



**SERVIÇO PÚBLICO FEDERAL  
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ  
CAMPUS UNIVERSITÁRIO DE ALTAMIRA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE E CONSERVAÇÃO**

**ISABELA DE CAMPOS FREIRE**

**MORFOLOGIA DA DENTIÇÃO DA ARRAIA BICUDA *HYPANUS GUTTATUS*  
(BLOCH & SCHNEIDER, 1801) (DASYATIDAE, MYLIOBATIORMES) NA  
AMAZÔNIA COSTEIRA**

**ALTAMIRA**

**2023**



ISABELA DE CAMPOS FREIRE

**MORFOLOGIA DA DENTIÇÃO DA ARRAIA BICUDA *HYPANUS GUTTATUS*  
(BLOCH & SCHNEIDER, 1801) (DASYATIDAE, MYLIOBATIORMES) NA  
AMAZÔNIA COSTEIRA**

Dissertação apresentada à Universidade Federal do Pará, como parte das exigências do Programa de Pós-graduação em Biodiversidade e Conservação para obtenção do título de Mestre em Biodiversidade e Conservação.

Orientador(a): Dr(a). Janice Muriel Fernandes Lima da Cunha

ALTAMIRA

2023

1  
2  
3  
4  
5  
6  
7  
8  
9  
10  
11  
12  
13  
14  
15  
16  
17

**Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP) de acordo com ISBD**  
**Sistema de Bibliotecas da Universidade Federal do Pará**  
**Gerada automaticamente pelo módulo Ficat, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)**

---

F866m Freire, Isabela de Campos.  
Morfologia da dentição da arraia bicuda *Hypanus guttatus*  
(Bloch & Schneider, 1801) (Dasyatidae, Myliobatiformes) na  
Amazônia Costeira / Isabela de Campos Freire. — 2023.  
41 f. : il. color.

Orientador(a): Prof<sup>a</sup>. Dra. Janice Muriel Fernandes Lima da  
Cunha  
Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal do Pará,  
Campus Universitário de Altamira, Programa de Pós-Graduação  
em Biodiversidade e Conservação, Altamira, 2023.

1. Morfologia. 2. Dentição. 3. Dimorfismo sexual. 4.  
Amazônia costeira. 5. Chondrichthyes. I. Título.

CDD 578.77

---

18  
19

20  
21  
22  
23  
24  
25  
26  
27  
28  
29  
30  
31  
32  
33  
34  
35  
36  
37  
38  
39  
40  
41  
42  
43  
44  
45  
46  
47  
48  
49  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60  
61  
62  
63

ISABELA DE CAMPOS FREIRE

**MORFOLOGIA DA DENTIÇÃO DA ARRAIA BICUDA *HYPANUS GUTTATUS*  
(BLOCH & SCHNEIDER, 1801) (DASYATIDAE, MYLIOBATIORMES) NA  
AMAZÔNIA COSTEIRA**

Dissertação apresentada à Universidade Federal do Pará, como parte das exigências do Programa de Pós-graduação em Biodiversidade e Conservação para obtenção do título de Mestre em Biodiversidade e Conservação.

**Banca Examinadora:**

---

Dr. Leandro Melo de Sousa  
Examinador interno - Universidade Federal do Pará

---

Dra. Veronica Regina Lobato de Oliveira Bahia  
Examinadora interna - Universidade Federal do Pará

---

Dra. Flávia de Figueiredo Petean  
Examinadora externa - Instituto Tecnológico de Chascomús, Argentina

---

Dra. Aline Nayara Poscai  
Examinadora externa - Instituto Chico Mende de Conservação da Biodiversidade

---

Dr. João Paulo Capretz Batista da Silva  
Examinador externo - Universidade Federal da Paraíba

---

Dr. Luiz Antônio Wanderley Peixoto  
Examinador externo - Universidade Federal do Pará

---

Dr. Luís Fernando da Silva Rodrigues Filho  
Examinador externo - Universidade Federal Rural da Amazônia

64  
65  
66  
67  
68  
69  
70  
71  
72  
73  
74  
75  
76  
77  
78  
79  
80  
81  
82  
83  
84  
85  
86  
87  
88  
89  
90  
91  
92

Dedico este trabalho ao meu tio Celso Freire  
(*in memoriam*).

## AGRADECIMENTOS

93

94

95 Não tenho palavras suficientes para expressar minha gratidão a Deus por tudo o que  
96 Ele tem feito em minha vida. Sou grata por ter enviado seu único filho para morrer em meu  
97 lugar e perdoar meus pecados, para que eu fosse reconciliada com Ele e pudesse fazer parte de  
98 sua família.

99 Agradeço aos meus pais Renata e Henrique, agradeço por todo o amor, apoio e  
100 dedicação que sempre demonstraram em minha vida. Vocês são meus maiores exemplos,  
101 minha inspiração e motivação para continuar. Sou imensamente grata por tudo que fizeram e  
102 continuam fazendo por mim.

103 A minha orientadora, prof<sup>a</sup>. Janice Cunha, por sua orientação, apoio e conhecimentos  
104 valiosos compartilhados ao longo do desenvolvimento desta pesquisa. Sou grata por aceitar  
105 me orientar, pela paciência em ensinar e pelas demonstrações de cuidado.

106 A meus avós Sueli e Poty, que sempre participaram de todas as etapas da minha vida,  
107 me incentivando a seguir em frente. A minha avó Graça (*in memorian*), por ter sido um  
108 grande exemplo para mim. Por ter me dedicado tanto amor e carinho. Por sempre ter me  
109 apoiado e se alegrado pelas minhas conquistas.

110 A meus tios Valéria, Macêdo, Vanessa, Luciano, Rejane e João pelas inúmeras  
111 palavras de incentivo e por estarem sempre dispostos a ajudar. A meus tios Cláudio, Celso (*in*  
112 *memorian*) e Cleber, pelo encorajamento que sempre me deram ao longo da minha caminhada  
113 acadêmica.

114 Ao meu primo Jonathas, que se tornou um amigo mais chegado eu um irmão.  
115 Obrigada por me ouvir, me animar e sempre orar por mim.

116 As minhas amigas Gizele Leite e Taysa Sousa, pelas contribuições durante as coletas,  
117 por compartilharem comigo as alegrias das conquistas, por me incentivarem a persistir diante  
118 dos desafios e por estarem presentes ao meu lado nos momentos em que a simples companhia  
119 fazia toda a diferença.

120 Aos professores Marcus Domingues, Fábio Quinteiro e Anne Costa por todo o suporte  
121 que me concederam para o desenvolvimento desta pesquisa ao me receberem em seus  
122 laboratórios. Agradeço também pela experiência fundamental para minha formação  
123 acadêmica, proporcionada em conjunto com a professora Janice, que foi a oportunidade de  
124 vivenciar o Estágio Docência.

125 Aos professores, técnicos e colegas do Laboratório de Patologia Animal  
126 (LAPATO/UFPA Castanhal) pela parceria e auxílio nas etapas da realização da pesquisa.  
127 Agradeço em especial à Adriana Dias e ao professor Pedro Bezerra pelo acolhimento caloroso  
128 e por cederem generosamente seu tempo para me ensinar.

129 Aos professores Flavia Petean, João Paulo Capretz e Veronica Oliveira pelas valiosas  
130 contribuições ao participarem da banca de qualificação do projeto.

131 Ao professor Luiz Peixoto, pelo tempo dedicado a me ensinar e por me incentivar  
132 persistir na caminhada acadêmica em direção ao doutorado.

133 A prof<sup>a</sup>. Lais Brito, minha orientadora da graduação, pela oportunidade de participar  
134 do Grupo de Estudos de Melhoramento Genético Animal na Amazônia (MeGA), que me  
135 possibilitou dar meus primeiros passos na pesquisa científica.

136 Aos meus pastores Jorge e Shirley (Igreja Mensagem de Paz – Capanema/PA).  
137 Obrigada pelo trabalho incansável que realizam na GMP e por serem exemplos para a minha  
138 vida.

139 Ao Pr. Soares e Ir. Francy, meu profundo agradecimento pelo suporte na minha  
140 mudança para Bragança, pelo apoio na obtenção das raias, por sua generosidade em me  
141 receberem em sua casa e por suas orações.

142 Ao Ir. Felipe, líder da Rede Jovem (Assembleia de Deus – Bragança/PA), pelas  
143 palavras de encorajamento nos momentos mais desafiadores.

144 Aos demais colegas do Laboratório de Ictiologia e Socioambiental (LISA) e do  
145 Laboratório de Sistemática e Coevolução (LASCO), em especial, ao Renan Reis, pelo auxílio  
146 prestado em meus primeiros momentos no laboratório. Sua disposição em compartilhar  
147 conhecimentos, tirar dúvidas e oferecer apoio foram fundamentais para que eu me adaptasse e  
148 me sentisse acolhida nesse ambiente de pesquisa.

149 À minha melhor amiga Aline Karolaine, minha profunda gratidão por sempre estar ao  
150 meu lado e tentar me ajudar de alguma forma, por me apoiar e me incentivar desde o início da  
151 graduação. Obrigada pelos sete anos de amizade e companheirismo.

152 À minha amiga Jéssica Silva, por todo o apoio você me proporcionou durante todo o  
153 período do mestrado, e por sempre estar presente, mesmo de longe. Sua amizade e palavras de  
154 encorajamento foram um verdadeiro alento em momentos de desafios e incertezas.

155 Aos meus amigos Dayanne Martins, Márcia Sales, Railan Vasconcelos, Matheus  
156 Brito, Matheus Oliveira, Luis Felipe, Vinicius Rodrigues, Vinicius Oliveira e Cauã  
157 Fernandes, que me dão a honra de participarem da minha jornada. Deus manifesta seu amor e  
158 cuidado em minha vida através de vocês.

159 Agradeço à Leticia Melo, ao seu pai Luis Melo e sua família por me receberem em sua  
160 casa e por oferecerem seu auxílio precioso durante as coletas. Sua generosidade e disposição  
161 em compartilhar suas experiências sobre a pesca foram inestimáveis para o meu aprendizado e  
162 aprimoramento da pesquisa.

163 Ao Tiago Sousa e Elias Nunes pelo auxílio nos procedimentos de laboratório. Ao  
164 Diego, pelo auxílio prestado nos deslocamentos para as coletas. À equipe que realiza a  
165 limpeza do laboratório. Aos pescadores Antônio Paulo, Rumão, Gelson e Antônio, da Vila do  
166 Treme. À Denize e ao Pedro que me auxiliam na obtenção das raias em Flexeira. A todos que  
167 contribuíram de alguma forma para o desenvolvimento desta pesquisa.

168 À Fundação Amazônia de Amparo a Estudos e Pesquisas (FAPESPA) pela concessão  
169 da bolsa.

170 À Universidade Federal do Pará, por me dar a oportunidade de vivenciar a pesquisa.

