

Universidade de São Paulo
Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto
Departamento de Biologia

“Anatomia encefálica comparada da piramboia, *Lepidosiren paradoxa* (Sarcopterygii: Dipnoi).”

Gustavo D' Abrantes Vaz

Monografia apresentada ao Departamento de Biologia da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo, como parte das exigências para obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas.

RIBEIRÃO PRETO – SP

2013

Universidade de São Paulo
Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto
Departamento de Biologia

“Anatomia encefálica comparada da piramboia, *Lepidosiren paradoxo* (Sarcopterygii: Dipnoi).”

Gustavo D' Abrantes Vaz

Monografia apresentada ao Departamento de Biologia da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo, como parte das exigências para obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas.

Orientador: Dr. Ricardo Macedo Corrêa e Castro

Co-orientador: Msc. Thiago Nilton Alves Pereira

RIBEIRÃO PRETO – SP

2013

Agradecimentos

Sempre aos meus pais, Carlos Marcelo Vaz e Elizabete D' Abrantes, por confiarem em mim e valorizarem o estudo em minha vida.

Agradeço a quase todos os professores que passaram pela minha vida. Em especial, ao meu orientador Prof. Dr. Ricardo Macedo Corrêa e Castro, desde antes ao meu ingresso no laboratório como seu orientando, por sua ética profissional e seu modo de pensar ciência; ao Prof. Dr. Hertz Figueiredo dos Santos, por me ceder seu acervo pessoal para pesquisa e por ser solícito e sempre em prontidão e; ao meu co-orientador Msc. Thiago Nilton Alves Pereira, essencial para realização e concretização desse trabalho, por me ensinar o princípio da preparação dos exemplares estudados e à técnica de dissecação de encéfalo, tornando-se mais do que um professor, um amigo para o resto da vida.

Àqueles do Laboratório de Pesquisa em Fisiologia da Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto precedido pelo Prof. Dr. Mogens Lesner Glass, por cederem os exemplares de *Lepidosiren paradoxa*. E a Prof. Dra. Tiana Kohlsdorf, responsável pela Coleção Herpetológica de Ribeirão Preto, por ter cedido os exemplares de *Calyptommatus leiolepis*.

Aos colegas de trabalho do Laboratório de Ictiologia de Ribeirão Preto.

Ao Conselho Nacional de Pesquisa e Desenvolvimento (CNPq), proc. 139785/2012-4 pela bolsa de Iniciação Científica cedida através do Programa Institucional PIBIC.

Ao Projeto intitulado “Melhoria e capacitação das coleções científicas do Departamento de Biologia da FFCLRP, Universidade de São Paulo” (FAPESP #2009/54931-0).

Aos membros da banca por aceitarem julgar esse trabalho.

Resumo

Na maioria dos estudos em sistemática de peixes são usados apenas caracteres morfológicos esqueléticos e musculares afim de estabelecer filogenias do grupo. Atualmente, muitos cientistas usam caracteres moleculares para compor a matriz filogenética; no entanto, existem muitos caracteres anatômicos ainda pouco usados nesses estudos. Nesse contexto, o estudo da anatomia externa encefálica é uma ferramenta importante. No presente trabalho, foi analisado o encéfalo da piramboia (Fig. 1A) (*Lepidosiren paradoxa*; Sarcopterygii), que também foi comparado aos encéfalos da corvina-de-água doce (Fig. 1B) (*Plagioscion squamosissimus*; Teleostei) e do escrivão (Fig. 1C) (*Calyptommatus leiolepis*; Tetrapoda). Objetivando estabelecer as principais diferenças entre os táxons e um possível padrão evolutivo. Diferentemente do esperado, considerando *L. paradoxa* como representante do grupo-irmão de Tetrapoda, seu encéfalo não mostrou-se mais similar ao encéfalo de *C. leiolepis* do que ao de *P. squamosissimus*.

Lista de figuras

Figura 1. <i>Lepidosiren paradoxa</i> , <i>Plagioscion squamosissimus</i> e <i>Calyptommatus leiolepis</i>	20
Figura 2. Hipóteses de inter-relacionamento dos Dipnoi viventes.....	21
Figura 3. Distribuição geográfica dos Dipnoi viventes.....	22
Figura 4. Filogenia dos vertebrados mandibulados.....	23
Figura 5. Esquema generalizado do encéfalo de um peixe Actinopterygii.....	24
Figura 6. Diferenças morfoestruturais nas macro estruturas encefálicas de peixes ósseos e anfíbios	25
Figura 7. Musculatura da cabeça de <i>Lepidosiren paradoxa</i>	26
Figura 8. Encéfalo de <i>Lepidosiren paradoxa</i>	27
Figura 9. Encéfalo de <i>Plagioscion squamosissimus</i>	28
Figura 10. Encéfalo de <i>Calyptommatus leiolepis</i>	29

Lista de tabelas e gráficos

Tabela 1. Morfometria e coeficientes encefálicos de <i>P. squamosissimus</i> , <i>L. paradoxa</i> e <i>C. leiolepis</i>	30
Tabela 2. Volume (V) (mm ³) e volume relativo (VR) (%) das principais estruturas encefálicas de <i>P. squamosissimus</i> , <i>L. paradoxa</i> e <i>C. leiolepis</i>	31
Tabela 3. Volume médio (VM) (mm ³) e volume médio relativo (VMR) (%) das principais estruturas encefálicas de <i>P. squamosissimus</i> , <i>L. paradoxa</i> e <i>C. leiolepis</i>	32
Tabela 4. Formas das estruturas encefálicas de <i>P. squamosissimus</i> , <i>L. paradoxa</i> e <i>C. leiolepis</i>	33
Gráfico 1. Análise comparativa dos coeficientes encefálicos dos táxons estudados.....	34

Conteúdo

Introdução	1
Objetivos	5
Material e métodos	6
• Metodologia utilizada na dissecção de encéfalos de <i>Lepidosisen paradoxa</i>	7
Resultados e discussão	11
• Rombencéfalo	11
• Mesencéfalo	12
• Diencéfalo	13
• Telencéfalo	14
• Análise comparada das formas encefálicas	15
Conclusões	16
Referências bibliográficas	17
Anexos	20
• Figuras	20
• Tabelas e gráficos	30

Introdução

A diversidade de vertebrados que conhecemos atualmente corresponde a aproximadamente 55 mil espécies, sendo que a quantidade de espécies de peixes descritas representa um pouco mais que a metade desse valor; ou seja, aproximadamente 28 mil espécies. Essa diferença quantitativa entre o número de espécies de peixes e de tetrápodes deverá revelar-se ainda maior no futuro, uma vez que os ambientes aquáticos comparados aos demais ambientes terrestres são ainda muito pouco estudados (Nelson, 2006).

Dentro dos peixes existe um pequeno grupo de espécies viventes caracterizado pela presença de respiração pulmonar em algum período da vida, os dipnóicos, grupo esse atualmente composto por três famílias: Ceratodontidae, Protopteridae e Lepidosirenidae (Fig. 2). A primeira família é composta por um único representante vivente, *Neoceratodus forsteri*, um peixe de água doce da região nordeste da Austrália; a segunda família é composta por um único gênero, *Protopterus*, com quatro espécies viventes, que estão distribuídas nas águas doces do centro-sul do continente africano; e a terceira também é representada por uma única espécie vivente, *Lepidosiren paradoxa*, vulgarmente conhecida como piramboia, distribuída pelas águas doces do Brasil ao Paraguai (Fig. 3) (Nelson, 2006 e Helfman *et al.*, 2009). Uma diferença dentre as famílias citadas é a presença de um único pulmão nos Ceratodontidae, que confere aos mesmos uma respiração pulmonar facultativa, enquanto que os Lepidosirenoidei (Lepidosirenidae e Protopteridae), com pulmões bilobados, apresentam respiração pulmonar obrigatória. Segundo Shinomiya (1970), a capacidade de absorver oxigênio dissolvido na água e da atmosfera permite a esses animais a posse conjunta de uma fase de vida aquática e outra terrestre, esta última ocorrendo nos períodos secos em que os animais estiveram. Na estivação, os indivíduos de *L. paradoxa* constroem casulos no substrato lamacento e de folhas caídas, concomitante com o período de reprodução, onde são usados casulos semelhantes para a deposição dos ovos (Sawaya, 1946). Tal comportamento, somado ao cuidado parental, devem trazer consequências evidentes na formação das estruturas do sistema nervoso central.

Das três famílias de peixes pulmonados dipnoicos viventes, os Ceratodontidae são considerados os mais antigos; registros fósseis de placas dentárias encontrados nos depósitos fossilíferos na região de New South Wales, na Austrália, indicam a existência da família em questão há, aproximadamente, 140 milhões de anos. Além disso, os ceratodontídeos apresentam muitas características ancestrais dentro dos dipnoicos, como

por exemplo: o corpo largo e robusto; as nadadeiras peitorais inseridas ventralmente; a cauda heterocerca; a posse de um único pulmão, dentre outras. Contudo, não apresentam cuidado parental e não se enterram para evitar a desidratação nos períodos de estiagem, tais como os Lepidosirenoidei, sendo seus ovos normalmente depositados em folhas submersas e, quando ocorrem períodos de seca pronunciada, limitam-se a procurar por lugares mais úmidos remanescentes, tais como brejos e lamaçais (Helfman *et al.*, 2009).

Os Lepidosirenoidei, clado mais derivado de peixes pulmonados dipnóicos, são peixes de respiração predominantemente aérea (Sawaya, 1946) e, assim como os Ceratodontidae, são peixes de hábitos noturnos, alimentando-se de pequenos peixes, crustáceos e moluscos bentônicos. Diferentemente dos dipnóicos australianos, os africanos e americanos apresentam cuidado parental e sua prole eclode a partir de ovos depositados em buracos escavados no substrato; além disso, utilizam-se de tais buracos para evitar a dessecação nos períodos de seca pronunciadas (Helfman *et al.*, 2009). Em *L. paradoxa*, por exemplo, a respiração aérea dá-se após o início da degeneração das brânquias das larvas que ocorre por volta de 45 dias após a eclosão dos ovos (Shinomiya, 1970). A respiração é estritamente aquática nas larvas e juvenis e os machos dessa espécie implementam a oxigenação desses nos buracos (ninhos), por meio de modificações anatômico/funcionais sofridas nas suas nadadeiras pélvicas. Devido ao aumento do hormônio testosterona, ocorre nas mesmas uma maior vascularização, facilitando assim as trocas gasosas – no caso, oxigênio – entre o sangue dos machos e a água de seus ninhos durante o período de cuidado parental.

