

ESCOLA DE CIÊNCIAS DA SAÚDE E DA VIDA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO DA BIODIVERSIDADE
MESTRADO

MARIANA HAUEISEN PINHEIRO

**DISTRIBUIÇÃO DAS AMPOLAS DE LORENZINI DE ISOGOMPHODON OXYRHYNCHUS
(MULLER & HENLE, 1839) (ELASMOBRANCHII, CARCHARHINIDAE) E SUA RELAÇÃO
COM A HISTÓRIA NATURAL**

Porto Alegre

2023

PÓS-GRADUAÇÃO - *STRICTO SENSU*



Pontifícia Universidade Católica
do Rio Grande do Sul

PONTIFÍCIA UNIVERSIDADE CATÓLICA DO RIO GRANDE DO SUL
ESCOLA DE CIÊNCIAS DA SAÚDE E DA VIDA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO DA
BIODIVERSIDADE

MARIANA HAUEISEN PINHEIRO

**DISTRIBUIÇÃO DAS AMPOLAS DE LORENZINI DE *ISOGOMPHODON*
OXYRHYNCHUS (MÜLLER & HENLE, 1839) (ELASMOBRANCHII:
CARCHARHINIDAE) E SUA RELAÇÃO COM A HISTÓRIA NATURAL**

PORTO ALEGRE

2023

MARIANA HAUEISEN PINHEIRO

DISTRIBUIÇÃO DAS AMPOLAS DE LORENZINI DE *ISOGOMPHODON*
OXYRHYNCHUS (MÜLLER & HENLE, 1839) (ELASMOBRANCHII:
CARCHARHINIDAE) E SUA RELAÇÃO COM A HISTÓRIA NATURAL

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução da Biodiversidade da Escola de Ciências da Saúde e da Vida da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul para obtenção do título de Mestre.

Orientador: Prof. Dr. Roberto E. Reis

Porto Alegre

2023

Ficha Catalográfica

H368d Haueisen Pinheiro, Mariana

Distribuição das ampolas de Lorenzini de *Isogomphodon oxyrhynchus* (Müller & Henle, 1839) (Elasmobranchii, Carcharhinidae) e sua relação com a história natural / Mariana Haueisen Pinheiro. – 2023.

61 p.

Dissertação (Mestrado) – Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução da Biodiversidade, PUCRS.

Orientador: Prof. Dr. Roberto Esser dos Reis.

1. Eletorrecepção. 2. Hábitos alimentares. 3. Conservação. 4. Estuário.
I. Reis, Roberto Esser dos. II. Título.

MARIANA HAUEISEN PINHEIRO

DISTRIBUIÇÃO DAS AMPOLAS DE LORENZINI DE *ISOGOMPHODON*
OXYRHYNCHUS (MÜLLER & HENLE, 1839) (ELASMOBRANCHII:
CARCHARHINIDAE) E SUA RELAÇÃO COM A HISTÓRIA NATURAL

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação
em Ecologia e Evolução da Biodiversidade da Escola de
Ciências da Saúde e da Vida da Pontifícia Universidade
Católica do Rio Grande do Sul para obtenção do título
de Mestre.

Aprovada em: ____ de _____ de _____.

BANCA EXAMINADORA

Profª. Dra. Flávia de Figueiredo Petean

Profª. Dra. Karla Diamantina de Araújo Soares

Profª. Dra. Rosângela Paula Teixeira Lessa

Porto Alegre

2023

Dedico esta dissertação aos meus pais e avós que tanto me apoiam e incentivam o meu crescimento profissional.

AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Dr. Roberto E. Reis, pela orientação e disposição para ajudar em todas as etapas do trabalho.

Ao Prof. Dr. Jules Marcelo Rosa Soto do Museu Oceanográfico Univali (MOVI), por ter me recebido para análise dos exemplares e por todo o apoio, dicas e ensinamentos. Agradeço a toda equipe do MOVI, em especial, ao Alexandre Domingues Junior, que me acompanhou e ajudou durante os dias no museu.

Ao Prof. Dr. Mário de Pinna e à equipe do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP), por ter me recebido para análise dos exemplares. Aos funcionários e colegas, que me acompanharam durante os dias no museu. Ao Thiago Loboda, pelos ensinamentos e companhia. Em especial, ao Arthur de Lima, pelas dicas, ideias, parceria e amizade.

Ao Prof. Dr. Paulo Backup e sua equipe do Museu Nacional do Rio de Janeiro (MNRJ), por possibilitarem a análise do exemplar disponível na coleção.

Ao Prof. Dr. Carlos Alberto Santos de Lucena, por fazer parte da comissão avaliadora do projeto deste trabalho de Mestrado.

Ao Prof. Dr. Luiz Fernando Salvador Júnior, pelas dicas, ideias, apoio e companheirismo de sempre.

Ao Prof. Dr. Nelson Ferreira Fontoura, que me deu orientações quanto à análise estatística.

Às Profas. Dras. Flávia de Figueiredo Petean, Karla Diamantina de Araújo Soares e Rosângela Paula Teixeira Lessa, membros da banca, pela dedicação à leitura deste trabalho e pelas críticas e sugestões.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução da Biodiversidade da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, pela oportunidade de fazer parte do mesmo.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pelo apoio financeiro.

Ao Angelo Marquez Freitas, pela ajuda e dedicação com a análise e a geração de vídeos e imagens, com o design e a ilustração.

Aos colegas do Laboratório de Ictiologia e do PPGEEB da PUCRS, pelo companheirismo.

Aos meus pais, que me possibilitaram todas as oportunidades para a execução e a conclusão do trabalho e por todo o apoio.

Aos meus avós, por todo carinho e cuidado de sempre.

Aos meus irmãos, Ju, Gui e Bruninho, pela amizade e companheirismo.

Aos meus tios e primos, por me acompanharem e reconhecerem meu trabalho.

Ao Túlio Gama, por todo o apoio emocional, e à sua família, por terem me acolhido durante a execução do trabalho. Ao Pedro Gama, pela preocupação.

À Cibele Pimenta, pelo apoio emocional e incentivo.

Aos amigos, pelo companheirismo, preocupação, incentivo e motivação.

A Deus, Maria e meu Anjo da Guarda, por terem me acompanhado em todos os momentos.

RESUMO

Isogomphodon oxyrinchus é um Carcharhinidae de porte médio, endêmico da costa norte oriental da América do Sul, intimamente associado à plataforma continental. Seus olhos pequenos e presença em águas turvas revelam que a percepção do ambiente e detecção de presas através da eletrorrecepção é fundamental para a sua sobrevivência. No entanto, há escassez de estudos em relação à eletrorrecepção da espécie. Categorizada como Criticamente em Perigo pela IUCN, é capturada acidentalmente na pesca artesanal e sua população vem declinando com uma redução de mais de 80% nos últimos 30 anos. Portanto, é necessário investir esforços para a obtenção de dados relativos à sua história natural, constituindo um importante subsídio para a sua conservação. A partir disso, o presente trabalho teve como objetivo analisar a distribuição dos poros eletrossensoriais de *I. oxyrinchus* identificando sua importância no modo de vida da espécie. A análise da distribuição, abundância e densidade dos poros foi realizada com base em fotografias e filmagens com microscópio digital. *Isogomphodon oxyrinchus* possui a mais alta abundância de poros entre todos os Carcharhiniformes revelando que esta espécie de olhos pequenos e habitante de ambientes de alta turbidez tem seu sistema eletrorreceptor bem desenvolvido o que pode ter maximizado seu sucesso evolutivo nesse tipo de ambiente. Ainda, essa alta abundância pode também ser justificada por ser um gênero morfológicamente derivado, constituindo um sistema eletrossensorial mais complexo e especializado se comparado com as demais espécies. Possui um sistema eletrossensorial de alta resolução e grande densidade de poros no focinho, enfatizando a importância do alongamento dessa estrutura ao expandir o alcance da área de detecção eletrossensorial. Há variação ontogenética na abundância de poros, destacando a importância de um sistema de alta resolução para os adultos. A maior densidade de poros na região ventral indicou preferência alimentar por presas bentônicas, apesar de também se alimentar de presas pelágicas. Foi observada convergência evolutiva como fenômeno no desenvolvimento do sistema eletrossensorial, visto que *I. oxyrinchus* compartilha características de abundância e distribuição de eletrorreceptores semelhantes às de espécies de grupos filogeneticamente distantes, revelando que as características da eletrorrecepção são mais relacionadas ao hábitat e a estratégias alimentares do que às relações filogenéticas.

PALAVRAS-CHAVE: eletrorrecepção; hábitos alimentares; conservação; estuário.

ABSTRACT

Isogomphodon oxyrinchus is a medium-sized Carcharhinidae, endemic to the north eastern coast of South America, closely associated with the continental shelf. The perception of the environment and detection of prey through electroreception is fundamental for its survival, since it has small eyes and lives in murky waters. However, there are few studies on the electroreception of the species. Categorized as Critically Endangered by the IUCN, it is caught in fishery bycatch and its population has been declining with a reduction of more than 80% in the last 30 years. Therefore, it is necessary to invest efforts to obtain data on its natural history, constituting an important subsidy for its conservation. The present work aimed to analyze the distribution of the electrosensory pores of *I. oxyrinchus* identifying its importance in the natural history of the species. The analysis of the distribution, abundance and density of the pores was carried out based on photographs and digital microscope videos. *Isogomphodon oxyrinchus* possesses the highest abundance of pores among all Carcharhiniformes, revealing that this species with small eyes and high turbidity habitats have a well-developed electroreceptor system that may have amplified its evolutionary success in this type of environment. Furthermore, this high abundance can also be explained by being a morphologically derived genus, comprising a more complex and specialized electrosensory system compared to the other species. It has a high-resolution electrosensory system and a high density of pores on the snout, which emphasizes the importance of the elongated snout since it expands the search area coverage to maximize the possibility of detecting prey. There is ontogenetic variation in pore abundance, highlighting the importance of a high-resolution system for adults. The higher density of pores in the ventral region indicates a preference for benthic prey, despite also feeding on pelagic prey. Evolutionary convergence was observed as a phenomenon in the development of the electrosensory system, since *I. oxyrinchus* shares characteristics of abundance and distribution of electroreceptors similar to phylogenetically unrelated species, revealing that the characteristics of electroreception are more related to habitat and feeding strategies than phylogenetic relationships.

KEYWORDS: electroreception; eating habits; conservation; estuary.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 - Medições em vista dorsal total (A) e em vista ventral da cabeça (B).	17
Figura 2 - Padrão de distribuição dos poros eletrossensoriais da cabeça de <i>Isogomphodon oxyrhynchus</i> nas regiões dorsal (A) e ventral (B).	18
Figura 3 - Distribuição dos poros eletrossensoriais das regiões dorsais dos exemplares de <i>Isogomphodon oxyrhynchus</i>	20
Figura 4 - Distribuição dos poros eletrossensoriais das regiões ventrais dos exemplares de <i>Isogomphodon oxyrhynchus</i>	21
Figura 5 - Áreas de aglomeração (a-l) dos poros eletrossensoriais da cabeça de <i>Isogomphodon oxyrhynchus</i> nas regiões dorsal (A) e ventral (B).	22
Figura 6 - Densidade de poros eletrossensoriais de <i>Isogomphodon oxyrhynchus</i> por áreas de aglomeração das regiões dorsal (a-d) e ventral (e - l) da cabeça.	26
Figura 7 - Tamanhos diferentes dos poros eletrossensoriais da região dorsal de <i>I. oxyrhynchus</i>	28
Figura 8 - Tamanhos diferentes dos poros eletrossensoriais da região ventral de <i>I. oxyrhynchus</i>	29
Figura 9 - Morfometria dos exemplares de <i>Isogomphodon oxyrhynchus</i>	30

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Número de poros das ampolas de Lorenzini de <i>Isogomphodon oxyrinchus</i> por exemplar analisado.	19
Tabela 2 - Densidade de poros eletrossensoriais de <i>Isogomphodon oxyrinchus</i> por área de aglomeração da região dorsal da cabeça (a - d).	23
Tabela 3 - Densidade de poros eletrossensoriais de <i>Isogomphodon oxyrinchus</i> por área de aglomeração da região ventral da cabeça (e - l).	24
Tabela 4 - Morfometria dos exemplares de <i>Isogomphodon oxyrinchus</i>	31
Tabela 5 - Número de poros eletrossensoriais de diferentes espécies da ordem dos Carcharhiniformes.	33

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	12
2. MATERIAIS E MÉTODOS	16
3. RESULTADOS	18
4. DISCUSSÃO	48
5. CONCLUSÃO	53
Referências Bibliográficas	55

1. INTRODUÇÃO

A América do Sul abriga uma das maiores riquezas biológicas do planeta, incluindo um número expressivo de espécies ainda não descritas, ou pouco conhecidas pela ciência (Albert & Reis, 2011; Miloslavich et al., 2011; Reis et al., 2016). Embora sua costa oriental venha sendo intensamente explorada desde a chegada dos primeiros colonizadores europeus, muitos componentes da biodiversidade marinha brasileira permanecem pouco estudados, mesmo mediante o aumento da exploração científica na Zona Econômica Exclusiva do país (Miloslavich et al., 2011; Reis et al., 2016).

Ainda que alguns avanços notáveis tenham sido alcançados, como a descoberta de um sistema de recifes de coral sob a pluma do rio Amazonas (Moura et al., 2016), muitos aspectos da história natural de uma parcela significativa dos peixes do litoral brasileiro permanecem obscuros (Vilar & Joyeux, 2018). Além de pouco estudadas, o que significa déficit de subsídios para o manejo, algumas destas espécies encontram-se oficialmente ameaçadas de extinção, exigindo imediatas ações voltadas à conservação (Oertli et al., 2009; Kuhnert et al., 2010; Vilar & Joyeux, 2018).

O tubarão-quati ou cação-pato *Isogomphodon oxyrinchus* (Müller & Henle, 1839) é um Carcharhinidae (Elasmobranchii: Carcharhiniformes) de porte médio podendo atingir 1,5 m de comprimento total (Compagno, 1984; Gadig, 2001). Ao contrário das outras espécies da família, é caracterizado por apresentar focinho tipicamente longo, afilado, triangular e achatado dorsoventralmente (Compagno, 1984; Gadig, 2001; Silva, 2021). Intimamente associado à plataforma continental, é endêmico da costa norte oriental da América do Sul, ocorrendo quase que exclusivamente nas ecorregiões tropicais Amazônia e Guianas (Compagno et al., 2005; Casselberry & Carlson, 2015; Lessa et al., 2016), fortemente influenciadas pelas descargas dos rios Amazonas e Orinoco (Muller-Karger & Varela, 1990; Cervigón, 2005; Feitosa et al., 2019), representando uma das distribuições mais restritas entre as espécies de elasmobrânquios no mundo (Lessa et al., 1999a).

Espécie demersal costeira/semi-oceânica, manifesta preferência por águas rasas de alta turbidez e ambientes costeiros recortados, com grandes variações de marés, ocorrendo acima de substratos lamacentos e podendo atingir profundidades desde a superfície até 40 metros (Compagno, 1984; Lessa et al., 1999a; Gadig, 2001). Faz movimentos em direção ao litoral durante a estação seca e se afasta da costa durante a estação chuvosa, com ciclo reprodutivo associado com o ciclo pluvial (Lessa et al., 1999a; Ebert et al., 2013).

Outrora frequente em ambientes de grande aporte de nutrientes, como estuários e manguezais, também já foi encontrado em ambientes de água doce (Compagno, 1984; Lessa et al., 1999a; Feitosa et al., 2019). Acredita-se que seu focinho comprido, longas nadadeiras peitorais e olhos pequenos sejam adaptações para a vida em águas turvas destacando maior dependência de outros órgãos sensoriais do que da visão (Compagno, 1984; Compagno et al., 2005; Lisney & Collin, 2007). Sua dieta é composta por invertebrados e pequenos peixes ósseos, como Clupeidae (sardinhas, arenques), Sciaenidae (corvinas), Engraulidae (anchovas) e Ariidae (bagres-marinhos) (Bigelow & Schroeder, 1948; Compagno, 1984; Barthem, 1985; Almeida et al., 2011).

Além da distribuição restrita, é altamente vulnerável devido à baixa fecundidade, longo período gestacional, alta taxa de mortalidade natural, baixa taxa de crescimento populacional e baixa resiliência (Lessa et al., 1999a; Casselberry & Carlson, 2015; Lessa et al., 2016; Feitosa et al., 2019). No Brasil, o aumento da pressão pesqueira em seu habitat tem levado à maior incidência de capturas acidentais de *Isogomphodon oxyrinchus* nas redes de emalhar (Compagno, 1984; Lessa et al., 2016; Feitosa et al., 2019).