171

172

173

174

175

176

177

178

179

180

181

182

183

184

185

186

187

188

189

190

191

192

193

194

195

196

*“Tem sido dito através dos tempos: sem sacrifício, não há vitória.”*

*- Transformers: O Último Cavaleiro*

## RESUMO GERAL

197

198

199 Diversas espécies de elasmobrânquios apresentam variação nos caracteres associados ao  
200 dimorfismo sexual secundário. O padrão de dentição é um dos atributos no qual observamos  
201 dimorfismo sexual secundário em várias espécies de vertebrados. Os batoides frequentemente  
202 possuem uma dentição semelhante a uma placa, porém com ampla heterogeneidade dentária  
203 que permitiu a ocupação de diversos nichos ecológicos. Nas espécies com dimorfismo sexual  
204 dentário, os machos desenvolvem dentes altamente cuspidados à medida que amadurecem, ao  
205 contrário das fêmeas, que mantêm sua dentição molariforme ao longo de toda a vida. *Hypanus*  
206 *guttatus* (Bloch & Schneider, 1801) é a espécie mais comum nas atividades de pesca na região  
207 Norte do Brasil, onde é influenciada pela foz do rio Amazonas, bem como na região costeira  
208 do Nordeste. Essa região apresenta variação sazonal dinâmica em termos de fornecimento de  
209 água doce e disponibilidade de nutrientes, o que pode condicionar as estratégias alimentares  
210 dessa espécie especialmente nas áreas estuarinas. Desta forma, o objetivo deste estudo foi  
211 identificar as variações morfológicas nos dentes das raias *Hypanus guttatus* na região costeira  
212 da Amazônia. Os espécimes foram obtidos com pescadores artesanais e nos currais de pesca  
213 nos municípios de Bragança, Quatipuru e Tracuateua, todos no estado do Pará. Utilizou-se a  
214 microscopia eletrônica de varredura para avaliar a morfologia da dentição e foi realizada a  
215 análise do conteúdo estomacal a fim de avaliar se variações no padrão de dentição poderiam  
216 estar relacionados com a preferência por diferentes itens alimentares. Os resultados indicaram  
217 que a dentição de *H. guttatus* apresenta diferenças morfológicas relacionadas ao sexo.  
218 Enquanto arraias machos imaturos e fêmeas possuíam dentes molariformes, sem cúspides  
219 desenvolvidas, com função esmagadora ou trituradora, a forma dos dentes se manteve  
220 uniforme em toda o arco mandibular, independentemente das regiões superior e inferior.  
221 Contudo, arraias machos maduros apresentaram uma heterodontia monognática, com dentes  
222 com cúspides alongadas na região sinfisária e uma transição gradual para dentes molariformes  
223 nas laterais, conforme evidenciado pela microscopia eletrônica de varredura. A análise do  
224 conteúdo estomacal não revelou diferenças na dieta entre os sexos ou em diferentes estágios  
225 da vida, uma vez que ambos se alimentavam de itens semelhantes. Portanto, apoiamos a  
226 hipótese recente de que o dimorfismo dentário nos machos maduros está relacionado ao  
227 comportamento reprodutivo de estabilização da nadadeira da fêmea durante a cópula. Além  
228 disso, sugerimos que os dentes dos machos não retornam ao tipo esmagador, como ocorre em  
229 outras espécies, pois observamos indivíduos maduros com dentição dimórfica ao longo de  
230 todo o período de amostragem, que se estendeu de agosto de 2022 a abril de 2023. Por isso,  
231 após atingir a maturidade sexual, os dentes da região sinfisária das arraias macho de *H.*  
232 *guttatus* permanecem com cúspides alongadas ao longo de toda a vida.

233 Palavras-chave: Amazônia, Chondrichthyes, heterodontia, dentes, dimorfismo, microscopia  
234 eletrônica de varredura.

235

236

237

## ABSTRACT

239 Throughout development, many elasmobranch species show variation in secondary  
240 characteristics associated with sexual dimorphism. Dental pattern is one of the structures  
241 exhibiting secondary sexual dimorphism in various vertebrate species. Batoids often possess a  
242 dental structure resembling a plate; however, within this superorder, there is a wide dental  
243 diversity that has enabled the occupation of diverse ecological niches. In cases of sexual  
244 dimorphism in dental features, males develop highly cuspidate teeth as they mature, in  
245 contrast to females, who maintain molariform teeth throughout their lives. *Hypanus guttatus*  
246 (Bloch & Schneider, 1801) is the most common species in fishing activities in the North and  
247 Northeast regions, influenced by the Amazon River mouth. This region exhibits dynamic  
248 seasonal variation in terms of freshwater influx and nutrient availability, which may affect the  
249 feeding strategies of this species, especially in the estuary. The aim of this study was to  
250 identify morphological variations in the teeth of *Hypanus guttatus* rays in the coastal region of  
251 the Amazon. Specimens were obtained through purchases and/or donations from artisanal  
252 fishermen and fish traps in the municipalities of Bragança, Quatipuru, and Tracuateua, in the  
253 state of Pará. Scanning electron microscopy was used to evaluate dental morphology, and  
254 stomach content analysis was performed to assess whether variations in dental pattern could  
255 be related to dietary preferences. The results indicated that the dental morphology of *H.*  
256 *guttatus* showed sexual dimorphism. While immature male and female rays had molariform  
257 teeth without developed cusps, the shape of the teeth remained consistent throughout the  
258 entire jaw, regardless of the upper and lower regions. However, mature male rays displayed  
259 monognathic heterodonty, with teeth exhibiting elongated cusps in the symphyseal region and  
260 a gradual transition to molariform teeth on the sides, as evidenced by scanning electron  
261 microscopy. Stomach content analysis did not reveal differences in diet between sexes or at  
262 different life stages, as both fed on similar items. Therefore, we support the recent hypothesis  
263 that dental dimorphism in mature males is related to the reproductive behavior of grasping the  
264 female's fin during copulation. Additionally, we suggest that male teeth do not revert to the  
265 crushing type, as seen in other species, as we observed mature individuals with dimorphic  
266 dentition throughout the sampling period, from August 2022 to April 2023. Instead, after  
267 reaching sexual maturity, the symphyseal region teeth of male *H. guttatus* rays retain  
268 elongated cusps throughout their entire lives.

269 Keywords: Amazon, Chondrichthyes, heterodontia, teeth, dimorphism, scanning electron  
270 microscopy.

271

272

273

274

275

278	<b>1 INTRODUÇÃO GERAL .....</b>	<b>12</b>
-----	---------------------------------	-----------

279	<b>2 OBJETIVOS GERAIS .....</b>	<b>15</b>
-----	---------------------------------	-----------

280	<b>3 REFERÊNCIAS.....</b>	<b>15</b>
-----	---------------------------	-----------

281	<b>CAPÍTULO I - MORFOLOGIA DA DENTIÇÃO DA ARRAIA BICUDA <i>HYPANUS</i></b>	
282	<b><i>GUTTATUS</i> (BLOCH &amp; SCHNEIDER, 1801) (DASYATIDAE, MYLIOBATIORMES)</b>	
283	<b>NA AMAZÔNIA COSTEIRA.....</b>	<b>16</b>

284	<b>CONCLUSÃO GERAL .....</b>	<b>40</b>
-----	------------------------------	-----------

285	<b>APÊNDICE A – LISTA DE AMOSTRAS ANALISADAS .....</b>	<b>41</b>
-----	--	-----------

## 290 1 INTRODUÇÃO GERAL

291

292 Os Chondrichthyes se caracterizam como uma das mais antigas linhagens de  
293 vertebrados, tendo surgido há cerca de 450 milhões de anos (IRISARRI *et al.*, 2017).  
294 Atualmente, essa classe abrange duas subclasses: Holocephali, composta pelas quimeras, e  
295 Elasmobranchii, que inclui tubarões e raias (COMPAGNO, 1990).

296 A subclasse dos elasmobrânquios está composta atualmente por mais de 1000  
297 espécies, destas cerca de 550 são representantes dos tubarões e aproximadamente 680 das  
298 raias (FRICKE; ESCHMEYER; VAN DER LAAN, 2023). Devido a muitos elasmobrânquios  
299 apresentarem características como crescimento lento, maturação sexual tardia, baixa  
300 fecundidade, longos períodos de gestação e alta longevidade, as populações deste grupo são  
301 altamente vulneráveis, dificultando o retorno ao seu tamanho populacional após terem sido  
302 afetadas pela atividade pesqueira intensa (DULVY *et al.*, 2014).

303 Os elasmobrânquios estão entre os peixes marinhos mais ameaçado do mundo  
304 (DAVIDSON; DULVY, 2017). Nas últimas décadas, houve um aumento significativo na  
305 pressão de pesca direcionada aos tubarões e raias em diversos países devido ao esgotamento  
306 ou restrições de manejo de recursos pesqueiros tradicionais e ao alto valor das nadadeiras,  
307 cuja demanda é crescente principalmente nos mercados asiáticos (CLARKE *et al.*, 2006;  
308 DULVY *et al.*, 2014).

309 Embora muitas espécies estejam avaliadas em alguma categoria de risco de extinção a  
310 nível nacional e/ou internacional, a ausência de dados pesqueiros, de desembarque ou  
311 exportação, associados ao desafio da identificação taxonômica dos registros de pesca  
312 disponíveis contribuem para que muitas espécies sejam sobrexploradas e, apresentem um  
313 histórico de declínios populacionais (SANTOS, 2022).

314 O grupo Batoidea, composto pelas raias, é considerado atualmente grupo irmão de  
315 todos os tubarões atuais (DOUADY *et al.*, 2003). Apresenta considerável diversidade  
316 morfológica e taxonômica, sendo o clado com maior número de espécies dentre os  
317 Condricthyes atuais (UNDERWOOD *et al.*, 2015; FRICKE; ESCHMEYER; VAN DER  
318 LAAN, 2023).

319 Embora não haja dúvida acerca do monofiletismo do clado, as relações filogenéticas  
320 dentro do grupo têm sido objeto de discussão (DOUADY *et al.*, 2003; LAST; NAYLOR;  
321 MANJAJI-MATSUMOTO, 2016). Recentemente, a família Dasyatidae foi revisada e, o  
322 gênero *Dasyatis* foi dividido em oito gêneros, dentre eles, o gênero *Hypanus* Rafinesque,

323 1818, também definido com base em dados moleculares (LAST; NAYLOR; MANJAJI  
324 MATSUMOTO, 2016).

325 De acordo com Petean, Naylor e Lima (2020), o gênero *Hypanus* está composto  
326 atualmente por nove espécies: *Hypanus americanus* (Hildebrand e Schroeder, 1928), *H.*  
327 *guttatus* (Bloch e Shneider, 1801), *H. sabinus* (Lesueur, 1824), *H. say* (Lesueur, 1817), *H.*  
328 *marinae* (Gomes, Rosa e Gadig, 2000), *H. longus* (Garman, 1880), *H. dipterurus* (Jordan e  
329 Gilbert, 1880), *H. rudis* (Günther, 1870) e *H. berthaltzae* Petean, Naylor e Lima, 2020.

330 Muitas espécies de elasmobrânquios desenvolvem dimorfismo sexual secundário de  
331 caracteres ao longo da ontogenia. Entre as estruturas que exibem dimorfismo sexual  
332 secundário, o polimorfismo no padrão de dentição ocorre em muitas espécies de vertebrados  
333 (HAYES; FREEDMAN; OXNARD, 1996; PY-DANIEL; COX FERNANDES, 2005;  
334 RANGEL *et al.*, 2016; STRAUBE; POLLERSPÖCK, 2020). O estudo da morfologia dentária  
335 dos elasmobrânquios pode contribuir para a diferenciação de espécies, pois possibilita  
336 estabelecer relações filogenéticas entre táxons fósseis e vivos e compreender estratégias  
337 alimentares ecológico-adaptativas (ADNET; CAPPETTA, 2001; DEAN *et al.*, 2017).

338 A espécie *Hypanus guttatus*, conhecida como “arraia bicuda”, se distribui ao longo da  
339 costa ocidental do Oceano Atlântico, desde o sul do Golfo do México até o sudeste do Brasil  
340 (LAST; NAYLOR; MANJAJI MATSUMOTO, 2016). É a espécie mais abundante nas  
341 pescarias da região Norte (RODRIGUES-FILHO *et al.*, 2020) e Nordeste (GIANETI *et al.*,  
342 2019). Foi avaliada no Brasil como Pouco Preocupante (LC) pelo ICMBio (ICMBIO/MMA,  
343 2016) e Quase Ameaçada na lista vermelha da IUCN (CARLSON *et al.*, 2020).

344 A espécie possui fecundidade baixa, de um a cinco embriões por gestação, que dura  
345 em torno de 5 meses (MELO, 2016). Os machos atingem a maturidade sexual com 5 anos e  
346 cerca de 41-46 cm de largura de disco (LD), enquanto as fêmeas se tornam maduras com 7  
347 anos e cerca de 50-56 cm LD. O tamanho médio ao nascimento é de 16 cm LD e os adultos  
348 podem atingir até 200 cm LD (GIANETI *et al.*, 2019).

349 Embora seja uma espécie marinha costeira, pode ser classificada como eurialina  
350 generalista por ser fisiologicamente capaz de tolerar uma ampla variação de salinidade,  
351 podendo utilizar ambientes estuarinos em uma fase da vida, normalmente para áreas de parto  
352 ou berçário (GRANT *et al.*, 2019).

353 Assim, considerando que a ocorrência desta espécie na região está sob a influência da  
354 foz do rio Amazonas, a qual apresenta variação sazonal dinâmica em relação ao aporte de  
355 água doce e disponibilidade de nutrientes, podendo influenciar nas estratégias alimentares, em

356 especial nesta região do estuário - este estudo pretende avaliar o padrão de variação  
357 morfológica da dentição de raias *H. guttatus* que ocorrem na Amazônia costeira.

358 A dentição dos elasmobrânquios é conhecida pela presença de múltiplas gerações de  
359 dentes que são trazidos para a superfície, onde se tornam funcionais e posteriormente são  
360 perdidos, seguindo um sistema de substituição contínua que permite a renovação dos dentes  
361 quebrados ou desgastados (APPLEGATE, 1965; SMITH *et al.*, 2013). Essa condição,  
362 conhecida como polifiodontia, é considerada a condição ancestral de todas as dentações de  
363 vertebrados (MOSS, 1972; RÜCKLIN *et al.*, 2012).