Em termos taxonômico/sistemáticos, as primeiras descrições de peixes pulmonados foram bastante controversas, tendo os mesmos sido primariamente descritos e muitas vezes classificados como tetrápodes basais devido às semelhanças morfológicas com eles. Por exemplo, *L. paradoxa* foi inicialmente descrita como um “réptil”, devido à semelhança da estrutura dos seus pulmões e localização de suas narinas; por sua vez, os primeiros dipnoicos africanos coletados foram descritos como “anfíbios”, devido à semelhança da estrutura de seus corações com aqueles dos verdadeiros anfíbios e também devido à presença de brânquias externas nos indivíduos jovens, tal como ocorre em indivíduos jovens de vários grupos viventes de anfíbios (Helfman *et al.*, 2009).

A taxonomia e o monofiletismo do clado Dipnoi, assim como sua condição de grupo-irmão (no sentido filogenético) de Tetrapoda (Fig. 4), são bem estabelecidos, com base em caracteres morfológicos, esqueléticos e moleculares (Amemiya *et al.*, 2013). Entretanto, estruturas como o teto craniano e a dentição, comumente utilizados em tais

análises, podem apresentar grande variação entre indivíduos da mesma espécie e até mesmo durante a ontogenia de um único indivíduo, dificultando a real interpretação desses caracteres contínuos (Friedman, 2007). Não obstante, muito poucos caracteres baseados na macroanatomia do Sistema Nervoso Central (SNC) foram utilizados para testar sua suposta condição de grupo-irmão de Tetrapoda. É de se esperar que uma estrutura altamente conservada ao longo da evolução dos vertebrados tal como o encéfalo possa ser fonte reveladora de possíveis padrões evolutivos anatômico/funcionais.

De um modo geral, o SNC dos vertebrados (Fig. 5) é inicialmente oco devido à fusão das duas elevações da ectoderme que assim formam o tubo neural; anteriormente a esse tubo, a massa encefálica formada pode ser dividida em três grandes porções distintas: prosencéfalo, mesencéfalo e rombencéfalo, localizados mais anteriormente a mais distalmente, nessa ordem. O prosencéfalo é composto pelo telencéfalo (cérebro) e diencéfalo, derivando-se no tálamo e no lobo óptico; o mesencéfalo, por sua vez, é formado pelo teto sensorial e tegumento motor; por fim, a parte mais posterior do SNC, o rombencéfalo, é composta pelo cerebelo, ponte e medula oblongata (Butler & Hodos, 2005 e Kardong, 2006).

As meninges dos dipnóicos, que são derivadas parcialmente da crista neural como nos demais peixes, são constituídas por uma membrana simples; já nos tetrápodes, as meninges são constituídas por uma membrana com duas camadas. Tal modificação nas meninges tetrápodes está associada ao modo de vida terrestre, uma vez que a camada dupla facilita a passagem do fluído cerebrospinal e seu acomodamento entre as membranas citadas, conferindo assim uma capacidade maior de absorção de impactos durante a locomoção (Kardong, 2006). Contudo, dentre os vertebrados, uma das tendências evolutivas mais significativas está relacionada ao tamanho do encéfalo: na sua evolução é observado um aumento da massa encefálica à medida que aumenta a complexidade ambiental como um todo, i.e., à medida que o indivíduo passa a receber e processar mais estímulos (Fig. 6). Consequentemente, são conhecidas inúmeras associações entre forma e função relacionadas às diferentes partes do SNC dos vertebrados (Butler & Hodos, 2005; Kardong, 2006). Alguns exemplos disso podem ser vistos em Lissen & Collin (2006) e Ito *et al.* (2007). Os primeiros autores compararam as diferenças estruturais e tamanhos relativos dentre encéfalos de tubarões e teleósteos pelágicos; já os demais, relacionaram a morfologia dos tetos ópticos de diferentes espécies de lambaris do gênero *Astyanax* habitando diferentes nichos ecológicos.

Nesse cenário evolutivo, nota-se que muitas das variações morfofuncionais de uma espécie qualquer estão estritamente associadas à pressões seletivas singulares de um ambiente; isto é, implicam em vantagens reprodutivas e de sobrevivência para os indivíduos da espécie em questão em um dado ambiente. Como nesses casos os fatores ambientais são determinantes, espécies filogeneticamente distintas podem apresentar adaptações morfofuncionais semelhantes, caso ocupem nichos similares, sendo então as adaptações consideradas convergências evolutivas. Entretanto, uma gama enorme de características provem de uma ancestralidade comum e são mantidas ao longo da evolução nas diferentes linhagens, por se tratarem de adaptações “essenciais” as espécies, apresentando um forte sinal filogenético. No entanto, é necessário diferenciar quais modificações estruturais devem-se às características do ambiente e quais estão relacionadas com uma ancestralidade comum. Para tanto, são necessários estudos comparativos entre estruturas plesiomórficas altamente variáveis dentre os táxons, sendo conveniente a análise prévia detalhada dessas mesmas estruturas em uma espécie basal do grupo estudado. Nesse contexto, *L. paradoxa* apresenta características ideais para a amostragem desses caracteres relacionados à anatomia encefálica, sendo um táxon filogeneticamente intermediário entre os peixes ósseos e os tetrápodes basais.

Objetivos

• Gerais

Analisar comparativamente o encéfalo de *Lepidosiren paradoxa* (piramboia) em relação a outros vertebrados escolhidos com base nas filogenias mais recentes do grupo.

• Específicos

(1) Redescrever e ilustrar detalhadamente a macro anatomia externa do encéfalo de *Lepidosiren paradoxa*;

(2) fazer uma análise comparativa de caracteres morfoencefálicos homólogos entre *Lepidosiren paradoxa*, *Plagioscion squamosissimus* e *Calyptommatus leiolepis*, visando a descrição de possíveis padrões evolutivos encefálicos gerais dentre os dois clados maiores de Vertebrata – Sarcopterygii e Actinopterygii;

(3) tentar correlacionar as possíveis modificações macroestruturais observadas no encéfalo de *L. paradoxa* com as pressões seletivas principais de seu ambiente natural.

Material e métodos

Três exemplares completos e uma cabeça de *Lepidosiren paradoxa*, três cabeças de *Plagioscion squamosissimus* e três exemplares completos de *Calyptommatus leiolepis* foram utilizados. Todos os exemplares foram pesados em uma balança analítica com e = 0,5 gramas e tiveram suas medidas de comprimento da cabeça (CC) e largura da cabeça (LC) mensurados com o auxílio de um paquímetro digital com precisão de 0.01 mm; além dessas medidas, apenas no caso dos exemplares completos de *L. paradoxa* e *C. leiolepis* foram mensurados o comprimento total do exemplar (CT) em centímetros com o uso de uma prancha milimetrada para o primeiro e paquímetro para o segundo.

Para posterior dissecação, o material foi preparado usando a técnica de coloração proposta por Datovo & Bockmann (2010), afim da melhor visualização dos ossos que compõem o neurocrânio e suas suturas.

A extração dos encéfalos dos exemplares de *P. squamosissimus* e *C. leiolepis* foi feita através do teto do neurocrânio, seguindo a metodologia proposta por Albert *et al.* (2001) com algumas modificações. Devido à ausência de metodologias adequadas para a extração dos encéfalos de *L. pardoxa*, foi elaborado um protocolo de dissecação que permite tal extração. Após a extração, todos os encéfalos foram pesados em uma balança analítica de precisão 0,001g e tiveram suas medidas de comprimento, largura e altura tomadas com o uso de um paquímetro digital, sob estereomicroscópio, além do Coeficiente Encefálico ($\log (PE \cdot 10^5) / PC$) (Tabela 1 e gráfico 1), também, foram calculados os volumes totais das principais estruturas encefálicas, seguindo a metodologia proposta por Lisney & Collin (2006) (Tabela 2 e 3). As formas geométricas usadas para os cálculos volumétricos são apresentadas na tabela 4.

As ilustrações dos caracteres morfoencefálicos de importância comparativa foram confeccionadas a partir de material dissecado, com o auxílio de uma câmara clara acoplada a um estereomicroscópio e/ou câmara digital também acoplada a um estereomicroscópio, e então editadas no programa Adobe Illustrator® CS6 (Figs. 8, 9 e 10). A nomenclatura anatômica do encéfalo seguiu Northcutt (1984), (2001), (2002), (2008) e (2009); Meek & Nieuwenhuys (1998); Ito *et al.*, (2007), dentre outros.

Foram descritas as principais estruturas do encéfalo de *L. paradoxa* afim de comparar as mesmas com as estruturas encefálicas dos outros dois táxons estudados.

Abaixo encontra-se uma metodologia para a dissecação de encéfalos adaptada para *Lepidosisen paradoxa* baseada naquela proposta por Thiago N. A. Pereira (Co-orientador) (em preparação).

Metodologia para a dissecação de encéfalos de *Lepidosisen paradoxa*

1-Remoção da pele da cabeça

Com o auxílio de um bisturi afiado ou lâmina de corte, faça incisões anteroposteriores nos planos laterais à altura dos olhos, nos planos medianos e mediais dorsais e ventrais; ao final dessa etapa, a cabeça ficará recoberta por várias “tiras” de pele.

Começando pelas extremidades posteriores, destaque a pele de uma das tiras da cabeça, segure e suspenda-a com uma pinça serrilhada ou dente de rato e corte a musculatura associada com o bisturi, até a extremidade anterior, removendo a tira. Faça o mesmo com as outras partes.

2-Remoção dos músculos da cabeça

Deve-se expor a caixa craniana, removendo os músculos associados (Fig. 7), para visualização e posterior melhor remoção do teto craniano.

Em vista dorsal da cabeça, é possível identificar os músculos associados aos sistemas olfativos e ópticos na porção mais rostral e, os músculos majoritários do teto craniano como, por exemplo, os temporais.

Com o uso de bisturi ou tesoura de corte, corte a origem das inserções dos músculos temporais associados principalmente às cristas sagitais longitudinais do osso frontoparietal (Bridge, 1898) e aos ossos supra orbitais. Após essa etapa, remova os músculos com o auxílio de pinças.

Quanto aos músculos da porção mais rostral, os mesmos não necessitam ser removidos e o método para remoção dos sistemas olfativo e óptico será abordado posteriormente neste trabalho.

Na vista lateral da cabeça, é possível identificar três dos quatro músculos adutores da mandíbula: adutor da mandíbula anterior (*AMa*); adutor da mandíbula posterior (*AMp*); e retrator angulis oris superficialis (*RAOs*); o quarto músculo, o retrator angulis oris profundus (*RAOp*) só é visível após remoção do *RAOs*. Além desses, também é possível identificar os músculos seriais epaxiais (elevadores da cabeça; *EP*) (Fig. 7).

