

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

ALINE CARDOSO HOHENZOLLERN DA ROCHA

**CAPACIDADE ELETROPERCEPTIVA NO TUBARÃO BAMBU, *Chiloscyllium punctatum* (Elasmobranchii: Orectolobiformes).**

CURITIBA

2016

ALINE CARDOSO HOHENZOLLERN DA ROCHA

**CAPACIDADE ELETROPERCEPTIVA NO TUBARÃO BAMBU, *Chiloscyllium punctatum* (Elasmobranchii: Orectolobiforme).**

Monografia apresentada como requisito parcial à obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas, Departamento de Fisiologia Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná.

Orientadora: Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Carolina Arruda de Oliveira Freire.

CURITIBA

2016

**À minha família**

## **AGRADECIMENTOS**

Agradeço imensamente a minha família. Minha mãe Ana que sempre me apoiou em todas as minhas escolhas. Minha irmã Fernanda por ser minha melhor amiga e companheira de todas as horas e meu pai José Luís que me ensinou muito. Agradeço minha orientadora, Carolina Arruda de Oliveira Freire pelo acolhimento e apoio. Agradeço ao Prof<sup>o</sup> Emygdio Leite de Araújo Monteiro Filho por compartilhar seu conhecimento, pelas orientações e apoio. Agradeço a Natascha Wosnick que aguentou minhas crises de nervosismo quando as coisas deram errado, que me ensinou tudo sobre tubarões e raias e permitiu que utilizasse seus dados. Agradeço a todos os amigos que fiz durante esta jornada.

“(...) Quando o último peixe for pescado,  
o ser humano entenderá que dinheiro não se come.”

Greenpeace

## RESUMO

Elasmobrânquios possuem sistemas sensoriais bem desenvolvidos e eficientes, o que foi de vital importância para sua adaptação e sobrevivência ao longo de seus 400 milhões de anos de existência. O presente estudo visou o entendimento do sistema eletrosensorial da espécie *Chiloscyllium punctatum* no Aquário de Paranaguá onde sete espécimes são residentes. Foram realizados experimentos com a utilização de um aparato gerador de sinais elétricos. Os sinais foram emitidos através de um dipolo metálico e a resposta comportamental dos indivíduos foi capturada em vídeos e fotos. Verificou-se que intensidades baixas de corrente (12 e 24  $\mu\text{A}$ ) não são suficientes para atrair estes animais. Para os valores mais altos (46 e 56  $\mu\text{A}$ ) a resposta positiva ocorre, porém é dependente de outros fatores como o nível de agitação do animal e o período do dia. O valor intermediário (36  $\mu\text{A}$ ) apresenta respostas variáveis sendo positiva por parte dos indivíduos e negativa por outra. Para este valor também foi observado um comportamento de agregação próximo à fonte do estímulo. Estes resultados demonstram que a variação da corrente elétrica também é perceptível a tubarões, assim como a variação da tensão elétrica (voltagem) e que a resposta comportamental desses animais depende não só de características fisiológicas como também de fatores evolutivos e ambientais.

Palavras-chave: Elasmobrânquios, eletropercepção, *Chiloscyllium punctatum*, Tubarão Bambu

## ABSTRACT

Elasmobranchs have well developed and efficient sensory systems, which were of vital importance for their adaptation and survival throughout their 400 million years of existence. The present study aimed to understand the electrosensory system of the species *Chiloscyllium punctatum* in the Aquarium of Paranaguá where seven specimens are resident. Experiments were carried out with the use of an electric signal generator apparatus. The signals were emitted through a metallic dipole and the behavioral response was captured through videos and photos. It has been found that low current intensities (12 and 24  $\mu\text{A}$ ) are not sufficient to attract these animals. For the higher values (46 and 56  $\mu\text{A}$ ) the positive response occurs, but is dependent on other factors such as the level of agitation of the animal and the period of the day. The intermediate value (36  $\mu\text{A}$ ) presents variable responses, being positive by part of the individuals and negative by another. An aggregation behavior close to the stimulus source was also observed for this value. These results demonstrate that the variation of the electric current is also perceptible to sharks, as well as the variation of the voltage and that the behavioral response of these animals depends not only on physiological characteristics but also on evolutionary and environmental factors.

Key-words: Elasmobranch, electroreception, *Chiloscyllium punctatum*, Bamboo Shark

## LISTA DE FIGURAS

|  |    |
|--|----|
| <b>FIGURA 1</b> - DESTAQUE DO ÓRGÃO COPULADOR (CLÁSPER) .....  | 9  |
| <b>FIGURA 2</b> - ALCANCE DOS DIFERENTES SENTIDOS DOS ELASMOBRÂNQUIOS .....  | 11 |
| <b>FIGURA 3</b> - DETALHAMENTO DO GRUPO DE ÓRGÃOS RESPONSÁVEIS.....<br>PELA DETECÇÃO DE CAMPOS ELÉTRICOS EM ELASMOBRÂNQUIOS. | 14 |
| <b>FIGURA 4</b> - JUVENIL E ADULTO DE <i>CHILOSCYLLIUM PUNCTATUM</i> .....   | 15 |
| <b>FIGURA 5</b> - ANIMAIS ESTUDADOS EM SEU RECINTO.....<br>NO AQUÁRIO DE PARANAGUÁ.  | 17 |
| <b>FIGURA 6</b> - APARATO GERADOR DE SINAIS ELÉTRICOS.....   | 18 |
| <b>FIGURA 7</b> - PROCEDIMENTO ADOTADO POR.....<br>McGOWAN & KAJIURA (2009) COM A ESPÉCIE <i>DASYATIS SABINA</i> .           | 19 |
| <b>FIGURA 8</b> - RESPOSTAS ÀS DIFERENTES .....  | 20 |
| INTENSIDADES DE CORRENTE.  |    |
| <b>FIGURA 9</b> - EXEMPLIFICAÇÃO DA DIFERENÇA .....  | 21 |
| NO TEMPO DE RESPOSTA EM DIAS COM E SEM ALIMENTAÇÃO.  |    |

## LISTA DE TABELAS

|   |    |
|---|----|
| <b>TABELA 1</b> – RESPOSTAS POSITIVAS E NEGATIVAS .....         | 20 |
| DOS ESPÉCIMES DE <i>Chiloscyllium punctatum</i> AO EXPERIMENTO. |    |
| <b>TABELA 2</b> - RESPOSTAS POSITIVAS E NEGATIVAS .....         | 21 |
| NOS DIFERENTES PERÍODOS AMOSTRADOS                              |    |

## SUMÁRIO

|   |    |
|---|----|
| <b>1 INTRODUÇÃO</b> .....                       | 9  |
| 1.1 CARACTERÍSTICAS GERAIS .....                | 9  |
| 1.2 SISTEMAS SENSORIAIS .....                   | 10 |
| 1.3 HISTÓRICO DOS ESTUDOS DE .....              | 12 |
| ELETROPERCEÇÃO EM ELASMOBRÂNQUIOS               |    |
| 1.4 CARACTERIZAÇÃO DA ESPÉCIE .....             | 14 |
| 1.5 OBJETIVOS .....                             | 16 |
| 1.6 JUSTIFICATIVA .....                         | 16 |
| <b>2 MATERIAIS E MÉTODOS</b> .....              | 17 |
| 2.1 LOCAL E ANIMAIS .....                       | 17 |
| 2.2 APARATO .....                               | 18 |
| 2.3 DELINEAMENTO EXPERIMENTAL .....             | 18 |
| <b>3 RESULTADOS</b> .....                       | 19 |
| <b>4 DISCUSSÃO</b> .....                        | 21 |
| 4.1 CAPACIDADE DE DETECÇÃO DE .....             | 22 |
| CORRENTE ELÉTRICA (AMPERAGEM)                   |    |
| 4.2 CAPACIDADE DE PERCEÇÃO FRENTE A .....       | 22 |
| CORRENTES DE INTENSIDADE VARIADA                |    |
| 4.3 INFLUÊNCIA DO PERÍODO DE ATIVIDADE DE ..... | 23 |
| FORRAGEIO NA RESPOSTA AO ESTÍMULO               |    |
| 4.4 MODULAÇÃO DE COMPORTAMENTO .....            | 24 |
| PELA ROTINA DO CATIVEIRO                        |    |
| <b>5 CONCLUSÕES</b> .....                       | 25 |
| <b>REFERÊNCIAS</b> .....                        | 26 |

## 1 INTRODUÇÃO

### 1.1 CARACTERÍSTICAS GERAIS

A classe dos Chondrichthyes é formada por duas subclasses: Holocephali, representada pelas quimeras e Elasmobranchii, representada pelos tubarões e raias. As principais características do grupo são seu esqueleto cartilaginoso superficialmente mineralizado e a presença de cláspers nos machos para fecundação interna (CARRIER et al. 2004). A subclasse Elasmobranchii surgiu no Devoniano, há cerca de 400 milhões de anos (LUND & GROGAN, 2004), sendo atualmente conhecidas cerca de 509 espécies de tubarões e 630 espécies de raias que ocupam desde o oceano profundo até áreas costeiras e dulcícolas (WEIGMANN, 2016).