364 Enquanto os dentes de tubarões são tipicamente alongados e em forma de lâmina,  
365 adaptados para perfurar e serrar presas de corpo duro e macio, os dentes das raias não  
366 apresentam múltiplas cúspides distintas (UNDERWOOD *et al.*, 2015). Os batoides  
367 comumente apresentam dentição semelhante a uma placa, no entanto, dentro da superordem  
368 existe uma vasta diversidade dentária que possibilitou a ocupação de diversos nichos  
369 ecológicos (RASCH *et al.*, 2020).

370 Os dentes podem ser largos e planos, adaptados à durofagia, estreitos e delgados para a  
371 predação ativa ou até mesmo podem possuir tamanho reduzido em espécies que adotam uma  
372 dieta planctívora (UNDERWOOD *et al.*, 2015). Quando ocorre dimorfismo sexual dentário,  
373 os machos desenvolvem dentes altamente cuspidados à medida que amadurecem, ao contrário  
374 das fêmeas, que mantêm sua dentição molariforme ao longo de toda vida (FEDUCCIA;  
375 SLAUGHTER, 1974; KAJIURA; TRICAS, 1996; MCEACHRAN, 1977; TANIUCHI;  
376 SHIMIZU, 1993).

377 Destacamos a importância de investigar espécimes provenientes da região da foz do  
378 rio Amazonas, visto que nos estudos predominam espécimes coletadas nas regiões Nordeste e  
379 Sudeste do Brasil. O estudo da arcada dentária de espécimes coletados na região da foz do rio  
380 Amazonas poderá fornecer informações sobre potenciais sinapomorfias relevantes para  
381 estudos taxonômicos e filogenéticos, bem como sobre as estratégias alimentares e discussão  
382 sobre o uso dos habitats.

383 O gênero *Hypanus* foi delimitado recentemente com base em dados moleculares  
384 (LAST; NAYLOR; MANJAJI MATSUMOTO, 2016), ainda carece de estudos sistematizados  
385 sobre a morfologia das espécies, em especial de caracteres com dimorfismo sexual  
386 secundário. Somente a espécie *H. sabinus* teve a morfologia da arcada dentária descrita  
387 (KAJIURA; TRICAS, 1996).

388 Rodrigues-Filho *et al.* (2020) identificaram diferenças genéticas entre as populações  
389 que ocorrem na região Amazônica, indicando possíveis separações geográficas e/ou  
390 reprodutivas. Não é conhecido se estas diferenças correspondem a variações na morfologia e  
391 nos hábitos alimentares se comparadas a populações que ocorrem em outras regiões.

392 Além disto, embora já tenham sido realizados estudos acerca do conteúdo alimentar da  
393 espécie, não foram encontrados estudos referentes às populações da Amazônia costeira, onde  
394 existe uma complexidade de deltas e estuários, com grande diversidade ecológica e diversos  
395 fatores abióticos podem influenciar na alimentação e reprodução de raias do grupo. Por fim, a  
396 identificação dos itens alimentares pode auxiliar na compreensão de aspectos ecológicos ao  
397 longo do ciclo e área de vida, assim como a estrutura morfológica dos dentes pode fornecer  
398 informações considerando o panorama de dimorfismo sexual dentário investigado.

399

## 400 **2 OBJETIVOS GERAIS**

401

402 Reconhecer o padrão de variação morfológica da dentição de raias *Hypanus guttatus*  
403 na Amazônia costeira.

404

### 405 **Objetivos específicos**

406

- 407 - Descrever a morfologia das estruturas dentárias da espécie;
- 408 - Verificar a ocorrência de dimorfismo sexual dentário;
- 409 - Avaliar eventual relação entre alimentação e morfologia dentária ao longo das fases  
410 de desenvolvimento ontogenético amostradas.

411

## 412 **3 REFERÊNCIAS**

413 ADNET, S.; CAPPETTA, H. A palaeontological and phylogenetical analysis of squaliform  
414 sharks (Chondrichthyes: Squaliformes) based on dental characters. **Lethaia**, v.34, n.3, p.234-  
415 248, 2001.

416 APLEGATE, S. P. Tooth terminology and variation in sharks with special reference to the  
417 sand shark, *Carcharias taurus* Rafinesque. **Contributions in Science**, v.86, p.1-18, 1965.

418 CARLSON, J. *et al.* *Hypanus guttatus*. 2020. **The IUCN Red List of Threatened Species**  
419 **2020**. Disponível em: <<https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2020-3.RLTS.T44592A104125629.en>>. Acesso em: 01 jul. 2023.  
420

- 421 CLARKE, S. C. *et al.* Global estimates of shark catches using trade records from commercial  
422 markets. **Ecology letters**, v. 9, ed. 10, p. 1115-1126, 2006.
- 423 COMPAGNO, L. J. V. Alternative life-history styles of cartilaginous fishes in time and space.  
424 **Environmental Biology of Fishes**, 28:33–75, 1990.
- 425 DAVIDSON, L. N. K.; DULVY, N. K. Global marine protected areas to prevent extinctions.  
426 **Nature Ecology and Evolution**, v.1, n.40, p.1-6, 2017.
- 427 DEAN, N. M. *et al.* Large batoid fishes frequently consume stingrays despite skeletal  
428 damage. **Royal Society Open Science**, v.4, n.9, p.1-11, 2017.
- 429 DOUADY, C. J. *et al.* Molecular phylogenetic evidence refuting the hypothesis of Batoidea  
430 (rays and skates) as derived sharks. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v.26, n.2,  
431 p.215-221, 2003.
- 432 DULVY, N. K. *et al.* Extinction risk and conservation of the world's sharks and rays. **eLife**,  
433 v.3, p.1-34, 2014.
- 434 FEDUCCIA, A.; SLAUGHTER, B. H. Sexual dimorphism in skates (Rajidae) and its possible  
435 role in differential niche utilization. **Evolution**, v.28, n.1, p.164-168, 1974.
- 436 FRICKE, R.; ESCHMEYER, W. N.; VAN DER LAAN, R. (Eds). 2023. Eschmeyer's Catalog  
437 of Fishes: Genera, Species, References. Disponível em:  
438 <<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>>.  
439 Acesso em: 06 jul. 2023.
- 440 GIANETI, M. D. *et al.* Age structure and multi-model growth estimation of longnose stingray  
441 *Hypanus guttatus* (Dasyatidae: Myliobatoidei) from north-east Brazil. **Journal of Fish**  
442 **Biology**, v.94, p.481–488, 2019.
- 443 GRANT, M. I. *et al.* Categorising use patterns of non-marine environments by elasmobranchs  
444 and a review of their extinction risk. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, v.29, p. 689-710,  
445 2019.
- 446 HAYES, V. J.; FREEDMAN, L.; OXNARD, C. E. Dental sexual dimorphism and  
447 morphology in african colobus monkeys as related to diet. **International Journal of**  
448 **Primateology**, v. 17, p. 725–757, 1996.
- 449 ICMBIO/MMA. **Avaliação do risco de extinção dos elasmobrânquios e quimeras no**  
450 **Brasil: 2010–2012**. 2016. Disponível em:  
451 [https://www.icmbio.gov.br/cepsul/images/stories/biblioteca/download/trabalhos\\_tecnicos/pub](https://www.icmbio.gov.br/cepsul/images/stories/biblioteca/download/trabalhos_tecnicos/pub_2016_avalicao_elasmo_2010_2012.pdf)  
452 [\\_2016\\_avalicao\\_elasmo\\_2010\\_2012.pdf](https://www.icmbio.gov.br/cepsul/images/stories/biblioteca/download/trabalhos_tecnicos/pub_2016_avalicao_elasmo_2010_2012.pdf). Acesso em: 6 jul. 2023.
- 453 IRISARRI, I. *et al.* Phylotranscriptomic consolidation of the jawed vertebrate timetree.  
454 **Nature Ecology and Evolution**, v.1, p.1370–1378, 2017.
- 455 KAJIURA, S. M.; TRICAS, T. Seasonal dynamics of dental sexual dimorphism in the  
456 Atlantic stingray *Dasyatis sabina*. **Journal of Experimental Biology**, v.199, n.10, p.2297-  
457 2306, 1996.

- 458 LAST, P. R.; NAYLOR, G. J. P.; MANJAJI MATSUMOTO, B. M. A revised classification  
459 of the family Dasyatidae (Chondrichthyes: Myliobatiformes) based on new morphological  
460 and molecular insights. **Zootaxa**, v.4139, n.3, p.345-368, 2016.
- 461 MCEACHRAN, J. D. Reply to "sexual dimorphism in skates (rajidae)". **Evolution**, v.31, n.1,  
462 p.218-220, 1977.
- 463 MELO, A. C. M. **Biologia reprodutiva e pesca da raia *Dasyatis guttata* (Block &  
464 Schneider, 1801) (Elasmobranchii: Dasyatidae) na plataforma continental de  
465 Pernambuco, Brasil**. 2016. 96 p. Dissertação (Programa de Pós-Graduação em Recursos  
466 Pesqueiros e Aquicultura) - Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife, 2016.  
467 Disponível em: <<http://www.tede2.ufrpe.br:8080/tede2/handle/tede2/7082>>. Acesso em: 25  
468 fev. 2023.
- 469 MOSS, S. A. Tooth Replacement and Body Growth Rates in the Smooth Dogfish, *Mustelus*  
470 *canis* (Mitchill). **Copeia**, v.1972, p.808-811, 1972.
- 471 PETEAN, F. F.; NAYLOR, G. J. P.; LIMA, S. M. Q. Integrative taxonomy identifies a new  
472 stingray species of the genus *Hypanus* Rafinesque, 1818 (Dasyatidae, Myliobatiformes) from  
473 the Tropical Southwestern Atlantic. **Journal of Fish Biology**, v.97, p.1120–1142, 2020.
- 474 PY-DANIEL, L. H. R.; COX FERNANDES, C. Dimorfismo sexual em Siluriformes e  
475 Gymnotiformes (Ostariophysi) da Amazônia. **Acta Amazonica**, v. 35, ed. 1, p. 97 - 110,  
476 2005.
- 477 RANGEL, B. S. *et al.* Dental sexual dimorphism and morphology of *Urotrygon*  
478 *microphthalmum*. **Zoomorphology**, v. 135, p. 367-374, 2016.
- 479 RASCH, L. J. Development and regeneration of the crushing dentition in skates (Rajidae).  
480 **Developmental Biology**, v.466, n.1–2, p.59-72, 2020.
- 481 RODRIGUES FILHO, L. F. S. *et al.* Molecular identification of ray species traded along the  
482 Brazilian Amazon coast. **Fisheries Research**, v.223, 105407, p.1-10, 2020.
- 483 RÜCKLIN, M. *et al.* Development of teeth and jaws in the earliest jawed vertebrates. **Nature**,  
484 v.491, p.748–751, 2012.
- 485 SANTOS, P. R. S. **Avaliação e aprimoramento dos dados pesqueiros de elasmobrânquios  
486 no litoral sul de São Paulo, sudeste do Brasil**. 2022. 100 p. Tese (Doutorado em  
487 Biodiversidade de Ambientes Costeiros) - Instituto de Biociências, Universidade Estadual  
488 Paulista, São Vicente, 2022. Disponível em: <<http://hdl.handle.net/11449/237975>>. Acesso  
489 em: 19 abr. 2023.
- 490 SMITH, M. M. *et al.* Pattern formation in development of chondrichthyan dentitions: a  
491 review of an evolutionary model. **Historical Biology**, v.25, n.2, p.127-142, 2013.
- 492 STRAUBE, N.; POLLERSPÖCK, J. Intraspecific dental variations in the deep-sea shark  
493 *Etmopterus spinax* and their significance in the fossil record. **Zoomorphology**, v. 139, p.  
494 483–491, 2020.
- 495 TANIUCHI, T., SHIMIZU, M. Dental sexual dimorphism and food habits in the stingray  
496 *Dasyatis akajei* from Tokyo Bay, Japan. **Nippon Suisan Gakkaishi**, v.59, p.53-60, 1993.

497 UNDERWOOD, C. J. *et al.* Development and Evolution of Dentition Pattern and Tooth Order  
498 in the Skates And Rays (Batoidea; Chondrichthyes). **PLoS ONE**, v.10, n.4, p.1-19, 2015.

