris* obtêm maior proporcionalidade nas medidas do disco: a largura (L_D) foi apenas um pouco maior do que o comprimento (C_D) na maioria dos espécimes. Já *Pseudobatos spp.*, todos os espécimes adultos tiveram o C_D maior do que a L_D .

Uma das primeiras diferenças notadas é a forma do disco e o dimorfismo sexual presente em *Z. brevirostris* (figura 78A e 78B); nesta espécie, o macho possui uma reentrância no disco na altura das órbitas, posteriormente à cartilagem frontal, e a fêmea não; além disso, logo após essa reentrância, há a presença do agrupamento de dentículos da borda da nadadeira peitoral, enquanto que na fêmea o mesmo é menos denso. Em *Pseudobatos spp.* na região do disco não ocorreu esse dimorfismo (figura 78C e 78D): o formato do disco permaneceu semelhante. Entre *Z. brevirostris* e *Pseudobatos spp.* há uma diferença no formato do disco: o disco de *Pseudobatos spp.* possui a forma triangular mais acentuada, especialmente na porção mais anterior, na ponta da cartilagem frontal, enquanto que em *Z. brevirostris* o disco é um pouco mais arredondado. E em *Pseudobatos spp.* não há o agrupamento dos dentículos da borda da peitoral.

Figura 78: Dimorfismo sexual em *Z. brevirostris* (A – espécime macho 571 e B – espécime fêmea) e a ausência de dimorfismo sexual em *Pseudobatos spp.* (C – espécime macho 546 de *P. percellens* e D – espécime fêmea 548 de *P. horkelii*). Escala: 3 cm.



Fonte: A autora, 2021.

As três espécies possuem coloração castanha uniforme por toda a superfície dorsal, exceto na região do rosto a qual adquire uma coloração mais clara e transparente. Segundo Gomes *et al.* 2010, *P. percellens* pode apresentar pontos claros simétricos pela superfície dorsal. Dos quatorze espécimes analisados somente dois apresentaram estes pontos.

A cartilagem frontal de *Z. brevirostris* teve um desenvolvimento menor do que em *Pseudobatos spp.*; foi utilizada a D_{PN} (distância pré-nasal) para definir tal critério pois era a medida que melhor representava o comprimento da cartilagem frontal.

A distância interorbital (D_{IO}) em *Pseudobatos spp.* se apresentou maior do que em *Z. brevirostris*; notou-se também que a variação de uma fase recém-adulta a um adulto completo foi considerável em *Z. brevirostris*. O comprimento do olho (C_{MO}) foi mais próximo entre as três espécies, verificando-se novamente a grande amplitude descrita entre os adultos de *Z. brevirostris*. Em *Z. brevirostris*, as órbitas só estão orientadas dorsalmente a partir do embrião

de 574. Já nos espécimes de *Pseudobatos spp.*, as órbitas já se encontram completamente na superfície dorsal do disco.

A abertura do espiráculo em *Z. brevirostris* possui uma protuberância carnosa, enquanto que em *Pseudobatos spp.* ocorrem duas (GOMES *et al.*, 2010), sendo a interna menor do que a externa. Os espécimes de *Pseudobatos spp.* demonstraram maiores comprimentos do espiráculo (C_{EP}).

As fileiras de dentículos dérmicos se expressaram diferentes entre *Z. brevirostris*, cujos dentículos possuem uma forma mais arredondada na extremidade, e *Pseudobatos spp.*, cujas extremidades são mais pontudas. Em *Z. brevirostris* as fileiras de dentículos se tornaram mais visíveis e distinguíveis a olho nu, e em *Pseudobatos spp.* os dentículos ficaram mais discretos. Ambas as condições valeram tanto para a fileira de dentículos da linha mediana quanto das fileiras da cintura peitoral e ao redor da órbita. Segundo Gomes *et al.* 2010, há diferenças na quantidade e disposição dos dentículos entre *P. horkelii* e *P. percellens*. Porém, esta diferença não foi percebida ao longo deste trabalho.

Houve diferenças nas laterais das nadadeiras peitorais: em *Z. brevirostris*, a peitoral ficou um pouco mais arredondada e a extremidade posterior ficou bem mais colada à lateral do corpo (na altura das origens internas do disco) do que em *Pseudobatos spp.*, a qual ficou separada, com uma pequena lacuna ao lado da extremidade posterior.

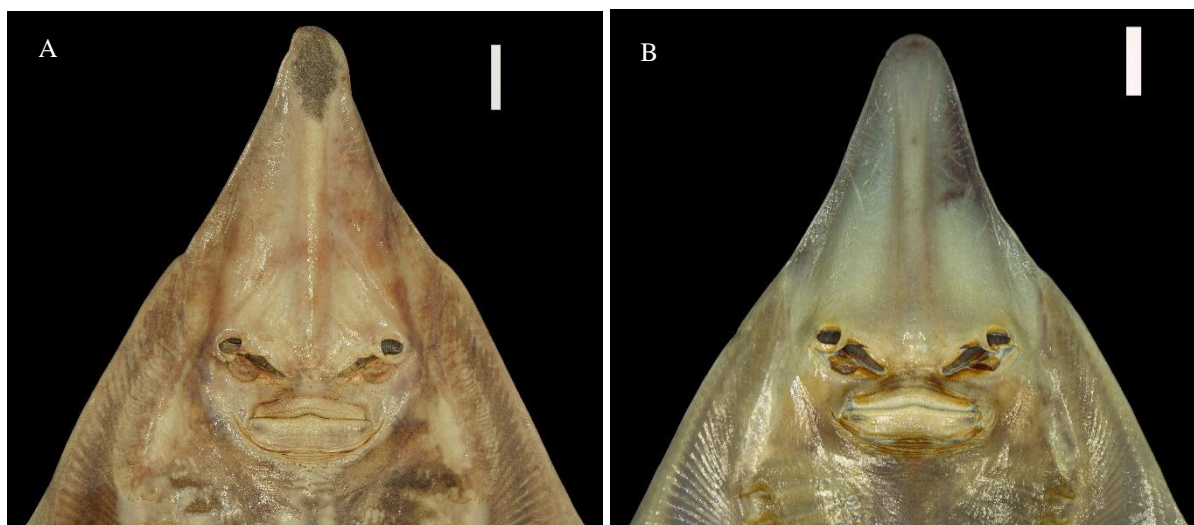
Em *Z. brevirostris*, a distância entre a primeira e segunda nadadeira dorsal foi menor do que em *Pseudobatos spp.* O começo da nadadeira caudal em *Z. brevirostris* se evidenciou mais próximo da segunda dorsal comparado à *Pseudobatos spp.* Além disso, as nadadeiras caudais ficaram com formatos diferentes: em *Z. brevirostris* ela se mostrou mais arredondada, enquanto que em *Pseudobatos spp.* foi mais alongada e comprida.

As medidas das nadadeiras dorsais (altura da primeira nadadeira dorsal – APND, comprimento da primeira nadadeira dorsal – CPND, altura da segunda nadadeira dorsal – ASND e comprimento da segunda nadadeira dorsal – CSND) não divergiram muito entre as espécies de *Pseudobatos*. Todavia, as mesmas medidas foram bem menores para *Z. brevirostris*.

3.3.2 Morfologia externa – vista ventral

P. horkelii apresenta uma mancha escura de forma oval na ponta do rostro, enquanto que em *P. percellens* não há (figura 79); no que se refere à esta região, *Z. brevirostris* é facilmente distinguida entre as espécies de *Pseudobatos* por causa do rostro mais curto já comentado anteriormente.

Figura 79: Mancha oval escura na ponta do rostró que diferencia *P. horkelii* (A – espécime 548) de *P. percellens* (B – espécime 546). Escala: 3 cm.



Fonte: A autora, 2021.

Em relação às abas nasais, *Z. brevirostris* teve o filamento da aba meio arredondado e *Pseudobatos spp.* tiveram o filamento pontiagudo e uma outra parte redonda posteriormente à abertura da narina. As abas nasais começam a ficar um pouco mais inclinadas em *Z. brevirostris* a partir do espécime juvenil 28 cm, e ao longo do desenvolvimento ficam muito menos inclinadas do que em *Pseudobatos spp.*

A boca em *Z. brevirostris* se mostrou bem fina, enquanto que em *Pseudobatos spp.* a porção posterior se tornou mais larga, além de toda essa porção ter ficado calcificada. Em *Pseudobatos spp.*, ocorreu o desenho em “V invertido” da boca, ao contrário de *Z. brevirostris*. O desenho das linhas ao redor da boca também se diferenciou entre as espécies, sendo que em *Z. brevirostris* ocorrem mais sulcos nas laterais (LAST *et al.*, 2016). *Z. brevirostris* apresentou menores distâncias pré-oral (DPO) e largura da boca (L_B) do que em *Pseudobatos spp.* Gomes *et al.* 2010 afirma que *P. horkelii* tem a L_B cabendo dentro da DPO mais de três vezes, e que *P. percellens* tem a L_B cabendo menos de três vezes dentro da DPO. De um $N = 13$ de espécimes adultos, *P. percellens* apresentou a maioria com esta relação menor. Já para *P. horkelii*, de um $N = 9$, dois espécimes apresentaram esta relação maior do que 3 e 2 espécimes apresentaram a relação exatamente igual a 3; ou seja, não foi a maioria.