FIGURA 1. DESTAQUE DO ÓRGÃO COPULADOR (CLÁSPER) DE TUBARÃO MACHO UTILIZADO PARA A FECUNDAÇÃO INTERNA.



FONTE: The Fisheries Blog

Tubarões possuem corpo fusiforme, fendas branquiais laterais e nadadeiras caudais heterocercas bem desenvolvidas (COMPAGNO, 2001). Raias possuem corpo achatado dorsoventralmente, suas fendas branquiais encontram-se na região ventral e suas nadadeiras peitorais são bem desenvolvidas e fundidas à cabeça. São considerados K-estrategistas, ou seja, possuem crescimento lento, maturidade tardia, baixa fecundidade e produtividade (COMPAGNO, 2001). O ciclo reprodutivo das fêmeas é geralmente bienal, pois seu ciclo ovariano juntamente com o período de gestação pode durar de um até quase dois anos. Cada ciclo reprodutivo gera de 1 a 8 filhotes em raias e até 90 filhotes em tubarões. O desenvolvimento e nutrição do embrião ocorrem de diversos modos sendo a viviparidade mais comum em tubarões e a oviparidade ocorrendo principalmente em raias (CARRIER et al. 2004).

Estas adaptações foram importantes para o sucesso evolutivo dos elasmobrânquios. Mas atualmente estas mesmas características têm ameaçado sua sobrevivência. A pesca, direcionada ou acidental destas espécies têm excedido sua capacidade reprodutiva, reduzindo drasticamente suas populações (DENT & CLARKE 2015). Por serem predadores de topo se alimentando de diversas espécies de peixes, mamíferos, aves, moluscos e crustáceos (WETHERBEE & CORTÉS, 2004), tubarões e raias exercem um importante papel na transferência de energia entre os níveis tróficos dos ecossistemas marinhos. O decaimento de suas populações pode desequilibrar todo o ecossistema marinho (efeito Top-down).

## 1.2 SISTEMAS SENSORIAIS

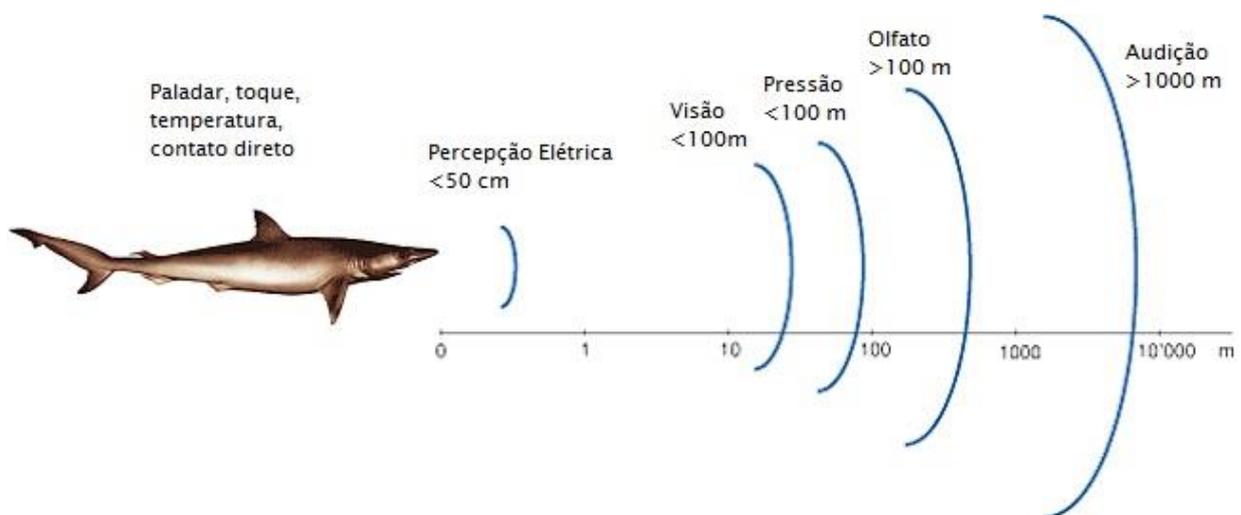
Um dos fatores que favorece a posição ecológica dos elasmobrânquios é o seu altamente desenvolvido sistema sensorial capaz de detectar estímulos químicos, mecânicos, luminosos e elétricos com muita eficiência (HUETER et al. 2004) (Figura 2). A anatomia geral dos olhos dos elasmobrânquios é similar a de outros vertebrados, sendo compostos pela íris, cristalino e retina, esta última composta por quantidade reduzida de cones (células responsáveis pela diferenciação de cores), mas abundante em bastonetes (células responsáveis pela sensibilidade a contrastes luminosos) (HUETER et al. 2004). Raias e tubarões também possuem "*Tapetum Lucidum*", uma camada com propriedades refletivas capazes de aumentar a eficiência da caça em ambientes de pouca luminosidade (BRAEKEVELT, 1994).

A audição no grupo é relativamente desenvolvida. Externamente, o sistema auditivo é caracterizado por dois poros situados no alto da cabeça. Internamente, o sistema é composto por ductos endolinfáticos ligados ao ouvido interno, sendo esta estrutura extremamente sensível (HUETER et al. 2004). No ouvido interno localiza-se a *macula neglecta*, estrutura sensitiva responsável pela percepção sonora através do estímulo de ondas captadas pelos poros.

O olfato é considerado o sentido sensorial mais desenvolvido no grupo. Os orifícios nasais são situados próximos à boca do animal, onde cada fenda se abre em bolsas compostas de tecido epitelial pregueado, forrado de células sensitivas. Cada fenda nasal é dividida em duas porções: a incorrente, por onde a água entra e a escorrente, por onde a água é liberada. Estudos apontam que a capacidade olfativa de raias e tubarões é alta, sendo possível a percepção de uma presa ferida a metros de distância (HUETER et al. 2004).

A gustação no grupo é realizada pelos botões gustativos situados na cavidade oral de raias e tubarões que possuem função quimiorreceptora sendo as células receptoras aglomeradas nas papilas gustativas (HUETER et al. 2004). O estímulo se dá pelo contato direto com o alimento, levando à decisão de ingerir ou não a presa. A percepção mecânica aos estímulos vibracionais é realizada pela linha lateral, encontrada na porção lateral do corpo e na cabeça dos animais, sendo composta por poros e neuromastos ligados ao sistema nervoso central (HUETER et al. 2004).

FIGURA 2. ALCANCE DOS DIFERENTES SENTIDOS DOS ELASMOBRÂNQUIOS.



FONTE: Shark Foundation.