499

500 Este capítulo está formatado nas normas da revista Journal of Fish Biology, disponível em:  
501 <https://onlinelibrary.wiley.com/page/journal/10958649/homepage/forauthors.html>

502 Artigo 1

503 **MORFOLOGIA DA DENTIÇÃO DA ARRAIA BICUDA *HYPANUS GUTTATUS***  
504 **(BLOCH & SCHNEIDER, 1801) (DASYATIDAE, MYLIOBATIORMES) NA**  
505 **AMAZÔNIA COSTEIRA**

506

507

508 **MORFOLOGIA DA DENTIÇÃO DA ARRAIA BICUDA *HYPANUS GUTTATUS***  
509 **(BLOCH & SCHNEIDER, 1801) (DASYATIDAE, MYLIOBATIORMES) NA**  
510 **AMAZÔNIA COSTEIRA**

511

512 Isabela de Campos Freire<sup>1</sup>, Janice Muriel Fernandes Lima da Cunha<sup>1,2</sup>

513

514 <sup>1</sup> Programa de Pós Graduação em Biodiversidade e Conservação - PPGBC, Universidade  
515 Federal do Pará - UFPA, Altamira – PA, Brasil

516 <sup>2</sup> Programa de Pós-graduação em Biologia Ambiental, Instituto de Estudos Costeiros,  
517 Universidade Federal do Pará, Bragança-PA, Brasil

518

519 Autor correspondente

520 E-mail: [janice@ufpa.br](mailto:janice@ufpa.br)

521

522 Informações de financiamento

523 Coordenação Nacional de Pessoal do Ensino Superior - CAPES/MEC

524 Fundação Amazônia de Amparo a Estudos e Pesquisas - FAPESPA

525 Programa de Pós-graduação em Biodiversidade e Conservação - UFPA/Altamira

526

527

## RESUMO

528

529

530 A dentição da arraia bicuda *Hypanus guttatus* (Bloch & Schneider, 1801) apresenta  
531 morfologia sexualmente dimórfica, cujo polimorfismo tem se discutido se associado ao hábito  
532 alimentar ou ao comportamento reprodutivo. Estudamos a morfologia da arcada dentária de  
533 espécimes coletados na Amazônia costeira, registramos arraias machos imaturos e fêmeas  
534 com dentes molariformes, sem cúspides desenvolvidas, do tipo esmagador ou triturador. A  
535 forma dos dentes se mantém ao longo de toda a mandíbula e não difere nas regiões superior e  
536 inferior. Porém, arraias machos maduros apresentam heterodontia monognática, dentes com  
537 cúspides alongadas na região sinfisária e com transição gradual para dentes molariformes nas  
538 laterais, evidenciado por microscopia eletrônica de varredura. Por sua vez, a análise de  
539 conteúdo estomacal não registrou diferenças na dieta, composta por itens alimentares  
540 semelhantes em ambos os sexos, nos diferentes estágios da vida. Por isso, apoiamos a  
541 hipótese de autores recentes de que o dimorfismo dentário em machos maduros estaria  
542 relacionado ao comportamento reprodutivo de agarrar a nadadeira da fêmea no momento da  
543 cópula. Ainda sugerimos que os dentes dos machos não retornem ao tipo esmagador como  
544 ocorre em outras espécies, uma vez que registramos indivíduos maduros com dentição  
545 dimórfica em todo o período de amostragem, de agosto de 2022 a abril de 2023. Ao invés  
546 disto, após atingir a maturidade sexual, os dentes da região sinfisária das arraias macho de *H.*  
547 *guttatus* se mantêm com cúspides pronunciadas ao longo de toda a vida.

548 Palavras chave: Amazônia, Chondrichthyes, heterodontia, dentes, dimorfismo, microscopia  
549 eletrônica de varredura.

550

551

552 **ABSTRACT**

553

554 The dentition of the longnose stingray *Hypanus guttatus* (Bloch & Schneider, 1801) presents  
555 sexually dimorphic morphology, whose polymorphism has been discussed whether associated  
556 with feeding habits or reproductive behavior. We studied the morphology of the dental arch of  
557 specimens collected in the coastal Amazon, recording immature male rays and females with  
558 molariform teeth, without developed cusps, of the crushing or grinding type. The shape of the  
559 teeth remains consistent along the entire jaw and does not differ in the upper and lower  
560 regions. However, mature male rays exhibit monognathic heterodonty, with elongated cusps  
561 in the symphyseal region and a gradual transition to molariform teeth on the sides, as  
562 evidenced by scanning electron microscopy. Conversely, the analysis of stomach contents did  
563 not show differences in the diet, composed of similar food items in both sexes, at different  
564 stages of life. Therefore, we support the hypothesis of recent authors that dental dimorphism  
565 in mature males may be related to the reproductive behavior of grasping the female's fin  
566 during copulation. We also suggest that the teeth of males do not revert to the crushing type,  
567 as observed in other species, since we recorded mature individuals with dimorphic dentition  
568 throughout the sampling period, from August 2022 to April 2023. Instead, after reaching  
569 sexual maturity, the teeth in the symphyseal region of male *H. guttatus* rays would maintain  
570 pronounced cusps throughout life.

571

572 Keywords: Amazon, Chondrichthyes, heterodonty, teeth, dimorphism, scanning electron  
573 microscopy.

574

575

576

577

578

579

580

## 581 1 INTRODUÇÃO

582

583 Ao longo de sua extensa trajetória evolutiva, os elasmobrânquios desenvolveram  
584 diversas características morfológicas que lhes possibilitaram explorar diferentes nichos  
585 ecológicos (Türtscher *et al.*, 2022). Uma das principais características do grupo é a  
586 polifiodontia, que consiste na substituição contínua dos dentes ao longo da vida. Os dentes se  
587 desenvolvem ao longo da superfície interna da cartilagem do maxilar e avançam na direção  
588 labial como uma esteira até alcançar a posição oclusal, onde se tornam funcionais, sofrem  
589 desgaste durante a alimentação e continuam a se mover até serem perdidos e substituídos  
590 (Moss, 1972).

591 A substituição dentária contínua em elasmobrânquios permite que ocorram alterações  
592 na morfologia destas estruturas ao longo de todo o ciclo de vida. Enquanto muitos vertebrados  
593 apresentam dentição homodonte, em que os dentes não apresentam variação morfológica,  
594 grande parte dos elasmobrânquios exibe heterodontia, em que os dentes de uma única espécie  
595 podem variar em forma e tamanho (Welton e Farish, 1993).

596 Compagno (1970) definiu quatro principais padrões de heterodontia conhecidos em  
597 elasmobrânquios. A heterodontia monognática descreve mudanças na morfologia dentária ao  
598 longo do mesmo maxilar. Heterodontia dignática refere-se a diferenças dentárias entre os  
599 maxilares superior e inferior. Heterodontia ontogenética é caracterizada por mudanças na  
600 morfologia dos dentes ao longo do ciclo de vida, que ocorre à medida que o animal cresce. Já  
601 a heterodontia sexual ocorre quando dentes em posições semelhantes apresentam diferenças  
602 morfológicas entre machos e fêmeas da mesma espécie e estágio ontogenético.

603 Muitas espécies de elasmobrânquios desenvolvem diferenças entre machos e fêmeas  
604 em caracteres sexuais secundários ao longo da ontogenia. Apesar de o conceito de dimorfismo  
605 sexual ser conhecido na literatura há um período consideravelmente longo, foi recentemente  
606 que estudos com maior aprofundamento nas diferenças nas características com base no sexo  
607 foram relatados neste grupo (Gayford, 2023).

608 O dimorfismo sexual dentário é conhecido em uma grande variedade de  
609 elasmobrânquios, e possivelmente está presente na maioria das espécies de batóides. Os  
610 dentes podem ser largos e planos, adaptados à durofagia, estreitos e delgados para a predação  
611 ativa ou até mesmo podem ser reduzidos e não funcionais para alimentação em espécies que  
612 adotam uma dieta planctívora (Underwood *et al.*, 2015).

613 Quando ocorre dimorfismo, machos adultos desenvolvem dentes com cúspides  
614 pronunciadas sazonal ou permanentemente, enquanto machos juvenis e fêmeas adultas  
615 mantêm a dentição achatada (Taniuchi e Shimizu, 1993; Kajiura e Tricas, 1996; Delpiani *et*  
616 *al.*, 2017; Brum-Neto e Lucena, 2020).

617 É possível que a evolução da morfologia dentária seja direcionada para aumentar a  
618 eficiência alimentar. Foi sugerido que as diferenças na morfologia dos dentes de  
619 elasmobrânquios podem estar relacionadas às suas estratégias alimentares específicas e  
620 permitam que os indivíduos de sexos diferentes se alimentem de itens alimentares distintos  
621 (Moss, 1977; Bigelow e Schroeder, 1953).

622 Acredita-se que a função dos dentes em elasmobrânquios não está restrita à  
623 alimentação, mas também ofereça uma vantagem reprodutiva, aumentando a capacidade do  
624 macho de agarrar a nadadeira peitoral da fêmea durante o acasalamento (Young, 1993;  
625 Kajiura e Tricas, 1996).

626 No presente estudo, avaliamos a ocorrência de variação morfológica da dentição de  
627 raias *Hypanus guttatus* que ocorrem na Amazônia costeira, região que está sob a influência da  
628 foz do rio Amazonas, a qual apresenta variação sazonal dinâmica em relação ao aporte de  
629 água doce e disponibilidade de nutrientes, podendo influenciar nas estratégias alimentares, em  
630 especial nesta região do estuário.

631 A espécie *Hypanus guttatus* (Bloch e Schneider, 1801), conhecida como “arraia  
632 bicuda” pertence à família Dasyatidae, que abrange atualmente 99 espécies válidas e  
633 representa cerca de 40% dos Myliobatiformes (Fricke *et al.*, 2023). Tem sua distribuição  
634 registrada ao longo da costa ocidental do Oceano Atlântico, desde o sul do Golfo do México  
635 até o sudeste do Brasil, bem como nas ilhas do Caribe (Carlson *et al.*, 2020).

636 Durante muito tempo, *H. guttatus* foi registrada como fauna acompanhante em  
637 diversas pescarias (Pinheiro e Frédou, 2004; Carmona *et al.*, 2008; Tagliafico *et al.*, 2013;  
638 Gianeti *et al.*, 2019a; Rodrigues-Filho *et al.*, 2020), no entanto, a espécie, que antes era  
639 descartada, atualmente é alvo da pesca artesanal e semi-industrial no norte e nordeste do  
640 Brasil (Feitosa *et al.*, 2021). Na região amazônica, é encontrada com frequência nos mercados  
641 municipais e portos de desembarque pesqueiro (Rodrigues-Filho *et al.*, 2020).

642 *H. guttatus* está classificada como Quase Ameaçada pela Lista Vermelha da IUCN  
643 (Carlson *et al.*, 2020) e no Brasil, seu estado de conservação é considerado Pouco  
644 Preocupante pelo ICMBio (ICMBio/MMA, 2016), apesar de integrar a lista de espécies de

645 captura acidental previsível que podem ser comercializadas sem restrições (Portaria  
646 MPA/MMA, 01/2015).

647 O conhecimento da morfologia dos dentes de elasmobrânquios é crucial para a  
648 compreensão da diversidade taxonômica de grupos fósseis, tendo em vista que o registro  
649 fóssil de elasmobrânquios é constituído em grande parte por dentes isolados (Türtscher *et al.*,  
650 2022; Jambura *et al.*, 2023).

651 O objetivo do presente estudo foi reconhecer o padrão de variação morfológica da  
652 dentição de raias *Hypanus guttatus* na Amazônia costeira. Por meio da microscopia eletrônica  
653 de varredura, foi possível descrever a morfologia das estruturas dentárias da espécie e  
654 verificar a ocorrência de dimorfismo sexual dentário. Análises adicionais dos itens  
655 alimentares encontrados no estômago das raias foram realizadas a fim de compreender se há  
656 relação entre a composição da dieta e morfologia dentária ao longo da ontogenia.

657

658

## 659 2 MATERIAL E MÉTODOS

660

### 661 Amostragem

662

663 Foram obtidas 33 raias da espécie *Hypanus guttatus* (Tabela 1) por meio da compra  
664 e/ou doação de pescadores artesanais e currais de pesca nos municípios de Bragança,  
665 Quatipuru e Tracuateua, no estado do Pará (Figura 1), no período de agosto de 2022 a abril de  
666 2023, sob licença SISBIO nº 87785-1.