Os adutores tem origem em diversos ossos, sendo os principais, os ossos supra-orbitais, fronto-parietal, esquamosal, pterigóide e pré-articular; e inserem-se nos processos coronóides da mandíbula inferior. O *AMa*, músculo mais evidente, está posicionado mais dorsalmente do que os outros e suas fibras estão dispostas ventrodorsalmente no sentido cranial-caudal. Por sua vez, o *AMp* está localizado ventralmente ao *AMa* e apresenta a forma semelhante a um triângulo invertido; além disso, suas fibras estão dispostas dorsoventralmente, no sentido cranial-caudal.

O retrator *RAOs*, único músculo a ser removido, está localizado ventralmente a porção mais cranial do *AMa* e recobre este em sua porção posterior. O retrator *RAOs* assemelha-se em forma a um triângulo e suas fibras são dispostas ventrodorsalmente, no sentido crânio-caudal, porém a inclinação das mesmas é menor do que a inclinação das fibras do *AMa*, tendo origem nas fâscias e inserindo-se no tecido conectivo do lábio superior.

Os músculos epaxiais estendem-se da extremidade final dos músculos adutores ao longo do tronco, mas para a finalidade de dissecção, faz-se necessário, apenas a remoção dos mais craniais que estão nas proximidades da *medulla oblongata*.

Com o uso de bisturis, tesouras e pinças remova os ossos supra-orbitais, fronto-parietal, esquamosal, pterigóide e pré-articular.

3-Remoção do teto craniano

Primeiramente, para visualização do encéfalo faz-se necessário a remoção dos ossos que formam o teto craniano: dermatotimóide, supra-orbitais e fronto-parietal. Para tanto, com o uso de um alicate de corte ou tesoura, devem-se cortar as bases das projeções dorsais do osso pterigóide, em incisões frontais, e a porção posterior do osso frontal que está associada ao osso exoccipital, em incisão transversal. Após essa etapa, devem-se cortar as cristas sagitais longitudinais do osso fronto-parietal no sentido antero-posterior. Remover o osso frontal. Então, a porção mais dorsal do teto craniano ficará livre, devendo ser removida.

4-Exposição da medula e liberação das porções distais do encéfalo

Já com o encéfalo exposto, delicadamente, faça incisões para-frontais dorsais dos ossos da coluna vertebral que estão presentes na região da medula a fim de expô-la. Com o uso de uma pinça de ponta lisa levante a medula no sentido caudo-cranial e com uma tesoura de dissecção, corte o par de *nervus spinalis* na base ventral da mesma. Continue

elevando cuidadosamente a medula, a fim de expor os nervos do rombencéfalo e mesencéfalo, para então seccioná-los. Esses estão localizados na seguinte ordem, no sentido caudo-cranial: os quatro *nervi spino-occipitales (nspoc)* na porção ventral e os pares laterais direito e esquerdo de *nervus vagus (nX)*; os pares laterais de *nervus glossopharyngeus (nLX)* e *nervus lineae lateralis posterior (nllp)*, que são muito próximos uns aos outros, podendo ser confundidos como um único nervo; o conjunto de pares de nervos laterais compostos pelos *nervus lineae lateralis anterior dorsalis (nllad)*, *nervus lineae lateralis anterior ventralis (nllav)*, *nervus facialis (nVII)* e *nervus octavus (nVIII)*, que está localizado na porção alargada do rombencéfalo; na porção mais anterior do rombencéfalo está o par lateral de *nervus vagus (nX)* que são distinguíveis facilmente pela sua base robusta; e por fim, o par de *nervus oculomotorius (nIII)* presente lateralmente na porção ventral do *tectum mesencephali*. Após a incisão de todos os nervos em sua base junto à medula, rombencéfalo e mesencéfalo, estes devem ficar livres da caixa craniana.

5-Liberação dos órgãos olfativos e ópticos

É preferível liberar os órgãos olfativos e ópticos antes de livrar o mesencéfalo e telencéfalo da caixa craniana.

Primeiramente, para a remoção do trato olfatório faça incisões dos músculos associados à narina em forma de roseta olfatória, seccionando em torno da mesma. Após liberação da narina, deve-se prosseguir cuidadosamente cortando no sentido craniocaudal as ligações entre o trato olfatório e musculatura associada desde sua inserção no órgão olfatório até o seu ponto de origem no telencéfalo. Faça o mesmo para remover a outra narina e trato olfatório.

Já para a remoção do sistema óptico, primeiramente, identifique o *nervus opticus* e seu ponto de inserção no olho, para assim evitar a danificação deste ao remover o olho.

A musculatura associada ao olho deve ser cortada de forma semelhante ao feito para remoção das narinas, para liberação do olho. O trato óptico deve ser liberado seguindo o mesmo procedimento utilizado para liberação do trato olfatório.

*Tome cuidado para não romper o trato óptico ao remover o trato olfatório, pois ambos estão intimamente em contato, saindo da caixa craniana pela mesma abertura (descrita no item 6).

6-Remoção do telencéfalo e liberação total do encéfalo

Por fim, para remover completamente o encéfalo da caixa craniana, com o uso de uma pinça lisa, basta deslocar levemente o encéfalo pela região do telencéfalo no sentido caudo-cranial. Dessa maneira os pares de nervos *nervus opticus e nervus terminalis* se rompem, uma vez que, são de pequeno calibre e, assim, toda estrutura encefálica fica liberada.

Todavia, dessa forma os olhos e os tratos ópticos ficam separados das demais estruturas. A remoção intacta destes é dificultada, uma vez que o trato óptico tem origem na *tela diencephali* e se estende pela parede lateral do assoalho craniano, passando entre a comissura pós-óptica que localiza-se abaixo do próprio telencéfalo e, assim, saindo pela abertura cranial formada pelos processos ascendentes do pterigóide.

Para remover os tratos ópticos sem sua ruptura, faz-se necessário uma incisão sagital na comissura pós-óptica no sentido dorso-ventral até a abertura do forame pelo qual passa cada trato óptico, de modo que se possa remover o trato da comissura puxando-o pelo espaço ocasionado pelo corte. Se feito isso, a remoção do encéfalo deve ser feita no sentido craniocaudal; segurando os tratos olfativos e ópticos na base dos tratos, para então puxar lentamente o encéfalo.

Material examinado

Tetrapoda

Gymnophthalmidae

CHRP 14, *Calyptommatius leiolepis* (03 exs.) 56,49-72,47 mm CT. Brasil, Bahia, Município de Barra, Povoado de Ibiraba, s/d.

Dipnoi

Lepidosirenidae

LIRP 9050, *Lepidosiren paradoxa* (03 exs.) 34,1-38 mm CT. Brasil, Mato Grosso, Município de Cuiabá, lagoas temporárias próximas ao córrego do Gambá. 01.V.2012.

Teleostei

Sciaenidae

LIRP não catalogado, *Plagioscion squamosissimus* (03 exs.) 57,74-67,02 mm CC. Brasil, material didático, 2011.

Resultados e discussão

Diferente do encontrado na literatura especializada de Northcutt (1984), (2001), (2002), (2008) e (2009), nos espécimes dissecados de *L. paradoxa* o telencéfalo apresenta-se menos alongado; além disso, os hemisférios cerebrais são visivelmente de tamanhos diferentes, sendo o esquerdo levemente maior.

Os três exemplares de *L. paradoxa*, três de *P. squamosissimus* e três de *C. leiolepis* foram medidos (Tabela 1), bem como os seus encéfalos pós remoção da caixa craniana (Tabela 2). Para cada encéfalo foi calculado o coeficiente encefálico (Gráfico 1 e Tabela 1), que relacionou o peso da cabeça dos indivíduos com o peso do encéfalo. Devido às diferenças de tamanho entre os exemplares das espécies analisadas, os valores para o coeficiente encefálico agruparam *L. paradoxa* e *P. squamosissimus*, enquanto o esperado era o agrupamento de *L. paradoxa* com o tetrápoda *C. leiolepis* devido à maior proximidade filogenética entre esses táxons (Fig. 3). No entanto, isso pode ser talvez explicado pelo número amostral de espécies usado; provavelmente, com o aumento de táxons de Teleostei e Tetrapoda, o resultado obtido seria mais próximo do esperado; uma vez que com a análise de encéfalos referentes à um número maior de táxons, diminuiria a probabilidade de análise de somente encéfalos com características altamente autopomórficas, ou seja, provavelmente seriam analisados encéfalos com características mais representativas dos táxons.

Além disso, um encéfalo de cada espécie foi esquematizado nas vistas dorsal, lateral e ventral (Figs. 8, 9 e 10). A redescrição comparada do encéfalo de *L. paradoxa*, no sentido caudocranial (sentido usado em descrições anatômicas do encéfalo) segue na seção a seguir.

Rombencéfalo

A *medulla oblongata* tem início na porção mais caudal do *rhombencephalon*, é cilíndrica e levemente achatada no sentido dorso-ventral, afinando-se na porção mais caudal, sendo a estrutura mais posterior do sistema nervoso central (SNC).

O *rhombencephalon* propriamente dito de *L. paradoxa* compreende as placas basais horizontais e placa alar. Sua porção mais rostral localiza-se ventralmente ao *tectum mesencephali*, de onde se estende até a porção mais caudal, onde se inicia a *medulla spinalis*. A *tela chorioidea rhombencephali* reveste a porção dorsal do *rhombencephalon*

no sentido crânio-caudal a partir do *recessus posterior mesencephali* até o início da *medulla spinalis*; a *tela choroidea rhombencephali* pode não ser visualizada, pois sua remoção durante a dissecação é muito comum. O *corpus cerebelli* é diminuto, localizado dorsalmente na porção mais rostral do *rhombencephalon*. A parte mais rostral do *corpus cerebelli* e das paredes do *rhombencephalon*, em conjunto, originam o *isthmus rhombencephali*, que, por sua vez, compreende parte do tronco encefálico.

O *rhombencephalon* de *P. squamosissimus*, comparado à *L. paradoxa*, é mais grosso e tem uma *tela choroidea rhombencephali* muito fina ou mesmo ausente, apresenta o *corpus cerebelli* bem desenvolvido, com volume médio de 11,16 mm³ (3,38% do volume encefálico total), o que possivelmente está relacionado à ocupação média na coluna d'água desses animais. Já *L. paradoxa*, com um *corpus cerebelli* de aproximadamente 3,88 mm³ (1,34% do volume encefálico total), ocupa as regiões do substrato lamacento, tendo o hábito de se enterrar e construir casulos nos períodos de reprodução e seca, o que, segundo alguns autores, confere a esse grupo o hábito semelhante ao anfíbio (Sawaya e Coelho, 1972).