<http://shark.ch/Information/Senses/index.html>

Por fim, a percepção de campos elétricos fracos (de 1 a 10 nV/cm) ocorre devido à presença das chamadas ampolas de Lorenzini, um grupo de órgãos subcutâneos composto por fibras nervosas, canais e poros externos (FIELDS, 2007) (Figura 3). As ampolas são multifuncionais, auxiliando nos processos migratórios pela orientação através do campo magnético da terra (PAULIN, 1995; MOLTENO & KENNEDY, 2009), na detecção de predadores (SISNEROS et al., 1998; KEMPSTER et al., 2013) e co-específicos (TRICAS et al., 1995; KEMPSTER et al., 2013), mas seu principal papel é a detecção de presas (KALMIJN, 1971; BLONDER & ALEVIZON, 1988; LOWE et al., 1994).

Organismos vivos geram campos elétricos, modulados pelo sistema nervoso ou pelo sistema muscular (em especial cardíaco) (KALMIJN, 1972). Anelídeos são capazes de produzir campos de até 10  $\mu\text{V}$ , moluscos geram sinais que podem variar de 1  $\mu\text{V}$  a 100  $\mu\text{V}$  e peixes são capazes de produzir campos de mais de 500  $\mu\text{V}$  (KALMIJN, 1972). O campo elétrico gerado é então detectado pelas ampolas presentes principalmente na região ventral da cabeça dos elasmobrânquios, sendo os sinais elétricos conduzidos através de canais preenchidos por um gel de composição polissacarídica até células sensíveis que ativam nervos próximos, estes por sua vez sinalizam ao Sistema Nervoso Central a presença da presa/predador (FIELDS, 2007).

### 1.3 HISTÓRICO DOS ESTUDOS DE ELETROPERCEPÇÃO EM ELASMOBRÂNQUIOS

Stefano Lorenzini, anatomista italiano, foi o primeiro a descrever a estrutura do sistema eletrorreceptor de tubarões e raias em 1678, mas sua função continuou um mistério até 1938 quando o biólogo Alexander Sand conseguiu observar impulsos nervosos sendo transmitidos da ampola até o cérebro. Sand também observou que as ampolas são sensíveis a temperatura, sendo capazes de detectar mudanças de 0.2<sup>o</sup> Celsius na água. Na década de 1960 estudos de caracterização das ampolas começaram e estabeleceu-se a sensibilidade a estímulos elétricos deste sistema (MURRAY, 1960; DIJKGRAAF & KALMIJN, 1962). No fim dos anos 1990, nota-se uma tendência ao estudo aplicado do sistema de eletropercepção, com pesquisadores realizando experimentos em laboratório com animais vivos de forma a melhor compreender a resposta comportamental frente a estímulos (TRICAS, 1995; TRICAS & NEW, 1997; SISNEROS et al., 1998).

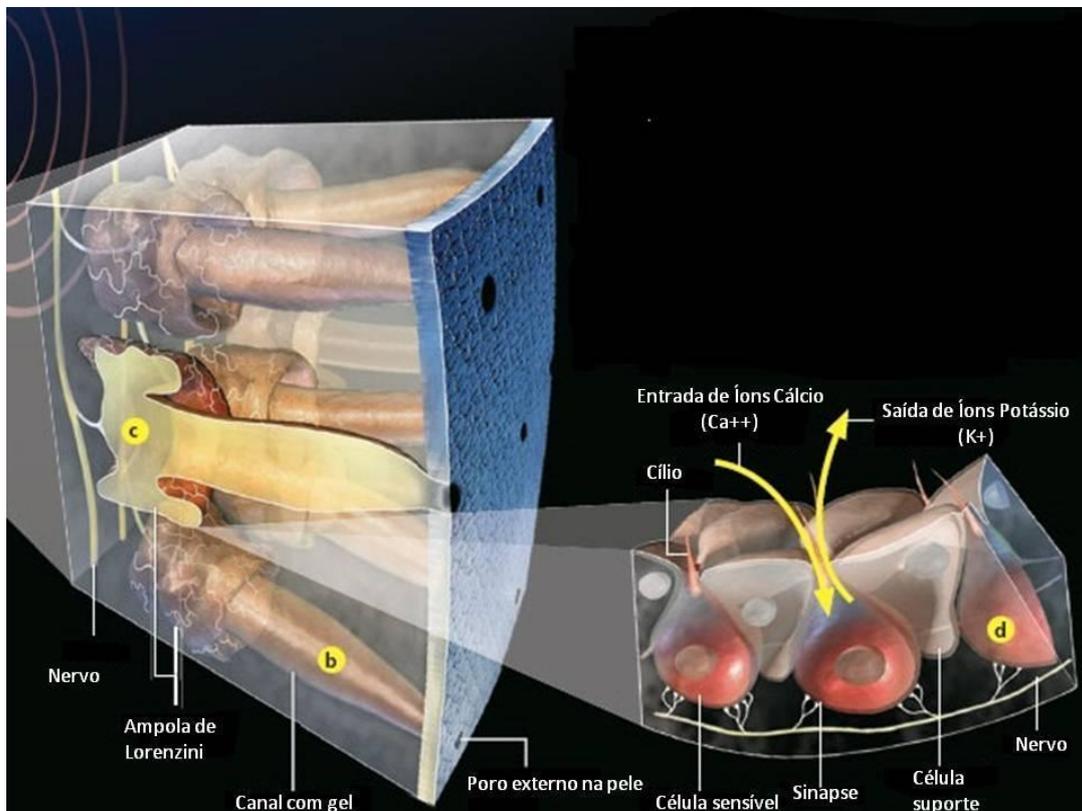
A utilização do sistema de eletropercepção mais bem documentada é a captação

de presas. Kalmijn (1971) foi o pioneiro nos estudos de observação em laboratório, utilizando *Scyliorhinus canicula* e *Raja clavata*. Para demonstrar a capacidade de percepção das duas espécies, o estudo utilizou câmaras de âmbar para armazenar presas. O material utilizado permitiu a captação dos sinais elétricos gerados pelas presas, sem que houvesse liberação de moléculas que ativariam sensores químicos. As câmaras foram enterradas e ainda assim, ambas as espécies de elasmobrânquios foram capazes de localizar as presas. Em 1982, Kalmijn passou a utilizar um sistema de geração de estímulo elétrico artificial (dipolos) para analisar a resposta em tubarões (*Mustelus canis* e *Prionace glauca*), com resultados semelhantes (Kalmijn, 1982).

Outro ponto importante descoberto durante este experimento, foi a preferência de investida em dipolos que geravam estímulos elétricos fracos, estes mais semelhantes aos estímulos gerados por presas verdadeiras. Tal resultado demonstra a sensibilidade deste sistema, não apenas capaz de detectar estímulos, mas também de filtrar estes estímulos. Na sequência, uma série de experimentos com diferentes espécies foram realizados, corroborando os resultados observados por Kalmijn para *Dasyatis sabina* (BLONDER & ALEVIZON, 1988), *Torpedo californica* (LOWE et. al., 1994), *Carcharhinus plumbeus* e *Sphyrna lewini* (KAJIURA & HOLLAND, 2002).

Recentemente, os estudos de percepção elétrica foram unidos a modelos matemáticos de forma a responder de forma mais satisfatória a resposta comportamental apresentada (KAJIURA & FITZGERALD, 2009; MCGOWAN & KAJIURA, 2009), além de análises comparativas entre espécies de hábitos semelhantes e adição de estudos morfológicos e histológicos de abundância e distribuição de ampolas (JORDAN et. al., 2009; BEDORE et. al., 2014).

FIGURA 3. DETALHAMENTO DO AGRUPAMENTO DE ORGÃOS RESPONSÁVEIS PELA DETECÇÃO DE CAMPOS ELÉTRICOS EM ELASMOBRÂNQUIOS.