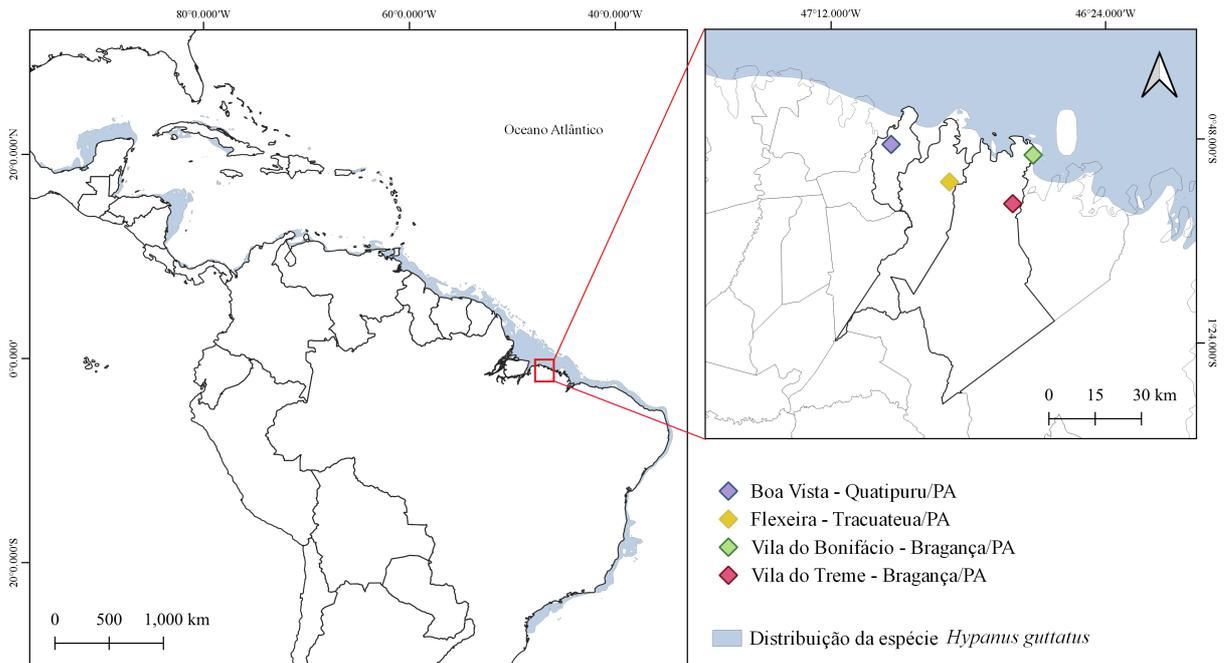
667

668 Tabela 1 – Quantidade de indivíduos da espécie *Hypanus guttatus* (Bloch & Schneider, 1801) amostrados por  
669 localidade e tipo de pesca.

Município	Local	Informações	Pesca	Amostras
Bragança	Vila do Bonifácio/Pescadores	Zona de praia na foz do rio Caeté, margem esquerda	Curral	6
Bragança	Vila do Treme	Margem direita do baixo rio Caeté	Espinhel	19
Quatipuru	Boa Vista	Margem direita da Baía do Japerica	Espinhel	1
Tracuateua	Flexeira	Margem esquerda do Rio Tracuateua	Espinhel	7

670

671



672

673 Figura 1 – Distribuição de *Hypanus guttatus* (Bloch & Schneider, 1801) segundo Carlson *et al.* (2020), com  
 674 destaque para os locais de desembarque dos espécimes utilizados no estudo na regiões mais internas e externas  
 675 dos estuários na Amazônia costeira.

676

677 Os animais foram adquiridos inteiros ou somente a parte central, referida pelos  
 678 pescadores locais como “cumieira”, comumente descartada após o corte das nadadeiras  
 679 peitorais, estas destinadas a comercialização. Todas as amostras foram obtidas de espécimes  
 680 desembarcados e comercializados em portos ou mercados locais e, portanto, nenhum animal  
 681 foi morto pelos pesquisadores especificamente para este estudo. Sendo assim, a Comissão de  
 682 Ética no Uso de Animais (CEUA) da Universidade Federal do Pará (UFPA) dispensou o  
 683 referido projeto de pesquisa da necessidade de licença.

684 Os espécimes obtidos inteiros foram medidos com ictiômetro em base de madeira e  
 685 fita métrica. A principal medida foi a largura de disco (LD). A determinação do estágio de  
 686 maturidade sexual das fêmeas foi realizada com base nas características macroscópicas de  
 687 desenvolvimento gonadal e dos machos, com base no tamanho e rigidez do cláster.

688 Os exemplares foram mantidos no Laboratório de Ictiologia e Socioambiental (LISA)  
 689 na Universidade Federal do Pará, Instituto de Estudos Costeiros, campus de Bragança, e  
 690 fixados em solução de formaldeído 10%.

691

## 692 Terminologia anatômica

693

694 A descrição dos dentes segue Moss (1977) e Cappetta (1987). A terminologia pra  
695 descrever a posição dos dentes baseia-se em Underwood *et al.* (2015). Proximal refere-se à  
696 posição mais próxima da articulação de cartilagens mandibular e distal refere-se à posição  
697 mais distante a referida articulação. Neste estudo, essas posições são referidas também como  
698 laterais e sínfise, respectivamente. Os termos labial e lingual referem-se, respectivamente, ao  
699 lado voltado para superfície externa do corpo e região interna da cavidade bucal (Welton e  
700 Farish, 1993).

701 A descrição anatômica da estrutura bucal segue Welton e Farish (1993), em que o  
702 maxilar corresponde à cartilagem do palatoquadrado, enquanto o mandibular, à cartilagem de  
703 Meckel.

704

### 705 **Morfologia da dentição**

706

707 Foi realizada a remoção da cabeça dos espécimes de raias por meio de corte  
708 transversal e em seguida, a arcada dentária foi removida. Os tecidos moles dos lados labial e  
709 lingual ao redor das arcadas dentárias foram removidos com bisturi e a limpeza dos dentes foi  
710 realizada com detergente, água oxigenada de 10 e 20 volumes e uma escova de dentes de  
711 cerdas macias. Foi realizada a desidratação em série crescente de etanol (70 a 100%) e em  
712 seguida, as amostras foram secas em estufa de secagem a 60° por aproximadamente 1 hora.

713 As partes superior e inferior foram separadas e cada uma foi cortada em três partes:  
714 lateral direita, sínfise e lateral esquerda. As amostras foram montadas em *stubs* de alumínio  
715 aderidas nestes por fita carbônica, metalizadas com íons de ouro e vistas em microscópio  
716 eletrônico de varredura JEOL JCM-6000 Plus.

717 As fotografias macroscópicas foram obtidas com o auxílio de estereomicroscópio  
718 LEICA M205A com câmera digital LEICA DFC295 acoplada, utilizando procedimento de  
719 automontagem, implementado por imagens multifocais obtidas separadamente, combinadas  
720 com o auxílio do módulo LEICA LAS *Montage* e editadas via Adobe Photoshop CS6.

721 Os equipamentos MEV JEOL JCM-600 Plus e LEICA M205A foram utilizados de  
722 acordo com os protocolos dos fabricantes e, instruções de uso da Estação Multiusuário de  
723 Imagens Macroscópicas e Microscópicas (EMULTIMAGEM) da Universidade Federal do  
724 Pará, Instituto de Estudos Costeiros, campus de Bragança.

725

### 726 **Análise de conteúdo estomacal**

727

728 Os estômagos de uma subamostra de 7 fêmeas e 8 machos foi removido por meio de  
729 um corte com bisturi na região anterior ligada ao esôfago, e um corte posterior onde se  
730 conecta ao intestino, e lacrado nas duas pontas com barbante ou braçadeiras para fixação em  
731 solução de formaldeído 10% tamponado. Para garantir que o conteúdo fosse preservado de  
732 forma eficiente, foi utilizada uma seringa com agulha de 1,20 x 40 mm para injetar a solução  
733 fixadora no interior do órgão. Quando possível, o estômago foi aberto imediatamente e seu  
734 conteúdo foi fixado separadamente.

735 Após a abertura do estômago através de uma incisão de ponta a ponta, o órgão foi  
736 lavado em água corrente e seu conteúdo foi retido em peneira de malha 0,1 cm e analisado ao  
737 microscópio estereoscópio para identificação dos itens alimentares até o menor nível  
738 taxonômico que o grau de digestão permitiu.

739

### 740 3 RESULTADOS

741

742 Foram obtidas 15 fêmeas, sendo sete imaturas e oito maduras. Além disso, foram  
743 coletados 18 machos, sendo nove imaturos e os outros nove em estágio maduro. A largura de  
744 disco (LD) das fêmeas variou de 218 a 655 mm, enquanto de machos variou de 165 a 561  
745 mm. No entanto, estas medidas puderam ser realizadas somente em 11 espécimes que foram  
746 obtidos inteiros (Tabela 2, Figura 2).

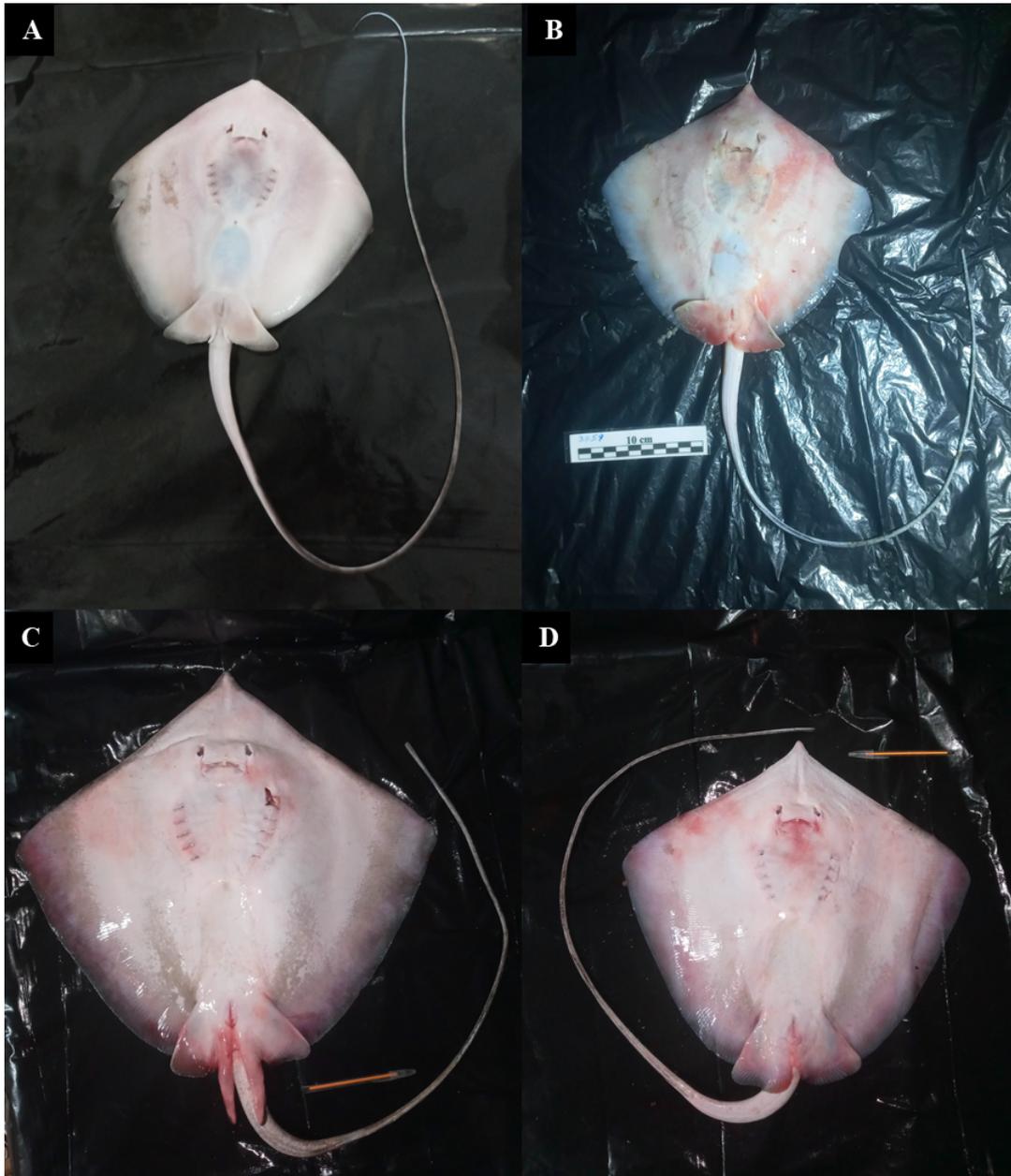
747

748 Tabela 2 – Largura de disco de indivíduos da espécie *Hypanus guttatus* (Bloch & Schneider, 1801) coletados  
749 inteiros classificados por sexo e estágio de maturidade sexual.