Análises demográficas recentes indicam que, no Brasil, a população tem diminuído consideravelmente, com declínio maior que 80% nos últimos 30 anos (Lessa et al., 2016; ICMBio/MMA, 2018; Pollom et al., 2020). Apesar de não haver dados para outros países nos quais a espécie também ocorre, acredita-se que declínios semelhantes também possam estar ocorrendo, uma vez que *I. oxyrinchus* é capturado descontroladamente pela pesca artesanal (Lessa et al., 1999b; Casselberry & Carlson, 2015; Lessa et al., 2016). As consequências da pesca excessiva são ainda agravadas pela perda e degradação do habitat, e também pelas mudanças climáticas (Casselberry & Carlson, 2015; Talwar et al., 2022).

Devido à distribuição restrita, população dramaticamente reduzida, supressão das áreas de habitat e intensa pressão da pesca ao longo de toda a sua área de ocorrência (Casselberry & Carlson, 2015; Lessa et al., 2016; Feitosa et al., 2019; Talwar et al., 2022), *I. oxyrinchus* é considerado uma espécie quase-extinta (Lessa et al., 2016) e encontra-se atualmente categorizado como Criticamente em Perigo (CR) no Estado do Pará, bem como nas esferas nacional e global (SEMA/PA, 2006; ICMBio/MMA, 2018; Pollom et al., 2020).

Assim como os demais elasmobrânquios, *Isogomphodon oxyrinchus* possui estruturas sensoriais denominadas ampolas de Lorenzini, responsáveis pela detecção de campos elétricos (Kalmijn, 1966; Compagno et al., 2005). Além de auxiliar na navegação e atuar nas relações sociais intraespecíficas, possibilitam a detecção de presas e de possíveis

predadores (Kalmijn, 2003; Tricas & Sisneros, 2004; Wilkens & Hofmann, 2005; Crampton, 2019).

As ampolas de Lorenzini são formadas por um pequeno poro superficial conectado a um canal preenchido por líquido gelatinoso, condutor de eletricidade, constituído predominantemente de água e glicoproteínas sulfatadas, que se conecta a um alvéolo composto por inúmeras células receptoras (Doyle, 1967; Zakon, 1988; Collin & Whitehead, 2004; Braun, 2017). Essas células codificam a amplitude e frequência dos campos elétricos e enviam as informações para o cérebro interpretar (Montgomery, 1984; Tricas & New, 1998; Slobodian et al., 2021).

Cada conjunto composto por um canal e um alvéolo é conectado individualmente a um único poro (Kempster et al., 2012; Kempster, 2014). Os poros são distribuídos nas superfícies ventral e dorsal da cabeça dos tubarões, principalmente em volta da boca (Zakon, 1988; Bleckmann & Hofmann, 1999; Slobodian et al., 2021). Essa distribuição influencia diretamente em como os estímulos elétricos são detectados e processados (Rivera-Vicente et al., 2011; Kempster et al., 2012; Kempster, 2014).

As ampolas são extremamente sensíveis à detecção de campos elétricos, que são identificados a partir da diferença de potenciais gerados na água entre a superfície do corpo do animal e as células receptoras (Montgomery, 1984; Collin & Whitehead, 2004; Tricas & Sisneros, 2004). Mesmo campos de baixa frequência podem ser reconhecidos, possibilitando a percepção de presas fora do campo de visão, como aquelas escondidas no substrato (Kalmijn, 1971, 1982, 2003; Tricas & New, 1998).

Existe diferença interespecífica na distribuição e abundância das ampolas, podendo estar mais relacionada ao habitat e a estratégias alimentares do que a relações filogenéticas (Collin & Whitehead, 2004; Kajiura et al., 2010; Whitehead et al. 2015; Newton et al., 2019). Essa distribuição pode contribuir com a detecção da intensidade do campo elétrico, da sua configuração espacial e da direção da fonte (Tricas, 2001).

Além da disposição dos poros, o formato da cabeça também está relacionado com funções associadas à percepção de estímulos elétricos entre espécies (Tricas, 2001; Kempster et al., 2012). O corpo achatado dorsoventralmente restringe a distribuição das ampolas nas regiões ventrais e dorsais, causando a projeção bidimensional dos canais das ampolas, como ocorre nos batoides. Por outro lado, o formato cônico da cabeça da maioria dos tubarões permite uma projeção tridimensional (Tricas, 2001).

A estrutura das ampolas varia de acordo com o habitat do animal (Collin & Whitehead, 2004; Kempster et al., 2012). Por exemplo, animais marinhos possuem canais

mais longos e maior número de células receptoras em comparação com os animais de água doce (Zakon, 1988, Newton et al., 2019). De outra maneira, indivíduos que ocupam ambos os habitats não apresentam diferença na disposição das ampolas, a exemplo do tubarão-cabeça-chata *Carcharhinus leucas* (Whitehead et al., 2015).

Ainda, acredita-se que a distribuição dos poros esteja bastante relacionada com estratégias predatórias (Raschi, 1986; Raschi et al., 2001; Collin & Whitehead, 2004). Preferência alimentar por presas bentônicas favorece maior densidade de ampolas na região ventral da cabeça, principalmente ao redor da boca, facilitando a localização, captura e manipulação do alimento (Raschi, 1986; Tricas, 2001; Kempster et al., 2012). Similarmente, a alta densidade de poros na região antero-ventral favorece a captura de presas em águas turvas, sugerindo alta dependência da eletorrecepção em detrimento do estímulo visual (Raschi, 1986; Raschi & Adams, 1988; Collin & Whitehead, 2004). Juvenis de *Sphyrna lewini* possuem grande densidade de poros nessa região, oferecendo melhor resolução espacial e possibilitando a localização de estímulos elétricos em ambientes que desfavorecem a visão (Kajiura, 2001).

Por estar presente em águas turvas e ser um predador importante nos ecossistemas em que se encontra inserido, a percepção do ambiente e detecção de presas através da eletorrecepção é importante para a sobrevivência de *Isogomphodon oxyrhynchus*, visto que um sistema eletrossensorial eficiente pode contribuir com o aumento do fitness adaptativo (Tricas, 2001). No entanto, há escassez de estudos sobre esta espécie, principalmente relacionados à sua eletorrecepção (Lessa et al., 1999a; Lessa et al., 2000; Casselberry & Carlson, 2015). Dessa forma, é necessário investir esforços para a obtenção de dados relativos à sua história natural constituindo um importante subsídio para a sua conservação (Feitosa et al., 2019).

Com base nessas considerações, o presente trabalho tem como objetivo quantificar e mapear os poros eletrossensoriais de *Isogomphodon oxyrhynchus*, associando os resultados encontrados com aspectos da história natural da espécie; notadamente o uso do habitat e a detecção de alimento. Paralelamente, visa comparar a abundância e distribuição dos poros com os de outros Carcharhiniformes. Espera-se que essa distribuição se assemelhe àquela de outras espécies também habitantes de águas turvas e de hábitos alimentares similares aos de *I. oxyrhynchus*.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

A análise da distribuição, abundância e densidade das ampolas de *Isogomphodon oxyrhynchus* foi realizada em sete exemplares tombados pertencentes às seguintes instituições: Museu Nacional do Rio de Janeiro (MNRJ), Museu Oceanográfico Univali (MOVI), Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG) e Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP).

Foram registradas medições de cada indivíduo (Figura 1), considerando: comprimento total (CT), comprimento da cabeça (CC), largura da cabeça (LC), largura da base da cabeça (BC), comprimento da boca (CB), largura da boca (LB), comprimento do focinho (CF), espaço internasal (EI), largura interorbital (LO) e diâmetro dos olhos direito e esquerdo (DOD e DOE). CT é a medida da ponta do focinho à ponta da nadadeira caudal, CC é o espaço da ponta do focinho até a última abertura branquial e CF é o espaço da ponta do focinho até a boca (Ebert et al., 2021). LC é a medida horizontal da cabeça que corta a linha dos olhos, BC é a medida horizontal da cabeça que corta a linha das últimas aberturas branquiais e EI é o espaço entre as narinas (Kajiura, 2001). LO é a distância entre os olhos e DO é o diâmetro axial dos olhos. A obtenção das medidas foi realizada mediante utilização de fita métrica para CT e o paquímetro para as demais morfometrias.

Cada indivíduo teve sua cabeça fotografada ou escaneada nas regiões ventral e dorsal, além de ter toda a área da epiderme da cabeça filmada com microscópio digital. A partir das filmagens com microscópio, foram geradas imagens de alta resolução através da junção de frames dos vídeos, o que permitiu a marcação minuciosa de cada poro nas fotografias a fim de gerar um mapa de distribuição de poros por meio do programa TpsDig2 1.1, que gera arquivos para análises de landmarks (Rohlf, 2015).

Após a marcação, as regiões ventral e dorsal foram divididas em áreas de aglomeração de poros de acordo com Kajiura (2001), com adaptações cabíveis para a distribuição de poros do objeto de estudo. Foram determinadas as áreas de superfície de todas as áreas de aglomeração da cabeça utilizando o mesmo programa. Para obter a abundância e a densidade dos poros, foram calculados o número total de poros por área de aglomeração e o número total de poros dividido pela área da superfície, respectivamente. Como as cabeças dos indivíduos não são planas, a largura perpendicular ao plano focal nas fotografias torna-se uma projeção da imagem resultando em uma área menor das laterais do que o real. Consequentemente, lateralmente os poros ficaram mais adensados por conta dessa angulação, apesar disso, foi feito o cálculo da densidade.

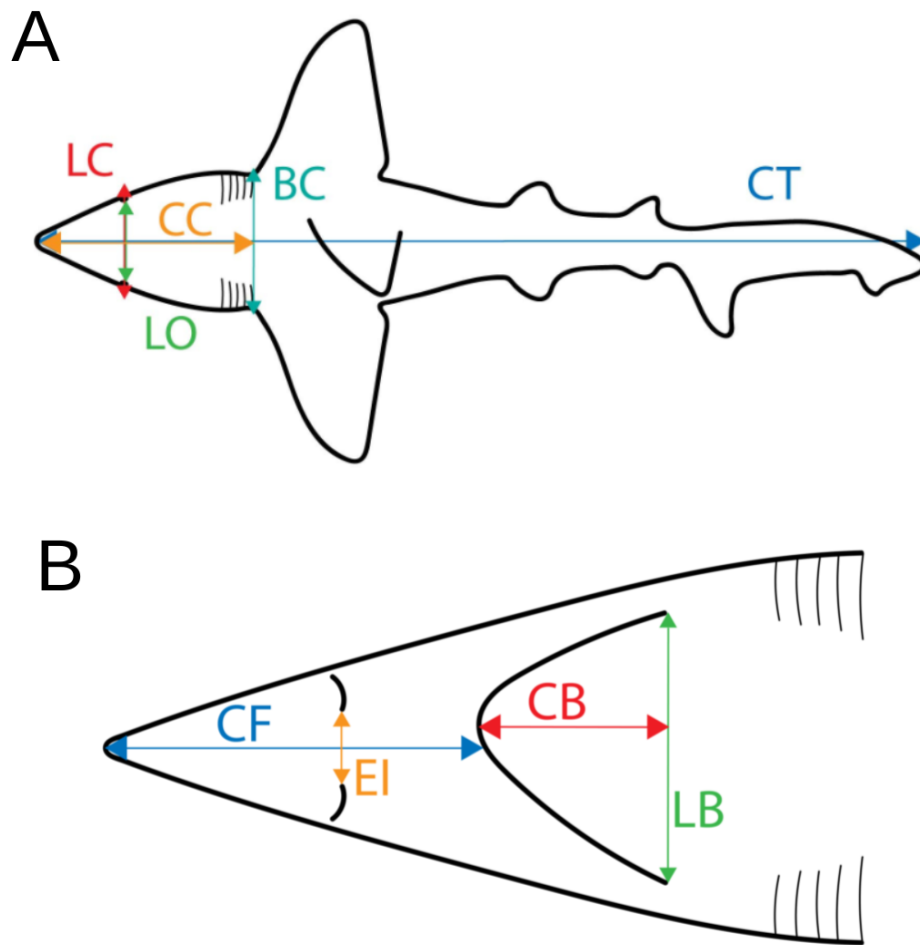


Figura 1: Medições em vista dorsal total (A) e em vista ventral da cabeça (B). CT = comprimento total; CC = comprimento da cabeça; LC = largura da cabeça; BC = largura da base da cabeça; CB = comprimento da boca; LB = largura da boca; CF = comprimento do focinho; EI = espaço internasal; LO = largura interorbital (LO).

Tanto os poros das ampolas de Lorenzini quanto os da linha lateral formam aberturas na superfície da cabeça dos tubarões (Compagno et al., 2005; Braun, 2017). Para diferenciá-los, são classificados em séries de poros e campos de poros. Os poros em série são identificados como poros da linha lateral, enquanto os campos de poros são identificados como aberturas das ampolas de Lorenzini (Enderes & Bartsch, 2009). Além disso, foi possível observar que os poros da linha lateral tinham aberturas muito maiores em relação aos poros das ampolas.

A distribuição e abundância das ampolas de Lorenzini de *I. oxyrinchus* foram comparadas com as de outras espécies de Carcharhiniformes com base na literatura, associando ao uso do habitat e dieta.

3. RESULTADOS

A análise da distribuição, abundância e densidade das ampolas de *Isogomphodon oxyrhynchus* foi realizada em exemplares tombados em instituições depositárias do Brasil, uma vez que não houve possibilidade de obter indivíduos frescos por serem raramente encontrados vivos atualmente (Casselberry & Carlson, 2015).

Isogomphodon oxyrhynchus teve em média um total de 3943 ($\pm 1663,81$) poros eletrossensoriais, 2335 ($\pm 1038,89$) na região ventral (59%) e 1608 ($\pm 631,58$) na região dorsal (41%), com grande variação na abundância de poros de acordo com a fase de crescimento do indivíduo, mas todos com maior quantidade de ampolas na região ventral do que na região dorsal (Tabela 1).

Todos os indivíduos apresentam um padrão semelhante no arranjo de distribuição de poros (Figura 2) independentemente da idade e do sexo, apenas variando na abundância (Figuras 3, 4). A partir da distribuição total dos poros, a superfície da cabeça dos indivíduos foi dividida em áreas de aglomeração de ampolas (Figura 5).

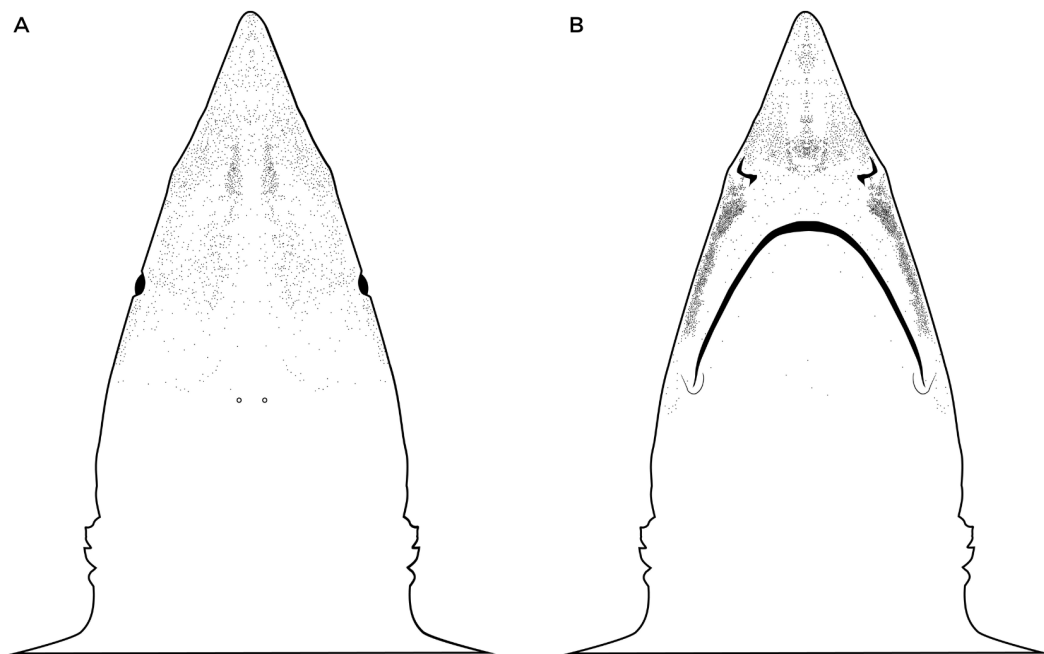


Figura 2: Padrão de distribuição dos poros eletrossensoriais da cabeça de *Isogomphodon oxyrhynchus* nas regiões dorsal (A) e ventral (B).