FONTE: Fields (2007)

#### 1.4 CARACTERIZAÇÃO DA ESPÉCIE

A subclasse Elasmobranchii é dividida em dois grandes grupos: Selachii, representado pelos tubarões e Batoidea, representado pelas raias (NELSON, 2006). Oito ordens de tubarões existem atualmente: Heterodontiformes, Lamniformes, Carcharhiniformes, Hexanchiformes, Echinorhiniformes, Squaliformes, Squatiniformes e Orectolobiformes. A ordem Orectolobiformes contém sete famílias, incluindo a família Hemiscylliidae que abriga o gênero *Chiloscyllium*. *Chiloscyllium punctatum*, comumente chamado de tubarão-bambu, é uma espécie marinha e bentônica que vive em profundidades de até 85 metros desde a Austrália até o norte do Japão (IUCN, 2016). É uma espécie de pequeno porte, atingindo cerca de 130 cm de comprimento na fase adulta. Sua dieta é composta principalmente por caranguejos, poliquetas, camarões e pequenos peixes (BENNETT & KYNE, 2003). São ovíparos e os filhotes apresentam padrão de coloração distinta, com listras brancas e marrons em todo o corpo. O padrão

desaparece com o amadurecimento e indivíduos adultos possuem coloração acinzentada característica do grupo (Figura 4).

Existem incertezas taxonômicas para a espécie, com evidências que sugerem a possível existência de duas espécies irmãs, uma na Austrália e outra no sudeste asiático. (DUDGEON et al. 2016). Esta incerteza taxonômica tem implicações para a conservação desta espécie, visto que pode limitar a reposição das populações já em declínio caso de fato ambas sejam espécies diferentes. São atualmente classificados como “Quase Ameaçados” (IUCN 2016), sendo listados sob o status “Menos Preocupante” em algumas regiões da Austrália. As maiores ameaças à espécie são a pesca (artesanal e industrial) e a degradação de habitat (DUDGEON et al. 2016). Juntamente com o tubarão-lixia (*Ginglymostoma cirratum*), é comumente exibido em aquários no mundo todo, dada a facilidade de manutenção da espécie devido ao seu hábito bentônico. É uma espécie muito robusta frente à captura, podendo sobreviver até doze horas fora d’água (FAO, 2002).

Os poucos estudos realizados com a espécie abrangem temas como: Reprodução (HARAHUSH et al. 2007; ROTENSTEIN et al. 2009; BERNAL et al. 2014), sistema visual (HARAHUSH et al. 2008), sistema circulatório (CHAPMAN & RENSHAW, 2009; CHAPMAN et al. 2011), parasitismo (CAIRA & TRACY, 2002; DESJARDINS & CAIRA, 2011), porém poucos trabalhos sobre o sistema sensorial ou comportamento foram encontrados (SCHWARZE et al. 2013; Kempster et al. 2013). O fato de *Chiloscyllium punctatum* ser uma espécie endêmica aumenta a necessidade de mais informações sobre sua biologia, pois há uma tendência global em conservar áreas de endemismo (LAMOREUX et al. 2006).

FIGURA 4 - JUVENIL (ESQUERDA) E ADULTO (DIREITA) DE *Chiloscyllium punctatum*.



FONTE: ARKive

## 1.5 OBJETIVOS

- Objetivo Geral

- Analisar a resposta comportamental de *Chiloscyllium punctatum* a estímulos elétricos gerados artificialmente, de forma a simular perfis eletrofisiológicos gerados por batimentos cardíacos e contração muscular de presas e predadores naturais para a espécie.

- Objetivos Específicos

- Validar a capacidade de percepção de correntes elétricas ( $\mu\text{A}$ )
- Verificar se há diferença na resposta ao estímulo em diferentes correntes (12, 24, 36, 46 e  $56\mu\text{A}$ ).
- Verificar se há diferença de resposta em diferentes horas do dia.
- Verificar se existe condicionamento comportamental gerado pela permanência em cativeiro.

## 1.6 JUSTIFICATIVA

Apesar de *Chiloscyllium punctatum* ser comum em aquários, pouco se sabe a respeito da espécie. Este estudo visa à caracterização da capacidade eletroperceptiva da espécie, de forma a aumentar o conhecimento a respeito da dinâmica alimentar e comportamento de forrageio da espécie.

Estudos de percepção elétrica são restritos e normalmente realizados com espécies eurihalinas (capazes de habitar ambientes de diferentes salinidades). Visto que a condutividade elétrica é diretamente modulada pela salinidade da água, as respostas comportamentais frente a estímulos elétricos são reduzidas em ambientes dulcícolas quando comparados ao ambiente marinho (MCGOWAN & KAJIURA, 2009). Por este motivo, estudos de eletropercepção em elasmobrânquios são normalmente voltados para o melhor entendimento da influência do ambiente na percepção dos estímulos. Entretanto, visto que o sistema eletrosensorial é de extrema importância nos estágios finais de captura da presa (MOTTA, 2012), o entendimento da dinâmica de percepção e capacidade sensitiva torna-se muito relevante em estudos de comportamento alimentar.

## 2 MATERIAIS E MÉTODOS

Os experimentos foram realizados nos dias 20, 21 e 22 de julho de 2016 pela doutoranda Natascha Wosnick com o auxílio dos biólogos do Aquário de Paranaguá. Todo o processo foi filmado externamente com o auxílio de uma câmera digital. Junto ao dipolo foi colocada uma câmera GoPro.

### 2.1 LOCAL E ANIMAIS

O estudo foi realizado em parceria com o Aquário de Paranaguá onde os animais são mantidos juntos em um tanque de 3000 litros com água de salinidade 32 psu a 28° C, filtros biológicos e mecânicos e troca parcial de água a cada 30 dias (Figura 5). Sete animais foram analisados em conjunto, sendo cinco fêmeas e dois machos. Os animais foram transferidos de aquários do estado de São Paulo. Não se tem conhecimento se os espécimes nasceram em cativeiro ou em vida livre. Os tubarões são mantidos com outros peixes ósseos e durante o período reprodutivo da espécie os machos são separados das fêmeas.

FIGURA 5. ESPÉCIMES DE *Chiloscyllium punctatum* ESTUDADOS EM SEU RECINTO NO AQUÁRIO DE PARANAGUÁ. NO CENTRO DOS ANIMAIS SE VISUALIZA O APARATO EXPERIMENTAL, LOCALIZADO ABAIXO DO BASTÃO E A CÂMERA DIGITAL GOPRO acoplada.



FOTO: Arthur de Lima Oliveira

## 2.2 APARATO

O impulso elétrico foi gerado através de um sistema de dipolo metálico enterrado no substrato do recinto. O aparato é conectado a um multímetro de forma a acompanhar o valor do estímulo gerado em cada etapa do experimento. A frequência da rede é de 60Hz e a frequência máxima emitida pelo gerador é de 120Hz. Quanto a tensão, a de alimentação do gerador é de 127V e a de saída do gerador é de 12V (Figura 6).

FIGURA 6 - APARATO EXPERIMENTAL GERADOR DE SINAIS ELÉTRICOS ATRAVÉS DE UM SISTEMA DE DIPOLO METÁLICO. (HOLOSTECH)