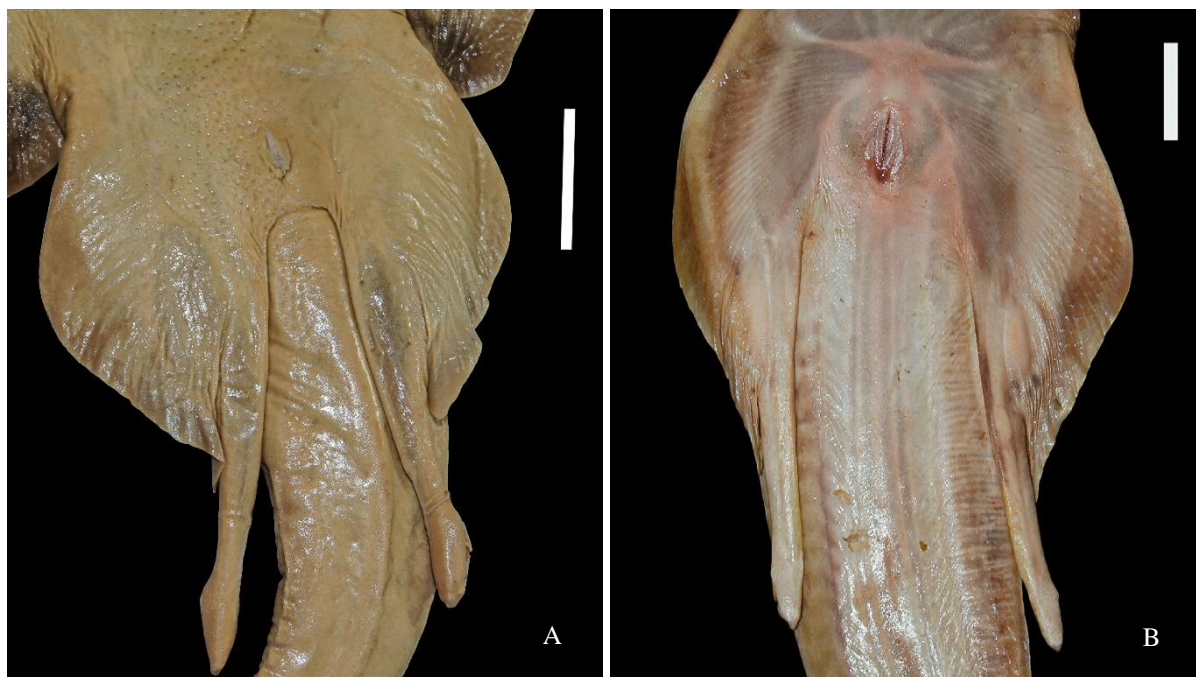
O arco branquial em *Z. brevirostris* se manifestou mais alinhado do que em *Pseudobatos spp.*: em ambas as espécies o arco teve uma angulação projetada na diagonal. *Z. brevirostris* registrou menores comprimentos da cesta branquial (CCB) do que *Pseudobatos spp.* As

medidas da distância entre o primeiro par de fendas branquiais (DPPFB) e da distância entre o quinto par de fendas branquiais (DQPFB) foram maiores em *Pseudobatos spp.* do que em *Z. brevirostris*. No que diz respeito à distância da boca até a primeira abertura branquial (DBPAB), *Z. brevirostris* teve os menores valores.

Acerca da distância entre o rostro e a margem anterior da cloaca (DRMAC), *Z. brevirostris* teve as menores medidas. *Pseudobatos spp.* se mostraram com maiores medidas das nadadeiras pélvicas do que *Z. brevirostris*.

Os *claspers* em *Z. brevirostris* são menos distanciados entre si do que em *P. percellens* (figura 80). Além disso, em *Z. brevirostris* a demarcação do local de origem do *clasper* foi mais evidente, inclusive, há uma curvatura demarcada contornando entre os *claspers* (o que torna o *clasper* mais diferenciado e demarcado em relação às nadadeiras pélvicas e cauda). Esta demarcação só surge em um estágio posterior de desenvolvimento, porque no espécime macho mais avançado sem ir para os dermísters (espécime 139 cm) não foi observada. Na glânde dos *claspers* em *Z. brevirostris* ocorrem duas dobras cutâneas que os contornam, enquanto que em *P. percellens* não existem. Apesar destas diferenças, a diferença entre as medidas dos *claspers* (comprimento da margem externa – CMEC – e comprimento da margem interna – CMIC) não foram muito distanciadas entre as espécies nos adultos totalmente formados.

Figura 80: *Claspers* em *Z. brevirostris* (A – espécime 571) e em *P. percellens* (B – espécime 547). Escala: 3 cm.



Fonte: A autora, 2017.

A borda ao longo do comprimento caudal ficou menos sobressalente em *Z. brevirostris*. Além disso, a porção inferior da nadadeira caudal de *Pseudobatos spp.* foi maior, o que fez com que ela tivesse uma pequena proeminência na linha mediana da cauda que não existe em *Z. brevirostris*. O comprimento caudal (C_{CU}) não divergiu muito nas espécies de *Pseudobatos*; entretanto, divergiu para *Z. brevirostris*, com menores medidas para o C_{CU} .