Tabela 1: Número de poros das ampolas de Lorenzini de *Isogomphodon oxyrhynchus* por exemplar analisado. M = macho; F = fêmea; A = adulto; J = juvenil; N = neonato; CT = comprimento total; CC = comprimento da cabeça.

Exemplares	Sexo	Fase	CT (cm)	CC (mm)	n° poros Ventral	n° poros Dorsal	n° poros TOTAL
MPEG-3455	M	A	129	360	3253	2275	5528
MOVI-19682	M	J	86	195	3184	2017	5201
MNRJ-19232	M	J	83	240	3241	2112	5353
MZUSP-101214-1	M	J	62	195	2927	1918	4845
MOVI-46117	F	J	57	180	1593	1370	2963
MOVI-19681	M	N	40,5	123	1154	830	1984
MZUSP-101214-2	M	N	39	115	995	731	1726

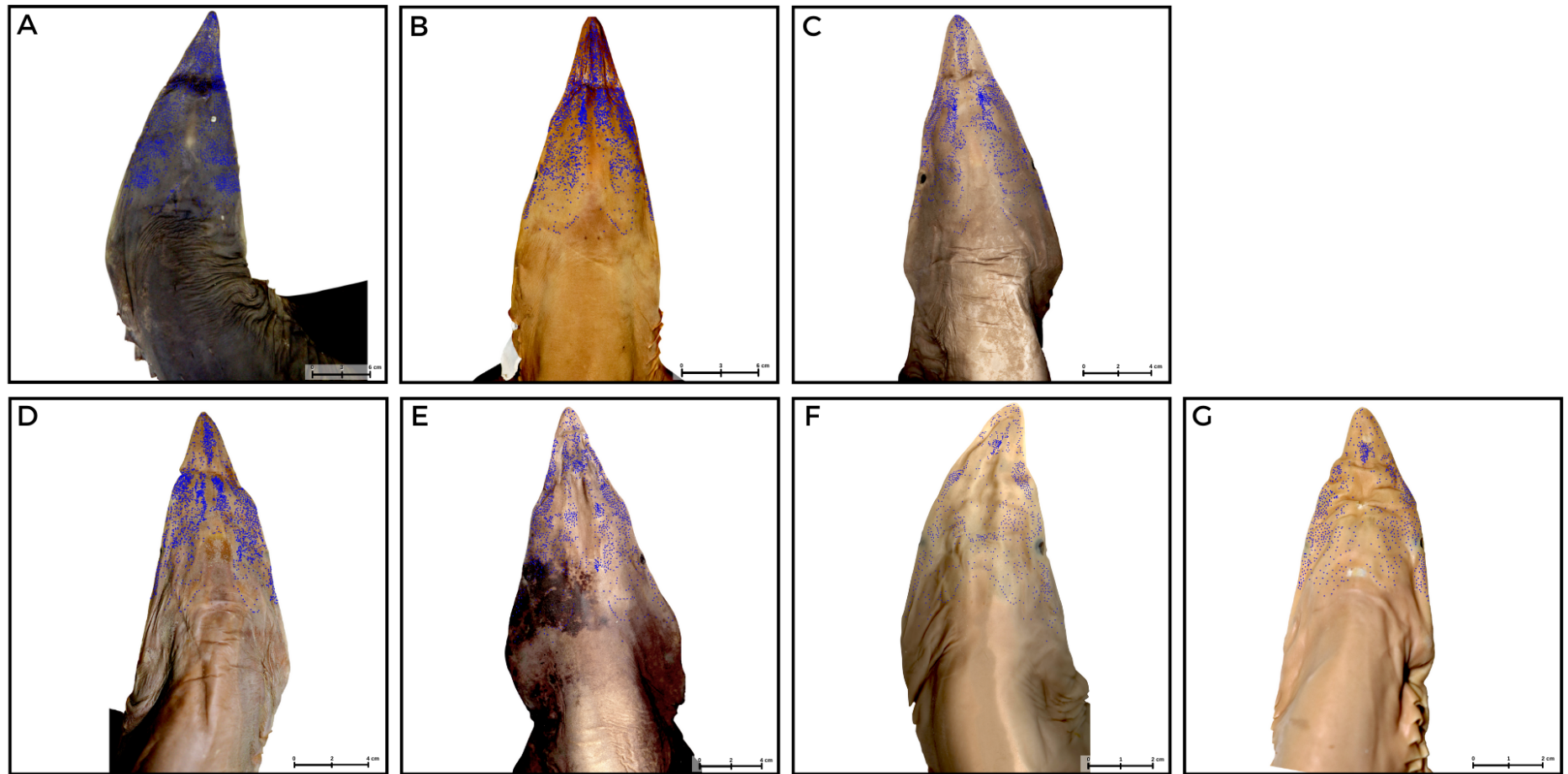


Figura 3: Distribuição dos poros eletrossensoriais das regiões dorsais dos exemplares de *Isogomphodon oxyrinchus*. MPEG-3455 (A), MNRJ-19232 (B), MOVI-19682 (C), MZUSP-101214-1 (D), MOVI-46117 (E), MOVI-19681 (F), MZUSP-101214-2 (G).

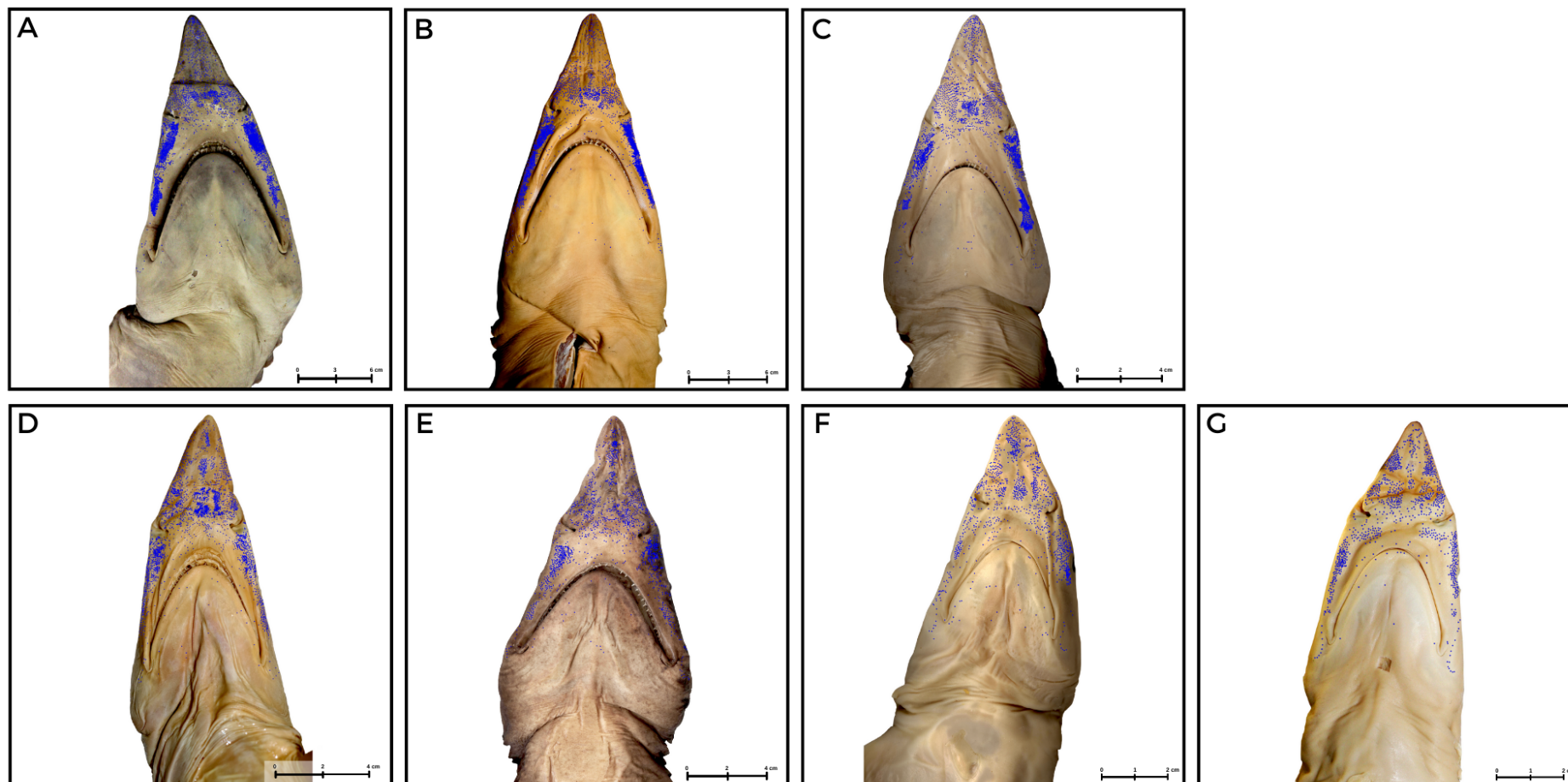


Figura 4: Distribuição dos poros eletrossensoriais das regiões ventrais dos exemplares de *Isogomphodon oxyrinchus*. MPEG-3455 (A), MNRJ-19232 (B), MOVI-19682 (C), MZUSP-101214-1 (D), MOVI-46117 (E), MOVI-19681 (F), MZUSP-101214-2 (G).

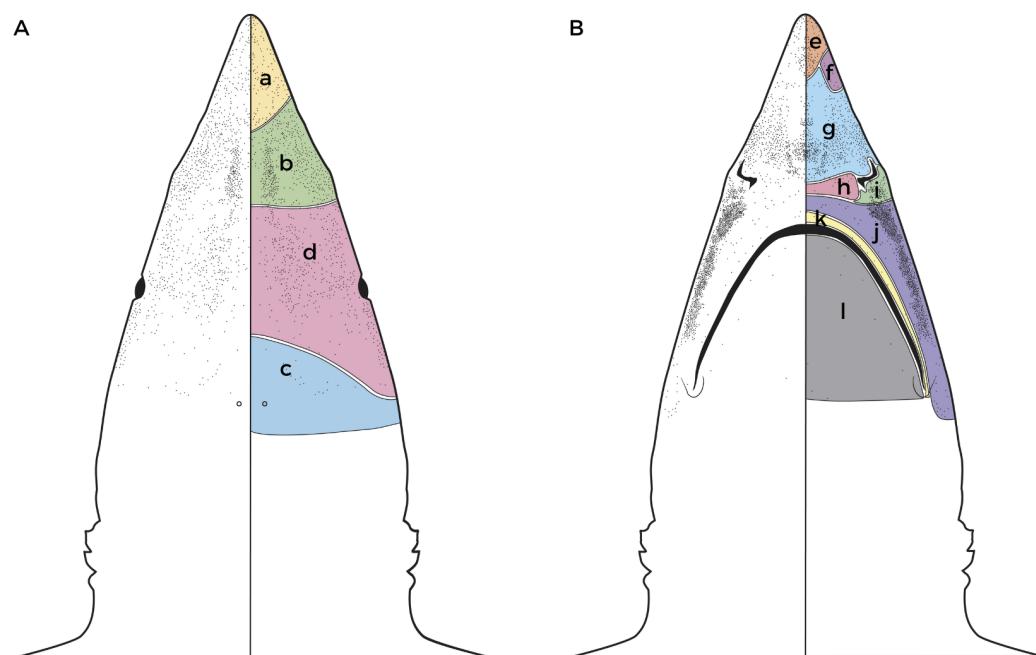


Figura 5: Áreas de aglomeração (a-l) dos poros eletrossensoriais da cabeça de *Isogomphodon oxyrinchus* nas regiões dorsal (A) e ventral (B).

Foi possível identificar em *Isogomphodon oxyrinchus* todas as áreas de aglomeração presentes em Kajiura (2001) revelando a semelhança de distribuição de poros desta espécie com as de outras espécies da ordem: *Carcharhinus plumbeus*, *Sphyrna lewini* e *Sphyrna tiburo*. No entanto, os poros de *I. oxyrinchus* mostravam-se mais espalhados ao longo dos indivíduos, portanto as áreas de aglomeração cobriram uma área proporcionalmente maior do que nas espécies estudadas em Kajiura (2001).

Em todos os indivíduos, a densidade de poros foi maior na região ventral do que na dorsal (Figura 6), demonstrando semelhança bilateral e proporção da densidade por área de aglomeração de acordo com a fase de crescimento (Tabelas 2, 3). Na região dorsal, houve maior densidade de poros no focinho (a-b) e, depois, na área próxima aos olhos (d). A área próxima aos poros endolinfáticos do ouvido interno (c) foi de menor densidade na região dorsal, assim como as áreas próximas à boca (k-l) na região ventral.

Na região ventral, os neonatos apresentaram maior densidade de poros no focinho (e-g) do que nas demais áreas. Já nos juvenis houve densidade variada tanto no focinho (e-g) quanto nas áreas próximas às narinas (h-i) e nas laterais (j), enquanto que o adulto apresentou maior densidade de poros nas áreas laterais e posteriores às narinas (i-j).

Tabela 2: Densidade de poros eletrossensoriais de *Isogomphodon oxyrhynchus* por área de aglomeração da região dorsal da cabeça (a - d).

Exemplares	Lado Esquerdo				Lado Direito				Total
	a	b	c	d	a	b	c	d	
<u>MPEG-3455</u>									
nº de poros	183	328	33	562	229	420	35	485	2275
Área (cm ²)	6,55	24,41	16,37	42,05	7,19	22,87	15,36	37,91	418,99
Densidade	27,94	13,44	2,02	13,37	31,85	18,36	2,28	12,79	5,43
<u>MOVI-19682</u>									
nº de poros	132	573	15	257	132	602	14	292	2017
Área (cm ²)	2,94	9,96	7,05	15,90	2,96	8,88	5,70	14,17	139,18
Densidade	44,90	57,53	2,13	16,16	44,59	67,79	2,46	20,61	14,49
<u>MNRJ-19232</u>									
nº de poros	122	515	20	417	142	583	18	295	2112
Área (cm ²)	5,07	13,68	12,13	27,29	4,75	14,10	10,47	24,53	240,55
Densidade	24,06	37,65	1,65	15,28	29,89	41,35	1,72	12,03	8,78
<u>MZUSP-101214-1</u>									
nº de poros	202	472	15	281	132	467	14	335	1918
Área (cm ²)	1,77	7,61	4,82	12,50	1,65	6,46	4,12	10,49	117,43
Densidade	114,12	62,02	3,11	22,48	80,00	72,29	3,40	31,94	16,33
<u>MOVI-46117</u>									
nº de poros	117	289	29	236	164	267	25	243	1370
Área (cm ²)	3,90	9,77	12,40	21,12	3,62	9,97	12,27	20,57	182,50
Densidade	30,00	29,58	2,34	11,17	45,30	26,78	2,04	11,81	7,51
<u>MOVI-19681</u>									
nº de poros	105	87	26	160	58	125	29	240	830
Área (cm ²)	0,91	2,04	3,24	5,58	0,83	1,99	3,68	6,07	46,47
Densidade	115,38	42,65	8,02	28,67	69,88	62,81	7,88	39,54	17,86
<u>MZUSP-101214-2</u>									
nº de poros	70	62	12	252	37	73	9	216	731
Área (cm ²)	0,59	1,10	1,11	4,18	0,54	1,26	1,11	4,35	36,40
Densidade	76,92	30,39	3,70	45,16	44,58	36,68	2,45	35,58	15,73

Tabela 3: Densidade de poros eletrossensoriais de *Isogomphodon oxyrhynchus* por área de aglomeração da região ventral da cabeça (e - l).