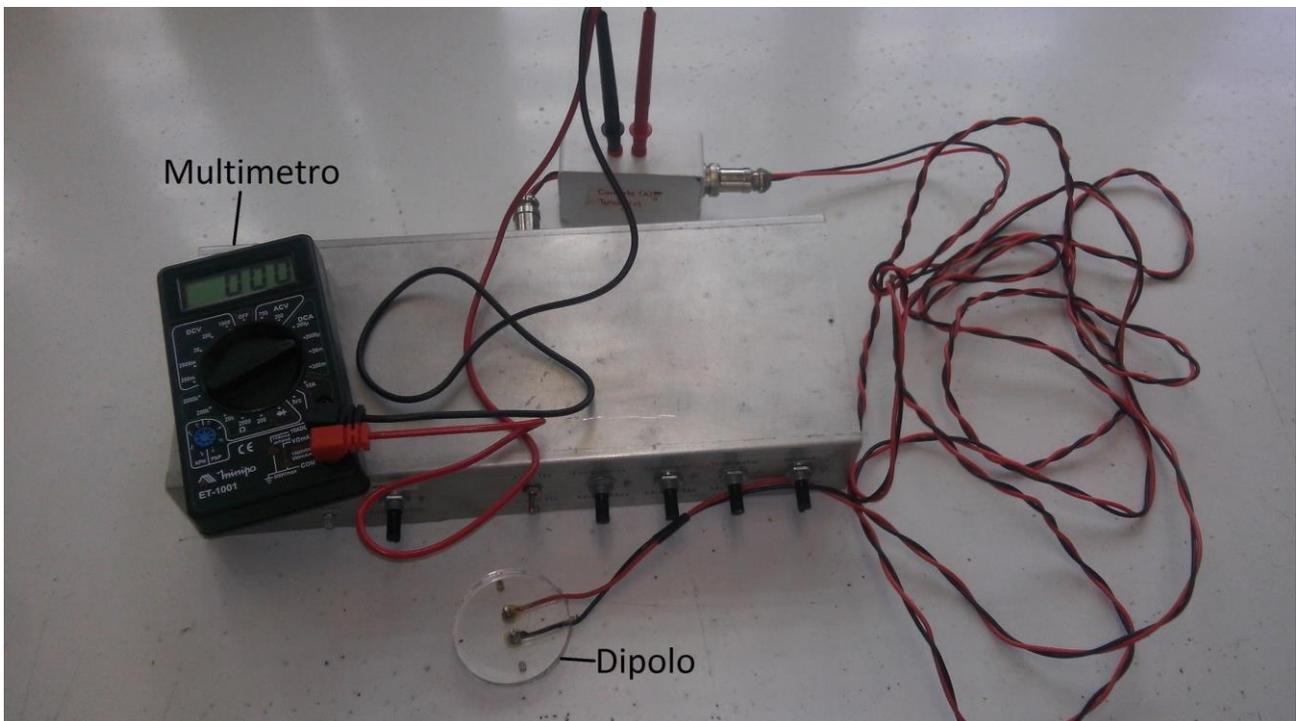


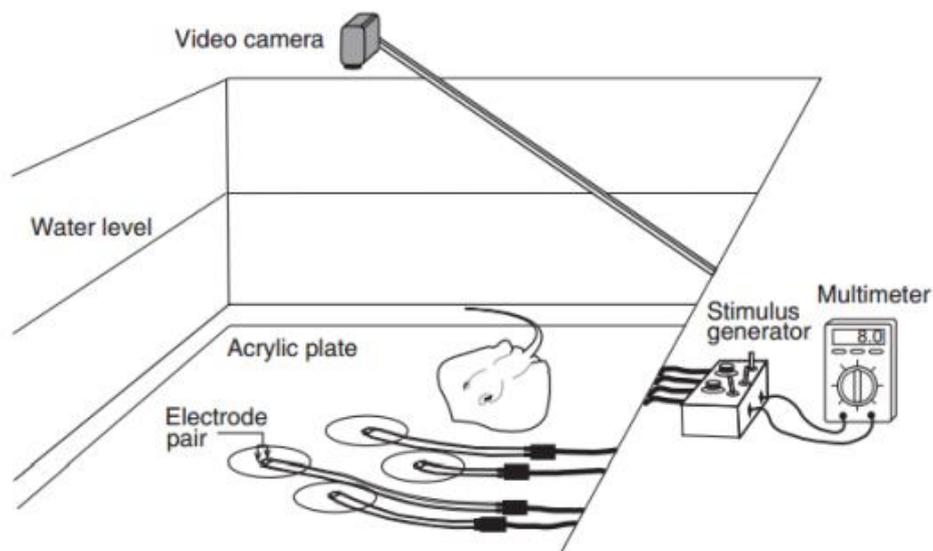
FOTO: A autora

## 2.3 DELINEAMENTO EXPERIMENTAL

Os experimentos de percepção foram adaptados a partir do protocolo criado por McGowan & Kajiura (2009) para *Dasyatis sabina* (Figura 7). Estímulos elétricos foram gerados progressivamente, com correntes pré-estabelecidas de acordo com o projeto piloto realizado previamente. As correntes foram escolhidas baseadas no tamanho de presas normalmente ingeridas pela espécie em vida livre e no tamanho dos animais analisados (12, 24, 36, 46 e 56 $\mu$ A). A voltagem do estímulo foi mantida constante (5 mV),

bem como a frequência (10 Hz). A locomoção do animal para próximo do dipolo foi considerada como resposta positiva ao estímulo. Cinco baterias de geração de impulso foram realizadas para cada animal, com duração de 5 minutos cada e intervalo de 2 minutos entre cada bateria. As baterias foram realizadas em três horários diferentes (8h, 14h e 18h30min) durante apenas três dias de forma a evitar uma resposta condicionada.

FIGURA 7 - PROCEDIMENTO ADOTADO POR MCGOWAN & KAJIURA (2009) COM A ESPÉCIE *Dasyatis sabina*.



FONTE: McGowan & Kajiura (2009)

### 3 RESULTADOS

Estímulos de 12 e 24  $\mu\text{A}$  não foram suficientes para gerar resposta positiva nos animais analisados, independente da distância do animal em relação ao dipolo. Estímulo de 36  $\mu\text{A}$  gerou resposta variada nos animais analisados. O tempo de resposta bem como o comportamento frente à percepção foram diferentes, com alguns animais respondendo rapidamente e outros não demonstrando interesse pelo aparato. As correntes de 46 e 56  $\mu\text{A}$  foram as únicas a gerar respostas consistentes (Tabela 1). Os animais iniciam o padrão comportamental pela aproximação e investigação do dipolo seguido por mordidas ao mesmo. O tempo de resposta é imediato e a investigação e tentativa de captura dura de 40 a 60 segundos.

TABELA 1. RESPOSTAS POSITIVAS E NEGATIVAS DOS ESPÉCIMES DE *Chiloscyllium punctatum* AO EXPERIMENTO.

| Tubarões  | 12 $\mu$ A | 24 $\mu$ A | 36 $\mu$ A | 46 $\mu$ A | 56 $\mu$ A |
|-----------|------------|------------|------------|------------|------------|
| Tubarão 1 | -          | -          | -          | ✓          | ✓          |
| Tubarão 2 | -          | -          | ✓          | ✓          | ✓          |
| Tubarão 3 | -          | -          | -          | ✓          | ✓          |
| Tubarão 4 | -          | -          | ✓          | ✓          | ✓          |
| Tubarão 5 | -          | -          | ✓          | ✓          | ✓          |
| Tubarão 6 | -          | -          | -          | ✓          | ✓          |
| Tubarão 7 | -          | -          | ✓          | ✓          | ✓          |

FIGURA 8. RESPOSTAS ÀS DIFERENTES INTENSIDADES DE CORRENTE. SETA VERMELHA INDICA A POSIÇÃO DO DIPOLO.



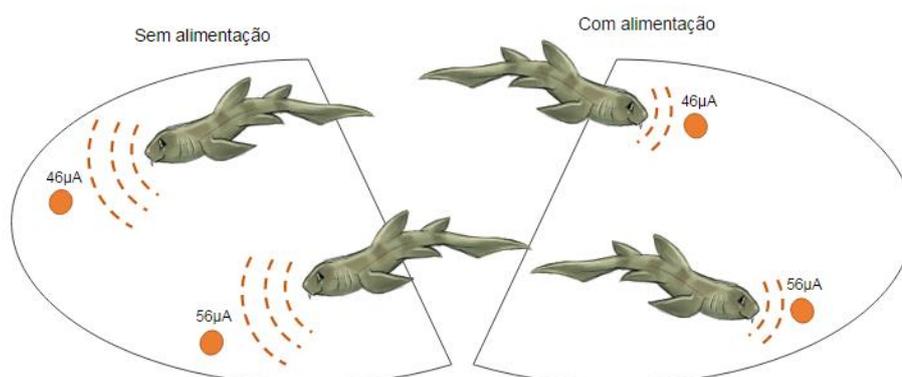
FOTOS: Arthur de Lima Oliveira

As baterias foram realizadas em três momentos do dia: 8h-9h, 14h-15h e 18h-19h. Os períodos de maior resposta dos animais foram a manhã e o fim de tarde, sem interesse por parte dos animais observados no período de 14h-15h para nenhuma das correntes (Tabela 2). Mesmo durante a etapa piloto foi verificado que durante os dias de alimentação (terça e quinta-feira) os animais se mostraram mais responsivos, a aproximação de pessoas já era motivo de agitação aumentando seu tempo de resposta ao estímulo gerado pelo aparato (Figura 9).