Em comparação a *L. paradoxa*, o *rhombencephalon* de *C. leiolepis* distingue-se em sua porção ventral por ser curvado no sentido anteroposterior, tendo início na extremidade posterior do *hypothalamus* e culminando no início da *medulla spinalis*. O *corpus cerebelli* de ambas é reduzido, quando comparados à mesma estrutura de *P. squamosissimus*; no entanto, o cerebelo de *C. leiolepis* corresponde a menos de 1% do volume encefálico total, fato que pode ser um artefato de mensuração devido ao tamanho muito reduzido do encéfalo desses animais. Assim como o que infere-se para *L. paradoxa*, *C. leiolepis* possivelmente tem essa estrutura diminuída devido ao fato de terem sido selecionados em um ambiente cujo posicionamento tridimensional não foi fator predominante na história evolutiva do grupo; todas as espécies do gênero habitam o substrato terrestre em nichos relativamente pequenos (poucos metros), de modo que o deslocamento territorial desses animais também é reduzido.

Mesencéfalo

O *mesencephalon* de dipnoi é bastante pequeno e verticalmente orientado, sendo limitado dorsalmente pelo *tectum* e ventralmente pelo *tegmentum mesencephali*. Este se estende à placa basal do *rhombencephalon*; já a porção dorso-caudal do *tectum*

mesencephali compõe o *isthmus rhombencephali*, localizado sobre o *corpus cerebelli* (Nieuwenhuys *et al*, 1998).

Em comparação ao *mesencephalon* de corvinas, o mesencéfalo de *L. paradoxa* é menos desenvolvido, seu *tetum mesencephali* correspondendo a 7,66% do volume total do encéfalo, enquanto que no teleósteo analisado, compreende cerca de 18,16%. Ainda assim, o *recessus mesencephali* apresenta uma curvatura mais acentuada (fig. 8B).

No entanto, quando comparado com o *mesencephalon* de *C. leioplepis*, o de *L. paradoxa* é significativamente maior, uma vez que no lagarto, o *tectum mesencephali* (estrutura mais proeminente do *mesencephali*) representa apenas 0,9% do volume encefálico total. Além disso, nesse animais não foi possível delimitar com clareza o *recessus mesencephali*.

Diencefalo

Diferente de outras estruturas, o *diencephalon* de dipnoi é delimitado por sulcos apenas nos sentidos rostrocaudal, apresentando ventralmente três sulcos: *sulcus diencephalicus dorsalis*, *medius* e *ventralis*. Esses sulcos delimitam as demais estruturas adjacentes como *epithalamus*, *dorsal thalamus* e *ventral thalamus*. O *hypothalamus* é a região mais ventral do diencefalo, situa-se ventro-caudal ao mesencéfalo e lateralmente é cercado pelo *recessus lateralis hypotalami*. É estendido em poucos milímetros e liga-se, em sua extremidade caudal, a uma *hypophysis* arredondada de tamanho proporcionalmente grande (Nieuwenhuys *et al*, 1998). Semelhante a outros teleostei, o diencefalo de *P. squamosissimus* é delimitado por sulcos e principalmente por outras estruturas do encéfalo, em todos os sentidos, rostrocaudal e ventrodorsal. Na porção rostral é parcialmente sobreposto pelo *telencephalon*, em sua porção mais caudal é parcialmente sobreposto pelo *tetum mesencephali* e ventralmente é delimitado pelo *hypothalamus*. Este compreende 8,74% do volume total do encéfalo em *L. paradoxa* e 9,27% em *P. squamosissimus*.

O diencefalo de *C. leioplepis* é limitado pelos *telencephalon*, *tetum mesencephali* e *hypothalamus* da mesma forma como verificado em *P. squamosissimus*. No entanto, o *hypothalamus* pode ser identificado como uma estrutura esferoide única assim como em *L. paradoxa*, diferente do teleostei que apresenta um *hypothalamus* dividido em duas estruturas esferoides, direita e esquerda. Também, o tamanho relativo dessa estrutura entre o dipnoi e tetrapoda, revelou enorme diferença, divergindo do esperado, pois assim

como *L. paradoxa*, *C. leiolepis* tem hábito de se enterrar no substrato (Grizante, 2009), não obstante a essa observação, o volume do *hypothalamus* nesses é inferior a 1%. Uma vez que o *hypothalamus* regula a temperatura corpórea, apetite, reprodução, entre outras funções do organismo, essa diferença entre o volume da estrutura entre as espécies, possivelmente, está associada com o fato de piramboias estivarem em períodos de seca, fenômeno cujo o metabolismo do indivíduo é enormemente alterado, principalmente a temperatura, conteúdo corpóreo hídrico, respiração, alimentação e reprodução e *C. leiolepis* depender da radiação solar para controle da temperatura corpórea. Funções fisiológicas altamente distintas entre as três espécies comparadas.

Telencéfalo

Em todos os vertebrados pode-se dividir o *telencephalon* em três partes distintas: uma região rostral, uma intermediária e outra caudal; compostas pelos *bulbus olfactorius*, hemisférios cerebrais e *telencephalon impar*, respectivamente. Em *L. paradoxa*, os hemisférios do *telencephalon* e *bulbus olfactorius* são bastante desenvolvidos, de forma alongada que, em conjunto, correspondem a pouco mais de 41% da massa total encefálica, sendo mais de 37% referente à massa do *telencephalon*; embora bastante desenvolvido, os hemisférios são compostos por paredes finas. Já a *tela telencephali* e o *telencephalon impar* são estruturas finas.

O *telencephalon* de *P. squamosissimus* é bastante reduzido quando comparado ao *telencephalon* de *L. paradoxa*, correspondendo, em média, a cerca de 11,38% de toda a massa encefálica. Essa grande diferença estrutural de tamanho dos hemisférios cerebrais e *bulbus olfactorius*, que em *P. squamosissimus* compreendem 9,84% do total encefálico, provavelmente está relacionada à adaptação desses animais à ambientes com estímulos diversos. Enquanto as piramboias habitam ambientes lênticos e brejais, as corvinas habitam ambientes de corredeira e águas menos turva. Além disso, como representante dos Actinopterygii, *P. squamosissimus* apresenta hemisférios maciços com superfície ventricular nas regiões lateral, dorsal e medial, como resultado do desenvolvimento encefálico tipo eversão (Meek & Nieuwenhuys, 1998), e não ocos como os hemisférios cerebrais dos dipnoicos que são invaginados rostralmente (Nieuwenhuys, *et al*, 1998). O *telencephalon* de *L. paradoxa* é similar ao de *C. leiolepis* em tamanho, uma vez que neste o volume somado dos hemisférios do *telencephalon* e *bulbus olfactorius* corresponde em média a 27,11% do volume total do encéfalo. No entanto, essas estruturas telencefálicas

são estruturalmente diferentes; em *C. leiolepis* os hemisférios tem a forma de “feijões” alongados no sentido anteroposterior e o *bulbus olfactorius* insere-se nos hemisférios através dos pedúnculos olfatórios, como ocorre no teleósteo analisado. Em *L. paradoxa* o *bulbus olfactorius* é delimitado do *telencephalon* por sulcos.

Análise comparada das formas encefálicas

As análises entre a forma anatômica das principais estruturas encefálicas das espécies estudadas, em algumas situações, revelou que algumas estruturas de *L. paradoxa*, embora morfológicamente distintas, são semelhantes em volume quando comparadas às outras duas espécies. Considerando a ecologia de cada uma, podemos destacar as estruturas similares em forma (Tabela 4). E em relação ao volume (Tabela 3). As formas estruturais mais frequentes nas três espécies foram elipsoide, esferoide e semi-esferoide, o que demonstra que o encéfalo é altamente conservado na evolução de vertebrados quanto a forma. A estrutura semelhante entre *L. paradoxa* e *C. leiolepis* foi o *telencephalon* e entre *L. paradoxa* e *P. squamosissimus* foi o *hypothalamus*; ademais, *P. squamosissimus* e *C. leiolepis* tem em comum a forma do *cerebellum* e do *bulbus olfactorius*. As outras estruturas tem formas diferentes em cada espécie.

Dessa maneira, tem-se que a forma das estruturas do encéfalo não foi suficiente para definir parentesco entre os grupos, fato que é corroborado pela similaridade descontínua; isto é, algumas estruturas de *L. paradoxa* são similares às de *P. Squamosissimus*, enquanto outras são similares às de *C. leiolepis*.

Esses dados podem refletir o fato de que a similaridade entre o modo de vida das espécies pode ser associada aos volumes relativos de cada estrutura encefálica, e que as diferenças no formato anatômico podem ser características mais fortemente relacionadas a ancestralidade.

Conclusões

Após analisadas as diferenças encefálicas das três espécies, mesmo considerando a distância filogenética entre os táxons, bem como a associação com os seus modos de vida, podemos inferir que, embora o encéfalo seja um complexo anatômico altamente preservado ao longo da evolução dos vertebrados, as espécies examinadas apresentaram diferenças notáveis em termos de volume em quase todas as estruturas (Tabela 3). As exceções foram o *telencephalon* de *L. paradoxa* e *C. leiolepis* (37,48% vs 26,08%), e o *hypothalamus* de *L. paradoxa* e *P. suamosissimus* (8,74% vs 9,27%).

Uma explicação para essa grande variação dentre os táxons examinados estaria talvez intimamente associada aos distintos habitats ocupados pelos mesmos, tendo a seleção natural atuado em cada grupo de modo a conferir à essas estruturas encefálicas uma maior adaptabilidade desses animais aos seus ambientes.

A priori, pode-se inferir que, devido ao fato de a forma das estruturas encefálicas ser altamente conservada ao longo da evolução, a mesma reflete pouco os estados de convergência evolutiva, enquanto que os volumes das diferentes porções do encéfalo expressam melhor essa condição entre grupos filogeneticamente distintos. Um estudo mais amplo, com a inserção de mais táxons, tanto de Teleostei, como também de Tetrapoda, faz-se necessário a fim de traçar o cenário evolutivo encefálico e ponderar a influência do ambiente e ancestralidade no tamanho e forma das estruturas do encéfalo.