Exemplares	Lado Esquerdo								Lado Direito								Total
	e	f	g	h	i	j	k	l	e	f	g	h	i	j	k	l	
<u>MPEG-3455</u>																	
n° de poros	59	14	363	43	86	1008	4	10	66	8	358	50	51	1120	3	10	3253
Área (cm²)	2,32	1,30	10,96	2,36	1,36	18,26	4,76	30,74	2,06	1,24	10,00	2,51	1,16	17,71	5,04	28,68	281,81
Densidade	25,43	10,77	33,12	18,22	63,24	55,20	0,84	0,33	32,04	6,45	35,80	19,92	43,97	63,24	0,60	0,35	11,54
<u>MOVI-19682</u>																	
n° de poros	87	16	480	55	62	726	5	8	105	12	405	34	157	995	21	16	3184
Área (cm²)	1,19	0,45	4,76	0,91	0,59	8,22	1,40	9,34	1,19	0,47	4,52	0,84	0,56	7,09	1,47	8,82	92,45
Densidade	73,11	35,56	100,84	60,44	105,08	88,32	3,57	0,86	88,24	25,53	89,60	40,48	280,36	140,34	14,29	1,81	34,44
<u>MNRJ-19232</u>																	
n° de poros	39	7	474	22	104	984	13	8	50	9	431	25	103	947	12	13	3241
Área (cm²)	2,13	0,86	10,83	2,21	1,67	15,55	6,25	27,76	1,96	0,91	9,18	2,14	0,97	9,17	6,64	26,02	267,11
Densidade	18,31	8,14	43,77	9,95	62,28	63,28	2,08	0,29	25,51	9,89	46,95	11,68	106,19	103,27	1,81	0,50	12,13
<u>MZUSP-101214-1</u>																	
n° de poros	27	10	672	42	26	566	19	11	52	13	861	42	19	552	6	9	2927
Área (cm²)	0,54	0,22	4,33	0,71	0,39	4,66	2,00	8,69	0,59	0,22	4,24	0,71	0,34	4,53	1,95	8,18	76,13
Densidade	50,00	45,45	155,20	59,15	66,67	121,46	9,50	1,27	88,14	59,09	203,07	59,15	55,88	121,85	3,08	1,10	38,45

Tabela 3: Continuação.

Exemplares	Lado Esquerdo								Lado Direito								Total
	e	f	g	h	i	j	k	l	e	f	g	h	i	j	k	l	
<u>MOVI-46117</u>																	
n° de poros	65	15	237	52	10	348	9	11	83	12	311	35	86	307	5	7	1593
Área (cm ²)	1,38	0,63	4,93	1,27	0,74	6,51	2,19	11,05	1,36	0,62	5,16	1,13	0,81	7,36	2,35	10,27	112,93
Densidade	47,10	23,81	48,07	40,94	13,51	53,46	4,11	1,00	61,03	19,35	60,27	30,97	106,17	41,71	2,13	0,68	14,11
<u>MOVI-19681</u>																	
n° de poros	91	12	161	19	24	157	4	17	81	16	236	34	8	278	2	14	1154
Área (cm ²)	0,53	0,13	1,44	0,33	0,28	2,78	0,67	3,43	0,53	0,10	1,69	0,40	0,24	3,71	0,67	3,29	46,18
Densidade	171,70	92,31	111,81	57,58	85,71	56,47	5,97	4,96	152,83	160,00	139,64	85,00	33,33	74,93	2,99	4,26	24,99
<u>MZUSP-101214-2</u>																	
n° de poros	21	11	213	21	4	235	6	7	22	13	218	15	1	199	5	4	995
Área (cm ²)	0,29	0,09	1,88	0,43	0,19	3,07	0,85	4,07	0,28	0,09	1,94	0,39	0,20	3,33	0,92	3,84	41,48
Densidade	72,41	122,22	113,30	48,84	21,05	76,55	7,06	1,72	78,57	144,44	112,37	38,46	5,00	59,76	5,43	1,04	23,99

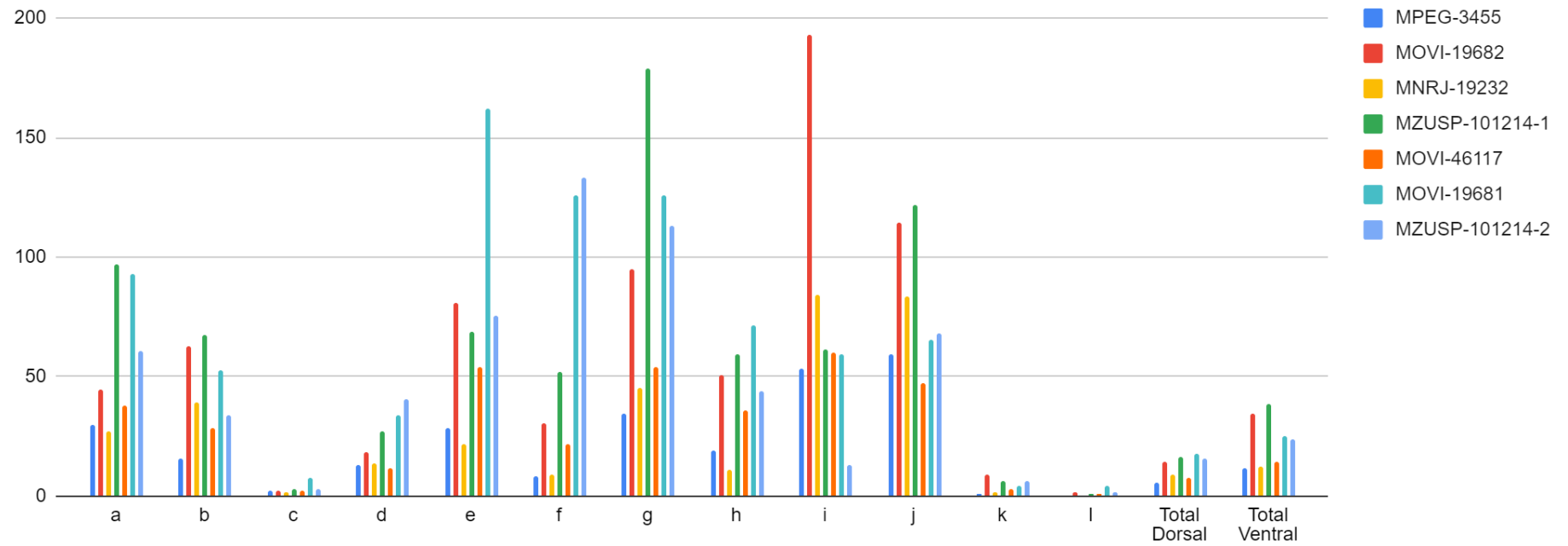


Figura 6: Densidade* de poros eletrossensoriais de *Isogomphodon oxyrhynchus* por áreas de aglomeração das regiões dorsal (a-d) e ventral (e - l) da cabeça.

*Foi realizada a média da densidade das áreas de aglomeração dos lados direito e esquerdo.

Os poros formam campos de distribuição com diferenças no tamanho e disposição (Figuras 7, 8), isto é, alguns são aglomerados de forma aparentemente aleatória, outros formam linhas. Nota-se simetria bilateral no tamanho e formato dos poros, além de certo padrão nas regiões ventral e dorsal. Por exemplo, ambas as regiões possuem ampolas de tamanho médio dispostas em linha nas laterais anteriores aos olhos e às narinas.

Na ponta do focinho os poros são bem espalhados entre si, diferentemente do meio do focinho em que os poros são menores e bem aglomerados. É possível observar um padrão em formato de linhas do lado de fora e de dentro da boca e no canto externo posterior da boca.

A morfometria dos indivíduos seguiu um padrão de crescimento progressivo de acordo com a ontogenia (Figura 9, Tabela 4). Apesar do indivíduo MNRJ-19232 possuir CC relativamente grande se comparado com os outros indivíduos, as demais medições seguiram o padrão de crescimento ontogenético de acordo com a medida do CC.

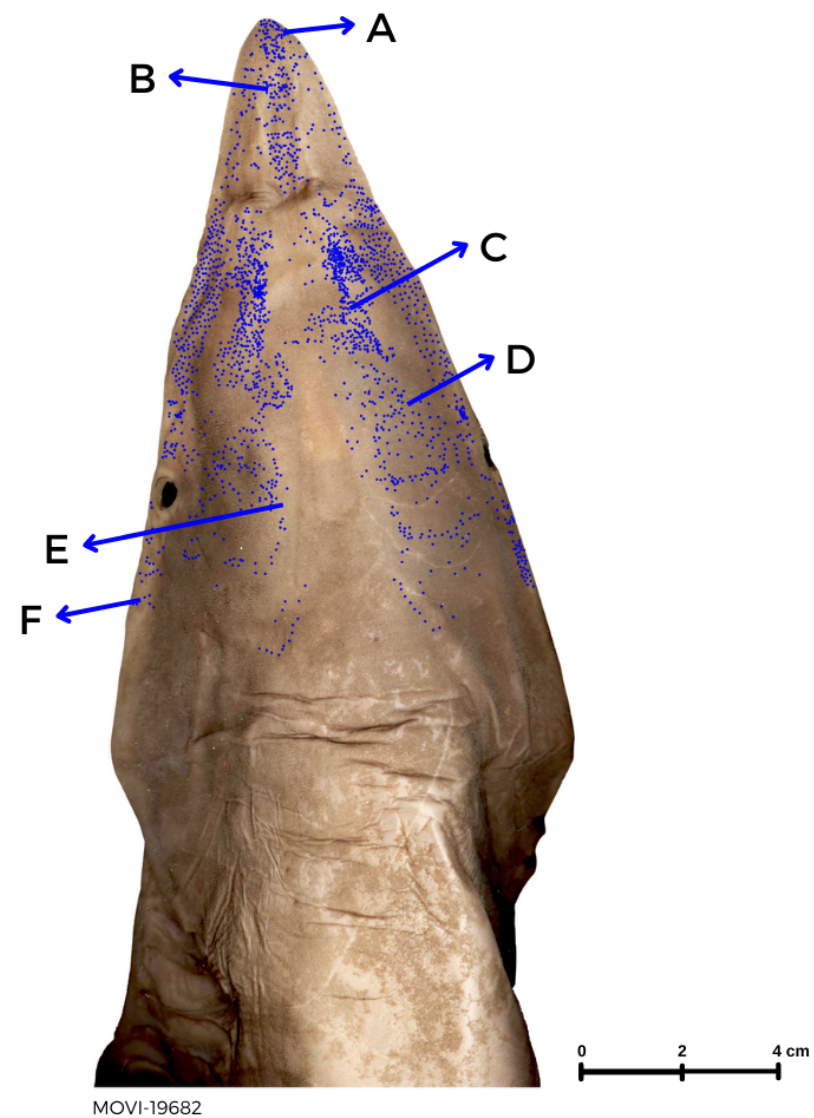
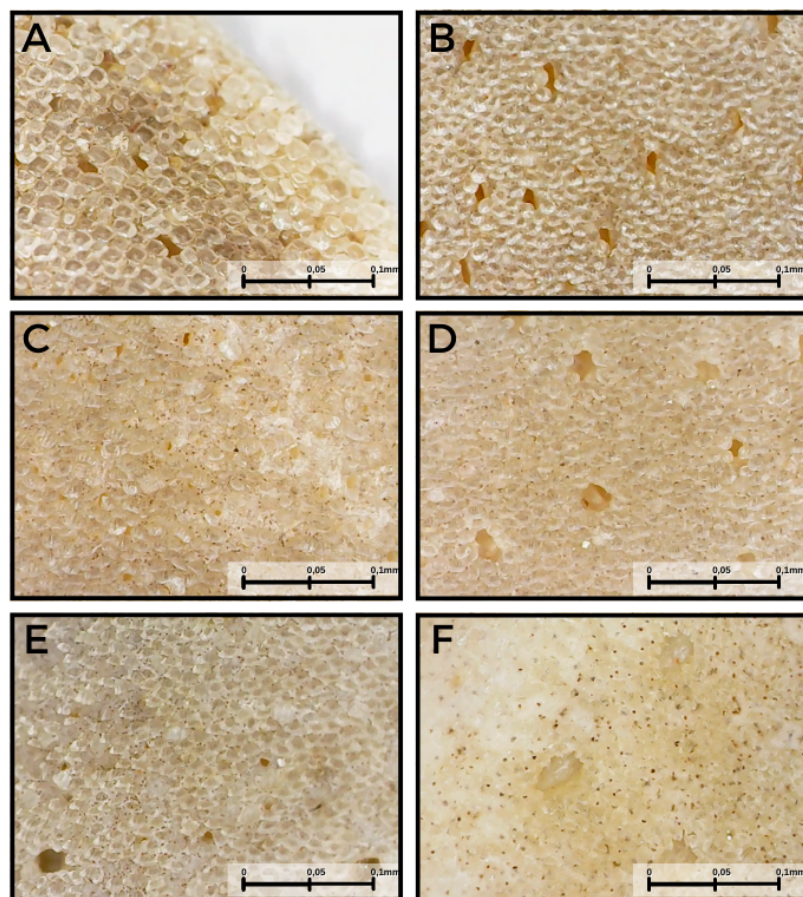


Figura 7: Tamanhos diferentes dos poros eletrossensoriais da região dorsal de *I. oxyrinchus*.

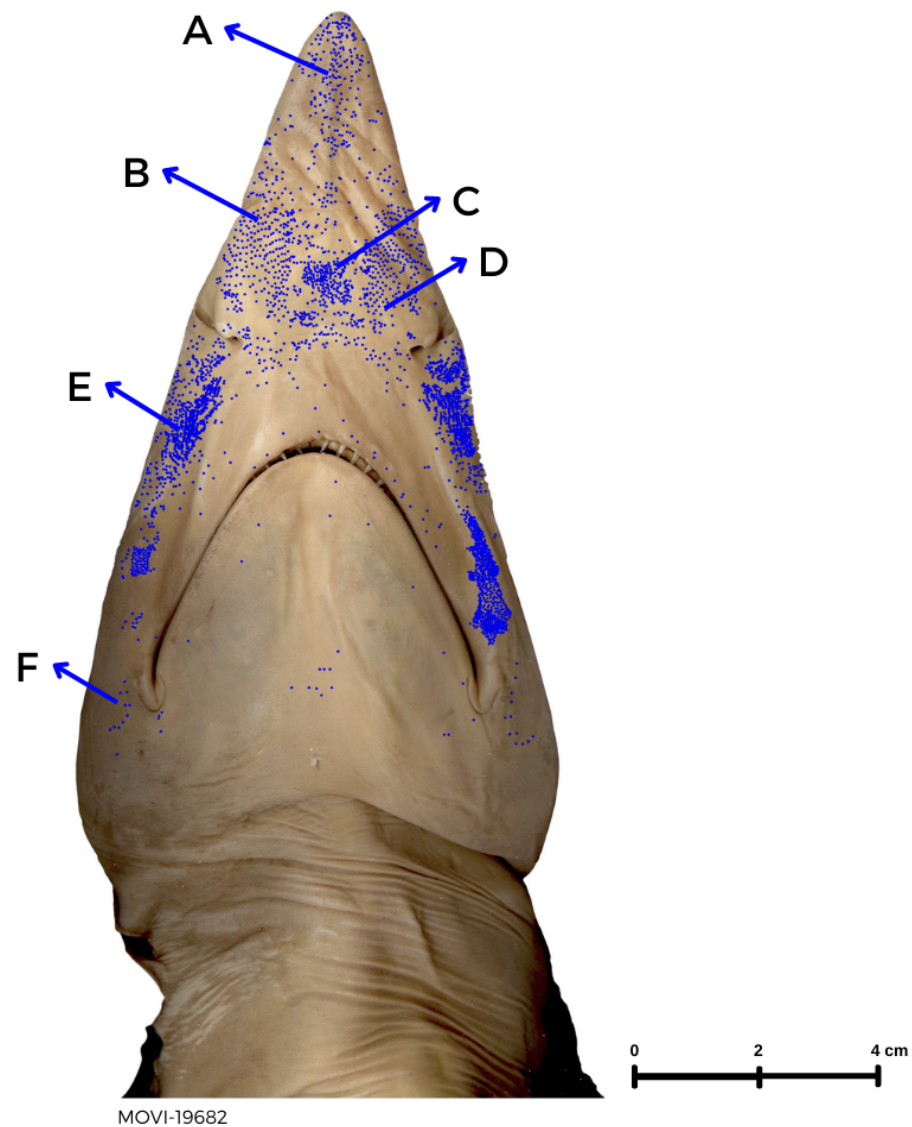
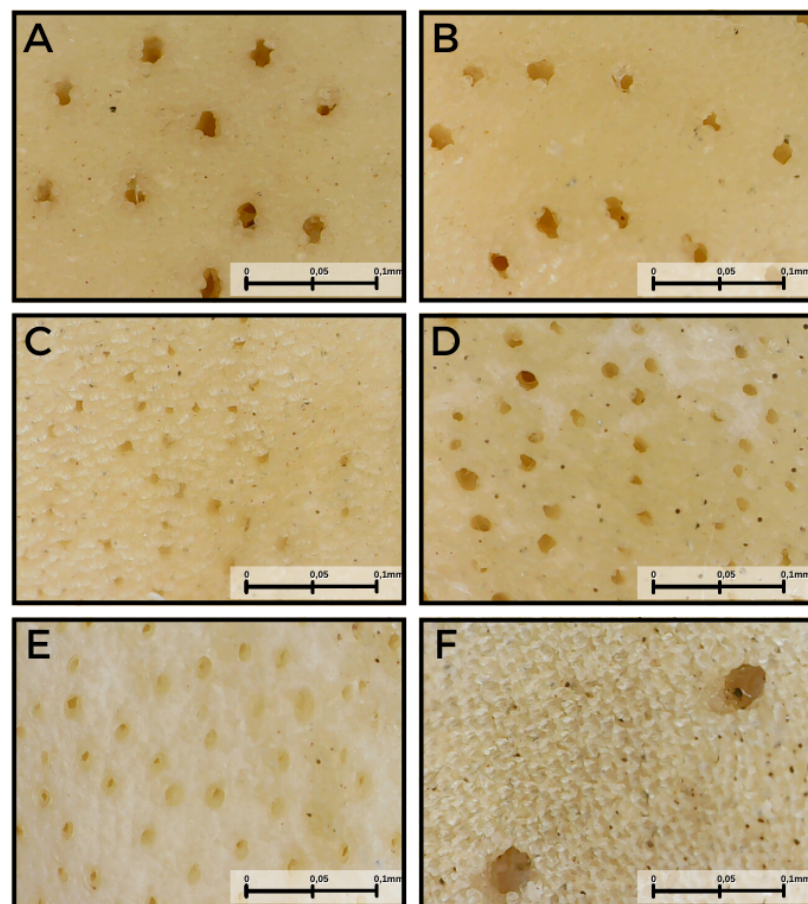


Figura 8: Tamanhos diferentes dos poros eletrossensoriais da região ventral de *I. oxyrinchus*.