TABELA 2. RESPOSTAS POSITIVAS E NEGATIVAS NOS DIFERENTES PERÍODOS AMOSTRADOS

| Período | 12 $\mu\text{A}$ | 24 $\mu\text{A}$ | 36 $\mu\text{A}$ | 46 $\mu\text{A}$ | 56 $\mu\text{A}$ |
|---------|------------------|------------------|------------------|------------------|------------------|
| 8h      | -                | -                | ✓                | ✓                | ✓                |
| 14h     | -                | -                | -                | -                | -                |
| 18h30   | -                | -                | ✓                | ✓                | ✓                |

FIGURA 9. EXEMPLIFICAÇÃO DA DIFERENÇA NO TEMPO DE RESPOSTA EM DIAS COM E SEM ALIMENTAÇÃO.



#### 4 DISCUSSÃO

De acordo com os resultados obtidos no presente estudo é possível inferir que, de fato, os tubarões analisados foram capazes de detectar os estímulos gerados artificialmente. Tubarões-bambu são bentônicos, desta forma todo o forrageio e captura de presas se dá próximo ao substrato. A utilização do dipolo enterrado é satisfatória em espécies bentônicas visto que simula de forma fiel a situação encontrada na natureza (presas enterradas no substrato)

#### 4.1 CAPACIDADE DE DETECÇÃO DE CORRENTE ELÉTRICA (AMPERAGEM)

Todos os estudos realizados na área de percepção elétrica para o grupo utilizaram estímulos voltagem-dependente (mV ou  $\mu$ V) (KALMIJN & WEINGER, 1981; MOLTENO & KENNEDY, 2009; SISNEROS & TRICAS, 2002; MCGOWAN & KAJIURA, 2009; KAJIURA & FITZGERALD, 2009). Tais resultados são de extrema importância, porém tornam-se limitados em uma discussão em nível ecológico, visto que a complexidade dos estímulos elétricos gerados por organismos vivos não se resume a uma resposta unimodal, mas sim um conjunto de interações elétricas multifuncionais. Desta forma, o presente estudo teve como objetivo testar a capacidade de percepção dos tubarões frente a estímulos corrente-dependentes, através da geração de sinais elétricos por amperagem ( $\mu$ A). Os resultados demonstram que de fato os tubarões foram capazes de detectar estímulos de corrente em diferentes modalidades, corroborando nossa hipótese que a capacidade sensorial do sistema eletrosensorial dos elasmobrânquios é mais complexa do que o inicialmente proposto.

Visto que nestes experimentos a voltagem foi mantida constante, podemos afirmar que a captação foi de fato da corrente gerada em  $\mu$ A. O uso de sinais elétricos limpos (apenas variação na corrente, mantendo a voltagem constante) é importante para a padronização de sinal responsivo. Entretanto, estudos de sinais elétricos combinados são necessários de forma a estabelecer a capacidade de percepção frente à combinação de diferentes correntes e voltagens, como o gerado por organismos vivos.

#### 4.2 CAPACIDADE DE PERCEPÇÃO FRENTE A CORRENTES DE INTENSIDADE VARIADA

De acordo com os resultados obtidos, foi possível observar diferença na capacidade de percepção frente a estímulos elétricos de diferentes intensidades. As correntes de 12 e 24 $\mu$ A não se mostraram eficientes na geração de resposta, provavelmente por serem valores mais inferiores aqueles apresentados pelas presas naturais. Resultados negativos em estudos de eletrofisiologia são relativamente comuns. Devido a dificuldades de se estabelecer padrões comportamentais para o grupo, de manutenção e alimentação dos animais em condições de confinamento e na geração de estímulos elétricos complexos como os gerados por organismos vivos, a resposta negativa (falta de interesse a um

estímulo) pode ter diferentes fontes.

A corrente de 36 $\mu$ A produziu resultados variáveis, com certos momentos de agregação. O sistema sensorial elétrico pode ser utilizado também para a localização de co-específicos em interações sociais. Tricas et. al. (1995) realizou um experimento com a raia *Urolophus halleri*, demonstrando a utilização das ampolas de Lorenzini para detectar possíveis parceiros no período reprodutivo. As fêmeas utilizam o sistema de eletropercepção para localizar outras fêmeas e assim criar os agrupamentos observados na maioria das espécies de raias em períodos reprodutivos, em especial raias bentônicas. Já os machos utilizam a eletropercepção para localizar os grupamentos de fêmeas. O estímulo elétrico gerado por raias para atrair parceiros no período reprodutivo é dividido em uma porção estática e uma porção modulada, esta principalmente pela ventilação via espiráculos, boca e fendas branquiais, que geram frequências que variam de 0.5 a 2Hz. Desta forma é possível sugerir que a corrente de 36 $\mu$ A pode ter um potencial de sinalizar contração muscular gerada pela espécie no reconhecimento de co-específicos, assim como observado em *Urolophus halleri*.

As correntes de 46 e 56 $\mu$ A apresentarem respostas positivas por parte de todos os animais. Este resultado demonstra a capacidade dos animais em diferenciar correntes e indica que possivelmente suas presas naturais emitem estímulos altos. Assim como em estudos voltagem-dependentes (KALMIJN & WEINGER, 1981; SISNEROS & TRICAS, 2002; KAJIURA & FITZGERALD, 2009; MCGOWAN & KAJIURA, 2009; MOLTENO & KENNEDY, 2009) os animais respondem positivamente a estímulos gerados artificialmente utilizando a corrente. Porém esta resposta depende da intensidade do sinal como o demonstrado por Kajiura & Fitzgerald (2009) que estabeleceram o valor de 25.2nV cm<sup>-1</sup> como mínimo para juvenis de *Sphyrna lewini* serem capazes de detectar o estímulo.

#### 4.3 INFLUÊNCIA DO PERÍODO DE ATIVIDADE DE FORRAGEIO NA RESPOSTA AO ESTÍMULO

Tubarões são popularmente conhecidos como predadores noturnos. Esta hipótese é, possivelmente, resultado de pesquisas com espécies mais conhecidas e que de fato possuem grande atividade no período da noite (NELSON & JOHNSON, 1970; HOLLAND et al. 1993; TAYLOR, 2007) e também pela presença do “*Tapetum Lucidum*” que auxilia a

visão desses animais em atividades noturnas.

Pouco se sabe a respeito da dinâmica alimentar de *Chiloscyllium punctatum*, com estudos restritos à dieta da espécie (CAIRA et al. 2007; VAUDO & HEITHAUS, 2011). O forrageio e captura de presas são compostos por um conjunto de comportamentos complexos, pouco compreendidos para a maior parte das espécies atualmente conhecidas. Devido à dificuldade em se estudar comportamento no grupo, estudos com animais de cativeiro podem gerar resultados satisfatórios para o melhor entendimento da dinâmica alimentar.

Recentemente Hammerschlag et al. (2016) revisaram 166 artigos sobre o comportamento de tubarões e raias, verificando que grande parte desses animais são mais ativos durante o período crepuscular, não sendo propriamente noturnos como se acreditava. Sendo assim é possível inferir que a maior resposta ao estímulo artificial gerado em cativeiro durante o período da manhã e fim de tarde, de fato condiz com o provável comportamento da espécie na natureza.

Não foram encontrados estudos especificamente sobre o comportamento alimentar de *Chiloscyllium punctatum*, mas a falta de resposta ao estímulo elétrico no período da tarde condiz com o comportamento de outras espécies de tubarões (SIMS et al. 2005; CARLISLE et al. 2011), demonstrando que certos comportamentos presentes em animais de vida livre persistem em cativeiro.