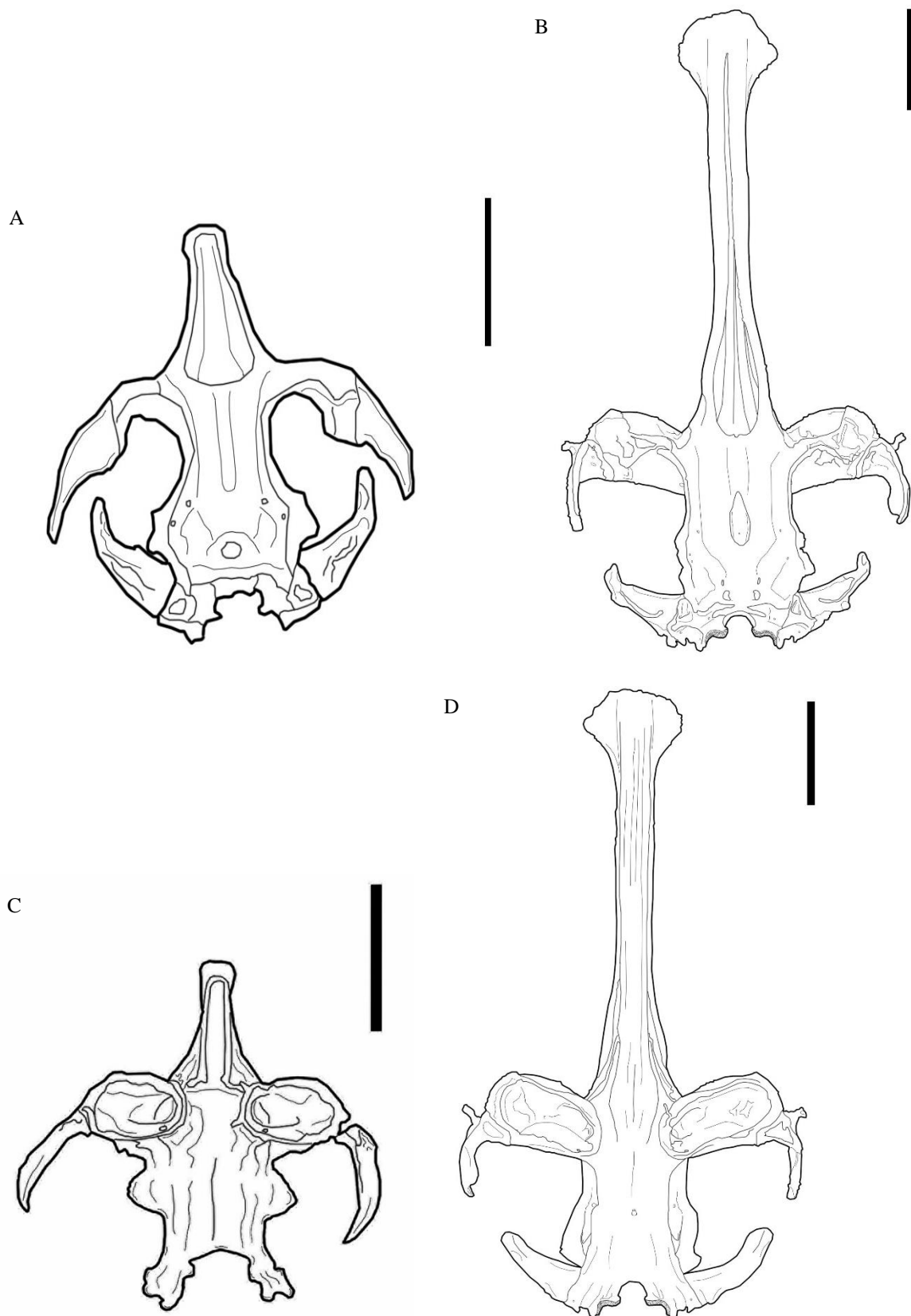
3.3.3 Morfologia interna

3.3.3.1 Crânio

O processo pré-orbital de *Z. brevirostris* ficou com menor comprimento do que em *Pseudobatos spp.* (figura 81 A e B), já que se desenvolve mais lentamente. A abertura desse processo em *Z. brevirostris* teve começo desde a extremidade anterior e a extremidade posterior teve uma forma mais arredondada do que em *Pseudobatos spp.*, a qual obteve forma mais ovalada; em *Pseudobatos spp.* a abertura do processo teve começo na porção mediana. A porção ventral do processo pré-orbital de *Z. brevirostris* teve uma pequena concavidade. Em *Z. brevirostris*, foi observada calcificação do processo a partir do espécime juvenil de 28 cm. Já nos espécimes neonatos de *Pseudobatos spp.*, só foi observada calcificação do processo pré-orbital no espécime de *P. percellens*, enquanto que nos dois espécimes de *P. horkelii* não ocorre calcificação.

As cápsulas nasais em *Z. brevirostris* se desenvolveram menos e revelaram mais arredondadas; em *Pseudobatos spp.* se revelaram de forma mais oval e com menor ângulo com o processo pré-orbital (figura 81 C e D). Em vista ventral, em *Z. brevirostris* foi possível ver a abertura da base do processo pré-orbital através das cápsulas; em *Pseudobatos spp.* não. A cartilagem anterorbital das três espécies obteve forma triangular, porém, em *Z. brevirostris* teve formato mais pontudo na extremidade; e em *Pseudobatos spp.* teve menor em comprimento, em relação ao tamanho das cápsulas.

Figura 81: Desenhos dos crânios vistas dorsal (A – *Z. brevirostris* espécime 1235 e B – *P. percellens* espécime 546) e ventral (C – *Z. brevirostris* e D – *P. percellens* espécime 546). Escala: 3 cm.



A crista orbital de *Pseudobatos spp.* se mostrou mais tridimensional do que em *Z. brevirostris*, sendo a profundidade maior na lateral interna das cristas. O processo pós-orbital de *Pseudobatos spp.* se mostrou bifurcado e com a porção posterior maior do que a anterior, diferentemente de *Z. brevirostris* (única peça); e em *Z. brevirostris* o processo se mostrou mais dorsalmente orientado do que em *Pseudobatos spp.*

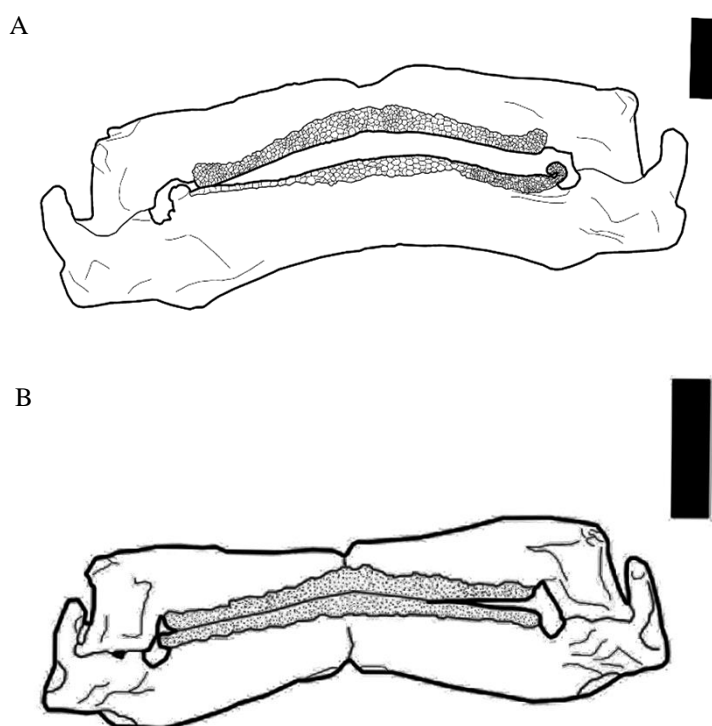
Não houve abertura da fontanela craniana em *Z. brevirostris*, mas em *Pseudobatos spp.* sim, a qual teve formato de gota, sendo a porção anterior mais afunilada e adquiriu-se forma oval na porção posterior. A fossa parietal foi mais imersa em *Pseudobatos spp.* do que em *Z. brevirostris*. Os forames endolinfáticos e perilinfáticos foram fundidos em *Z. brevirostris* e em *Pseudobatos spp.* ficaram dispostos em cavidades separadas.

Em *Z. brevirostris* o forame do ramo hiomandibular do nervo facial é maior e ficou situado mais próximo da fissura orbital do que o em *Pseudobatos spp.* A cavidade do forame magno ficou um pouco menor em *Z. brevirostris* do que em *Pseudobatos spp.* Em *Z. brevirostris* foi formada a cartilagem nucal e em *Pseudobatos spp.* não: o processo odontoide junto com o colar occipital se articulou diretamente no forame magno.

3.3.3.2 Arcos mandibular e hiomandibular

O processo triangular posterior em *Pseudobatos spp.* ficou mais pontiagudo do que em *Z. brevirostris*. Além disso, em *Z. brevirostris* a cavidade para o interior do palato, através da lateral do processo, foi maior do que em *Pseudobatos spp.* Os processos ventro-laterais ficaram mais desenvolvidos em *Pseudobatos spp.* do que em *Z. brevirostris* (figura 82). A base das extremidades da cartilagem de Meckel ficou mais arredondada em *Z. brevirostris* e em *Pseudobatos spp.* ocorreram mais demarcações.

Figura 82: Desenhos dos arcos mandibulares de *Z. brevirostris* (A) e *P. percellens* (B – espécime 547). Escala: 1 cm.



Fonte: A autora, 2021.

Em *Z. brevirostris* também se fez presente dimorfismo sexual na dentição, denominado heterodontia sexual (RANGEL *et al.* 2014): as fêmeas possuem os dentes com uma forma mais oval e lisa, e nos machos maduros possuem as cúspides. Já em *Pseudobatos spp.* não ocorreu heterodontia sexual, com os dentes de ambas as espécies sendo arredondados nas pontas, nos dois sexos (RANGEL *et al.* 2014).

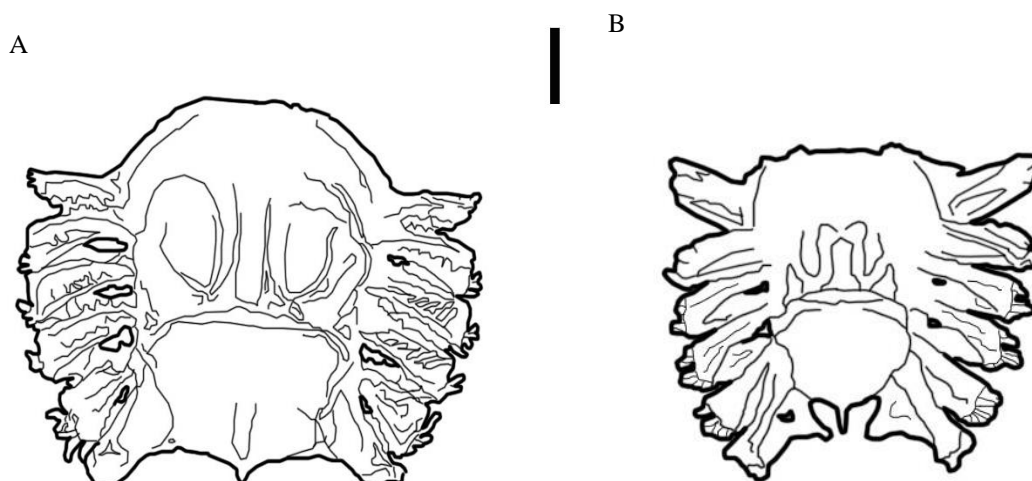
Por terem a boca um pouco mais larga do que *Z. brevirostris*, e também por outras características corporais (proporção de um nado mais rápido), *Pseudobatos* são capazes de capturar organismos altamente móveis, como outros peixes, e *Z. brevirostris* consome presas menores (RANGEL *et al.* 2014). Entretanto, *Z. brevirostris* possui uma vantagem em relação à *Pseudobatos* no comportamento reprodutivo: a heterodontia sexual acaba facilitando essa espécie, uma vez que para a cópula os machos possuem o comportamento de morderem e agarrarem o corpo e as nadadeiras peitorais das fêmeas com a boca para facilitar a inserção do *clasper*. Portanto, a significância funcional da dentição nos elasmobrânquios difere de outros peixes, porque a dentição é utilizada tanto para alimentação (por isso a gama bem extensa na dieta das espécies, pela variação na morfologia dos dentes) quanto para a reprodução (RANGEL *et al.* 2014).