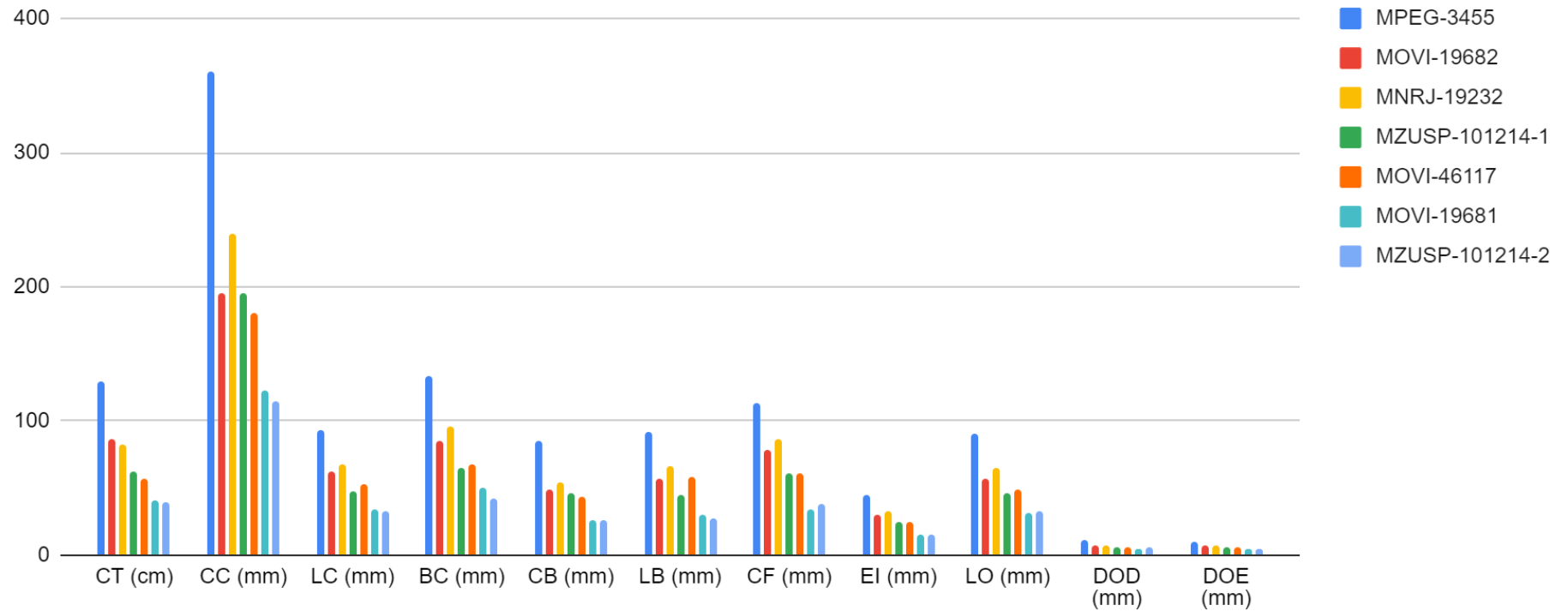


Figura 9: Morfometria dos exemplares de *Isogomphodon oxyrhynchus*. CT = comprimento total; CC = comprimento da cabeça; LC = largura da cabeça; BC = largura da base da cabeça; CB = comprimento da boca; LB = largura da boca; CF = comprimento do focinho; EI = espaço internasal; LO = largura interorbital (LO); DOD = diâmetro do olho direito; DOE = diâmetro do olho esquerdo.

Tabela 4: Morfometria dos exemplares de *Isogomphodon oxyrhynchus*. M = macho; F = fêmea; A = adulto; J = juvenil; N = neonato; CT = comprimento total; CC = comprimento da cabeça; LC = largura da cabeça; BC = largura da base da cabeça; CB = comprimento da boca; LB = largura da boca; CF = comprimento do focinho; EI = espaço internasal; LO = largura interorbital (LO); DOD = diâmetro do olho direito; DOE = diâmetro do olho esquerdo.

Exemplares	Sexo	Fase	CT (cm)	CC (mm)	LC (mm)	BC (mm)	CB (mm)	LB (mm)	CF (mm)	EI (mm)	LO (mm)	DOD (mm)	DOE (mm)
MPEG-3455	M	A	129	360	92,9	133,9	84,9	92,4	113,9	44,6	90,5	10,9	10,2
MOVI-19682	M	J	86	195	62,6	84,8	48,9	57,5	78,1	29,9	56,9	7,1	7,0
MNRJ-19232	M	J	83	240	67,7	96,4	54,2	66,1	86,3	32,2	64,4	6,6	6,6
MZUSP-101214-1	M	J	62	195	48	64,5	46,1	44,4	60,6	24,3	45,7	5,5	5,6
MOVI-46117	F	J	57	180	53,3	67,4	42,9	58,1	61,2	25,1	48,4	5,8	5,7
MOVI-19681	M	N	40,5	123	34,3	49,6	25,6	29,9	34,4	15,7	31,7	4,2	4,8
MZUSP-101214-2	M	N	39	115	32,2	42,4	25,9	26,8	37,7	15,6	33,2	5,3	5,1

A distribuição e abundância de poros eletrossensoriais entre Carcharhiniformes destacou *Isogomphodon oxyrinchus* como espécie com maior número de poros (Tabela 5). Apesar disso, vale ressaltar que o método de contagem de poros foi diferente em cada estudo encontrado na literatura, assim como a quantidade, idade e sexo dos indivíduos analisados.

As espécies com maior número de poros, além de *Isogomphodon oxyrinchus* (Carcharhinidae) foram *Sphyrna lewini* (Sphyrnidae), *Carcharhinus leucas* (Carcharhinidae), *Carcharhinus plumbeus* (Carcharhinidae), *Galeorhinus galeus* (Triakidae) e *Carcharhinus limbatus* (Carcharhinidae). Com exceção de *I. oxyrinchus*, todas essas são espécies cosmopolitas. Por outro lado, as espécies com menor número de poros foram *Eridacnis radcliffei* (Proscylliidae), *Scyliorhinus canicula* (Scyliorhinidae), *Parmaturus xaniurus* (Pentanchidae), *Scyliorhinus stellaris* (Scyliorhinidae), *Prionace glauca* (Carcharhinidae).

Triakis semifasciata (Triakidae), *Galeocerdo cuvier* (Carcharhinidae), *Prionace glauca* (Carcharhinidae), *Sphyrna mokarran* (Sphyrnidae) e *Isogomphodon oxyrinchus* apresentaram maior proporção de poros na região ventral do que na dorsal, sendo todas essas espécies classificadas como marinhas neríticas e oceânicas, exceto *I. oxyrinchus* que é apenas marinho nerítico. Com exceção de *Prionace glauca* e *I. oxyrinchus*, todas essas espécies são costeiras, ainda que possam explorar o oceano aberto.

Isogomphodon oxyrinchus e *Carcharhinus leucas* foram espécies que habitam sistemas de confluência de águas marinhas com continentais e ambos possuem uma grande quantidade de poros bem distribuídos em toda a superfície da cabeça, principalmente na região antero-ventral.

As espécies cosmopolitas apresentaram grande quantidade de poros de maneira geral. Todavia, entre as espécies marinhas bentônicas de fundo, não houve padrão. Enquanto algumas destas apresentaram alta quantidade de poros, outras como *Eridacnis radcliffei* (Proscylliidae), *Scyliorhinus canicula* (Scyliorhinidae) e *Scyliorhinus stellaris* (Scyliorhinidae) apresentaram sistema eletrossensorial pouco desenvolvido. Essa variação pode estar relacionada ao fato de algumas espécies se deslocarem entre mais de um tipo de habitat. *Eridacnis radcliffei* foi a única exclusivamente bentônica profunda, com a menor abundância de poros entre todas as espécies estudadas.

No geral, as espécies se alimentam de moluscos, crustáceos e outros peixes, sendo a quantidade e distribuição dos poros variável se relacionada com a alimentação. Portanto, foi mais possível associar padrões do sistema eletrorreceptor com o habitat, sistema e comportamento da espécie do que com sua dieta.

Tabela 5: Número de poros eletrossensoriais de diferentes espécies da ordem dos Carcharhiniformes.

Espécie	Distribuição	Sistema²	Habitat²	Alimentação	n° poros Ventral	n° poros Dorsal	n° poros TOTAL	Referência
<i>Apristurus brunneus</i> (Pentanchidae)	Leste do Oceano Pacífico, com destaque para América do Norte ¹	Marinho	Marinho oceânico	Alimenta-se no fundo de pequenos camarões, lulas e pequenos peixes ¹	406	436	842	Cornett (2006)
<i>Carcharhinus acronotus</i> (Carcharhinidae)	Oeste do Oceano Atlântico, do sul dos Estados Unidos ao sul do Brasil ¹	Marinho	Marinho nerítico	Peixes ósseos dermesais ⁵	1238	909	2147 ±132	Cornett (2006)
<i>Carcharhinus altimus</i> (Carcharhinidae)	Provavelmente cosmopolita em mares quentes e tropicais ¹	Marinho	Marinho nerítico, marinho oceânico, marinho bentônico profundo	Peixes ósseos, tubarões, raias e lulas ¹	1137	1079	2216	Cornett (2006)

Tabela 5: Continuação.

Espécie	Distribuição	Sistema ²	Habitat ²	Alimentação	n° poros Ventral	n° poros Dorsal	n° poros TOTAL	Referência
<i>Carcharhinus amblyrhynchos</i> (Carcharhinidae)	Indo-oeste ao Oceano Pacífico central ¹	Marinho	Marinho nerítico	Alimenta-se no fundo de pequenos peixes ósseos de recife, mas também, cefalópodes e crustáceos ¹	718	722	1440	Daniels (1967)
<i>Carcharhinus brachyurus</i> (Carcharhinidae)	Águas temperadas quentes do Indo-Pacífico, Atlântico e Mediterrâneo ¹	Marinho	Marinho nerítico, marinho oceânico	Peixes ósseos, elasmobrânquios e cefalópodes ¹	950	761	1711	Kempster et al. (2012)
<i>Carcharhinus brevipinna</i> (Carcharhinidae)	Águas temperadas quentes e tropicais do Atlântico, Mediterrâneo e Indo-Pacífico Oeste ¹	Marinho	Marinho nerítico	Preferência por peixes, mas também se alimenta de raias e cefalópodes ¹	903	791	1694	Cornett (2006)
					1007	825	1832 ±65	Kempster et al. (2012)
					1042	792	1834 ±14	Gauthier (2018)

Tabela 5: Continuação.

Espécie	Distribuição	Sistema ²	Habitat ²	Alimentação	n° poros Ventral	n° poros Dorsal	n° poros TOTAL	Referência
<i>Carcharhinus cautus</i> (Carcharhinidae)	Leste do Oceano Índico e sudoeste do Pacífico ¹	Marinho	Marinho nerítico, marinho entremarés	Pequenos peixes ¹	763	659	1422 ±25	Kempster et al. (2012)
					591	817	1408 ±247	Gauthier (2018)
<i>Carcharhinus falciformis</i> (Carcharhinidae)	Cosmopolita em mares tropicais ¹	Marinho	Marinho nerítico, marinho oceânico, marinho bentônico profundo	Preferência por peixes, mas também se alimenta de cefalópodes e crustáceos pelágicos ¹	1010	791	1801 ±53	Cornett (2006)
					751	601	1352 ±922	Gauthier (2018)
<i>Carcharhinus galapagensis</i> (Carcharhinidae)	Cosmopolita ao redor de ilhas oceânicas ¹	Marinho	Marinho nerítico, marinho oceânico	Preferência por peixes de fundo ¹	962	814	1776	Cornett (2006)

Tabela 5: Continuação.

Espécie	Distribuição	Sistema ²	Habitat ²	Alimentação	n° poros Ventral	n° poros Dorsal	n° poros TOTAL	Referência
<i>Carcharhinus leucas</i> (Carcharhinidae)	Cosmopolita em mares tropicais e subtropicais ¹	Águas continentais, Marinho	Estuários e águas continentais, marinho nerítico, marinho costeiro e sobremarés	Generalista ³	1208	844	2052	Collin & Whitehead (2004)
					912	940	1852 ±60	Cornett (2006)
					1092	1008	2099 ±163	Kempster et al. (2012)
					-	-	2797 ±232	Whitehead et al. (2015)
<i>Carcharhinus limbatus</i> (Carcharhinidae)	Cosmopolita em mares tropicais e subtropicais ¹	Marinho	Marinho nerítico, marinho oceânico	Principalmente peixes, mas também cefalópodes e crustáceos ¹	-	-	2224 ±167,9	Kajiura (2001)
					1114	1117	2231 ±111	Cornett (2006)

Tabela 5: Continuação.

Espécie	Distribuição	Sistema ²	Habitat ²	Alimentação	n° poros Ventral	n° poros Dorsal	n° poros TOTAL	Referência
<i>Carcharhinus limbatus</i> (Carcharhinidae)	Cosmopolita em mares tropicais e subtropicais ¹	Marinho	Marinho nerítico, marinho oceânico	Principalmente peixes, mas também cefalópodes e crustáceos ¹	1081	1010	2091 ±88	Kempster et al. (2012)
					866	869	1735 ±243	Gauthier (2018)
<i>Carcharhinus longimanus</i> (Carcharhinidae)	Cosmopolita em águas tropicais e temperadas quentes ¹	Marinho	Marinho nerítico, marinho oceânico	Preferência por peixes ósseos oceânicos e cefalópodes, mas também se alimenta de raias, aves marinhas, tartarugas, gastrópodes marinhos, crustáceos, carcaça de mamíferos marinhos e rejeitos ¹	958	1034	1992	Gauthier (2018)

Tabela 5: Continuação.

Espécie	Distribuição	Sistema ²	Habitat ²	Alimentação	n° poros Ventral	n° poros Dorsal	n° poros TOTAL	Referência
<i>Carcharhinus melanopterus</i> (Carcharhinidae)	Pacífico Oeste, Oceano Índico e leste do Mediterrâneo ¹	Marinho	Marinho nerítico, marinho entremarés	Pequenos peixes e invertebrados ¹	856	765	1621	Cornett (2006)
					728	673	1401 ±50	Kempster et al. (2012)
<i>Carcharhinus obscurus</i> (Carcharhinidae)	Cosmopolita em águas tropicais e temperadas quentes ¹	Marinho	Marinho nerítico, marinho oceânico	Preferência por peixes ósseos, seguidos de elasmobrânquios, crustáceos e outras espécies ¹	923	868	1791	Raschi et al. (2001)
					1009	917	1926 ±153	Cornett (2006)
					975	897	1872 ±165	Kempster et al. (2012)
<i>Carcharhinus perezii</i> (Carcharhinidae)	Oeste do Atlântico e Caribe, da Carolina do Norte (EUA) ao Brasil ¹	Marinho	Marinho nerítico, marinho oceânico	Peixes ósseos ¹	1037	979	2016	Cornett (2006)

Tabela 5: Continuação.