Referências bibliográficas

- Albert, J. S. 2001. **Species, diversity and phylogenetic sistematics of American Knifefishes (Gymnotiformes, Teleostei)**. Miscellaneous Publications, Mus. Zool. Univ. Mich. Ann Arbor, :190-140.
- Amemiya, C. T. 2013. **The African coelacanth genome provides insights into tetrapod evolution**. Nature, v 496, : 311-316.
- Bemis, W. E. and Lauder, G.V. 1986. **Morphology and Function of the Feeding Apparatus of the Lungfish , *Lepidosiren paradoxa* (Dipnoi)**. Journal of Morphology, v 187, :81-108.
- Bridge, T. W. 1897. **On the Morphology of the Skull in the Paraguayan Lepidosiren and in other Dipnoids**. Transactions of the Zoological society of London, v 14, :325-375.
- Butler, A.B. & Hodos, W. 2005. **Comparative Vertebrate Neuroanatomy – Evolution and Adaptation**. Ed.2. John Wiley & Sons, Inc., Hoboken, New Jersey, :49-72.
- Criswell, k. E. 2011. **The Comparative Osteology and Phylogenetic Relationships of Lepidosirenid Lungfishes. Thesis**. Presented to the Faculty of the Graduate School of The University of Texas.
- Datovo, A. & Bockmann, F. A. 2010. **Dorsolateral head muscles of the catfish families Nematogenyidae and Trichomycteridae (Siluriformes: Loricarioidei): comparative anatomy and phylogenetic analysis**. Neotropical Ichthyology, v 8, :193-246.
- Friedman, M. 2007. **The interrelationships of Devonian lungfishes (Sarcopterygii: Dipnoi) as inferred from neurocranial evidence and new data from the genus *Soederberghia* Lehman, 1959**. Zoological Journal of the Linnean Society, v 151, :115-171.
- Grizante, M. B. 2009. **Relações evolutivas entre ecologia e morfologia serpentina em espécies de lagartos microteídeos (Sauria: Gymnophthalmidae)**. Dissertação apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da USP.
- Helfman, G.S., Collette, B.B., Facey, D.E. & Bowen, B.W. 2009. **The Diversity of Fishes – Biology, Evolution, and Ecology**. Ed.2. John Wiley & Sons, Inc., Hoboken, New Jersey, :231-260.

- Ito, H.; Ishikawa, Y.; Yoshimoto, M. & Yamamoto, N. 2007. **Diversity of Brain Morphology in Teleosts: Brain and ecological niches.** *Brain Behav. Evol*, v 69, :76-86.
- Kardong, K. 2006. **Vertebrates: Comparative Anatomy, Function, Evolution.** Ed. 4. McGraw-Hill Science/Engineering/Math, :622-666.
- Lisney, T.J. & Collin, S.P. 2006. **Brain morphology in large pelagic fishes: a comparison between sharks and teleosts.** *Journal of Fish Biology*, v 68, :532–554.
- Martins, L.S.F. 2001. **Redescrição de *Lepidosiren paradoxa* Fitzinger (1837) (Dipnoi: Lepidosirenidae).** Monografia apresentada para a obtenção do grau de Bacharel em Ciências Biológicas pela Faculdade de Filosofia e Ciências de Ribeirão Preto – USP.
- Meek, J.& Nieuwenhuys, R. 1998. **Holosteans and teleosts.** *In:* Nieuwenhuys, R.; Ten Donkelaar, H. J.; Nicholson, C. (Eds.) **The Central Nervous System of Vertebrates.** Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, v 2, :759-937.
- Nelson, J.S. 2006. **Fishes of the World.** Ed. 4. John Wiley & Sons, Inc., Hoboken, New Jersey, :461-464.
- Nieuwenhuys, R. 1998. **Lungfishes.** *In:* Nieuwenhuys, R.; Ten Donkelaar, H. J.; Nicholson, C. (Eds.) **The Central Nervous System of Vertebrates.** Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, v 2, :939-1006.
- Northcutt, R. G. 1984. **Evolution of the vertebrate central nervous system: Patterns and processes.** *Amer. Zool*, v 24, :701-716.
- Northcutt, R. G. 2001. **Changing views of brain evolution.** *Brain Res. Bull*, v 55, :663-674.
- Northcutt, R. G. 2002. **Understanding vertebrate brain evolution.** *Integ. Comp. Biol*, v 42, :743-756.
- Northcutt, R. G. 2008. **Forebrain in bony fishes.** *Brain Res. Bull*, v 75, :191-205.
- Northcutt, R. G. 2009. **Telencephalic organization in the spotted African lungfish, *Protopterus dolloi*: a new cytological model.** *Brain Behav. Evol*, v 73, :59-80.
- Sawaya, P. 1946. **Sôbre a biologia de alguns peixes de respiração aérea (*Lepidosiren paradoxa* e *Arapaima gigas*).** Universidade de S. Paulo – Boletins da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras – Zoologia, nº 11, :255-285.
- Sawaya, P., Coelho, L. M. P. S. 1972. **Fisiologia de Tambaky M'Boya – *Lepidosiren paradoxa* (Fitzinger) Da Amazônia (Peixe – Dipnóico) – Estrutura do**

tegumento. Universidade de São Paulo, Boletim de Zoologia e Biologia Marinha, v 29, :65-118.

Shinomiya, N. 1970. **Biologia de Tambaji-Mboya – *Lepidosiren paradoxa* (Fitz, 1836)**

– **peixe Dipnóico e metabolismo da glicose.** Tese apresentada na Universidade de São Paulo, Instituto de Biociências, Departamento de Fisiologia Geral, São Paulo.

Yonenaga-Yassuda, Y.; Rodrigues, M.T.; Pellegrino, K.C.M. 2005. **Chromosomal banding patterns in the eyelid-less microteiid lizard radiation: The X1X1X2X2:X1X2Y sex chromosome system in Calyptommatus and the karyotypes of Psilophthalmus and Tretioscincus (Squamata, Gymnophthalmidae).** Genetics and Molecular Biology, v 28, :700-709.

Site www.questionableevolution.com visitado em 23 de março de 2012, às 17:22 horas.

Site <http://wikipeixes.com.br/especies> visitado em 17 de maio de 2013, às 14:38 horas.

Anexos

Figuras

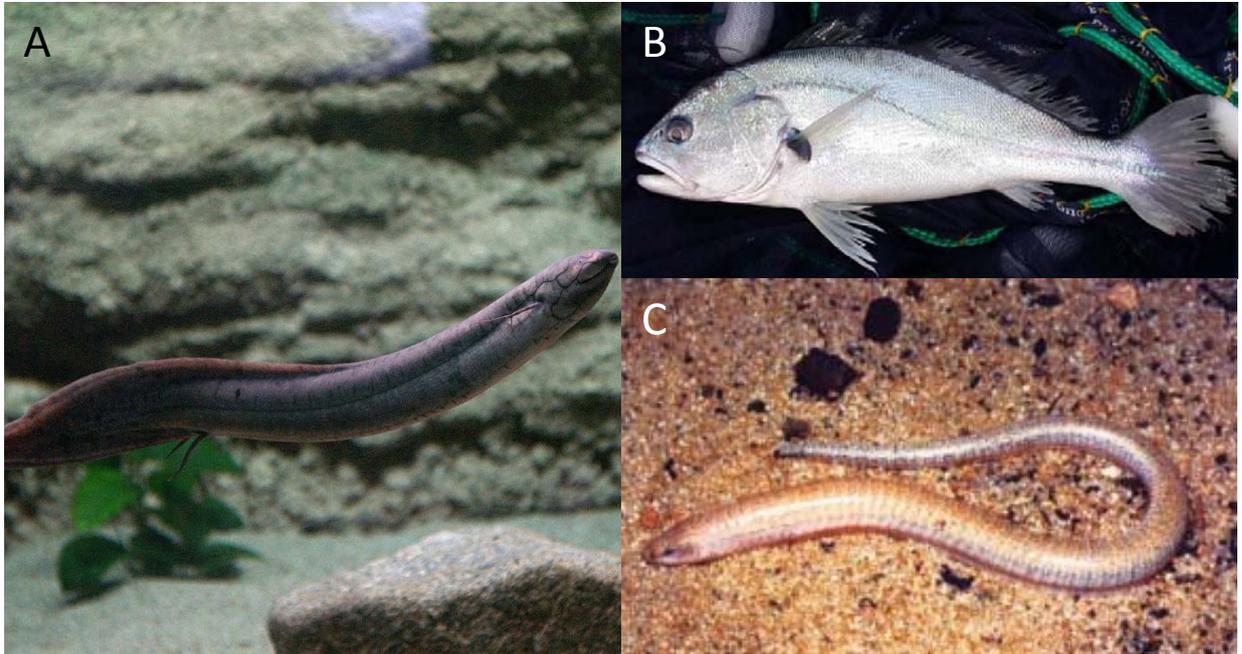


Figura 1: A) *Lepidosiren paradoxa*; B) *Plagioscion squamosissimus*; C) *Calyptommatus leiolepis*. A e B modificados de <http://wikipeixes.com.br/especies> e C modificado de Yonenaga-Yassuda *et al.*, 2005.

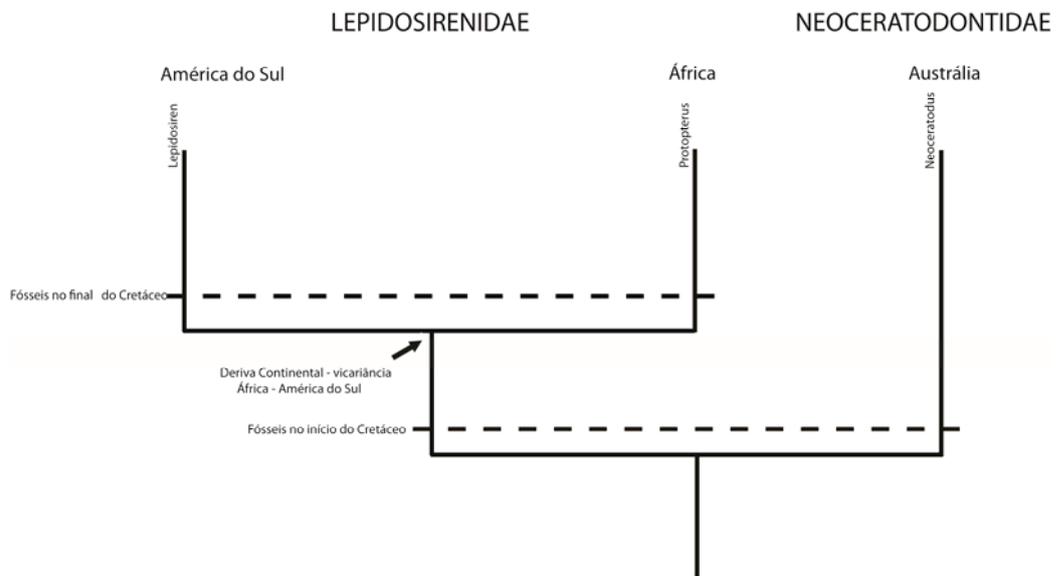


Figura 2: Hipóteses de inter-relacionamento de Dipnoi viventes (Seg. Martins, 2001).