A porção anterior da hiomandibular se articulou com o arco mandibular na porção mais anterior da cartilagem de Meckel em *Z. brevirostris*. Em *Pseudobatos spp.* a porção anterior da hiomandibular se articulou mais na base da cartilagem de Meckel.

3.3.3.3 Arco hioide

As barras pseudohioides dorsal e ventral de *Pseudobatos spp.* tiveram menor ângulo com a hiomandibular do que em *Z. brevirostris* (figura 83), praticamente estando articuladas. Em *Z. brevirostris* apenas a porção interna das barras ficou articulada com a base da hiomandibular.

Figura 83: Desenhos dos arcos hioides e branquiais de *Z. brevirostris* (A) e *P. percellens* (B – espécime 547). Escala: 1 cm.



Fonte: A autora, 2019.

As barras dorsais de *Z. brevirostris* tiveram mais raios evidentes do que em *Pseudobatos spp.*, nas quais só foi possível distinguir a cartilagem em si; em *Z. brevirostris* ainda foi possível ver a distinção entre os raios, mesmo fusionados entre si. Também em *Z. brevirostris* as barras ventrais tiveram raios evidentes mas separados, e aconteceu o mesmo fato de não se distinguir os raios nas barras ventrais de *Pseudobatos spp.*

3.3.3.4 Arco branquial

Em *Pseudobatos spp.* as epibranquiais e ceratobranquiais se mostraram mais compridas e as ceratobranquiais mais finas, em comparação com *Z. brevirostris*. A superfície dorsal da quinta epibranquial foi mais pontiaguda em *Pseudobatos spp.* A quinta ceratobranquial de *Z. brevirostris* teve a superfície ventral mais lisa do que em *Pseudobatos spp.*

3.3.3.5 Cintura peitoral

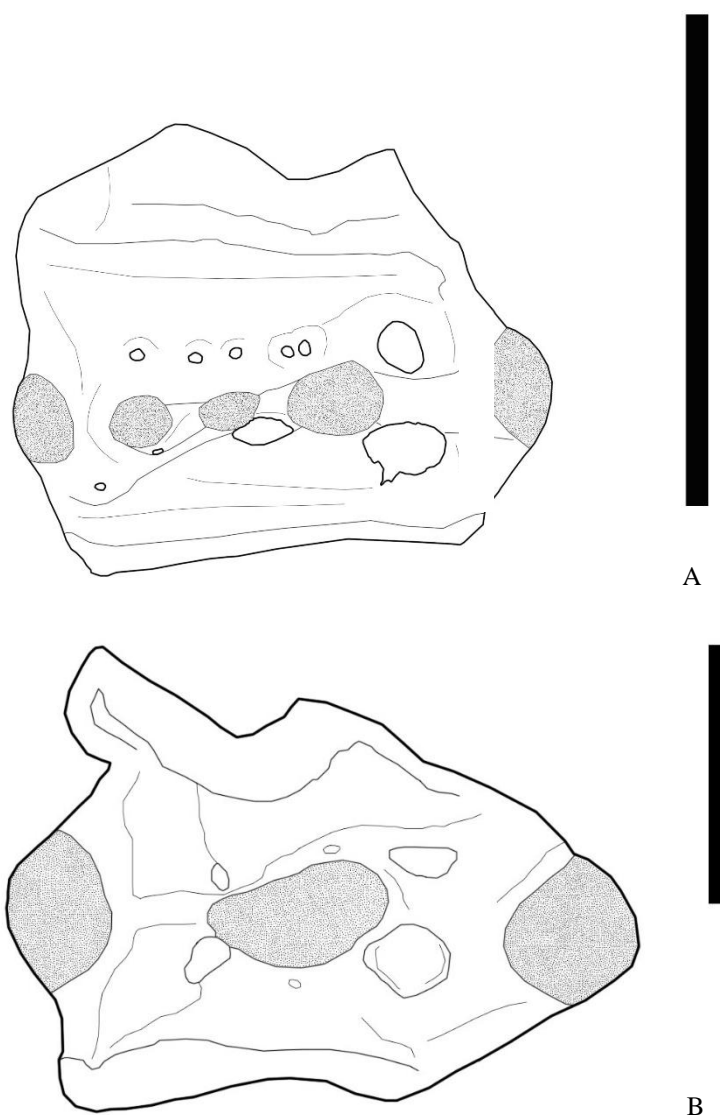
Os segmentos anterior e posterior da supraescapular de *Pseudobatos spp.*, diferente de *Z. brevirostris*, ficaram separados da estrutura principal. A superfície dorsal da supraescapular foi mais larga e lisa em *Z. brevirostris* se comparada com *Pseudobatos spp.* A ponte e depressão escapulares em *Pseudobatos spp.* se mostraram mais evidentes do que em *Z. brevirostris*.

A forma do processo escapular em *Pseudobatos spp.* ficou mais retorcida do que em *Z. brevirostris*. O procôndilo ficou mais projetado anteriormente em *Pseudobatos spp.* do que em *Z. brevirostris*. Em *Pseudobatos spp.* os côndilos da margem anterior do processo tiveram uma pequena projeção interna em direção à coluna; esses côndilos também tiveram maior relevo em *Pseudobatos spp.* do que em *Z. brevirostris*.

Em *Z. brevirostris* o mesocôndilo ficou dividido em três sub-estruturas e em *Pseudobatos spp.* foi apenas um. A crista mesoptergiana em *Z. brevirostris* foi justamente formada por essa sub-divisão do mesocôndilo e por uma linha de cartilagem, e *Pseudobatos spp.* tiveram apenas esse padrão de linha. Em *Pseudobatos spp.* ocorreu o padrão de três côndilos em três estruturas únicas; além disso, os mesmos se mostraram mais projetados lateralmente em relação à *Z. brevirostris*.

Em *Pseudobatos spp.* a quantidade de forames foi menor do que em *Z. brevirostris*, uma vez que nesta não ocorreu a fenestra postero-dorsal (pequena fileira de forames). Já em *Pseudobatos spp.* ocorreram todas as fenestras (figura 84).

Figura 84: Desenhos das laterais das cinturas peitorais de *Z. brevirostris* (A – espécime 1235) e *P. percellens* (B – espécime 547). Escala: 2 cm.



Fonte: A autora, 2019.

O sulco na superfície ventral da coracoidea foi presente em toda sua extensão em *Z. brevirostris*, enquanto que em *Pseudobatos spp.* percorreu apenas a porção mediana da coracoidea; além disso, esse sulco se mostrou mais orientado para o interior da coracoidea em *Pseudobatos spp.* do que em *Z. brevirostris*, o que proporcionou maior relevo. As extremidades da coracoidea em *Pseudobatos spp.* ficaram mais largas do que em *Z. brevirostris*.

Observou-se que as três espécies tiveram uma união simples do escapulo-coracoide com a coluna, assim como a cintura peitoral menos complexa do que outros grupos (AFONSO; GALLO, 2001). Isso porque as raias dos “rhinobatídeos” tem as peitorais menos desenvolvidas

(disco proporcional), o que indica, junto com a cauda mais robusta, o modo de natação e hábito desse grupo: influência principalmente do movimento lateral da cauda e hábito bentônico.