Espécie	Distribuição	Sistema ²	Habitat ²	Alimentação	nº poros Ventral	nº poros Dorsal	nº poros TOTAL	Referência
<i>Carcharhinus plumbeus</i> (Carcharhinidae)	Cosmopolita em águas tropicais e temperadas quentes ¹	Marinho	Marinho nerítico, marinho bentônico profundo	Pequenos peixes bentônicos, crustáceos e moluscos; mais ativo à noite ¹	1149	1168	2317 ±126,3	Kajiura (2001)
					1042	1184	2226	Raschi et al. (2001)
					1112	1164	2275 ±157	Cornett (2006)
<i>Carcharhinus sealei</i> (Carcharhinidae)	Indo-Pacífico Oeste, da África do Sul à China ¹	Marinho	Marinho nerítico	Pequenos peixes, lulas e camarões ¹	718	722	1440	Daniels (1967)
<i>Carcharhinus sorrah</i> (Carcharhinidae)	Indo-Pacífico Oeste tropical, da África do Sul à China e Ilhas Salomão ¹	Marinho	Marinho nerítico	Peixes ósseos e polvos ¹	739	734	1473 ±22	Kempster et al. (2012)

Tabela 5: Continuação.

Espécie	Distribuição	Sistema²	Habitat²	Alimentação	n° poros Ventral	n° poros Dorsal	n° poros TOTAL	Referência
<i>Carcharhinus tilstoni</i> (Carcharhinidae)	Austrália tropical ¹	Marinho	Marinho nerítico	Peixes ósseos e cefalópodes ¹	967	994	1961 ±64	Gauthier (2018)
<i>Eridacnis radcliffei</i> (Proscylliidae)	Indo-Pacífico Oeste ¹	Marinho	Marinho bentônico profundo	Preferência por pequenos peixes ósseos e crustáceos, mas também se alimenta de lulas ¹	127	146	237	Cornett (2006)
<i>Eusphyra blochii</i> (Sphyrnidae)	Indo-Pacífico Oeste, norte do Oceano Índico à Austrália e China ¹	Marinho	Marinho nerítico	Preferência por pequenos peixes ósseos, mas também se alimenta de crustáceos e cefalópodes ⁶	1018	1034	2052	Cornett (2006)

Tabela 5: Continuação.

Espécie	Distribuição	Sistema²	Habitat²	Alimentação	n° poros Ventral	n° poros Dorsal	n° poros TOTAL	Referência
<i>Galeocerdo cuvier</i> (Carcharhinidae)	Cosmopolita em mares tropicais e temperados ¹	Marinho	Marinho nerítico, marinho oceânico	Generalista ¹	504	371	875	Raschi et al. (2001)
					518	280	798 ±24	Cornett (2006)
					1165	561	1726	Gauthier (2018)
<i>Galeorhinus galeus</i> (Triakidae)	Cosmopolita em águas temperadas ¹	Marinho	Marinho nerítico, marinho oceânico, marinho bentônico profundo	Principalmente oportunistas para peixes ósseos, mas também se alimentam de invertebrados ¹	1004	1237	2241 ±30	Kempster et al. (2012)

Tabela 5: Continuação.

Espécie	Distribuição	Sistema²	Habitat²	Alimentação	n° poros Ventral	n° poros Dorsal	n° poros TOTAL	Referência
<i>Galeus melastomus</i> (Pentanchidae)	Nordeste do Atlântico e Mar Mediterrâneo ¹	Marinho	Marinho nerítico, marinho bentônico profundo	Invertebrados bentônicos e pequenos peixes ósseos ¹	711 ±27	660 ±32	1371 ±59	Atkinson & Bottaro (2006)
<i>Hemigaleus australiensis</i> (Hemigaleidae)	Indo-Pacífico Oeste, norte da Austrália e sul da Papua Nova Guiné ²	Marinho	Marinho nerítico	Preferência por cefalópodes, mas também se alimentam de crustáceos ⁷	477	388	865 ±88	Gauthier (2018)
<i>Isogomphodon oxyrhynchus</i> (Carcharhinidae)	Oeste do Oceano Atlântico em águas tropicais, endêmico do norte da América do Sul ¹	Águas continentais, Marinho	Marinho nerítico	Invertebrados e pequenos peixes ósseos ⁴	2335 ±1038,89	1608 ±631,58	3943 ±1663,81	Este estudo

Tabela 5: Continuação.

Espécie	Distribuição	Sistema²	Habitat²	Alimentação	n° poros Ventral	n° poros Dorsal	n° poros TOTAL	Referência
<i>Mustelus asterias</i> (Triakidae)	Nordeste do Oceano Atlântico ¹	Marinho	Marinho nerítico	Especialista em crustáceos ¹	667	481	1148 ±60	Kempster et al. (2012)
<i>Mustelus mustelus</i> (Triakidae)	Leste do Oceano Atlântico temperado ¹	Marinho	Marinho nerítico, marinho bentônico profundo	Preferência por crustáceos, mas também se alimenta de cefalópodes e peixes ósseos ¹	644	468	1112 ±54	Kempster et al. (2012)
<i>Negaprion brevirostris</i> (Carcharhinidae)	Oeste do Atlântico tropical, nordeste do Atlântico e leste do Pacífico ¹	Marinho	Marinho nerítico, marinho entremarés	Preferência por peixes, mas também se alimenta de moluscos e crustáceos ¹	685	658	1343 ±50	Cornett (2006)

Tabela 5: Continuação.

Espécie	Distribuição	Sistema ²	Habitat ²	Alimentação	n° poros Ventral	n° poros Dorsal	n° poros TOTAL	Referência
<i>Paragaleus pectoralis</i> (Hemigaleidae)	Leste do Atlântico ¹	Marinho	Marinho nerítico	Especialista em cefalópodes, mas também se alimenta de pequenos peixes ¹	487	390	877 ±142	Cornett (2006)
<i>Parmaturus xaniurus</i> (Pentanchidae)	Nordeste do Pacífico ¹	Marinho	Marinho oceânico	Preferência por crustáceos pelágicos e pequenos peixes ósseos ¹	338	249	587 ±20	Cornett (2006)
<i>Prionace glauca</i> (Carcharhinidae)	Cosmopolita em mares tropicais e temperados ¹	Marinho	Marinho nerítico, marinho oceânico	Presas relativamente pequenas; geralmente lulas e peixes pelágicos; mas também invertebrados, peixes bentônicos, pequenos tubarões e aves marinhas ¹	525	382	907	Raschi et al. (2001)
					548	342	889 ±40	Cornett (2006)
					478	294	772	Kempster et al. (2012)

Tabela 5: Continuação.

Espécie	Distribuição	Sistema²	Habitat²	Alimentação	n° poros Ventral	n° poros Dorsal	n° poros TOTAL	Referência
<i>Rhizoprionodon acutus</i> (Carcharhinidae)	Leste do Atlântico, Indo-Pacífico Oeste e Mar Mediterrâneo ¹	Marinho	Marinho nerítico	Preferência por peixes ósseos ¹	857	1044	1901 ±63	Kempster et al. (2012)
<i>Rhizoprionodon terraenovae</i> (Carcharhinidae)	Noroeste do Atlântico ¹	Marinho	Marinho nerítico, marinho entremarés	Preferência por pequenos peixes ósseos ¹	873	937	1810	Cornett (2006)
<i>Scyliorhinus canicula</i> (Scyliorhinidae)	Nordeste do Atlântico ¹	Marinho	Marinho nerítico, marinho bentônico profundo	Pequenos invertebrados bentônicos e peixes ¹	340	243	583 ±44	Kempster et al. (2012)
<i>Scyliorhinus stellaris</i> (Scyliorhinidae)	Nordeste do Atlântico ¹	Marinho	Marinho nerítico, marinho bentônico profundo	Preferência por crustáceos, cefalópodes, outros moluscos, peixes ósseos e pequenos tubarões ¹	354	285	639 ±42	Kempster et al. (2012)

Tabela 5: Continuação.

Espécie	Distribuição	Sistema ²	Habitat ²	Alimentação	n° poros Ventral	n° poros Dorsal	n° poros TOTAL	Referência
<i>Sphyrna lewini</i> (Sphyrnidae)	Cosmopolita em águas tropicais e temperadas quentes ¹	Marinho	Marinho nerítico, marinho oceânico	Peixes ósseos, tubarões, raias, invertebrados ¹	1399	1425	2824	Daniels (1967)
					1806	1261	3067 ±158,9	Kajiura (2001)
					1260	1707	2967	Cornett (2006)
<i>Sphyrna mokarran</i> (Sphyrnidae)	Cosmopolita em mares tropicais ¹	Marinho	Marinho nerítico, marinho oceânico	Generalista, preferência por raias, garoupas e bagres marinhos ¹	1352	876	2229 ±91	Cornett (2006)
<i>Sphyrna tiburo</i> (Sphyrnidae)	Oeste do Oceano Atlântico e leste do Pacífico em águas tropicais ¹	Marinho	Marinho nerítico	Crustáceos, bivalves, polvos e pequenos peixes ¹	1107	921	2028 ±96,6	Kajiura (2001)
					1016	836	1852 ±14	Cornett (2006)

Tabela 5: Continuação.

Espécie	Distribuição	Sistema ²	Habitat ²	Alimentação	n° poros Ventral	n° poros Dorsal	n° poros TOTAL	Referência
<i>Sphyrna zygaena</i> (Sphyrnidae)	Cosmopolita em mares tropicais e temperados ¹	Marinho	Marinho nerítico, marinho oceânico	Peixes ósseos, pequenos tubarões e raias ¹	989	708	1697 ±108	Kempster et al. (2012)
<i>Triakis semifasciata</i> (Triakidae)	Nordeste do oceano Pacífico, endêmico da costa de Oregon (EUA) ao Golfo da Califórnia (México) ¹	Marinho	Marinho nerítico, marinho oceânico	Oportunista em animais de fundo, incluindo invertebrados escavadores ¹	702	766	1568	Daniels (1967)
					841	325	1166 ±48	Cornett (2006)

¹Compagno et al., 2005²IUCN, 2022³Snelson et al., 1984; Compagno et al., 2005; Tillett et al., 2012⁴Compagno, 1984; Compagno et al., 2005; Gadig, 2001⁵Ford, 2012⁶Compagno, 1998⁷Taylor & Bennett, 2008

4. DISCUSSÃO

A grande quantidade de poros eletrorreceptores em *Isogomphodon oxyrhynchus* (3943 ±1663,81) supera a dos demais Carcharhiniformes, que possuem entre 237 e 3067 poros no geral (Cornett, 2006; Kempster et al., 2012). Isso revela que esta espécie de olhos pequenos e habitat restrito às águas turvas sob influência da pluma amazônica tem seu sistema eletrorreceptor bem desenvolvido o que pode ter maximizado seu sucesso evolutivo nesse tipo de ambiente (Compagno et al., 2005; Lisney & Collin, 2007; Lessa et al., 2016).

Isogomphodon oxyrhynchus possui sistema eletrossensorial de alta resolução, pois uma maior abundância e densidade de poros reflete em uma maior resolução do sistema eletrorreceptor, permitindo localizar o estímulo elétrico próximo da superfície do corpo (Raschi, 1978, 1986). Por outro lado, a sensibilidade está mais associada à quantidade de células receptoras e ao comprimento do canal ampular (Murray, 1974; Raschi, 1986), o que não foi analisado neste estudo, dada a dificuldade de obter indivíduos frescos a fim de conduzir estudos histológicos.

O padrão geral da distribuição dos poros eletrossensoriais é mantido nas espécies *Carcharhinus plumbeus*, *Sphyrna lewini* e *Sphyrna tiburo*, mesmo havendo grande diferença na morfologia da cabeça (Kajiura, 2001; Kajiura et al., 2010). Neste trabalho, *I. oxyrhynchus* manteve o mesmo padrão de distribuição de poros, apesar de ser uma espécie de crânio morfologicamente modificado e com características únicas (Feitosa et al., 2019; Silva, 2021). De maneira geral, as espécies da ordem apresentam poros distribuídos no ventre e no dorso, nas laterais, no focinho, nas áreas anteriores e posteriores aos olhos e narinas e ao redor da boca (Kajiura, 2001; Collin & Whitehead, 2004). No entanto, há distinções interespecíficas no arranjo de distribuição desses poros (Kajiura, 2001; Kajiura et al., 2010).

A grande variação na quantidade de poros entre as fases de crescimento de *I. oxyrhynchus* sugere dependência de um sistema eletrossensorial de alta resolução para os adultos. Essa variação se distingue de outras espécies de Carcharhiniformes, como *Carcharhinus limbatus*, *Carcharhinus plumbeus*, *Sphyrna lewini*, *Sphyrna tiburo*, *Scyliorhinus stellaris*, *Scyliorhinus canicula*, *Mustelus asterias* e *Galeus melastomus*, em que o número total de poros eletrossensoriais permanece constante com a idade dos indivíduos (Kajiura, 2001; Raschi et al., 2001; Atkinson & Bottaro, 2006; Kempster et al., 2012). Por outro lado, assim como *I. oxyrhynchus*, *Carcharhinus falciformis* também apresenta diferença ontogenética na abundância de poros (Gauthier, 2018). Essa variação pode ser justificada por modos de vida, comportamento e habitats intraespecificamente distintos em diferentes fases

de vida (Kajiura et al., 2010). Por exemplo, enquanto os adultos de *C. falciiformis* são pelágicos oceânicos, os juvenis são pelágicos costeiros e forrageiam próximo da costa, corroborando, portanto, com sistemas eletrorreceptores diferentes dentro de uma mesma espécie (Compagno et al., 2005).

Talvez, juvenis de *I. oxyrhynchus* possam apresentar eletrorrecepção de alta sensibilidade ao invés de alta resolução, como acontece nos adultos, visto que fases de vida mais jovens são menores, mais lentas e mais vulneráveis à predação, sugerindo a importância de detecção de predadores como forma de sobrevivência (Ball et al., 2015; Newton et al., 2019). Contudo, não foi possível avaliar a sensibilidade das ampolas de Lorenzini da espécie. Ademais, apesar de existir a possibilidade dos juvenis serem predados por outros tubarões, como adultos de *Carcharhinus leucas*, *Carcharhinus limbatus*, *Galeocerdo cuvier*, *Negaprion brevirostris* e *Sphyrna*, que habitam a sua mesma área de ocorrência (Compagno et al., 2005; IUCN, 2022), não existem estudos confirmando predadores do *I. oxyrhynchus* (Casselberry & Carlson, 2015). Dessa forma, existem limitações para associar características do seu sistema eletrossensorial com a função de detectar e fugir de organismos ameaçadores (Tricas & Sisneros, 2004; Wilkens & Hofmann, 2005; Crampton, 2019).

Sugere-se que cefalofólio expandido lateralmente presente nos Sphyrnidae maximiza a cobertura da área de busca pelo sistema eletrossensorial, aumentando a probabilidade de detecção de presas (Kajiura, 2001). Similarmente, o alongamento do focinho de *I. oxyrhynchus* com maior densidade de poros do que demais áreas na região dorsal é uma característica importante ao expandir o alcance da área de detecção do ambiente pela eletrorrecepção.

A maior densidade de ampolas na região ventral da cabeça em detrimento da região dorsal indica preferência alimentar por presas bentônicas, o que facilita a localização, captura e manipulação de presas (Raschi, 1986; Tricas, 2001; Kajiura et al., 2010). Os poros de *I. oxyrhynchus* concentrados nessa região caracterizam um possível hábito bentopelágico e sinalizam que os organismos da sua dieta atualmente conhecida possam viver próximos ao substrato, enfatizando, assim, seu hábito demersal (Lessa et al., 1999a). Da mesma forma, *Sphyrna lewini* e *Sphyrna tiburo* se alimentam principalmente de presas bentônicas (Cortes et al., 1996; Clarke, 1971; Compagno et al., 2005) e apresentam maior número de poros na região ventral, facilitando a localização dessas presas (Kajiura, 2001; Kempster et al., 2012).