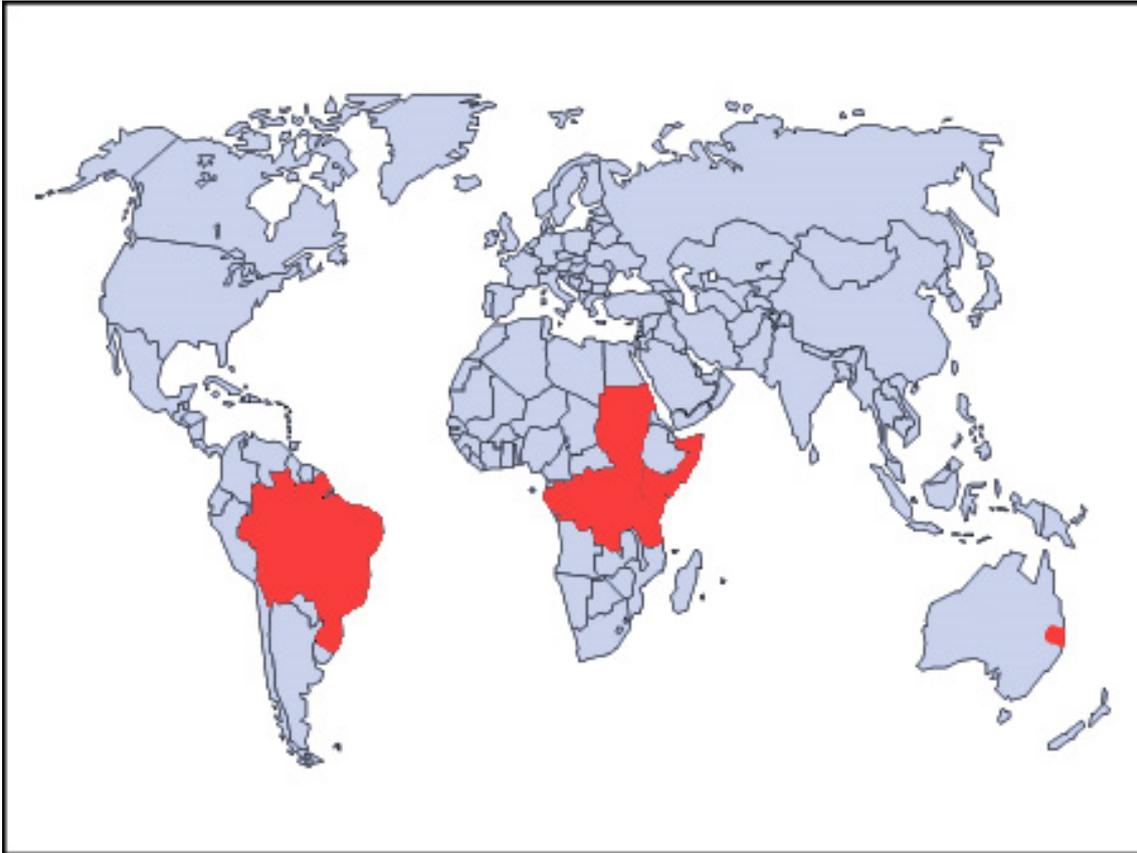


Figura 3: Distribuição geográfica dos dipnoicos vivos. Modificado de www.questionableevolution.com.

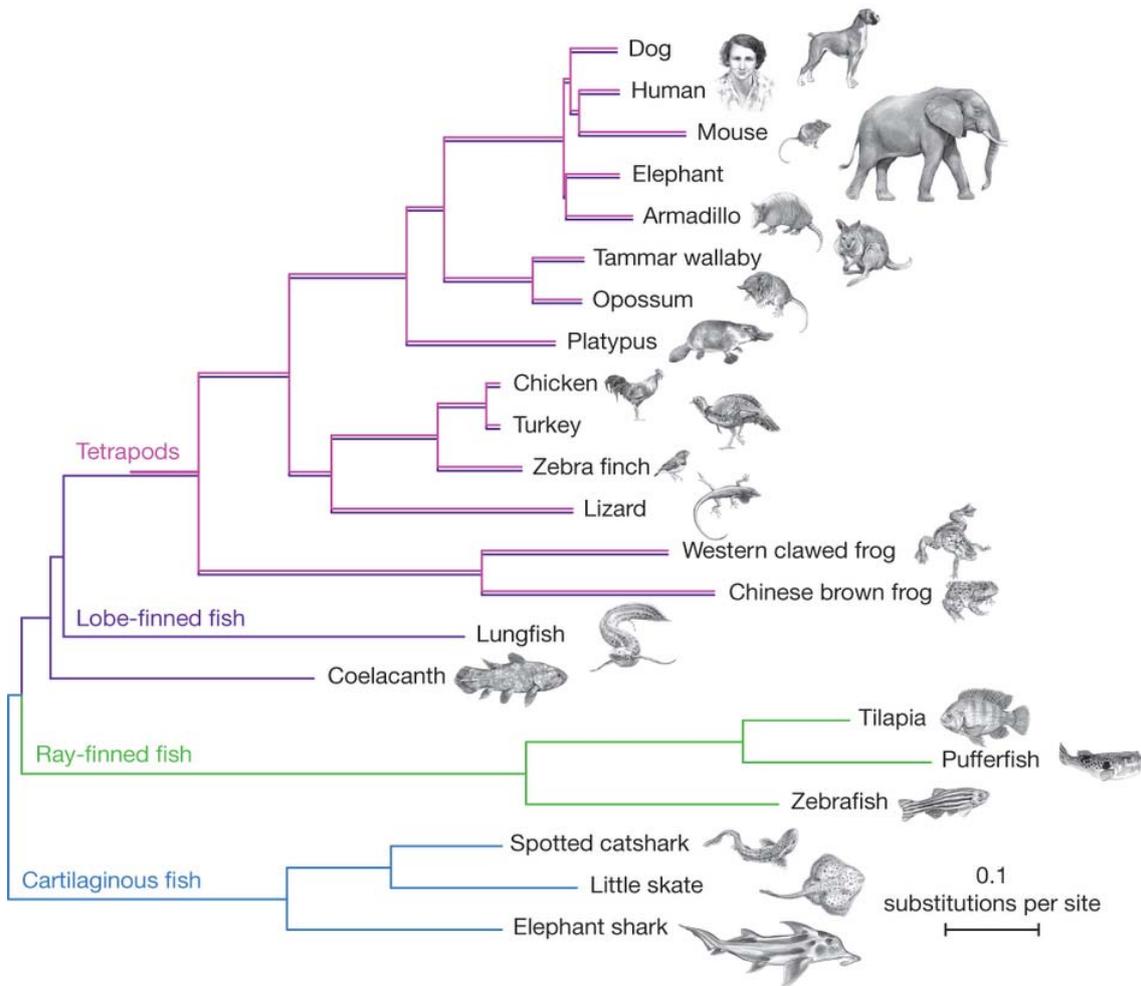


Figura 4: Árvore filogenética da ampla seleção de vertebrados com mandíbula mostra que Dipnoi, e não celacanto, é o grupo irmão de Tetrapoda (Seg. Amamiya *et al.*, 2013).

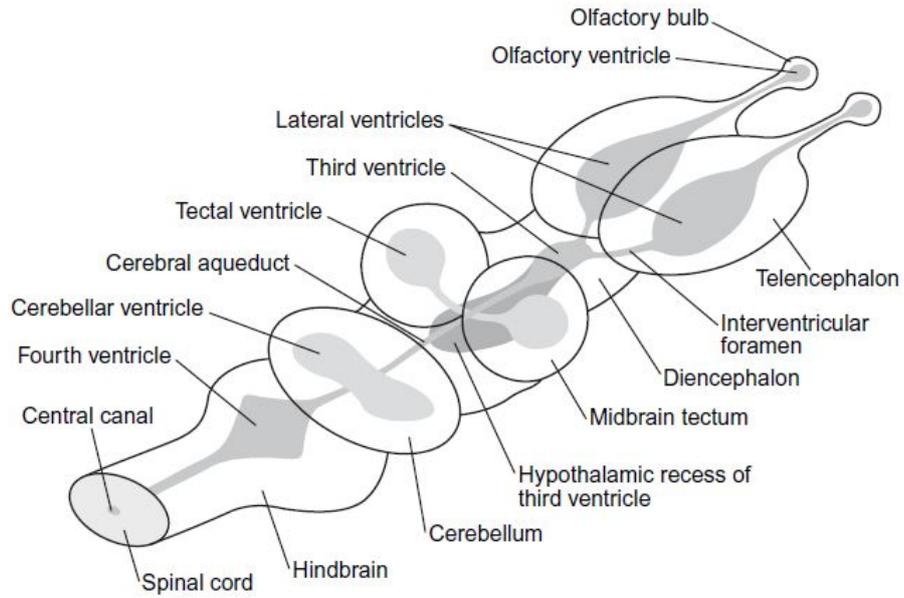


Figura 5: Vista esquemática dorsolateral generalizada do encéfalo de um peixe Actinopterygii. Nela pode ser notado que nem todos os vertebrados tem o recesso hipotalâmico do terceiro ventrículo (Seg. Butler & Hodós, 2005).

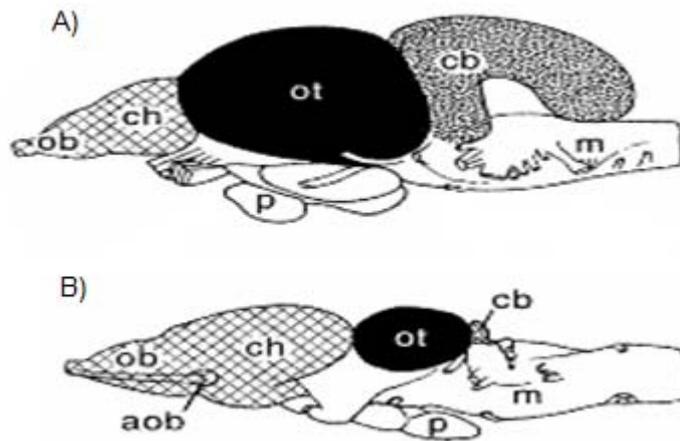


Figura 6: Diferenças morfoestruturais nas macro estruturas encefálicas de peixes ósseos e anfíbios. A) encéfalo de peixe ósseo; B) encéfalo de anfíbio. (Seg. Northcutt, 2002).