3.3.3.6 Nadadeira peitoral

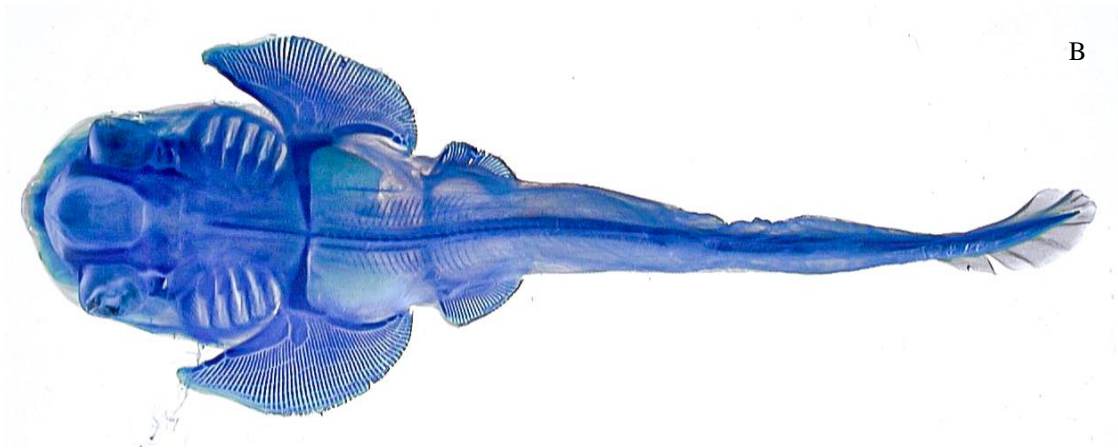
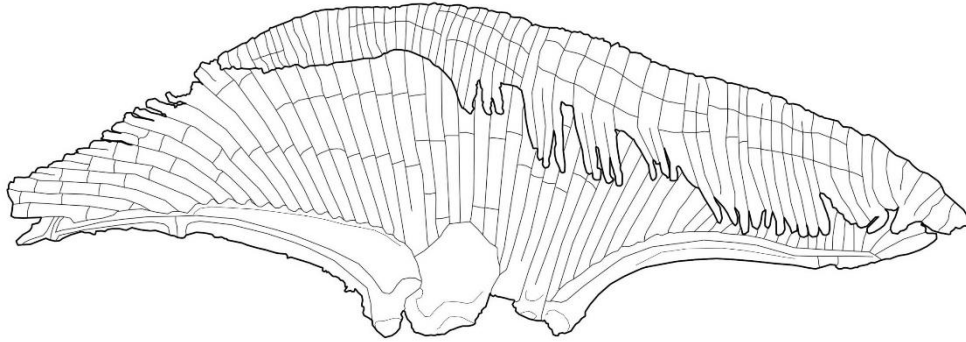
O propterígio em *Pseudobatos spp.* não teve sulco interno pela extensão, sendo sua margem mais arredondada do que em *Z. brevirostris*; o sulco em *Pseudobatos spp.* é na parte dorsal do propterígio. Em *Z. brevirostris* o propterígio ficou menos segmentado do que em *Pseudobatos spp.*

Posteriormente ao mesopterígio de *Z. brevirostris*, dois raios da peitoral se inseriram diretamente na cintura; em *P. horkelii* apenas um raio se inseriu e em *P. percellens* foram dois raios (figuras 85 e 86). Entretanto, notou-se que em *Z. brevirostris* ocorre variação durante seu processo ontogenético: foram observados quatro raios da peitoral se inserindo diretamente na cintura nos embriões (figura 85B). O fato de alguns raios se articularem nessa posição deve ser resultado da expansão posterior do escapulocoracoide (CARRIER *et al.*, 2004). Os raios em *Pseudobatos spp.* tiveram espaçamento maior entre eles do que em *Z. brevirostris*, na qual os raios ficaram mais conectados entre si.

Figura 85: Desenho da vista dorsal da nadadeira peitoral de *Z. brevirostris* (A – espécime 1240; escala 3 cm) e foto do embrião diafanizado 573 de *Z. brevirostris* (B).



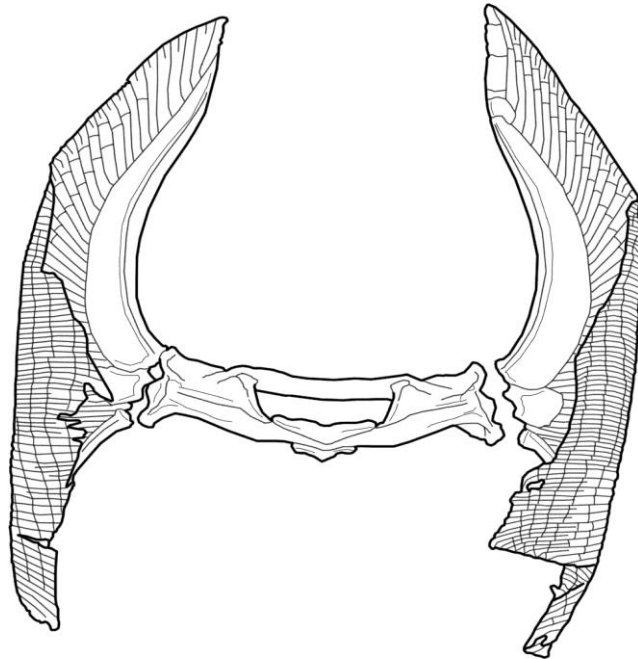
A



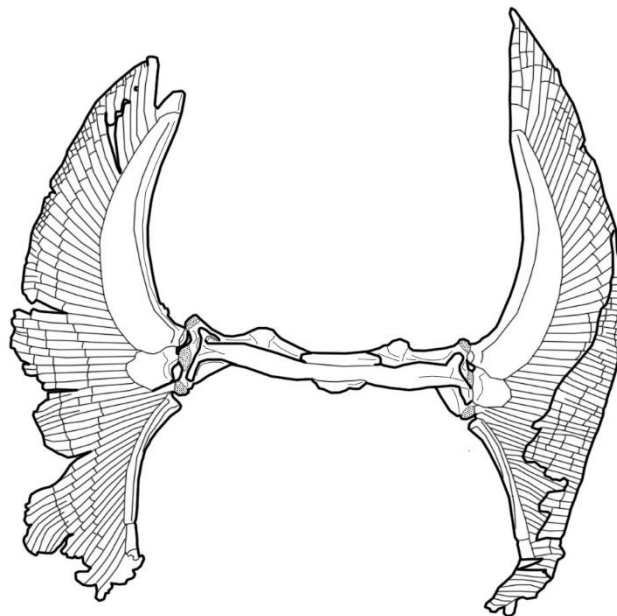
Fonte: Figura A - A autora, 2021; figura B – arquivo do orientador.

Figura 86: Desenhos da vista dorsal das cinturas e nadadeiras peitorais de *P. horkelii* (A – espécime 548) e de *P. percellens* (B – espécime 546). Escala: 3 cm.