Contudo, *I. oxyrhynchus* ainda apresenta uma quantidade considerável de poros na região dorsal, indicando que também possa se alimentar de presas pelágicas. *Carcharhinus plumbeus*, por exemplo, é um forrageador bentônico, mas que também se alimenta de

pequenos peixes na coluna d'água (Medved et al., 1985; Raschi et al., 2001; Compagno et al., 2005) e apresenta grande quantidade de ampolas distribuídas de maneira semelhante nas regiões ventral e dorsal, sendo, assim, vantajosa a detecção de presas tanto acima quanto abaixo de sua cabeça (Kajiura, 2001; Kajiura et al.; 2010). Ademais, *Negaprion brevirostris*, espécie bentônica costeira, se alimenta preferencialmente de peixes na coluna d'água e possui distribuição uniforme de poros nas regiões dorsal e ventral da cabeça, se diferenciando das demais espécies bentônicas costeiras (Compagno et al., 2005; Cornett, 2006; Kajiura et al., 2010). Todavia, *Galeocerdo cuvier*, necrófago e forrageador generalista, que se alimenta em todos os níveis da coluna d'água, tanto de presas bentônicas quanto pelágicas, apresenta mais poros na região ventral da cabeça (Raschi et al., 2001; Compagno et al., 2005; Kempster et al., 2012).

Eridacnis radcliffei, *Scyliorhinus canicula* e *Scyliorhinus stellaris* são espécies bentônicas de fundo e possuem baixa abundância de poros. De maneira geral, elasmobrânquios bentônicos que apresentam abundância de poros relativamente baixa geralmente se alimentam de presas pequenas e que se movem lentamente e, portanto, um sistema eletrossensorial altamente sensível, mas de baixa resolução, pode ser adequado para identificar e localizar essas presas (Kempster et al., 2012; Kempster, 2014).

Por outro lado, os elasmobrânquios pelágicos costeiros, como as espécies do gênero *Carcharhinus*, que apresentam as maiores abundâncias de poros, geralmente atacam espécies de movimento rápido (Cornett, 2006; Nelson, 2007; Kempster et al., 2012; Kempster, 2014). Nesse sentido, um sistema eletrossensorial de alta sensibilidade e alta resolução pode permitir a identificação e rastreamento efetivo de presas em águas abertas de modo a reduzir o gasto energético do forrageio e potencializar a relação esforço-recompensa (Kempster et al., 2012). Por ser uma espécie pelágica costeira, *Isogomphodon oxyrinchus* pode também apresentar essa alta quantidade de poros eletrossensoriais para captura de presas ágeis. Pelágicos de águas profundas, como *Galeorhinus galeus*, também podem apresentar alta abundância de poros, provendo boa resolução eletrossensorial para identificar e seguir presas velozes (Raschi, 1986; Kempster et al., 2012; Kempster, 2014).

Além de alta abundância de poros, a distribuição uniforme de poros nas regiões dorsal e ventral também fornece um sistema eletrossensorial com boa resolução espacial, ideal para o forrageio de presas mais ativas (Atkinson & Bottaro, 2006). *Galeus melastomus* tem uma quantidade total de ampolas intermediária em relação às demais espécies e apresenta pouco mais ampolas na região ventral. Essa espécie de grandes profundidades se alimenta

predominantemente durante o período noturno sobre presas que se movem rapidamente, como camarões, pequenos peixes e cefalópodes (Wurtz & Vacchi, 1978).

Além do focinho, a área próxima aos olhos diminutos de *Isogomphodon oxyrinchus* também apresentou grande densidade de poros, indicando uma provável compensação da detecção do meio por estímulos elétricos em detrimento da pequena captação de estímulos visuais. Espécies costeiras e bentônicas tendem a ter olhos menores (Lisney & Collin, 2007); com a visão pouco desenvolvida, tendem a possuir consideravelmente mais eletrorreceptores (Raschi et al., 2001; Kajiura et al., 2010), corroborando os resultados de *I. oxyrinchus*. *Galeocerdo cuvier* e *Carcharhinus leucas*, por exemplo, também apresentam mais poros na região ventral da cabeça e possuem olhos relativamente pequenos, sugerindo redução da contribuição do estímulo visual (Raschi et al., 2001; Compagno et al., 2005; Lisney & Collin, 2007). Apesar disso, *Galeocerdo cuvier* ainda assim não é uma das espécies com maior número de poros, evidenciando que outros sentidos possam desempenhar papel crucial no forrageamento e movimento da espécie.

Além do tamanho dos olhos, o aproveitamento do fotoperíodo também pode determinar o uso dos sentidos (Tricas & Sisneros, 2004). Espécies mais ativas durante a noite, como *Carcharhinus plumbeus* (Kajiura, 2001; Compagno et al., 2005; Raschi et al., 2001), podem apresentar alta abundância de ampolas, auxiliando no forrageamento em um meio com baixa luminosidade. Contudo, *I. oxyrinchus* é uma espécie diurna (Lessa et al., 1999a), sugerindo que a alta abundância de poros está mais relacionada ao ambiente de alta turbidez.

De outro modo, o menor número de poros como indício de um sistema eletrorreceptivo menos desenvolvido pode demonstrar uma relevância semelhante da visão e da eletrorrecepção no forrageio (Raschi et al., 2001). Espécies pelágicas de águas profundas e pelágicas oceânicas, de grandes olhos e grandes bulbos olfativos, que se alimentam de presas pelágicas, sugerem uma relativa dependência da visão e do olfato no forrageio e apresentam um sistema eletrorreceptor menos desenvolvido que das espécies pelágicas costeiras (Raschi et al., 2001; Lisney & Collin, 2007; Kajiura et al., 2010). Olhos grandes permitem a captação de um maior número de fótons, conseqüentemente, a visão é facilitada mesmo em ambientes de baixa luminosidade (Lisney & Collin, 2007; Kajiura et al., 2010). *Prionace glauca*, por exemplo, é pelágico-oceânico, migrador e faz pequenos movimentos para a costa, se alimenta durante a noite e possui olhos bem desenvolvidos em conjunto com uma baixa abundância de poros eletrossensoriais, se comparado com outras espécies, refletindo a importância da visão no forrageio (Raschi et al., 2001; Kempster et al., 2012; Kempster, 2014).

De maneira geral, os Carcharhiniformes cosmopolitas apresentaram grande quantidade de poros, demonstrando a importância da eletorrecepção para se movimentar através do campo geomagnético do globo e fazer migrações (Montgomery & Walker, 2001; Collin & Whitehead, 2004; Molteno & Kennedy, 2009). Contudo, *I. oxyrinchus* foi a única espécie geograficamente restrita com alta abundância de poros eletrossensoriais, sendo, portanto, esse sistema mais desenvolvido como uma adaptação ao ambiente de águas turvas e não à migração.

As espécies de comportamento mais ativo e migradores pelágicos tendem a exibir uma distribuição mais ampla e uniforme de poros, bem distribuídos nas superfícies dorsal e ventral da cabeça (Raschi et al., 2001). *Carcharhinus obscurus* e *C. plumbeus*, por exemplo, apresentam comportamento migratório e possuem sistema ampular distribuído uniformemente entre as regiões dorsal e ventral (Kajiura, 2001; Raschi et al., 2001; Cornett, 2006). Por outro lado, assim como *I. oxyrinchus*, *Galeocerdo cuvier* possui populações estabelecidas em áreas determinadas, não possuindo característica de migrador de longas distâncias, ambas as espécies frequentam águas turvas e costeiras e não possuem distribuição uniforme dos poros, apresentando mais poros na região ventral (Lessa et al., 1999a; Raschi et al., 2001; Cornett, 2006; Gauthier, 2018).

Isogomphodon oxyrinchus e *Carcharhinus leucas* foram espécies neste estudo que habitam ambientes de estuário, onde as nítidas diferenças de salinidade podem alterar campos elétricos (Wilkins & Hofmann, 2005). No entanto, *C. leucas* é cosmopolita e faz grandes migrações, inclusive extensos movimentos para dentro do continente em calhas de rios (Myers, 1952; Haueisen, 2020; Gausmann, 2021), enquanto *I. oxyrinchus* possui distribuição restrita (Lessa et al., 1999a; Gadig, 2001; Lessa et al., 2016). *Carcharhinus leucas* possui dieta generalista, já *I. oxyrinchus* se alimenta apenas de invertebrados e pequenos peixes ósseos (Compagno et al., 2005). Apesar disso, ambos apresentam alta abundância de poros bem distribuídos na superfície da cabeça, com destaque para a região antero-ventral, além de possuírem uma grande quantidade de poros, se comparados com as outras espécies. A alta densidade de poros nesta região favorece a captura de presas em águas turvas, sinalizando grande dependência da eletorrecepção em detrimento do estímulo visual (Collin & Whitehead, 2004; Raschi, 1986; Raschi & Adams, 1988). Isso indica que o sistema eletrossensorial bem desenvolvido de ambas as espécies está mais relacionado ao ambiente que ocorrem, resultando em maior sucesso no forrageio, do que à migração.

Assim como *Isogomphodon oxyrinchus* e *Carcharhinus leucas*, juvenis de *Sphyrna lewini* também possuem grande densidade de poros na região antero-ventral, permitindo uma

melhor resolução e localização de estímulos elétricos em ambientes de alta turbidez (Kajiura, 2001). Juvenis de *Sphyrna lewini* habitam baías turvas, onde a visão é limitada, e possuem alta densidade e resolução de eletrorreceptores, enquanto os adultos habitam águas oceânicas claras, onde a visão pode desempenhar um papel mais importante no forrageio (Compagno, 1984; Kajiura, 2001).

A convergência evolutiva é o fenômeno observado no desenvolvimento do sistema eletrossensorial (Cornett, 2006; Braun, 2017), visto que *Isogomphodon oxyrinchus* compartilha características de abundância e distribuição de eletrorreceptores semelhantes às de espécies de grupos filogeneticamente não muito próximos (Silva, 2021). Dessa forma, confirma-se que as particularidades dos sistemas sensoriais dos elasmobrânquios são, principalmente, resultado de características mais aptas para a sobrevivência em determinadas condições ambientais de variados habitats em que as espécies vivem do que resultado das relações filogenéticas (Collin & Whitehead, 2004; Kajiura et al., 2010; Kempster et al., 2012; Kempster, 2014; Whitehead et al. 2015).

Em espécies com características mais derivadas, como os Sphyrnidae, o sistema eletrossensorial é mais complexo e especializado, sendo isso demonstrado pelo aumento na abundância de poros (Heinicke et al., 2009; Kempster et al., 2012; Fuchs et al., 2018). Por ser um gênero ainda mais recente (Bassedick et al., 1984; Cappetta, 2012), a alta quantidade de poros de *Isogomphodon oxyrinchus* evidencia essa complexidade e especialização, permitindo a espécie prosperar em um ambiente único, fortemente influenciado pela maior descarga pluvial do mundo.

5. CONCLUSÃO

A eletrorrecepção é essencial para o *Isogomphodon oxyrinchus* por auxiliar na percepção do ambiente e na detecção de presas, principalmente por ser um predador que habita ambientes de pouca visibilidade. Essa espécie possui um sistema eletrossensorial de alta resolução e sua alta abundância de poros é justificada, principalmente, como adaptação para a vida em águas turvas. No entanto, há variação ontogenética na abundância de poros, destacando a importância de um sistema de alta resolução para os adultos. Apresenta ainda uma grande densidade de poros no focinho, enfatizando a importância do alongamento dessa estrutura ao expandir o alcance da área de detecção eletrossensorial do meio.

Como espécie pelágica costeira, pode apresentar muitos poros distribuídos nas regiões dorsal e ventral da cabeça o permitindo localizar presas em qualquer direção ao redor de sua

cabeça, mesmo em águas turvas (Kajiura et al., 2010). Contudo, possui maior densidade na região ventral, indicando preferência alimentar por presas bentônicas, apesar de também se alimentar de presas pelágicas, enfatizando, portanto, seu hábito demersal. Ainda, a alta quantidade de poros indica a captura de presas de movimento rápido.

Isogomphodon oxyrinchus compartilha características do seu sistema eletrossensorial com espécies de modo de vida similares aos dele, e não necessariamente filogeneticamente próximos, corroborando estudos que revelam que as características da eletrorrecepção são mais relacionadas aos hábitos da espécie do que às relações evolutivas (Collin & Whitehead, 2004; Kempster et al., 2012; Whitehead et al., 2015). Entretanto, a alta quantidade de poros em *I. oxyrinchus* pode também ser justificada por ser um gênero de características morfológicamente derivadas, constituindo um sistema eletrossensorial mais complexo e especializado (Bassedick e tal., 1984; Heinicke et al., 2009; Fuchs et al., 2018).

Estudos comparativos são relevantes para fazer presunções sobre as particularidades gerais da eletrorrecepção de táxons sub-representados dentro de um determinado habitat (Newton et al., 2019). Apesar disso, para uma melhor compreensão de como a eletrorrecepção atua em um contexto ecológico é importante também o estudo dos aspectos físicos, químicos, celulares, anatômicos, fisiológicos e comportamentais (Newton et al., 2019). Entender como as características interagem com o ambiente pode ser importante para a conservação das espécies (Feitosa et al., 2019).

A partir disso, mais estudos são necessários considerando aspectos como a quantidade de células receptoras e o comprimento do canal ampular para identificar a sensibilidade do sistema eletrossensorial de *Isogomphodon oxyrinchus* (Murray, 1974; Raschi, 1986). Ademais, traçar as propriedades físicas do sistema, como o comprimento do canal, orientação e condutividade do gel pode revelar as características do campo elétrico que seria detectável (Newton et al., 2019). Portanto, são fundamentais avanços considerando a histomorfologia, histoquímica, propriedades físicas e fisiológicas das ampolas de Lorenzini de *Isogomphodon oxyrinchus* para uma conclusão mais completa da relação do seu sistema eletrorreceptor com sua história natural (Kempster et al., 2012).

Referências Bibliográficas

ALBERT, James S.; REIS, Roberto E. **Historical biogeography of Neotropical freshwater fishes**. Berkeley: University of California Press, 2011. 388 p.

ALMEIDA, Zafira da Silva de; FRÉDOU, Flávia Lucena; NUNES, Jorge Luiz Silva; LESSA, Rosângela Paula; PINHEIRO, Andréia de Lourdes Ribeiro. Biodiversidade de elasmobrânquios. *In*: NUNES, Jorge Luiz Silva; PIORSKI, Nivaldo Magalhães (org.). **Peixes marinhos e estuarinos do Maranhão**. São Luís: Café e Lápis, 2011. p. 37-94.

ATKINSON, Carla Jayne Louise; BOTTARO, Massimiliano. Ampullary pore distribution of *Galeus melastomus* and *Etmopterus spinax*: possible relations with predatory lifestyle and habitat. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, v. 86, n. 2, p. 447-448, 2006.

BALL, Rachel Emma; OLIVER, Matthew Kenneth; GILL, Andrew Bruce. Early life sensory ability-ventilatory responses of thornback ray embryos (*Raja clavata*) to predator-type electric fields. **Developmental Neurobiology**, v. 76, n. 7, p. 721-729, 2015.

BARTHEM, Ronaldo Borges. Ocorrência, distribuição e biologia dos peixes da Baía de Marajó, Estuário Amazônico. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi Zoologia**, n. 2, p. 49-69, 1985.

BASSEDICK, N.; AGUILLER, J. P.; CAPETTA, H.; MICAUX, J. Le climat du Néogène dans le sud de la France, d'après l'analyse des faunes (Rongeurs et Sélaciens) et des flores polliniques. **Paléobiologie Continentale**, Montpellier, v. 14, n. 2, p. 181-190, 1984.

BIGELOW, Henry B.; SCHROEDER, William C. Fishes of the western North Atlantic. Part 1: Lancelets, Cyclostomes, Sharks. **Memoirs of Sears Foundation for Marine Research**, v. 1, p. 115-118, 1948.

BLECKMANN, Horst; HOFMANN, Michael H. Special Senses. *In*: HAMLETT, William C. (ed.). **Sharks, skates and rays: the biology of elasmobranch fishes**. Baltimore and London: The John Hopkins University Press, 1999. p. 300-328.

BRAUN, Christopher B. Lateral line systems (including electroreception). *In*: KAAS, Jon. H. **Evolution of nervous systems**. 2 ed. Academic Press, 2017. v. 1, p. 257-276.

CAPPETTA, Henri. **Chondrichthyes: Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii: teeth handbook of paleoichthyology**. 3 ed. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 2012. v. 3e.

CASSELBERRY, G. A.; CARLSON, J. K. Endangered species act: review of the Daggernose Shark (*Isogomphodon oxyrhynchus*). Report to the National Marine Fisheries Service, Office of Protected Resources. SFD Contribution PCB-15-05. National Oceanic and Atmospheric Administration, 2015.

CERVIGÓN, Fernando. La ictiofauna marina de Venezuela: una aproximación ecológica. **Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela**, v. 44, n. 1, 2005.

CLARKE, Thomas A. The ecology of the scalloped hammerhead shark, *Sphyrna lewini*, in Hawaii. **Pacific Science**, v. 25, p. 133–144, 1971.