Largura de disco (mm)	Macho		Fêmea	
	Imaturo	Maduro	Imaturo	Maduro
Mínimo	165	458	218	624
Máximo	351	561	492	655
Média	231	509.50	354.75	639.50
Desvio padrão	104.10	72.83	112.33	21.92
N	3	2	4	2

750 N – quantidade de espécimes

751



752

753 Figura 2 – Vista ventral de exemplares de *Hypanus guttatus* (Bloch & Schneider, 1801). A. Macho com 165 mm  
 754 de LD, pesca de espindel no estuário do rio Taperaçu (Flexeira, Tracuateua – PA, Setembro/2022). B. Fêmea  
 755 com 218 mm de LD, pesca em curral na zona de praia na Vila dos Pescadores (Bragança – PA, Março/2023). C.  
 756 Macho com 561 mm de LD, pesca de espindel no estuário do rio Taperaçu (Flexeira, Tracuateua – PA,  
 757 Setembro/2022). D. Fêmea com 655 mm de LD, pesca de espindel no estuário do rio Taperaçu (Flexeira,  
 758 Tracuateua – PA, Setembro/2022).

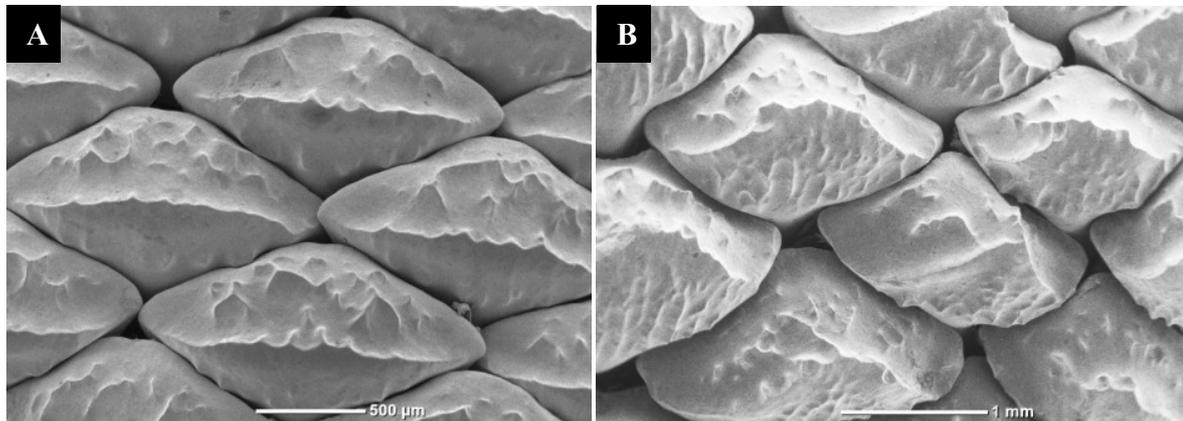
759

## 760 **Morfologia dentária**

761

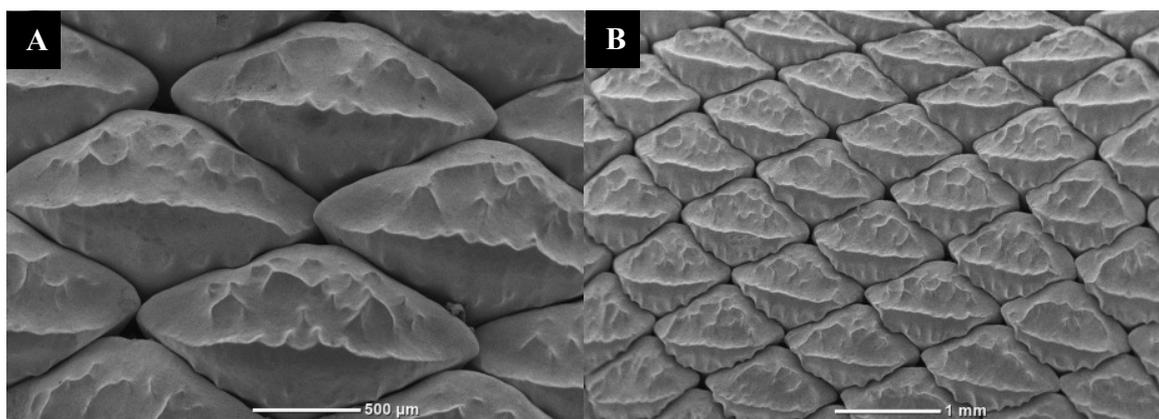
762 As fêmeas possuem dentes molariformes (Figura 3), com aparência de pavimento,  
 763 apropriados para esmagar e triturar. São achatados, sem cúspide, com a coroa em forma de  
 764 losango e margens arredondadas. A morfologia dos dentes não varia quer seja na região da  
 765 sínfise, das laterais ou mesmo entre as regiões de dentes superior e inferior, não havendo

766 heterodontia monognática ou dignática em fêmeas imaturas ou maduras. Por sua vez, a  
767 quantidade de fileiras de dentes é maior associadas a cartilagem de Meckel e um maior  
768 número de dentes é encontrado na região sinfisária.  
769



770  
771 Figura 3 – Padrão de dentição na região distal maxilar de fêmeas de *Hypanus guttatus* (Bloch & Schneider,  
772 1801) em diferentes fases reprodutivas na Amazônia Costeira. Imagens obtida por Microscopia Eletrônica de  
773 Varredura (MEV). A. fêmea imatura, B. fêmea madura. Escala: A. 500 µm, B. 1 mm.  
774

775 Os exemplares machos imaturos avaliados apresentaram dentes semelhantes aos das  
776 fêmeas, com formato achatado sem cúspide e coroa em forma de losango e margens  
777 arredondadas (Figura 4). Não foram observadas diferenças na morfologia dos dentes ao longo  
778 do mesmo maxilar, nem entre as regiões superior e inferior. No entanto, na região distal a  
779 altura da mandíbula era notavelmente maior que da maxila (palatoquadrado), por isso,  
780 apresentou maior número de fileiras de dentes.  
781

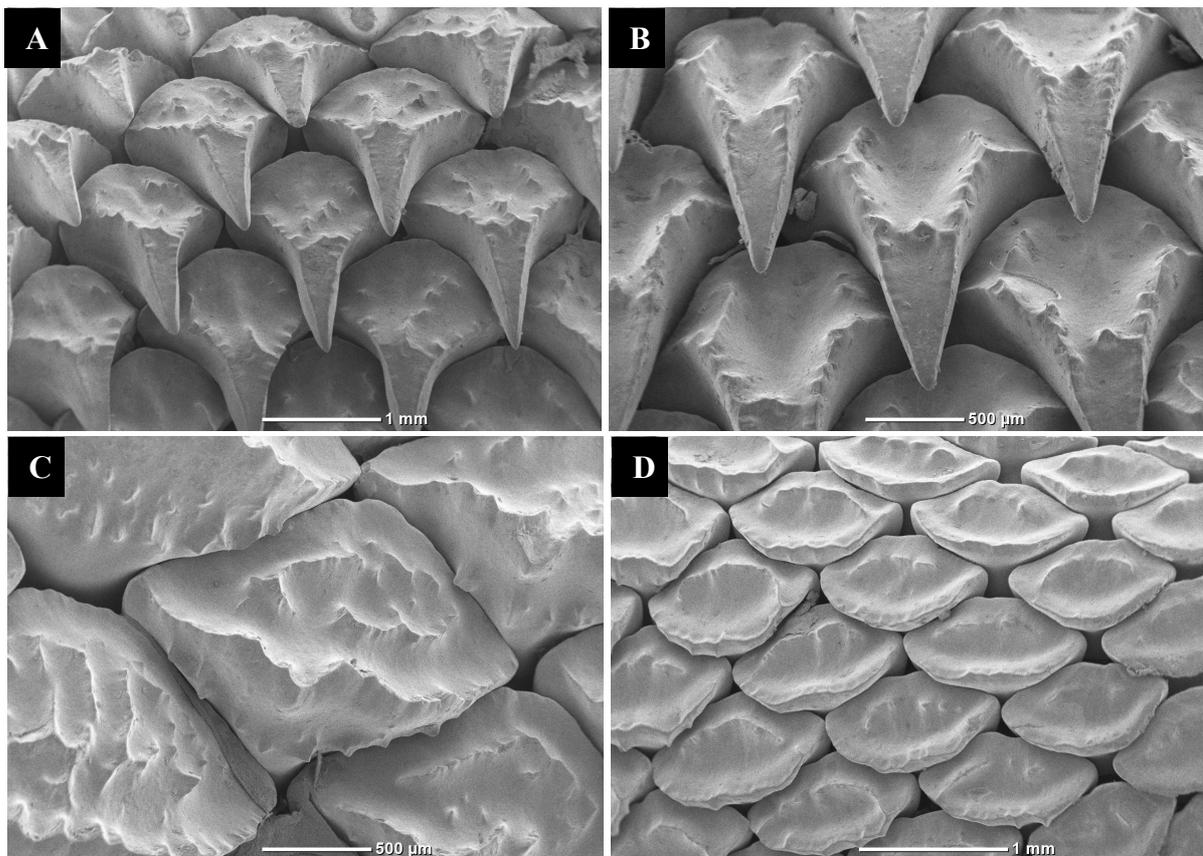


782  
783 Figura 4 – Morfologia dos dentes na região distal da mandíbula de exemplar macho imaturo de arraia *Hypanus*  
784 *guttatus* (Bloch & Schneider, 1801) (Dasyatidae) da Amazônia costeira, via microscopia eletrônica de varredura  
785 (MEV): A) sínfise superior, B) sínfise inferior. Escala: A. 500 µm, B. 1 mm.

786

787 Os exemplares machos maduros apresentaram heterodontia monognática, com  
788 variação na morfologia dentária ao longo da mandíbula. Na região da sínfise, os dentes  
789 exibem cúspides pontiagudas e alongadas em formato triangular inclinadas na direção lingual.  
790 Esse formato de dente é adequado para agarrar durante o comportamento reprodutivo. Nas  
791 laterais da mandíbula, os dentes são molariformes tanto em machos imaturos quanto em  
792 fêmeas (Figuras 5,6).

793



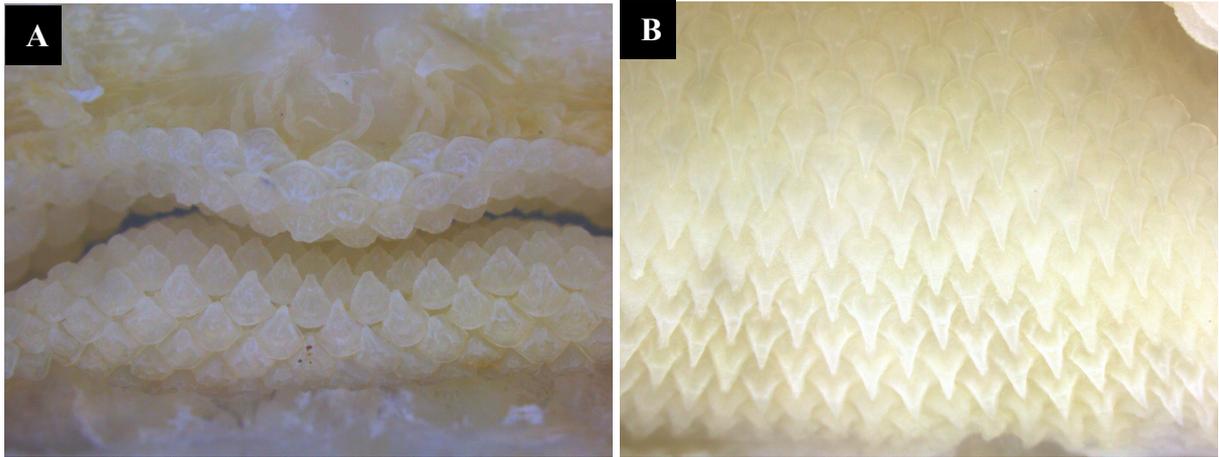
794

795

796 Figura 5 - Variação da dentição na região da sínfise mandibular, de exemplares machos adultos da arraia  
797 *Hypanus guttatus* (Bloch & Schneider, 1801) (Dasyatidae) da Amazônia costeira, via microscopia eletrônica de  
798 varredura (MEV). A. Dentes cuspidados de macho adulto na região sinfisária superior; B. Dentes cuspidados de  
799 macho adulto na região sinfisária inferior; C. Dentes achatados na região proximal da cartilagem do  
800 palatoquadrado de macho adulto; D. Dentes achatados na região proximal da cartilagem de Meckel de macho  
801 adulto. Escala: A, C. 500  $\mu\text{m}$ ; B, D. 1 mm.