A



B

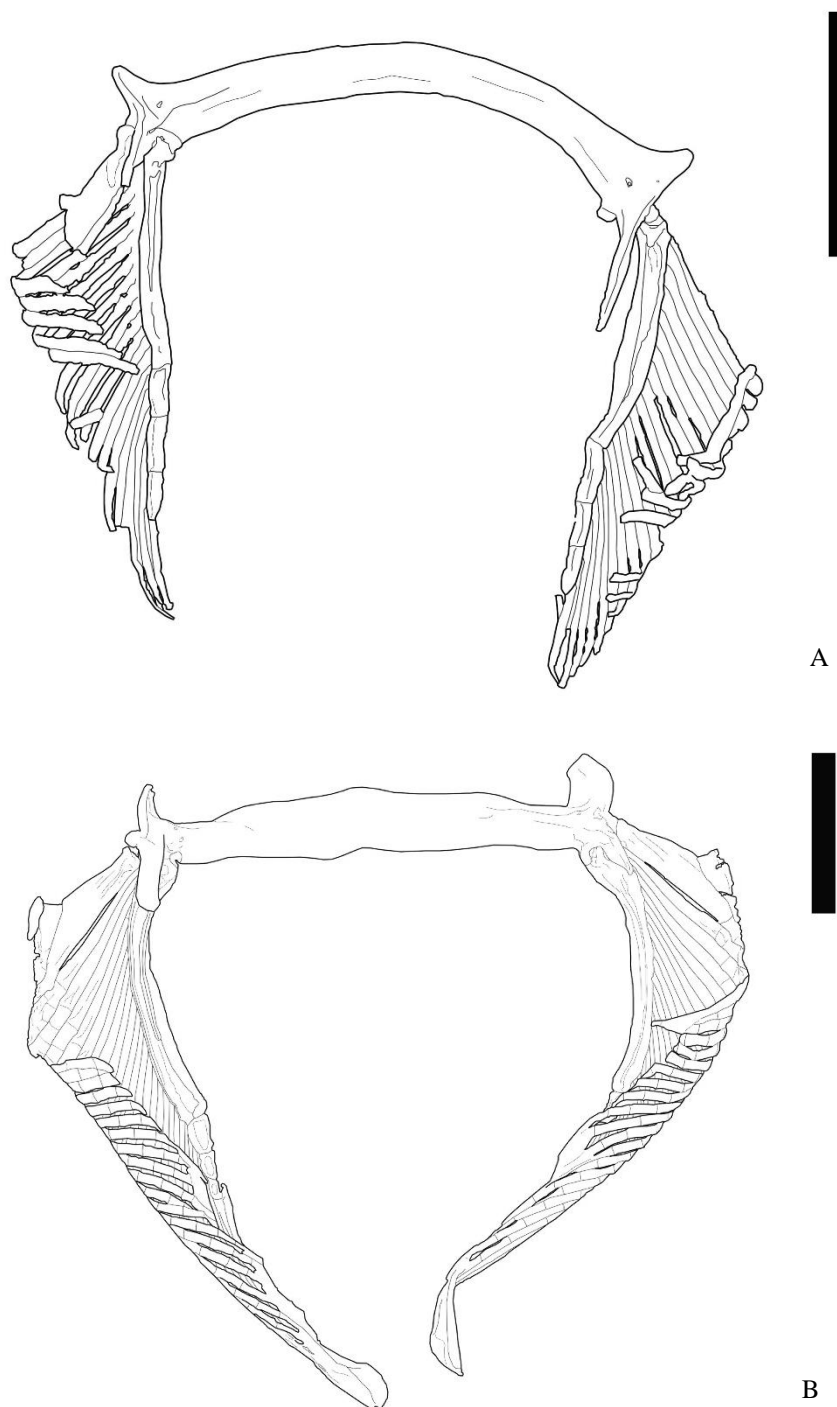


Fonte: A autora, 2021.

3.3.3.7 Cintura pélvica

Em *Pseudobatos spp.* a barra puboisquiática teve convexidade maior do que em *Z. brevirostris*. Em *Z. brevirostris* o processo pré-pélvico lateral teve as extremidades orientadas na diagonal (lados opostos), enquanto que em *Pseudobatos spp.* ficaram projetadas anteriormente (figura 87).

Figura 87: Desenhos das cinturas e nadadeiras pélvicas de *Z. brevirostris* (A – espécime 1235) e *P. horkelii* (B – espécime 548). Escala: 3 cm.



O processo ilíaco em *Z. brevirostris* apresentou forma mais retangular e pontiaguda em relação a *Pseudobatos spp.*, nas quais foi mais oval e larga. Em *Z. brevirostris* o comprimento do processo ilíaco foi maior se comparado a *Pseudobatos spp.*; nesse processo de *Pseudobatos spp.* há alguns forames por sua extensão, enquanto que em *Z. brevirostris* há apenas dois na porção anterior.

A porção interna do processo isquial em *Pseudobatos spp.* se expressou mais projetada antero-posteriormente do que em *Z. brevirostris*; a extremidade desse processo em *Pseudobatos spp.* ultrapassou o ponto de contato com o metapterígio pélvico, o que não ocorreu em *Z. brevirostris* (encaixe perfeito no metapterígio). A faceta articular para o metapterígio pélvico foi mais larga em *Pseudobatos spp.* do que em *Z. brevirostris*.

Esses processos estão fortemente associados com a musculatura axial e devem auxiliar a transmissão de força muscular através da cauda durante a natação. Por isso, o fato deles serem bem desenvolvidos é importante uma vez que ambas as espécies são de hábito bentônico, e as raias com este hábito utilizam as nadadeiras pélvicas para deslizar no substrato, precisando de bastante força muscular na cauda (EKSTROM; KAJIURA, 2014).

Na base dos três processos da cintura há o forame obturador, representado por cinco pequenos orifícios em *Z. brevirostris* e seis em *Pseudobatos spp.*

3.3.3.8 Nadadeira pélvica

A porção anterior da parte dorsal do propterígio de *Pseudobatos spp.* teve maior relevo do que em *Z. brevirostris*, e a porção anterior da parte ventral em *Z. brevirostris* teve maior relevo.

O metapterígio de *Pseudobatos spp.* mostrou relevo mais acentuado do que em *Z. brevirostris*. O local de articulação do metapterígio com o processo isquial em *Z. brevirostris* teve essa extremidade arredondada na articulação; em *Pseudobatos spp.* esse local foi mais reto e um pouco pontiagudo. O relevo da parte ventral do metapterígio de *Pseudobatos spp.* na porção anterior apresentou uma pequena depressão e se expressou um pouco curvado em direção ao propterígio, estando mais próximo do mesmo; em *Z. brevirostris* esse relevo se mostrou um pouco curvado em direção à sua margem interna.

3.3.3.9 Clasper

P. percellens teve menos cartilagens intermediárias (três) do que *Z. brevirostris* (quatro) (figura 88). As duas primeiras cartilagens intermediárias de *P. percellens* são muito mais compridas do que as cartilagens intermediárias equivalentes em *Z. brevirostris*. Em oposição, as últimas cartilagens intermediárias das três espécies são aproximadamente do mesmo tamanho.

Figura 88: Desenhos das superfícies dorsais dos *claspers* de *Z. brevirostris* (A – espécime 1234) e *P. percellens* (B – espécime 546). Escala: 3 cm.



Fonte: A autora, 2019.

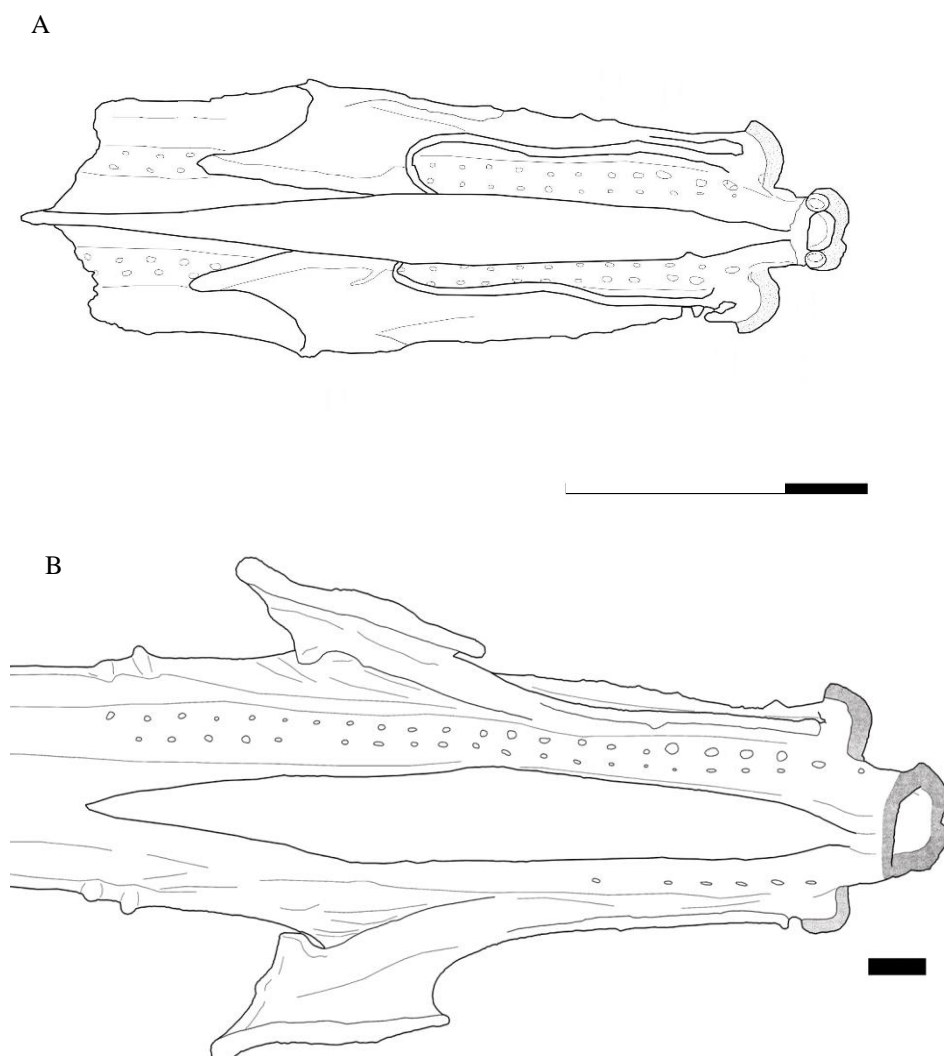
Em *P. percellens*, a cartilagem beta se estende da primeira cartilagem intermediária até o início da cartilagem axial. Já em *Z. brevirostris*, ocorreu variação intraespecífica, mesmo assim, diferiu de *P. percellens*: a cartilagem beta se estende da segunda ou da terceira cartilagem intermediária até o início da cartilagem axial. A glande de *Z. brevirostris* foi um pouco pontiaguda, enquanto que em *P. percellens* se expressou mais arredondada.