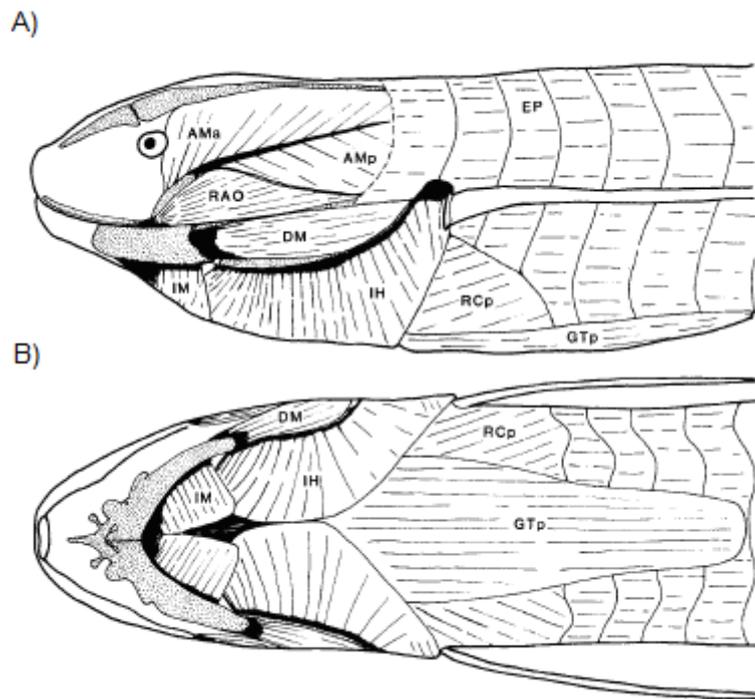


Figura 7: Musculatura da cabeça de *Lepidosiren paradoxa*. A) vista lateral; B) vista ventral. (Seg. Bemis & Lauder, 1986).

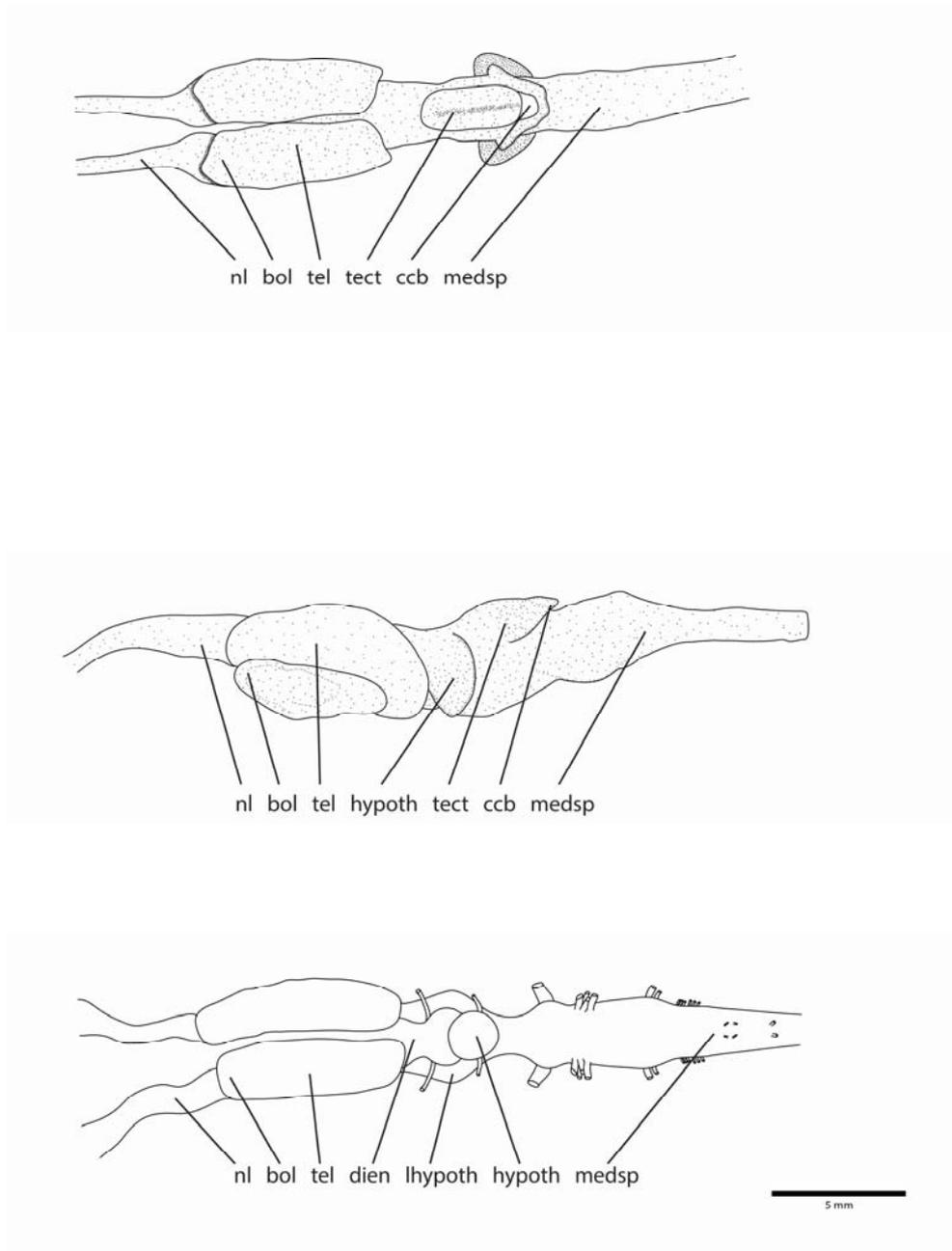


Figura 8: Encéfalo de *Lepidosiren paradoxa*. A) vista dorsal; B) vista lateral izquierda; C) vista ventral. bol: *bulbus olfactorius*; ccb: *corpus cerebelli*; dien: *diencephalon*; hypoth: *hypothalamus*; lhypoth: *lobus lateralis hypothalami*; medsp: *medulla spinalis*; nl: *nucleus olfactorius*; tel: *telencephalon*; tect: *tectum mesencephali* .

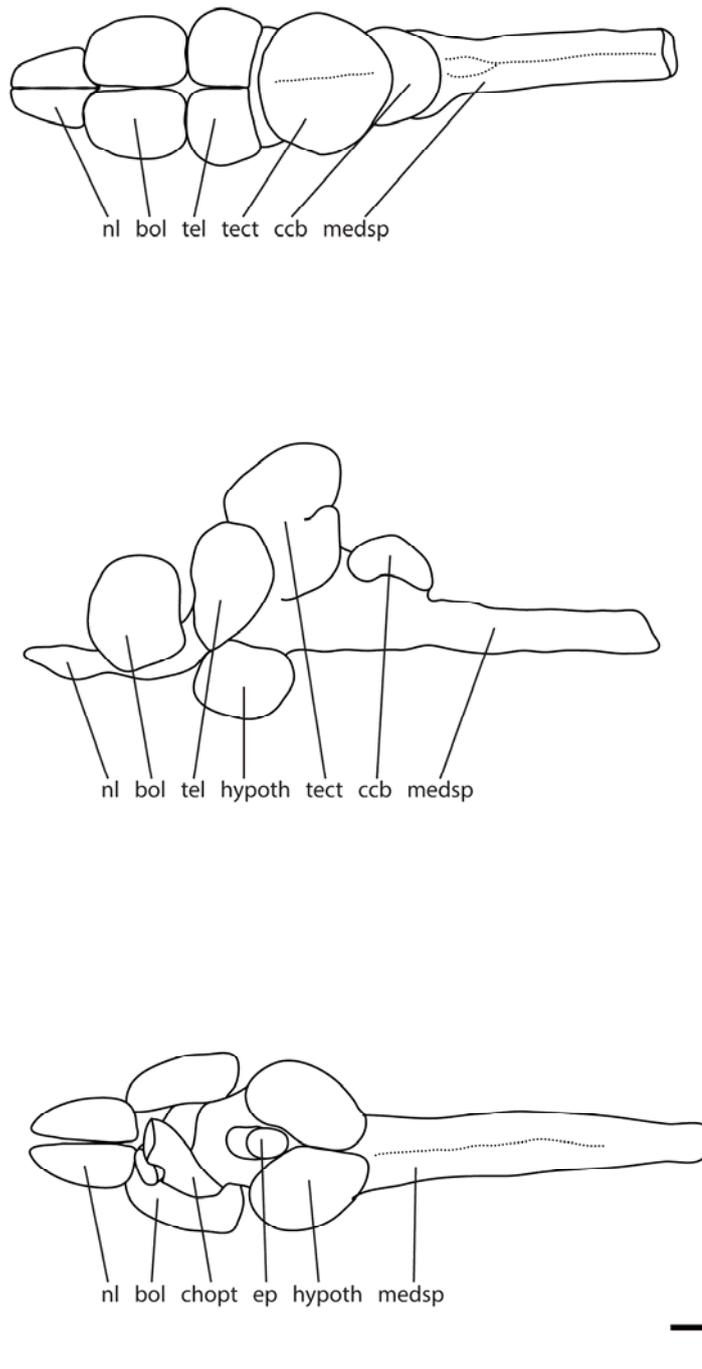


Figura 9: Encéfalo de *Plagioscion squamosissimus*. A) vista dorsal; B) vista lateral esquerda; C) vista ventral. bol: *bulbus olfactorius*; ccb: *corpus cerebelli*; chopt: *chiasma opticum*; dien: *diencephalon*; ep: *epiphysis*; hypoth: *hypothalamus*; lhypoth: *lobus lateralis hypothalami*; medsp: *medulla spinalis*; nl: *nucleus olfactorius*; tel: *telencephalon*; tect: *tectum mesencephali* .