#### 4.4 MODULAÇÃO DE COMPORTAMENTO PELA ROTINA DO CATIVEIRO

Por muito tempo, aquários não conseguiam manter tubarões por mais de um ano. Somente com o conhecimento da biologia do grupo foi possível mantê-los por longos períodos, mesmo com sua longevidade sendo menor em cativeiro que em vida livre. A manutenção destes animais em um lugar de fácil acesso têm auxiliado em diversas pesquisas. O cativeiro permite acesso irrestrito ao animal, em qualquer hora do dia. Porém animais de cativeiro podem ser muito diferentes dos em vida livre. O estresse, o excesso ou a falta de estímulos, uma alimentação pobre e pouco variada, entre outros alteram os padrões comportamentais dos animais (SKOMAL & BERNAL, 2010). A importância do aprendizado é bem estabelecida para mamíferos, aves e até mesmo para peixes ósseos. O primeiro experimento sobre aprendizagem realizado com tubarões ocorreu em 1959 e demonstrou que estes animais podem ser condicionados através de

reforço positivo (CLARK, 1959). Estudos posteriores demonstraram a capacidade de tubarões aprenderem através da discriminação acústica (KRITZLER & WOOD, 1961; NELSON, 1967) e visual (TESTER & KATO, 1966; ARONSON, et al. 1967; SCHLUESSE & BLECKMANN, 2012).

Schwarze et al. (2013) realizaram experimentos onde o alimento era entregue aos animais somente após eles pressionarem um botão que tocava um sino. Os tubarões não só aprenderam o comportamento como mesmo após 10 semanas de pausa continuaram reproduzindo-o. Por outro lado, estudos em áreas de ecoturismo onde os animais são atraídos com comida demonstraram a periculosidade desta prática (CLUA et al. 2010). Tubarões presentes nestas áreas têm seu comportamento alterado devido ao condicionamento alimentar, podendo se tornar agressivos uns com os outros e com os humanos que os alimentam. O presente estudo verificou que nos dias de alimentação o tempo de resposta dos animais é menor, pois já esperam serem alimentados. Estes resultados podem indicar certa plasticidade comportamental em tubarões, onde alguns comportamentos naturais são mantidos, enquanto outros são adquiridos no cativeiro.

## **5 CONCLUSÕES**

O presente estudo demonstra que além da voltagem, a amperagem (corrente) é percebida por tubarões. A resposta do animal depende da intensidade do estímulo e de outros fatores ambientais e temporais. Isto evidencia a complexidade do sistema eletrosensorial desses animais e a necessidade de estudos mais complexos para o entendimento da dinâmica alimentar do grupo.

Além do sinal elétrico, fatores evolutivos e o aprendizado exercem grande influência no comportamento de tubarões. Mesmo após grande período em cativeiro os indivíduos estudados continuam a apresentar comportamentos naturais ao mesmo tempo em que demonstram condicionamento alimentar, indicando um possível problema para a soltura destes animais. Mais estudos, especialmente nas áreas de fisiologia e comportamento, também são necessários para o melhor entendimento dos padrões gerais da espécie.

## REFERÊNCIAS

ARONSON, L. R., ARONSON, F. R., CLARK, E. Instrumental Conditioning and Light-Dark Discrimination in Young Nurse Sharks. *Bulletin of Marine Science*, Volume 17, Number 2, pp. 249-256(8). June 1967.

BATISTA, V. S. Desenvolvimento sexual de *Zapteryx brevirostris* (Muller & Henle, 1841), no litoral do Rio de Janeiro, Brasil. *Rev. Bras. Biol.*, 47(3) 301-307. 1987.

BENNETT, M.B. & KYNE, P.M. *Chiloscyllium punctatum*. The IUCN Red List of Threatened Species 2003.

Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2003.RLTS.T41872A10581953.en>>  
Acesso em: 5 dezembro 2016.

BERNAL, M. A., SINAI, N. L., ROCHA, C., GAITHER, M. R., DUNKER, F., ROCHA, L. A. Long-term sperm storage in the brownbanded bamboo shark *Chiloscyllium punctatum*. *Journal of Fish Biology*. Volume 86, Issue 3, Pages 1171–1176. March 2015.

BLONDER, B.I., ALEVIZON, W.S. Prey discrimination and electroreception in the stingray *Dasyatis sabina*. *Copeia* 1988, 33–36.1988.

BRAEKEVELT, C. R. Fine structure of the choroidal tapetum lucidum in the Port Jackson shark (*Heterodontus phillipi*). *Anatomy and embryology*, 190(6), 591-596. 1994.

CAIRA, J. N., TRACY, R. Two new species of *Yorkeria* (Tetraphyllidae: onchobothridae) from *Chiloscyllium punctatum* (Elasmobranchii: Hemiscylliidae) in Thailand. *Journal of Parasitology*: Vol. 88, No. 6, pp. 1172-1180. December 2002.

CAIRA, J. N., JENSEN, K., RAJAN, C. Seven new yorkeria species (Cestoda: Tetraphyllidae) from Borneo and Australia and their implications for identification of *Chiloscyllium* (Elasmobranchii:Orectolobiformes). *Journal of Parasitology*: Vol. 93, No. 2, pp. 357-376. 2007.

CARRIER, J.C., PRATT, H.L., e CASTRO, J.I., Reproductive biology of elasmobranchs. In: Carrier, J.C., Musick J.A., and Heithaus M.R., editors. *Biology of Sharks and Their Relatives*. CRC Press, Boca Raton, FL, 2004;

CHAPMAN, C. A., HARAHUSH, B. K., RENSCHAW, G. M. C. The physiological tolerance of the grey carpet shark (*Chiloscyllium punctatum*) and the epaulette shark (*Hemiscyllium ocellatum*) to anoxic exposure at three seasonal temperatures. *Fish Physiology and Biochemistry*. Volume 37, Issue 3, pp 387–399. September, 2011.

CHAPMAN, C. A., RENSCHAW, G. M. C. Hematological responses of the grey carpet shark (*Chiloscyllium punctatum*) and the epaulette shark (*Hemiscyllium ocellatum*) to anoxia and re-oxygenation. *Journal of Experimental Zoology*. Volume 311A, Issue 6, Pages 422–438. July 2009.

CLUA, E., BURAY, N., LEGENDRE, P., MOURIER, J., PLANES, S. Behavioural response of sicklefin lemon sharks *Negaprion acutidens* to underwater feeding for ecotourism purposes. *Mar Ecol Prog Ser* 414:257-266. 2010.

COMPAGNO, L. J. V. *Sharks of The World: An Annotated and Illustrated Catalogue of Shark Species Known to Date*. Food & Agriculture Org. Vol. 2. No. 1. 2001.

DENT, F., & CLARKE, S. State of the global market for shark products. *FAO Fisheries and Aquaculture Technical Paper*, 590. 2015.

DIJKGRAAF, S., KALMIJN, A. J. Verhaltensversuche zur Funktion der Lorenzinischen Ampullen. *Naturwissenschaften*. Volume 49, Issue 17, pp 400–400. January 1962.

DUDGEON, C.L., BENNETT, M.B. & KYNE, P.M. *Chiloscyllium punctatum*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T41872A68616745. 2016. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-1.RLTS.T41872A68616745.en>> Acesso em: 15 de novembro de 2016.

FIELDS, R.D. The Shark's electric sense. An astonishingly sensitive detector of electric fields helps sharks zero in on prey. *Windows on the mind*, United States, *Scientific American*, Volume 297, Issue 2, p74-81, August, 2007.

HAINÉ, O.S., RIDD, P.V., ROWE, R.J. Range of electrosensory detection of prey by *Carcharhinus melanopterus* and *Himantura granulata*. *Mar. Freshwater Res.* 52, 291–296. 2001.