3.3.3.10 Coluna vertebral

As três espécies possuem uma sinarcual curta em relação a outros grupos (CARRIER *et al.*, 2004), o que indica uma condição primitiva (vista em raias do Jurássico). Como descrito na

seção do crânio, a sinarcual de *Z. brevirostris* tem como articulação ao mesmo a cartilagem nucal, diferente de *Pseudobatos spp.* (figura 89). O par de extensões laterais em *Z. brevirostris* apresentou extremidade mais fina, comparando-se com *Pseudobatos spp.* Em *Pseudobatos spp.* o par ficou no mesmo ponto da maior largura da sinarcual, enquanto que em *Z. brevirostris* o par teve largura menor do que a maior largura da sinarcual. A crista lateral em *Pseudobatos spp.* foi maior em altura do que em *Z. brevirostris*, e neste a crista ficou mais inclinada lateralmente.

Figura 89: Desenhos das vistas dorsais das sinarcuais de *Z. brevirostris* (A – espécime 1240) e de *P. horkelii* (B – espécime 548). Escala: 1 cm.



Fonte: A autora, 2021.

O término da lâmina escapular em *Z. brevirostris* expressou a inclinação mais acentuada do que em *Pseudobatos spp.*, além de não ser totalmente articulado com a intersinarcual. Em

Pseudobatos spp. a intersinarcual mostrou um pequeno espaçamento com as vértebras monospondílicas, diferente de *Z. brevirostris*. Essa primeira porção de monospondílicas de *Z. brevirostris* apresentou uma pequena risca delimitando seu limite com a intersinarcual, enquanto que em *Pseudobatos spp.* não.

Em *Pseudobatos spp.* as vértebras monospondílicas e diplospondílicas apresentaram maior relevo do que em *Z. brevirostris*, e a porção dorsal das mesmas se apresentou mais espaçada entre si, não ficando tão articuladas quanto em *Z. brevirostris*. As monospondílicas de *Pseudobatos spp.* tiveram a cavidade do anel maior e a lateral com um realce maior.

As diplospondílicas em *Pseudobatos spp.* se mostraram mais distintas entre si em comparação com *Z. brevirostris* mas tiveram uma conexão entre elas. Pouco após as primeiras diplospondílicas em *Z. brevirostris* uma pequena parte teve a porção ventral maior, semelhante ao formato de uma nadadeira. Na porção final da coluna de *Pseudobatos spp.* tanto a parte dorsal quanto a ventral das diplospondílicas se diferenciaram e adquiriram forma parecida com raios de uma nadadeira, diferentemente de *Z. brevirostris*.

CONCLUSÃO

Com este estudo, pôde se concluir que:

- O único caracter da morfologia externa descrito anteriormente na literatura válido (unânime) para diferenciar *P. horkelii* de *P. percellens* é a mancha escura oval na ponta da porção ventral do rostro;
- Não foi observado dimorfismo sexual secundário para *Pseudobatos spp.*, nem para diferenciação interespecífica;
- É nítido o dimorfismo sexual secundário em *Z. brevirostris*, com diferença na forma da porção anterior do disco e maior presença de denticulos na mesma região nos machos; este dimorfismo foi observado começando na fase juvenil;
- Foi observado um novo caracter para a diferenciação de *P. horkelii* de *P. percellens*: na morfologia interna das nadadeiras peitorais dois raios se inserem diretamente na cintura peitoral em *P. percellens* e apenas um raio se insere diretamente na cintura peitoral em *P. horkelii*;
- Na análise ontogenética houve uma mudança na forma geral do corpo em relação aos estágios iniciais do desenvolvimento, originadas principalmente do alongamento do rostro, fechamento da fontanela craniana (para *Z. brevirostris*), migração das órbitas para a superfície dorsal e do prolongamento do propterígio e metapterígios peitorais; foi visto também que *P. percellens* adquire calcificação previamente a *P. horkelii*, uma vez que segundo a literatura (VOOREN *et al.*, 2005), *P. percellens* atinge comprimento menor do que *P. horkelii*, portanto, amadurecendo sexualmente mais cedo e este podendo ser considerado outro caracter que diferencia ambas as espécies;
- *Z. brevirostris* apresentou mais variação intraespecífica do que *Pseudobatos spp.*, principalmente nas nadadeiras peitorais e pélvicas;
- As principais diferenças entre *Pseudobatos spp.* e *Z. brevirostris* estão na morfologia externa da região anterior do disco, crânio, cintura e nadadeiras peitorais;
- A descrição do complexo anatômico-esquelético para as três espécies pode ser considerada bem-sucedida e, logo, as três tiveram suas validades confirmadas; entretanto, para melhor conhecimento da biologia delas ainda são necessários muitos estudos; as três espécies estão ameaçadas de extinção (*P. horkelii* estando criticamente ameaçada), portanto, estudos mais detalhados da sistemática, anatomia e biologia são importantes para ajudar na conservação e preservação das mesmas (melhor entendimento).

REFERÊNCIAS

- ABILHOA, V. *et al.* 2007. Some information on reproduction and embryonic development of the lesser guitarfish *Zapteryx brevirostris* in Southern Brazil. *Acta Adriatica*, v. 48, n. 2, p. 185, 2007.
- AFONSO, A. F.; GALLO, V. 2001. Study of the scapulocoracoid and cervico-thoracic synarcual cartilage of *Rhinoptera brasiliensis* Müller & Henle and *Rhinoptera bonasus* (Mitchill) (Elasmobranchii, Rhinopterae). *Revista Brasileira de Zoologia*, v. 18, n. 2, p. 319-331, 2001.
- AMARAL, A. C. Z.; JABLONSKI, S. 2005. Conservação da biodiversidade marinha e costeira no Brasil.
- AMORIM, A. F. *et al.* 2019. Estudo Morfológico da raia viola, *Pseudobatos horkelli* e *Pseudobatos percellens*, no sudeste e sul do Brasil. P. 1-388–416, 2019.
- BATISTA, V. S. 1987. Length-weight relationship of the little guitarfish, *Zapteryx brevirostris* (Chondrichthyes: Rhinobatidae), from Itaipu inlet, Rio de Janeiro, Brazil. *Copeia*, p. 787-789, 1987.
- BELLEGGIA, M. *et al.* 2019. Feeding together: a global diet analysis of twenty-three species of chondrichthyes on a feeding ground area. *Hydrobiologia*, v. 842, n. 1, p. 77-99, 2019.
- BERNARDO, C *et al.* 2020. The label “Caçõ” is a shark or a ray and can be a threatened species! Elasmobranch trade in Southern Brazil unveiled by DNA barcoding. *Marine Policy*, v. 116, p. 103920, 2020.
- BIGELOW, H.B.; SCHROEDER, W.C. 1953. Sawfishes, guitarfishes, skates and rays. p. 1-514. In J. Tee-Van *et al.* (eds.) *Fishes of the western North Atlantic. Part two.* New Haven, Sears Found. Mar. Res., Yale Univ.
- BRITO, P. M. *et al.* 2013. A new lower Cretaceous guitarfish (Chondrichthyes, Batoidea) from the Santana formation, Northeastern Brazil. *Boletim do Museu Nacional, Geologia*, v. 75, p. 1-13, 2013.

BRITO, P. M.; SERET, B. 1996. The new genus Iansan (Chondrichthyes, Rhinobatoidea) from the Early Cretaceous of Brazil and its phylogenetic relationships. *Mesozoic fishes—systematics and paleoecology*. Munich: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, p. 47-62, 1996.

CALTABELLOTTA, F. P. *et al.* 2019. Age and growth of three endemic threatened guitarfishes *Pseudobatos horkelii*, *P. percellens* and *Zapteryx brevirostris* in the western South Atlantic Ocean. *Journal of fish biology*, v. 95, n. 5, p. 1236-1248, 2019.