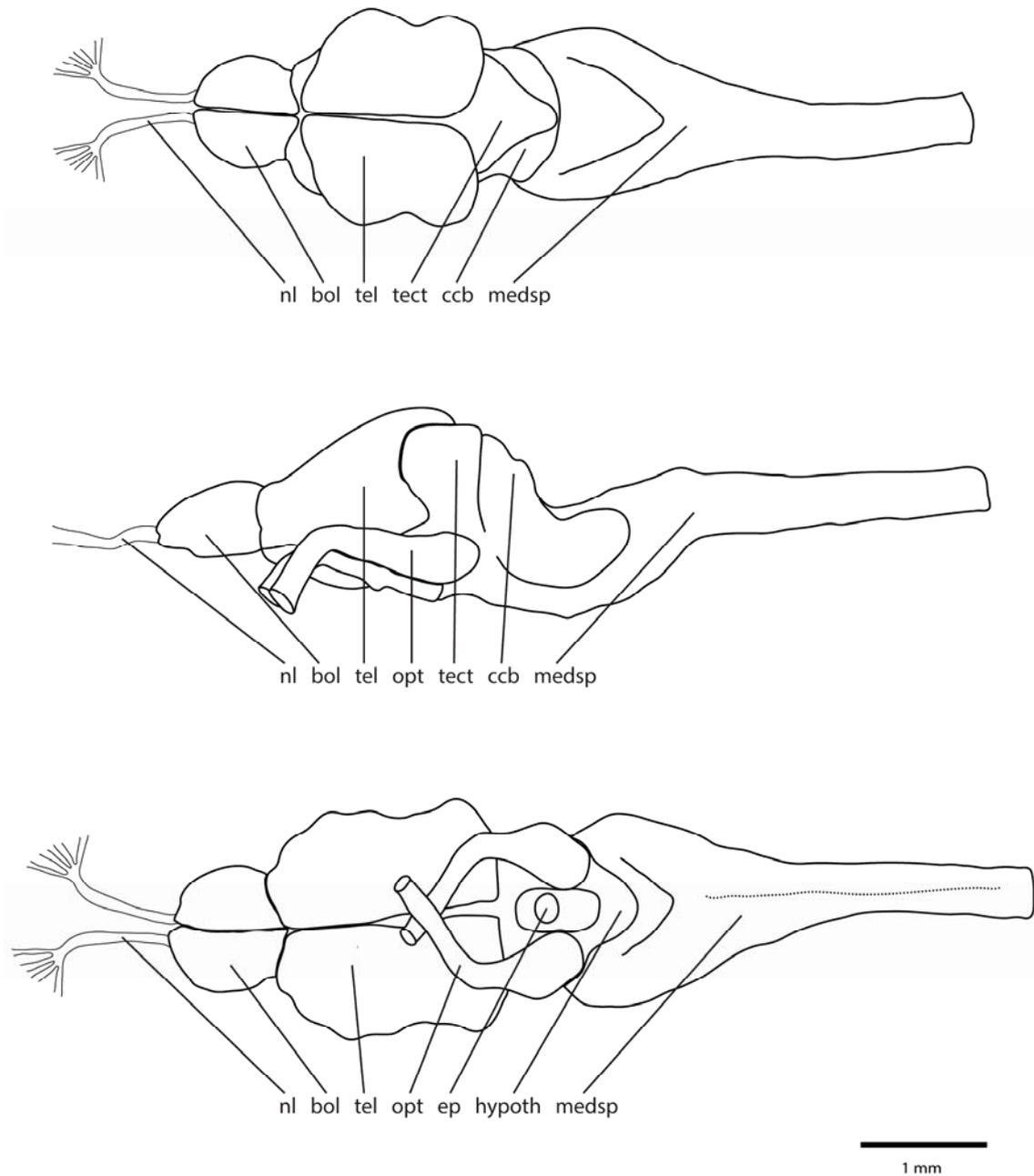


Figura 10: Encéfalo de *Calyptommatus leiolepis*. A) vista dorsal; B) vista lateral izquierda; C) vista ventral. bol: *bulbus olfactorius*; ccb: *corpus cerebelli*; ep: *epiphysis*; hypoth: *hypothalamus*; medsp: *medulla spinalis*; nl: *nucleus olfactorius*; opt: *tractus opticus*; tel: *telencephalon*; tect: *tectum mesencephali*.

Tabelas e gráficos

Tabela 1: Morfometria e coeficientes encefálicos de *P. squamosissimus*, *L. paradoxa* e *C. leiolepis*.

Espécie	CC (mm)	LC (mm)	PC (g)	CE (mm)	LE (mm)	AE (mm)	PE (g)	Ce
<i>Plagioscion squamosissimus</i>	67,02	30,14	53,307	20,83	7,5	13,33	0,149	2,446
	60,06	23,78	30,028	13,94	5,0	9,73	0,317	3,024
	57,74	27,37	24,673	12,17	6,84	10,20	0,239	2,986
<i>Lepidosiren paradoxa</i>	39,02	24,41	18,40	15,83	5	4,83	0,209	3,055
	39,22	25,10	20,308	20,48	6,39	5,53	0,424	3,320
	38,27	26,98	31,00	25,43	6,56	5,81	0,251	2,908
<i>Calyptommatus leiolepis</i>	5,28	3,36	0,455**	3,5	1,5	1,4	0,002	2,643
	5,3	3,44	0,550**	4,0	1,7	1,6	0,004	2,862
	5,32	2,95	0,337**	3,5	1,6	1,5	0,001	2,472

CC: comprimento da cabeça, LC: largura da cabeça, PC: peso da cabeça, CE: comprimento do encéfalo*, LE: largura do encéfalo, AE: altura do encéfalo, PE: peso do encéfalo e Ce: coeficiente encefálico.

* O comprimento do encéfalo corresponde à medida da região mais rostral do telencéfalo até o início da *medulla oblongata*.

** Valores referentes ao comprimento total.

Tabela 2: Volume total (V) (mm³) e volume relativo (VR) (%) das principais estruturas encefálicas de *P. squamosissimus*, *L. paradoxa* e *C. leiolepis*.

	<i>Lepidosiren paradoxa</i>		<i>Lepidosiren paradoxa</i>		<i>Plagioscion squamosissimus</i>		<i>Plagioscion squamosissimus</i>		<i>Plagioscion squamosissimus</i>		<i>Calyptommatius leiolepis</i> 386		<i>Calyptommatius leiolepis</i> 387		<i>Calyptommatius leiolepis</i> 398	
	V	VR	V	VR	V	VR	V	VR	V	VR	V	VR	V	VR	V	VR
<i>tel</i>	109,526	28,918	107,422	53,693	33,532	8,441	29,58	8,334	49,406	20,894	1,412	24,798	2,238	27,272	1,122	25,523
<i>tect</i>	23,085	6,095	21,272	10,632	86,218	21,705	35,596	10,029	57,732	24,415	0,032	0,561	0,075	0,913	0,058	1,319
<i>ccb</i>	6,121	1,616	1,642	0,820	13,381	3,368	9,917	2,794	10,209	4,317	0,019	0,333	0,019	0,231	0,01	0,227
<i>hypoth</i>	30,76	8,121	19,834	9,913	42,682	10,745	25,054	7,059	23,976	10,139	0,062	1,088	0,028	0,341	0,021	0,477
<i>bol</i>	13,96	3,688	10,636	5,316	50,07	12,605	33,168	9,345	14,112	5,968	0,084	1,475	0,056	0,682	0,048	1,091
Tota l	378,734	100	200,067	100	397,213	100	354,915	100	236,452	100	5,694	100	8,206	100	4,396	100

bol: *bulbus olfactorius*; *ccb*: *corpus cerebelli*; *hypoth*: *hypothalamus*; *tel*: *telencephalon*; *tect*: *tectum mesencephali* .

Tabela 3: Volume médio (VM) (mm³) e volume médio relativo (VMR) (%) das principais estruturas encefálicas de *P. squamosissimus*, *L. paradoxa* e *C. leiolepis*.

	<i>Lepidosiren paradoxa</i>		<i>Calyptommatus leiolepis</i>		<i>Plagioscion squamosissimus</i>	
	VM	VMR	VM	VMR	VM	VMR
<i>Telencephalon</i>	108,474	37,482	1,591	26,082	37,506	11,381
<i>Tectum mesencephali</i>	22,179	7,664	0,055	0,902	59,849	18,162
<i>Cerebellum</i>	3,882	1,341	0,016	0,262	11,169	3,389
<i>Hypothalamus</i>	25,297	8,741	0,037	0,607	30,571	9,277
<i>Bulbus olfactorius</i>	12,302	4,251	0,063	1,028	32,450	9,847
Total	289,401	100	6,099	100	329,527	100

Tabela 4: Formas das estruturas encefálicas de *P. squamosissimus*, *L. paradoxa* e *C. leiolepis*.

	<i>Lepidosiren paradoxa</i>	<i>Plagioscion squamosissimus</i>	<i>Calyptommatus leiolepis</i>
<i>Telencephalon</i>	Elipsoide	Esferoide	Elipsoide
<i>Tectum mesencephali</i>	Semi esferoide	Esferoide	Piramidal
<i>Cerebellum</i>	Semi esferoide	Esferoide	Esferoide
<i>Hypothalamus</i>	Esferoide	Esferoide	Elipsoide
<i>Bulbus olfactorius</i>	Esferoide	Elipsoide	Elipsoide

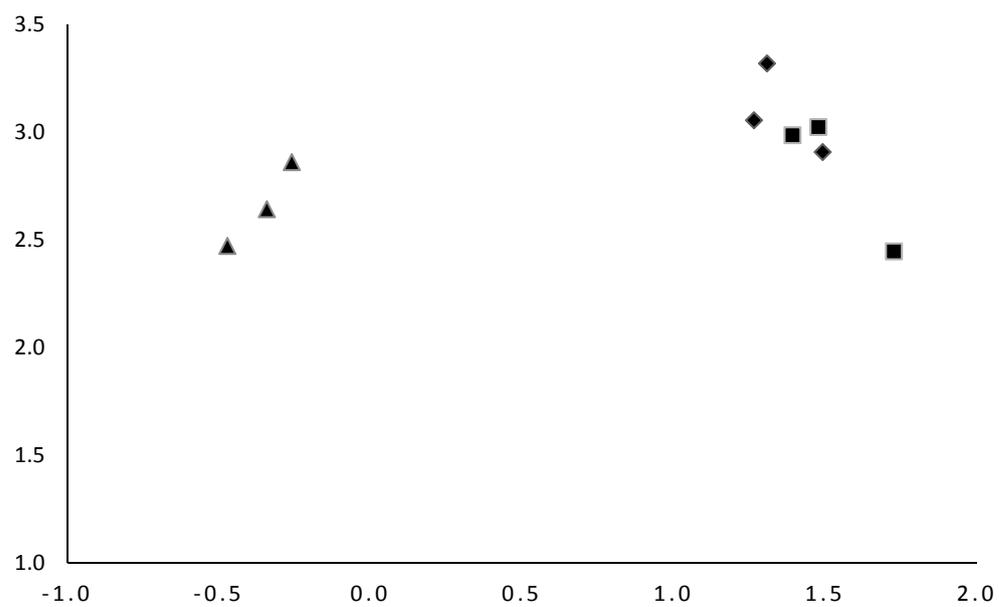


Gráfico 1: Análise comparativa dos coeficientes encefálicos dos táxons estudados. Losangos: *L. paradoxa*; triângulos: *C. leiolepis* e quadrados: *P. squamosissimus*.