HARAHUSH, B. K., HART, N. S., GREEN, K., COLLIN, S. P. Retinal neurogenesis and ontogenetic changes in the visual system of the brown banded bamboo shark, *Chiloscyllium punctatum* (hemiscyllidae, elasmobranchii). *The Journal of Comparative Neurology*. Volume 513, Issue 1, Pages 83–97. March 2009.

HARAHUSH, B. K., FISHER, A. B. P., COLLIN, S. P. Captive breeding and embryonic development of *Chiloscyllium punctatum* Muller & Henle, 1838 (Elasmobranchii: Hemiscyllidae). *Journal of Fish Biology*. Volume 71, Issue 4, Pages 1007–1022. October 2007.

HOLLAND, K. N., WETHERBEE, B. M., PETERSON, J. D., LOWE, C. G. Movements and Distribution of Hammerhead Shark Pups on Their Natal Grounds. *Copeia*, Vol. 1993, N° 2 (May 3, 1993), pp. 495-502.

HUETER, R. E., MANN, D. A., MARUSKA, K. P., SISNEROS, J. A., DEMSKI, L. S. Sensory Biology of Elasmobranchs. In: CARRIER, J.C., MUSICK, J.A. and HEITHAUS, M.R., editors. *Biology of Sharks and Their Relatives*. CRC Press, Boca Raton, FL, 2004.

KAJIURA, S. M., FITZGERALD, T. P. Response of juvenile scalloped hammerhead sharks to electric stimuli. *Zoology* 112. pp 241–250. 2009.

- KALMIJN, A.J. The electric sense of sharks and rays. *J. Exp. Biol.* 55, 371–383. Paulin, M.G., 1995. Electroreception and the compass sense of sharks. *J. Theor. Biol.* 174, 325–339. 1971.
- KALMIJN, A. J. Bioelectric Fields in Sea Water and the Function of the Ampullae of Lorenzini in Elasmobranch Fishes. *Scripps Institution of Oceanography*. UC San Diego: Scripps Institution of Oceanography. 1972.
- KALMIJN, A. J., WEINER, M. B. An electrical simulator of moving prey for the study of feeding strategies in sharks, skates and rays. *Annals of Biomedical Engineering*, Vol. 9, pp. 363-367, 1981.
- KEMPSTER, R.M., HART, N.S., COLLIN, S.P. Survival of the stillest: predator avoidance in shark embryos. *PLoS One* 8 (1), e52551. 2013.
- KRITZLER, H., WOOD, L. Provisional Audiogram for the Shark, *Carcharhinus leucas*. *Science*. Vol. 133, Issue 3463, pp. 1480-1482. 1961.
- LOWE, C.G., BRAY, R.N., NELSON, D.R. Feeding and associated electrical behavior of the Pacific electric ray *Torpedo californica* in the field. *Mar. Biol.* 120, 161–169. 1994.
- LUND, R. & GROGAN, E.D. The Origin and Relationships of Early Chondrichthyes. In: CARRIER, J.C., MUSICK, J.A. and HEITHAUS, M.R., editors. *Biology of Sharks and Their Relatives*. CRC Press, Boca Raton, FL, 2004.
- MCGOWAN, D.W., & KAJIURA, S.M. Electroreception in the euryhaline stingray, *Dasyatis sabina*. *The Journal of Experimental Biology* 212, 1544-1552. Published by The Company of Biologists, 2009.
- MOLTENO, T.C.A., KENNEDY, W.L., 2009. Navigation by induction-based magnetoreception in elasmobranch fishes. *J. Biophys.* 2009. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1155/2009/380976>>. Acesso em: 26 de julho de 2016.
- MOTTA, P. J., & Huber, D. R. Prey capture behavior and feeding mechanics of elasmobranchs. *Biology of sharks and their relatives*, 1, 153-209. 2012.
- MURRAY, R. W. The response of Ampullae of Lorenzini of elasmobranchs to mechanical stimulation. Department of Zoology and Comparative Physiology, Birmingham University. February, 1960.
- NELSON, J. S. *Fishes of the World*. 4th ed. New Jersey: John Wiley & Sons, Inc. 539 p. 2006.
- NELSON, D. R. Hearing Thresholds, Frequency Discrimination, and Acoustic Orientation in the Lemon Shark, *Negaprion brevirostris* (Poey). *Bulletin of Marine Science*, Volume 17, Number 3, pp. 741-768(28). September 1967.

NELSON, D. R., JOHNSON, R. H. Diel Activity Rhythms in the Nocturnal, Bottom-Dwelling Sharks, *Heterodontus francisci* and *Cephaloscyllium ventriosum*. *Copeia*, Vol. 1970, No. 4 pp. 732-739.

ROTENSTEIN, L., MILANES, A., JUAREZ, M., REYES, M., BELLARD, M. E. Embryonic development of glial cells and myelin in the shark, *Chiloscyllium punctatum*. *Gene Expression Patterns*. Volume 9, Issue 8, Pages 572-585. December, 2009.

SCHLUESSEL, V. & BLECKMANN, H. Spatial learning and memory retention in the grey bamboo shark (*Chiloscyllium griseum*). *Zoology* 115. P346–353. 2012.

SCWARZE, S., BLECKMANN, H., SCHLUESSEL, V. Avoidance conditioning in bamboo sharks (*Chiloscyllium griseum* and *C. punctatum*): behavioral and neuroanatomical aspects. *Journal of Comparative Physiology*. Volume 199, Issue 10, pp 843–856. 2013.

SKOMAL, G. & BERNAL, D. Physiological responses to stress in sharks. In: CARRIER, J.C., MUSICK, J. A. and HEITHAUS, M.R., editors. *Biology of Sharks and Their Relatives*. CRC Press, Boca Raton, FL, 2010.

SHMIDT-NIELSEN, K. *Animal physiology: Adaptation and environment*. Fifth edition. Cambridge. Cambridge University Press. 613. 1997.

SISNEROS, J. A., TRICAS, T. C. Ontogenetic Changes in the Response Properties of the Peripheral Electrosensory System in the Atlantic Stingray (*Dasyatis sabina*). *Brain, Behavior and Evolution*. 59:130-140. 2002.

SISNEROS, J.A., TRICAS, T.C., LUER, C.A. Response properties and biological function of the skate electrosensory system during ontogeny. *J. Comp. Physiol. A* 183, 87-99. 1998.

TAYLOR, J. G. Ram filter-feeding and nocturnal feeding of whale sharks (*Rhincodon typus*) at Ningaloo Reef, Western Australia. *Fisheries Research*. Volume 84, Issue 1, Page 65-70. March, 2007.

TESTER, A. L., KATO, S. Visual Target Discrimination in Blacktip Sharks (*Carcharhinus melanopterus*) and Grey Sharks (*C. menisorrh*). *Pac Sci* 20(4): 461-471. 1966.

TRICAS, T.C., MICHAEL, S.W., SISNEROS, J.A. Electrosensory optimization to conspecific phasic signals for mating. *Neurosci. Lett.* 202, 129–132. 1995.

TRICAS, T. C., SISNEROS, J. A. Electrosensory optimization to conspecific phasic signals for mating. *Neuroscience Letters* 202: 129-132. 1995.

TRICAS, T. C., NEW, J. G. Sensitivity and response dynamics of elasmobranch electrosensory primary afferent neurons to near threshold fields. *Journal of Comparative Physiology A*. Volume 182, Issue 1, pp 89–101. December 1997.

VAUDO, J. J., HEITHAUS, M. R. Dietary niche overlap in a nearshore elasmobranch mesopredator community. *Marine Ecology Progress Series*. Vol. 425: 247–260, 2011.

WEIGMANN, S. Annotated checklist of the living sharks, batoids and chimaeras (Chondrichthyes) of the world, with a focus on biogeographical diversity. *Journal of Fish Biology*. 88, 837–1037. 2016.

WETHERBEE, B.M., CORTÉS, E. Food Consumption and Feeding Habits. In: CARRIER, J.C., MUSICK, J. A. and HEITHAUS, M.R., editors. *Biology of Sharks and Their Relatives*. CRC Press, Boca Raton, FL, 2004.