802

803



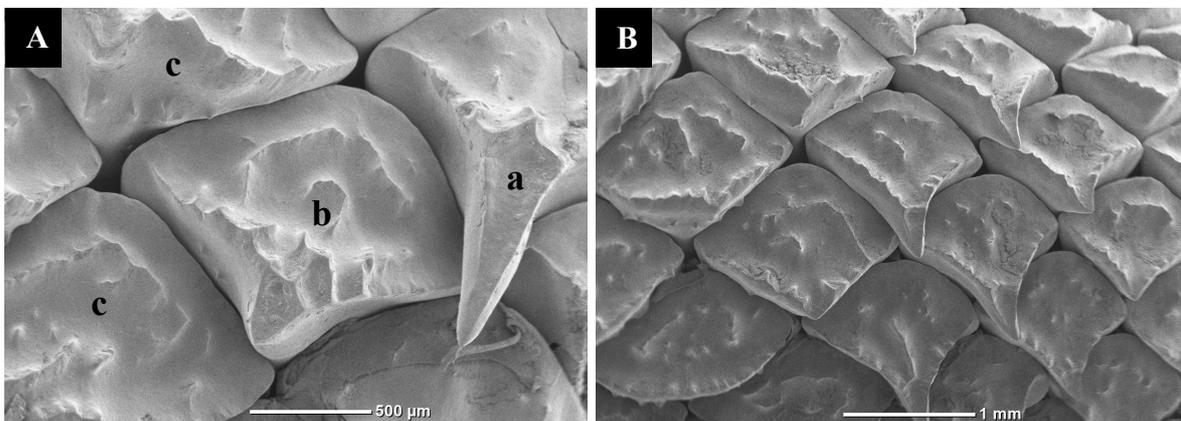
804

805 Figura 6 - Morfologia e distribuição dos dentes de exemplar macho adulto na região do lábio e região interna da  
 806 mandíbula (cartilagem de Meckel) da arraia bicuda *Hypanus guttatus*(Bloch & Schneider, 1801) (Dasyatidae) da  
 807 Amazônia costeira. Fotografia em microscópio estereoscópico. A. Morfologia dos dentes na região labial de  
 808 macho maduro, B. dentes com cúspides afiadas na mandíbula inferior.

809

810 Uma transição gradual meso-distal ocorre no formato dos dentes desde a sínfise em  
 811 direção às fileiras de dentes laterais, em que os dentes exibem cúspides de tamanho  
 812 intermediário até se tornarem achatados e sem cúspide na região lateral. Nesta região, entre os  
 813 dentes molariformes, é possível observar alguns dentes com cúspides pronunciadas ou em  
 814 formato intermediário (Figura 7).

815



816

817 Figura 7 - Região de transição no formato dos dentes desde a sínfise até região lateral da mandíbula, em  
 818 exemplar macho maduro de arraia da espécie *Hypanus guttatus* (Bloch & Schneider, 1801) (Dasyatidae). A.  
 819 Dentes com diferentes formas em transição entre a região distal e a região proximal da mandíbula, em que: a.  
 820 dente com cúspide alongada em formato típico da região da sínfise; b. dente com formato intermediário, com  
 821 cúspide menos alongada e a maior porção do dente com forma mais achatada; c. dentes molariformes na região  
 822 proximal, semelhantes aos de machos juvenis e fêmeas; B. lateral esquerda mostrando dentes com cúspides  
 823 pronunciadas na região proximal entre dentes com forma molariforme Barras de escala: A. 500 µm, B. 1 mm.

824

## 825 Conteúdo estomacal

826

827           Caracterizamos o conteúdo estomacal de 15 exemplares de raias *Hypanus guttatus*  
828 obtidos por dois tipos de coletas (curral e espinhel), em três localidades na Amazônia costeira.  
829 As localidades compreenderam a região mais interna do estuário do rio Caeté (pesca de  
830 espinhel na Vila do Treme, Bragança - PA), a região do estuário do rio Taperaçu (pesca de  
831 espinhel na vila Flexeira, Tracuateua - PA) e região de praia na zona de foz (currais na vila  
832 dos Pescadores/Ajuruteua, Bragança - PA). A análise inicial do conteúdo estomacal resultou  
833 14 estômagos com conteúdo e um exemplar com estômago esvaziado. Destes, 13  
834 apresentaram conteúdo semi digerido e 1 com conteúdo totalmente digerido, não sendo  
835 possível realizar a identificação dos itens alimentares.

836

837 Tabela 3 – Itens alimentares registrados nos estômagos de raias *Hypanus guttatus* (Bloch & Schneider, 1801),  
838 exemplares foram agrupados por sexo, localidade, estágio de maturidade sexual e tipos de itens alimentares.

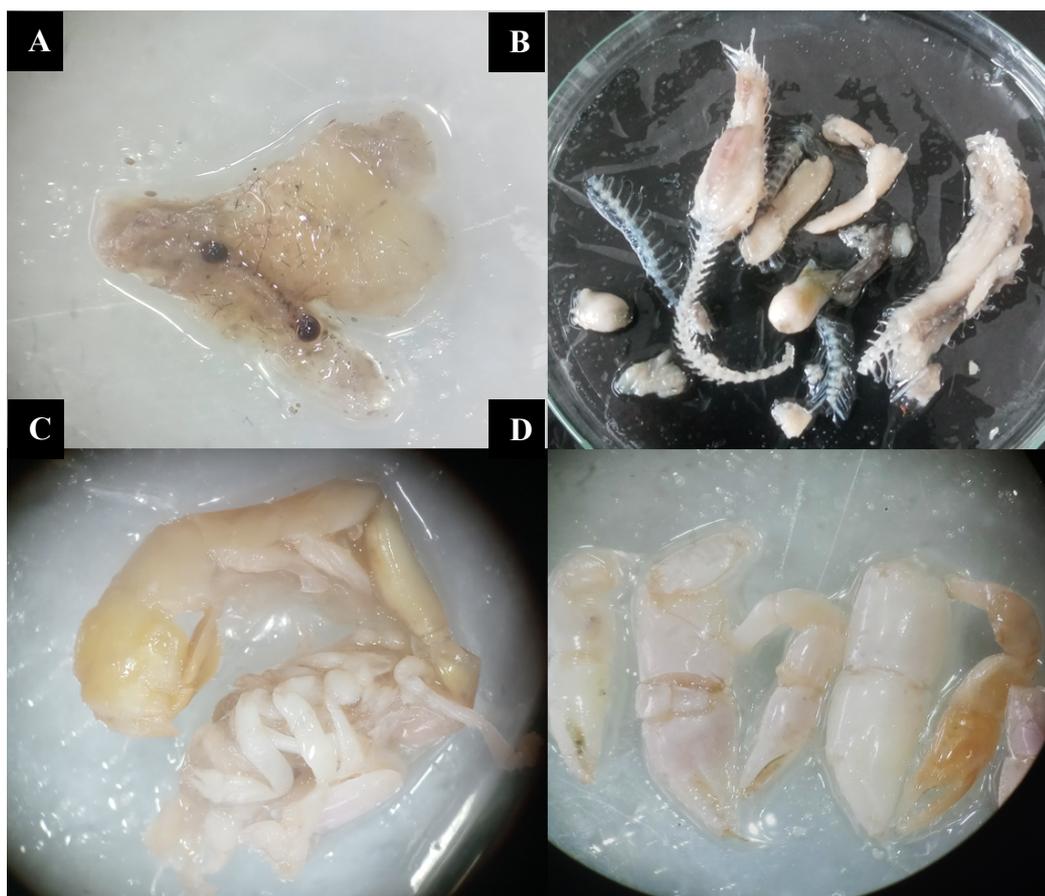
Sexo	Local	Estágio	N	SI	VA	Crustáceos	Peixes
<b>Fêmea</b>							
	Flexeira	Imatura	2			X	
	Vila do Bonifácio	Imatura	2	X		X	
	Vila do Treme	Madura	3		X	X	
<b>Macho</b>							
	Vila do Bonifácio	Imaturo	2			X	
		Maduro	1			X	
	Vila do Treme	Imaturo	1				X
		Maduro	4				X

839 N – Quantidade de espécimes; SI – sem identificação; VA – vazio

840

841           Registramos fêmeas imaturas e maduras com itens alimentares compostos  
842 exclusivamente por crustáceos da ordem Decapoda, com estruturas dos apêndices como  
843 quelas não digeridas. Por sua vez, entre os exemplares machos observamos a presença de  
844 peixes na composição da dieta, além de crustáceos. Os crustáceos foram identificados nos  
845 estômagos de três machos, sendo dois destes imaturos e um maduro. Já os peixes estavam  
846 presentes no estômago de cinco machos, sendo quatro destes maduros e um imaturo (Figura  
847 8).

848



849

850 Figura 8 – Itens alimentares registrados nos estômagos de raias *Hypanus guttatus* (Bloch & Schneider, 1801). A,  
851 C, D. Presas semi digeridas da ordem Decapoda. B. Peixes semi digeridos.

852

853 Embora crustáceos e peixes tenham sido encontrados em machos imaturos e maduros,  
854 observamos que os itens variaram em função do local de coleta. Os machos que se  
855 alimentaram de camarão foram coletados em curral de pesca na Vila do Bonifácio (Bragança  
856 – PA), enquanto os machos que se alimentaram de peixes foram coletados com espinhel na  
857 Vila do Treme (Bragança – PA).

858

#### 859 4 DISCUSSÃO

860

861 As raias da espécie *H. guttatus* apresentam dimorfismo sexual dentário, em que  
862 machos maduros desenvolvem dentes afiados na região da sínfise mandibular e mantém a  
863 forma achatada/molariforme nas laterais. A alteração na dentição de machos após atingir a  
864 maturidade sexual foi observada anteriormente em outras espécies de Batoidea, tais como:  
865 *Hypanus sabinus* (Kajiura e Tricas, 1996), *Hypanus berthallutzae* (Petean *et al.*, 2020),  
866 *Amblyraja doellojuradoi* (Delpiani *et al.*, 2017), *Aptychotrema rostrata* (Gutteridge e Bennett,  
867 2014), *Atlantoraja cyclophora* (Rangel *et al.*, 2015), *Dasyatis akajei* (Taniuchi e Shimizu,

868 1993), *Dasyatis hypostigma* (Rangel *et al.*, 2014), *Dipturus chilensis* (Kobelkowsky, 2010),  
869 *Fontitrygon colarensis* (Santos e Charvet-Almeida, 2007), *Psammobatis extenta*, *P.*  
870 *lentiginosa*, *P. rutrum* (Brum-Neto e Lucena, 2020), *Urobatis concentricus* (McCourt e  
871 Kerstich, 1980), *Urobatis halleri* (Nordell, 1994) e *Urotrygon microphtalmum* (Rangel *et al.*,  
872 2016).

873 A permanência da morfologia achatada e sem cúspide na região proximal da  
874 mandíbula de machos adultos é mais funcional para a alimentação da espécie, tendo em vista  
875 que a dieta destas raias é composta predominantemente por crustáceos, moluscos, poliquetas,  
876 sipúnculos e peixes (Carqueija *et al.*, 1995; Gianeti *et al.*, 2019). Um resultado diferente foi  
877 observado em machos maduros de *H. sabinus*, cujos dentes desenvolvem cúspides alongadas  
878 em toda a mandíbula (Kajiura e Tricas, 1996).

879 Anteriormente, acreditava-se que o dimorfismo sexual na dentição era causado devido  
880 a machos e fêmeas possuírem hábitos alimentares diferentes (Feduccia e Slaughter, 1974),  
881 porém, outros estudos demonstraram que não existem diferenças entre as dietas de machos e  
882 fêmeas maduros de muitas espécies de batoides (Mceachran, 1977; Taniuchi e Shimizu,  
883 1993). Ao invés disto, foi proposto que a plasticidade na morfologia dos dentes aumenta a  
884 capacidade dos machos de agarrar tenazmente a nadadeira das fêmeas durante o  
885 acasalamento, visando manter seus corpos temporariamente em uma posição que facilite a  
886 inserção do cláspes (Kajiura *et al.*, 2000).