CAPPETTA, H. 1987. Chondrichthyes II. Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii. In H.-P. Schultze (ed.), *Handbook of Paleichthyology. Vol. 3B*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart. 193 pp. ———. 2012. Chondrichthyes. Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii. Teeth. Vol. 3E in H.-P. Schultze (ed.), *Handbook of Paleichthyology*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich.

CARRIER, J. C. *et al.* 2004. (Ed.). *Biology of sharks and their relatives*. CRC press, 2012.

CIONE, A. L. 1996. The extinct genus *Notidanodon* (Neoselachii, Hexanchiformes). In G. Arratia and G. Viohl (eds.), *Mesozoic Fishes—Systematics and Paleoecology*, pp. 63–72. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich. ———. 1999. First report of a Jurassic ray outside of Europe, pp. 21–28. In G. Arratia and H.-P. Schultze (eds.), *Mesozoic Fishes 2—Systematics and Fossil Record*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich.

CLAESON, K. M. 2010. Trends in evolutionary morphology: a case study in the relationships of angel sharks and batoid fishes. PhD dissertation, The University of Texas at Austin, 254 pp.

COLONELLO, J. C. *et al.* 2011. Reproductive biology of the lesser guitarfish *Zapteryx brevirostris* from the south-western Atlantic Ocean. *Journal of Fish Biology*, v. 78, n. 1, p. 287-302, 2011.

D'ALBERTO, B. M. *et al.* 2019. Population productivity of shovelnose rays: Inferring the potential for recovery. *PloS one*, v. 14, n. 11, p. e0225183, 2019.

DE-FRANCO, B. *et al.* 2010. Forensic identification of the guitarfish species *Rhinobatos horkelii*, *R. percellens* and *Zapteryx brevirostris* using multiplex-PCR. *Molecular ecology resources*, v. 10, n. 1, p. 197-199, 2010.

- DEAN *et al.* 2007. The evolution of cranial design, diet, and feeding mechanisms in batoid fishes. *Integrative and Comparative Biology*, v. 47, n. 1, p. 70-81, 2007.
- EKSTROM, L. J.; KAJIURA, S. M. 2014. Pelvic girdle shape predicts locomotion and phylogeny in batoids. *Journal of morphology*, v. 275, n. 1, p. 100-110, 2014.
- GOMES, U. L. *et al.* 2010. Guia para identificação de tubarões e raias do Rio de Janeiro. *Zoologia (Curitiba)*, 2010.
- KIMLEY, A. P. 1987. The determinants of sexual segregation in the scalloped hammerhead shark, *Sphyrna lewini*. *Environmental Biology of Fishes*, v. 18, n. 1, p. 27-40, 1987.
- KOTAS, J. E. *et al.* 2017. Elasmobrânquios demersais da Reserva Biológica Marinha do Arvoredo, SC (Brasil). *Revista CEPSUL-Biodiversidade e Conservação Marinha*, v. 6, p. e2017003, 2017.
- LAST, P. R. *et al.* 2016. A new species of guitarfish, *Rhinobatos borneensis* sp. nov. with a redefinition of the family-level classification in the order Rhinopristiformes (Chondrichthyes: Batoidea). *Zootaxa*, v. 4117, n. 4, p. 451-475, 2016.
- LAST, P. R. *et al.* 2016. The Rays of the World Project – an explanation of nomenclatural decisions. *Rays of the World: Supplemental information*. CSIRO Publishing, Melbourne, v. 40, p. 1-10, 2016.
- LOPES, C. A. *et al.* 2019. Toxic and essential metals in *Narcine brasiliensis* (Elasmobranchii: Narcinidae): A baseline ecotoxicological study in the Southeast Atlantic and preliminary maternal transfer implications. *Marine Pollution Bulletin*, v. 149, p. 110606, 2019.
- MARIGUELA, T. C. *et al.* 2009. Identification of guitarfish species *Rhinobatos percellens*, *R. horkelli*, and *Zapteryx brevirostris* (Chondrichthyes) using mitochondrial genes and RFLP technique. *Conservation Genetics Resources*, v. 1, n. 1, p. 393, 2009.
- McEACHRAN, J. D.; ASCHLIMAN, N. 2004. Phylogeny of Batoidea. In J. C. Carrier, J. A. Musick, and M. R. Heithaus (eds.), *Biology of Sharks and Their Relatives*, pp. 79–113. CRC Press, Boca Raton, FL.

- MARTINS, M. F. *et al.* 2018. Reproductive biology of the Brazilian guitarfish, *Pseudobatos horkelii* (Müller & Henle, 1841) from southeastern Brazil, western South Atlantic. *Journal of Applied Ichthyology*, v. 34, n. 3, p. 646-652, 2018.
- MELLINGER, J. 1989. Reproduction et développement des Chondrichthyens. *Océanis*, v. 15, n. 3, p. 283-303, 1989.
- MOORE, A. B. M. 2017. Are guitarfishes the next sawfishes? Extinction risk and an urgent call for conservation action. *Endanger Species Res* 34: 75–88. 2017.
- NASCIMENTO, P. F. M. 2015. Descrição esquelética de *Rhinoptera brasiliensis* Müller, 1836 do Atlântico Sul. Monografia apresentada, como requisito parcial para obtenção do título de Bacharel, ao Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, da Universidade do Estado do Rio de Janeiro. Rio de Janeiro, 2015.
- NELSON, J. S. *et al.* 2016. *Fishes of the World*. John Wiley & Sons, 2016.
- NISHIDA, K. 1990. Phylogeny of the suborder Myliobatitoidei. *Memoirs of the Faculty of Fisheries. Hokkaido University*. 37: 1 – 108.
- PERES, M. B.; KLIPPEL, S. 2005. A pesca amadora na costa da Plataforma Sul. Capítulo 12. In: Carolus Maria Vooren e Sandro Klippel (eds.). *Ações para a conservação de tubarões e raias no sul do Brasil*. Porto Alegre: Igaré, 2005. 262 p. (ISBN 85—99751—01—8).
- POUGH, F. H. *et al.* 2008. *A vida dos vertebrados*. São Paulo: Atheneu, 2008.
- RAGNO, M. P. 2013. Distribuição e morfologia dos canais da linha lateral em raias e sua relevância sistemática (Chondrichthyes: Elasmobranchii: Batoidea). 2013. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo.
- RANGEL, B. S. *et al.* 2014. 3-D Aspects of the dentition in rays of genus: *Atlantoraja*, *Rhinobatos* and *Zapteryx* from Southeastern and South of Brazil. *Microscopy: advances in scientific research and education. Microscopy book series—2014 edition*. FORMATEX, Badajoz, p. 3-9, 2014.

ROCHA, F.; GADIG, O. B. F. 2013. Reproductive biology of the guitarfish *Rhinobatos percellens* (Chondrichthyes, Rhinobatidae) from the São Paulo Coast, Brazil, western South Atlantic Ocean. *Journal of fish biology*, v. 82, n. 1, p. 306-317, 2013.

RODRIGUES, A. B. F. *et al.* 2012. Utilização de coleópteros na preparação de material osteológico. *PUBVET*, Londrina, V. 6, N. 3, Ed. 190, Art. 1281, 2012.

RODRIGUES, A. F. S. *et al.*, 2019. Report of injuries in batoids caught in small-scale fisheries: implications for management plans. *Oecol. Aust.*, v. 1, 2019.

SANTOS, C. *et al.*, 2006. Estrutura populacional da raia-viola *Zapteryx brevirostris* (Chondrichthyes, Rhinobatidae), na Plataforma adjacente à Baía de Paranaguá, PR. *Acta Biologica Leopoldensia*, v. 28, n. 1, p. 32-37, 2006.

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

TAYLOR, W. R; VAN DYKE, G. C. 1985. Revised procedures for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study. (1) National Museum of Natural History, Smithsonian Institution – Washington, D.C. 20560 USA. *Cybium* 1985, 9 (2): 107 – 119.

The IUCN Red List of threatened species. iucnredlist.org. Acessado em 13/07/2020.

VILLALOBOS-SEGURA, E. *et al.* 2019. The first three-dimensional fossils of Cretaceous sclerorhynchid sawfish: *Asflapristis cristadentis* gen. et sp. nov., and implications for the phylogenetic relations of the Sclerorhynchoidei (Chondrichthyes). *Journal of Systematic Palaeontology*, v. 17, n. 21, p. 1847-1870, 2019.

VOOREN, C. M. *et al.* 2005. Biologia e status de conservação da viola *Rhinobatos horkelii*. Capítulo 3. In: Carolus Maria Vooren e Sandro Klippel (Eds.). *Ações para a conservação de tubarões e raias no sul do Brasil*. Porto Alegre: Igaré, 2005. 262 p. (ISBN 85—99751—01—8).