COLLIN, Shaun; WHITEHEAD, Darryl. The functional roles of passive electroreception in non-electric fishes. **Animal Biology**, v. 54, n. 1, p. 1-25, 2004.

COMPAGNO, Leonard J. V. Part 2. Carcharhiniformes: FAO fisheries synopsis. *In: Sharks of the world: an annotated and illustrated catalogue of shark species known to date*. FAO species catalogue. Roma: Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO), 1984. v. 4., n. 125, p. 251-655.

COMPAGNO, Leonard J. V. Sphyrnidae: hammerhead and bonnethead sharks. *In: CARPENTER, Kent E.; NIEM, Volker H. (ed.). FAO species identification guide for fishery purposes: the living marine resources of the Western Central Pacific*. Roma: Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO), 1998. p. 1361-1366.

COMPAGNO, Leonard; DANDO, Marc; FOWLER, Sarah. **Sharks of the world**. Princeton: Princeton Field Guides, 2005. 368 p.

CORNETT, Anthony D. **Ecomorphology of shark electroreceptors**. 2006. Dissertação (Mestrado) - College of Science, Florida Atlantic University, Boca Raton, 2006.

CORTES, Enric; MANIRE, Charles A.; HUETER, Robert E. Diet, feeding habits, and diel feeding chronology of the bonnethead shark, *Sphyrna tiburo*, in southwest Florida. **Bulletin of Marine Science**, v. 58, n. 2, p. 353-367, 1996.

CRAMPTON, William GR. Electroreception, electrogenesis and electric signal evolution. **Journal of Fish Biology**, v. 95, n. 1, p. 92-134, 2019.

DANIELS; Charles I. **The distribution, morphology, and innervation of the ampullae of Lorenzini in the hammerhead shark and other species**. 1967. Dissertação (Mestrado), University Of Hawaii, Honolulu, 1967.

DOYLE, J. The 'Lorenzan sulphates': a new group of vertebrate mucopolysaccharides. **Biochemical Journal**, v. 103, n. 2, p. 325, 1967.

EBERT, David A.; FOWLER, Sarah; COMPAGNO, Leonard. **Sharks of the world**. Plymouth: Wild Nature Press, 2013.

EBERT, David A.; DANDO, Marc; FOWLER, Sarah. **Sharks of the world: a complete guide**. Princeton: Princeton University Press, 2021.

ENDERES, Corinna; BARTSCH, Peter. A cephalic sensory system with a suggested mechanoreceptive function in two pentanchine Scyliorhinidae (Elasmobranchii). **Cybium (Paris)**, v. 33, n. 3, p. 229-240, 2009.

FEITOSA, Leonardo Manir; MARTINS, Ana Paula Barbosa; LESSA, Rosangela Paula Teixeira; BARBIERI, Ricardo; NUNES, Jorge Luiz Silva. Daggernose Shark: an elusive species from Northern South America. **Fisheries**, v. 44, n. 3, p. 144-147, 2019.

FORD, Ryan Michael. **Diet and reproductive biology of the blacknose shark (*Carcharhinus acronotus*) from the Southwestern Atlantic Ocean**. 2012. Dissertação (Mestrado) - College of Arts and Sciences, University of North Florida, Jacksonville, 2012.

FUCHS, Iris; ENGELBRECHT, Andrea; LUKENEDER, Alexander; KRIWET, Jürgen. New Early Cretaceous sharks (Chondrichthyes, Elasmobranchii) from deep-water deposits of Austria. **Cretaceous Research**, v. 84, p. 245-257, 2018.

GADIG, Otto Bismarck Fazzano. **Tubarões da costa brasileira**. 2001. Tese (Doutorado) - Instituto de Biociências de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 2001.

GAUSMANN, Peter. Synopsis of global fresh and brackish water occurrences of the bull shark *Carcharhinus leucas* Valenciennes, 1839 (Pisces: Carcharhinidae), with comments on distribution and habitat use. **Integrative Systematics: Stuttgart Contributions to Natural History**, v. 4, n. 1, p. 55-213, 2021.

GAUTHIER, Arnault Roger Gaston. **Variations in electrosensory system morphology in teleost and elasmobranch fishes**. 2018. Tese (Doutorado), University of Queensland, Brisbane, 2018.

HAUEISEN, Mariana Pinheiro. **Revisão da distribuição do tubarão-cabeça-chata *Carcharhinus leucas* (Müller & Henle, 1839) (Carcharhiniformes; Carcharhinidae)**. 2020. Trabalho de Conclusão de Curso (Graduação), Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais, Belo Horizonte, 2020.

HEINICKE, Matthew P.; NAYLOR, Gavin J. P.; HEDGES, S. Blair. Cartilaginous fishes (Chondrichthyes). *In*: HEDGES, S. Blair; KUMAR, Sudhir (ed.). **The timetree of life**. Oxford: Oxford University Press, 2009. v. 9, p. 320-327.

ICMBio/MMA. **Livro Vermelho da Fauna Brasileira Ameaçada de Extinção: peixes**. Brasília: Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade, 2018. v. 6, 1232 p.

IUCN. The IUCN Red List of Threatened Species. Versão 2022-1. Disponível em: <<https://www.iucnredlist.org>>. Acesso em: maio, 2022.

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

KAJIURA, Stephen M.; CORNETT, Anthony D.; YOPAK, Kara E. Sensory adaptations to the environment: electroreceptors as a case study. *In*: CARRIER, Jeffrey C.; MUSICK, John A.; HEITHAUS, Michael R. (ed.). **Sharks and their relatives II**. Boca Raton: CRC Press, 2010. p. 409-450.

KALMIJN, Adrianus J. Electro-perception in sharks and rays. **Nature**, v. 212, n. 5067, p. 1232-1233, 1966.

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

KALMIJN, Adrianus J. Electric and magnetic field detection in elasmobranch fishes. **Science**, v. 218, n. 4575, p. 916-918, 1982.

KALMIJN, Adrianus J. Physical principles of electric, magnetic, and near-field acoustic orientation. *In: Sensory processing in aquatic environments*. New York: Springer, 2003. p. 77-91.

KEMPSTER, Ryan M.; McCARTHY, Ian D.; COLLIN, Shaun Patrick. Phylogenetic and ecological factors influencing the number and distribution of electroreceptors in elasmobranchs. **Journal of Fish Biology**, v. 80, n. 5, p. 2055-2088, 2012.

KEMPSTER, Ryan M. **The role of electroreception in elasmobranchs**. 2014. Tese (Doutorado) - School of Animal Biology, University of Western Australia, Perth, 2014.

KUHNERT, Petra M.; MARTIN, Tara G.; GRIFFITHS, Shane P. A guide to eliciting and using expert knowledge in Bayesian ecological models. **Ecology Letters**, v. 13, n. 7, p. 900-914, 2010.

LESSA, Rosangela; BATISTA, Vandick; ALMEIDA, Zafira. Occurrence and biology of the Daggernose Shark *Isogomphodon oxyrinchus* (Chondrichthyes: Carcharhinidae) off the Maranhao coast (Brazil). **Bulletin of Marine Science**, v. 64, n. 1, p. 115-128, 1999a.

LESSA, Rosangela; SANTANA, Francisco M.; RINCÓN, Getúlio; GADIG, Otto B. F.; EL-DEIR, Ana Carla A. Biodiversidade de elasmobrânquios do Brasil. Ministério do Meio Ambiente (MMA). Projeto de Conservação e Utilização Sustentável da Diversidade Biológica Brasileira (PROBIO). Necton-Elasmobrânquios, Recife, v. 154, 1999b.

LESSA, Rosangela; SANTANA, Francisco M.; BATISTA, Vandick; ALMEIDA, Zafira. Age and growth of the daggernose shark, *Isogomphodon oxyrinchus*, from northern Brazil. **Marine and Freshwater Research**, v. 51, n. 4, p. 339-347, 2000.

LESSA, Rosangela; BATISTA, Vandick S.; SANTANA, Francisco M. Close to extinction? The collapse of the endemic daggernose shark (*Isogomphodon oxyrinchus*) off Brazil. **Global Ecology and Conservation**, v. 7, p. 70-81, 2016.

LISNEY, Thomas J.; COLLIN, Shaun P. Relative eye size in elasmobranchs. **Brain, Behavior and Evolution**, v. 69, n. 4, p. 266-279, 2007.

MEDVED, R. J.; STILLWELL, Ch E.; CASEY, J. J. Stomach contents of young sandbar sharks, *Carcharhinus plumbeus*, in Chincoteague Bay, Virginia. **Fishery Bulletin**, v. 83, n. 3, p. 395-402, 1985.

MILOSLAVICH, Patricia et al. Marine biodiversity in the Atlantic and Pacific coasts of South America: knowledge and gaps. **PloS One**, v. 6, n. 1, p. e14631, 2011.

MOLTENO, Timothy C. A.; KENNEDY, W. L. Navigation by induction-based magnetoreception in elasmobranch fishes. **Journal of Biophysics**, v. 2009, 2009.

MONTGOMERY, John C. Frequency response characteristics of primary and secondary neurons in the electrosensory system of the thornback ray. **Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology**, v. 79, n. 1, p. 189-195, 1984.

MONTGOMERY, John C.; WALKER, Michael M. Orientation and navigation in elasmobranchs: which way forward?. *In*: TRICAS, Timothy C., GRUBER, Samuel H. (ed.). **The behavior and sensory biology of elasmobranch fishes: an anthology in memory of Donald Richard Nelson**. Dordrecht: Springer, 2001. v. 20, p. 109-116.

MOURA, Rodrigo L. et al. An extensive reef system at the Amazon River mouth. **Science Advances**, v. 2, n. 4, p. e1501252, 2016.

MULLER-KARGER, Frank E.; VARELA, R. Inlujo del Río Orinoco en el Mar Caribe: Observaciones con el CZCS desde el espacio. **Memoria de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle**, v. 49, n. 50, p. 131-134, 1990.

MURRAY, Richard W. The ampullae of Lorenzini. *In*: SCHEICH, H.; BULLOCK, T. H. **Electroreceptors and other specialized receptors in lower vertebrates**. Berlin: Springer, 1974. p. 125-146.

MYERS, George S. Sharks and sawfishes in the Amazon. **Copeia**, v. 1952, n. 4, p. 268-269, 1952.

NELSON, J. **Fishes of the World**. Wiley: New Jersey. 2007.

NEWTON, Kyle C.; GILL, Andrew B.; KAJIURA, Stephen M. Electroreception in marine fishes: chondrichthyans. **Journal of Fish Biology**, v. 95, n. 1, p. 135-154, 2019.

OERTLI, Beat; CÉRÉGHINO, Régis; HULL, Andrew, MIRACLE, Rosa. Pond conservation: from science to practice. *In*: OERTLI, Beat et al. (ed.) **Pond conservation in Europe**. Dordrecht: Springer, 2009. p. 157-165.

POLLOM, R.; CHARVET, P.; FARIA, V.; HERMAN, K.; LASSO-ALCALÁ, O.; MARCANTE, F.; NUNES, J.; RINCON, G.; KYNE, P. M. *Isogomphodon oxyrhynchus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2020: e.T60218A3094144. 2020. Disponível em: <<https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2020-3.RLTS.T60218A3094144.en>>. Acesso em: 28 de abril, 2021.

RASCHI, William. Notes on the gross functional morphology of the ampullary system in two similar species of skates, *Raja erinacea* and *R. ocellata*. **Copeia**, p. 48-53, 1978.

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

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

RASCHI, W. G.; AADLOND, C.; KEITHAR, E. D. A morphological and functional analysis of the ampullae of Lorenzini in selected galeoid sharks. *In*: KAPOOR, Bhagat Gopal; HARA,

T. J. (ed.). **Sensory biology of jawed fishes: new insights**. Enfield: Science Publishers, 2001. p. 297-316.

REIS, Roberto E.; ALBERT, J. S.; DARIO, F. Di; MINCARONE, P. Petry; ROCHA, Luiz A. Fish biodiversity and conservation in South America. **Journal of Fish Biology**, v. 89, n. 1, p. 12-47, 2016.

RIVERA-VICENTE, Ariel C.; SEWELL, Josiah; TRICAS, Timothy C. Electrosensitive spatial vectors in elasmobranch fishes: implications for source localization. **PLoS One**, v. 6, n. 1, p. e16008, 2011.

ROHLF, F. James. The tps series of software. **Hystrix**, v. 26, n. 1, 2015.

SEMA/PA. Espécies ameaçadas. Secretaria de Meio Ambiente e Sustentabilidade. Governo do Pará. 2006. Disponível em: <<https://www.semas.pa.gov.br/2009/03/27/9439/>>. Acesso em: 21 de maio, 2021.

SILVA, Arthur de Lima Oliveira. Skeletal anatomical description of *Isogomphodon oxyrhynchus* (Müller & Henle, 1839) and discussion of its phylogenetic position within Carcharhinidae (Chondrichthyes, Carcharhiniformes). 2021. Tese (Doutorado). Universidade de São Paulo, São Paulo, 2021.

SLOBODIAN, Veronica; CITELI, Nathalie; CESAR, Sara E.; SOARES, Karla D. A.. Chondrichthyes Sensory Systems. In: VONK, Jennifer; SHACKELFORD, Todd (ed.). **Encyclopedia of Animal Cognition and Behavior**. Cham: Springer, 2021.

SNELSON, Franklin F.; MULLIGAN, Timothy J.; WILLIAMS, Sherry E. Food habits, occurrence, and population structure of the bull shark, *Carcharhinus leucas*, in Florida coastal lagoons. **Bulletin of Marine Science**, v. 34, n. 1, p. 71-80, 1984.

TALWAR, Brendan S. et al. Extinction risk, reconstructed catches, and management of chondrichthyan fishes in the Western Central Atlantic Ocean. **bioRxiv**, 2022.

TAYLOR, Stephen M.; BENNETT, Mike B. Cephalopod dietary specialization and ontogenetic partitioning of the Australian weasel shark *Hemigaleus australiensis* White, Last & Compagno. **Journal of Fish Biology**, v. 72, n. 4, p. 917-936, 2008.

TILLET, B. J.; MEEKAN, Mark G.; FIELD, Iain C.; THORBURN, D. C.; OVENDEN, J. R. Evidence for reproductive philopatry in the bull shark *Carcharhinus leucas*. **Journal of Fish Biology**, v. 80, n. 6, p. 2140-2158, 2012.

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

TRICAS, Timothy C.; NEW, J. G. Sensitivity and response dynamics of elasmobranch electrosensory primary afferent neurons to near threshold fields. **Journal of Comparative Physiology A**, v. 182, n. 1, p. 89-101, 1998.

TRICAS, Timothy C.; SISNEROS, Joseph A. Ecological functions and adaptations of the elasmobranch electrosense. *In*: EDME, Gerhard V. D.; MOGDANS, Joachim; KAPOOR, B. G. (ed.). **The senses of fish**: adaptations for the reception of natural stimuli. Dordrecht: Springer, 2004. p. 308-329.

VILAR, Ciro Colodetti; JOYEUX, Jean Christophe. Synopsis of the knowledge on the Brazilian estuarine fishes. **PeerJ Preprints**, v. 6, p. e27085v1, 2018.

WHITEHEAD, Darryl L.; GAUTHIER, Arnault R. G.; MU, Erica W. H.; BENNETT, Mike B.; TIBBETTS, Ian R. Morphology of the ampullae of Lorenzini in juvenile freshwater *Carcharhinus leucas*. **Journal of Morphology**, v. 276, n. 5, p. 481-493, 2015.

WILKENS, Lon A.; HOFMANN, Michael H. Behavior of animals with passive, low-frequency electrosensory systems. *In*: BULLOCK, T. H.; HOPKINS, C. D.; POPPER, A. N.; FAY, R. R. (ed.). **Electroreception**. Springer Handbook of Auditory Research. New York: Springer, 2005. v. 21. p. 229-263.

WURTZ, M.; VACCHI, Marino. Ricerca di cicli nittemerali nell'alimentazione di selaci batiali. **Quad Lab Tecnol Pesca**, v. 3, p. 155-164, 1978.

ZAKON, Harold H. The Electroreceptors: diversity in structure and function. *In*: ATEMA, Jelle; FAY, Richard R.; POPPER, Arthur N.; TAVOLGA, William N. (ed.). **Sensory Biology of Aquatic Animals**. New York: Springer-Verlag, 1988. p. 813-850.



Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul
Pró-Reitoria de Pesquisa e Pós-Graduação
Av. Ipiranga, 6681 – Prédio 1 – Térreo
Porto Alegre – RS – Brasil
Fone: (51) 3320-3513
E-mail: propesq@pucrs.br
Site: www.pucrs.br