887 A persistência da dentição com cúspides alongadas ou o retorno à condição  
888 molariforme em machos adultos podem estar relacionados a presença ou ausência de uma  
889 estação de acasalamento bem delimitada, o que pode ser o caso de regiões subtropicais. Em  
890 *H. sabinus*, por exemplo, cuja estação reprodutiva ocorre de outubro a maio, os dentes com  
891 cúspides desenvolvidas estão presentes entre os meses de outubro e junho e tornam-se  
892 semelhantes aos femininos nos meses de julho a setembro (Kajiura e Tricas, 1996).

893 Segundo Feitosa *et al.* (2021), *H. guttatus* possui ciclo reprodutivo potencialmente  
894 assíncrono. Thorson (1983) sugere um pico reprodutivo com parto e cópula em agosto e  
895 setembro para a costa caribenha da América do Sul. No Rio Grande do Norte, a reprodução  
896 ocorre durante o ano inteiro, com um pico no fim do período chuvoso (Gianeti, 2011). Na  
897 região Amazônica, Palmeira (2014) observou que a reprodução ocorre ao longo de todo o ano,  
898 com a ocorrência de dois picos reprodutivos anuais, próximos a julho e janeiro.

899 No presente estudo, os machos exibiram heterodontia ginândrica em todo o período de  
900 coleta. Apesar de três meses do ano (maio, junho e julho) não terem sido incluídos na

901 amostragem, para fins de futura investigação ao longo de mais de uma ciclo sazonal,  
902 sugerimos a hipótese de que na Amazônia costeira, região equatorial do Atlântico ocidental a  
903 partir do momento em que o macho atinge a maturidade sexual, os dentes se modificam com  
904 cúspides curvadas de forma permanente, sem retornar às características que possuíam antes da  
905 maturidade. Resultados semelhantes são relatados para espécies com estação reprodutiva  
906 assíncrona como *Aptychotrema rostrata*, que habita em águas subtropicais e temperadas, e  
907 *Urotrygon microphtalmum*, que ocorre na região tropical (Gutteridge e Bennett, 2014; Rangel  
908 *et al.*, 2016). Desta forma, análises incluindo o ciclo sazonal completo são necessárias para  
909 verificar se a dentição em machos maduros retorna à forma de esmagamento após o período  
910 reprodutivo ou permanece com cúspides afiadas recurvadas durante todo o ciclo de vida do  
911 adulto.

912 Machos e fêmeas de *Hypanus guttatus* em diferentes estágios de maturidade sexual  
913 foram coletados ao longo de todo o período de amostragem, que compreendeu os meses de  
914 agosto a maio. Nos meses de março e abril de 2023, os pescadores da região que trabalham  
915 com espinhel relataram maior dificuldade nas coletas de raias devido às chuvas, enquanto no  
916 curral, foi relatado que raias maiores e em maior quantidade são coletadas nesse período.

917 Os itens alimentares não diferiram entre indivíduos juvenis e adultos neste estudo  
918 conduzido na Amazônia costeira do Pará, assim como na costa do Maranhão (Carvalho-Neta e  
919 Almeida, 2002), em oposição ao observado no Ceará, em que a dieta de juvenis e adultos  
920 demonstraram preferência por presas diferenciadas (Silva *et al.*, 2001). Os crustáceos foram o  
921 grupo predominante na dieta de *H. guttatus*, assim como relatado por Silva *et al.* (2001) e  
922 Dias (2021), sendo consumidos por ambos os sexos em estágio imaturo e maduro.

923 Houve diferença entre a alimentação de machos e fêmeas. A alimentação das fêmeas  
924 foi composta exclusivamente por decápodes, enquanto machos incluíram peixes à sua dieta. A  
925 diversidade de presas observadas nos estômagos foi muito inferior ao que é relatado na  
926 literatura para outras regiões. No Ceará, *H. guttatus* exibe uma dieta composta por crustáceos,  
927 moluscos, poliquetos, sipúnculos, equinodermos e peixes teleósteos (Silva *et al.*, 2001). Além  
928 destes grupos, priapulídeos e larvas de decápodes compõem a dieta destas raias no Maranhão  
929 (Carvalho-Neta e Almeida, 2002). A espécie é considerada generalista e oportunista devido a  
930 grande diversidade de presas observada em sua dieta (Gianeti *et al.*, 2019b).

931 No entanto, a quantidade de estômagos obtidos e analisados foi pequena, devido a  
932 prioridade para caracterização da dentição das raias, quando aproveitamos amostras já  
933 preparadas para comercialização, em que muitos órgãos viscerais já haviam sido retirados.

934 Estudos futuros são necessários para ampliar a amostragem e avaliar se outros grupos  
935 taxonômicos relatados na literatura como parte da dieta da espécie em outras latitudes,  
936 também são registrados na dieta de *H. guttatus* na região amazônica. Por isso, pesquisas em  
937 parceria, com amostragem integrada das regiões costeiras tropicais e subtropicais, que  
938 apresentam densidades diferenciadas de descargas de nutrientes oriundos dos estuários,  
939 podem ser úteis para avaliar se há um padrão de diversidade na composição da dieta entre  
940 populações de *Hypanus guttatus*, bem se variam ao longo do desenvolvimento ontogenético.

941 Por fim, a descrição de diferenças sexuais secundárias (dss) em uma espécie de  
942 Dasyatidae pode contribuir com dados novos para a compreensão dos padrões evolutivos  
943 associado ao dimorfismo sexual dentre os Myliobatiformes. Além disso, a ocorrência  
944 conhecida de diferenças morfológicas nos padrões de dentição em populações que ocorrem  
945 em diferentes latitudes na região costeira brasileira pode ser relevante para estratégias de  
946 manejo e conservação necessárias para o ordenamento da pesca, em especial em áreas  
947 protegidas como as RESEXs marinhas da Amazônia costeira.

948

## 949 REFERÊNCIAS

Bigelow, H. B., & Schroeder, W. C. (1953). Fishes of the Gulf of Maine (No. 592). US Government Printing Office.

Brum Neto, A., & Lucena, C. A. S. (2020). Teeth morphology and dental sexual dimorphism of three species of the sand skate genus *Psammobatis* Günther, 1870 from the Brazilian coast (Rajiformes, Arhynchobatidae). *Biotemas*, 33(2), 9.

Cappetta, H. (1987). Chondrichthyes II. Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii. pp. 1–193. In: H.-P. Schultze (ed.) *Handbook of Paleoichthyology*, vol. 3B, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.

Carlson, J. *et al.* (2020). *Hypanus guttatus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2020.

Carmona, N., Sampaio, I., Santos, S., Souza, R. F. C., & Schneider, H. (2008). Identificação de arraias marinhas comerciais da costa norte brasileira com base em sequências de DNA mitocondrial. *Boletim Técnico-Científico do CEPNOR*, 8, 1-10.

Carqueija, C. R. G., Souza Filho, J. J., Gouvêa, E. P., & Queiroz, E. L. (1995). Decápodos (Crustacea) utilizados na alimentação de *Dasyatis guttata* (Bloch & Schneider) (Elasmobranchii, Dasyatidae) na área de influência da estação ecológica Ilha do Medo, Baía de Rodos os Santos, Bahia, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 12, 833– 838.

Carvalho Neta, R. N. F., & Almeida, Z. S. (2002). Aspectos alimentares de *Dasyatis guttata* (Elasmobranchii, Dasyatidae) na costa maranhense. *Boletim do Laboratório de Hidrobiologia*, 14(15), 77– 98.

- Compagno, L. J. V. (1970). Systematics of the genus *Hemitriakis* (Selachii: Carcharhinidae), and related genera. *Proceedings of the California Academy of Sciences*, 38 (4), 63-98.
- Delpiani, G., Spath, M. C., Deli Antoni, M., & Delpiani, M. (2017). Description and quantitative analysis of the dentition of the southern thorny skate *Amblyraja doellojuradoi*. *Journal of Fish Biology*, 90(6), 2255-2270.
- Feduccia, A. and Slaughter, B. H. (1974). Sexual dimorphism in skates (Rajidae) and its possible role in differential niche utilization. *Evolution* 28, 164–168.
- Feitosa, L. M., Queiroz, A. P., Labonne, M., Dressler, V. L., & Lessa, R. P. (2021). Habitat use and nursery evaluation for the longnose stingray *Hypanus guttatus* (Bloch & Schneider, 1801) using vertebral microchemistry. *Journal of Fish Biology*, 99(5), 1538-1549.
- Fricke, R., Eschmeyer, W. N., & Van der Laan, R. (2023). *Catalog of fishes: genera, species, references*. California Academy of Sciences, San Francisco, CA, USA <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>.
- Gayford, J. H. (2023). The evolution of sexual dimorphism in Chondrichthyes: Drivers, uncertainties, and future directions. *Environmental Biology of Fishes*, 1-13.
- Gianeti, M. D. (2011). Reprodução, alimentação, idade e crescimento de *Dasyatis guttata* (Bloch & Schneider, 1801) (Elasmobranchii: Dasyatidae) na região de Caiçara do Norte - RN [Tese de doutorado, Instituto Oceanográfico, Universidade de São Paulo]. <https://teses.usp.br/teses/disponiveis/21/21131/tde-19042012-145635/pt-br.php>.
- Dias, H. N. (2021). *Ecologia alimentar de *Hypanus guttatus* (Elasmobranchii: Dasyatidae) no litoral maranhense*. [Monografia, Universidade Federal do Maranhão] <http://hdl.handle.net/123456789/5262>
- Gianeti, M. D., Santana, F. M., Yokota, L., Vasconcelos, J. E., Dias, J. F., & Lessa, R. P. (2019a). Age structure and multi-model growth estimation of longnose stingray *Hypanus guttatus* (Dasyatidae: Myliobatoidei) from north-east Brazil. *Journal of Fish Biology*, 94(3), 481-488.
- Gianeti, M. D., Yokota, L., Lessa, R. P. T., & Dias, J. F. (2019b). Diet of longnose stingray *Hypanus guttatus* (Myliobatiformes: Dasyatidae) in tropical coastal waters of Brazil. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 99, 1869– 1877.
- Gutteridge, A. N. & Bennett, M. B. (2014). Functional implications of ontogenetically and sexually dimorphic dentition in the eastern shovelnose ray, *Aptychotrema rostrata*. *Journal of Experimental Biology* 217, 192– 200.
- Gutteridge, A. N., & Bennett, M. B. (2014). Functional implications of ontogenetically and sexually dimorphic dentition in the eastern shovelnose ray, *Aptychotrema rostrata*. *Journal of Experimental Biology*, 217(2), 192-200.
- ICMBIO/MMA. (2016). *Avaliação do risco de extinção dos elasmobrânquios e quimeras no Brasil: 2010–2012*. [https://www.icmbio.gov.br/cepsul/images/stories/biblioteca/download/trabalhos\\_tecnicos/pub\\_2016\\_avaliacao\\_elasmo\\_2010\\_2012.pdf](https://www.icmbio.gov.br/cepsul/images/stories/biblioteca/download/trabalhos_tecnicos/pub_2016_avaliacao_elasmo_2010_2012.pdf).

- Jambura, P. L., Villalobos-Segura, E., Türtscher, J., Begat, A., Staggl, M. A., Stumpf, S., ... & Kriwet, J. (2023). Systematics and phylogenetic interrelationships of the enigmatic late Jurassic shark *Protospinax annectans* Woodward, 1918 with comments on the shark–ray sister group relationship. *Diversity*, 15(3), 311.
- Kajiura, S. M., & Tricas, T. C. (1996). Seasonal dynamics of dental sexual dimorphism in the Atlantic stingray *Dasyatis sabina*. *Journal of Experimental Biology*, 199(10), 2297-2306.
- Kajiura, S. M., Sebastian, A. P., & Tricas, T. C. (2000). Dermal bite wounds as indicators of reproductive seasonality and behaviour in the Atlantic stingray, *Dasyatis sabina*. *Environmental Biology of Fishes*, 58, 23-31.
- Kobelkowsky, A. (2010). Anatomía comparada del sistema digestivo de las rayas *Urotrygon chilensis* y *Dasyatis sabina* (Myliobatiformes). *Revista chilena de historia natural*, 83(3), 387-394.
- Mccourt, R. M. and Kerstitch, A. N. (1980). Mating behavior and sexual dimorphism in dentition in the stingray *Urolophus concentricus* from the Gulf of California. *Copeia* 1980, 900–901.
- Mceachran, J. D. (1975). Reply to ‘Sexual dimorphism in skates (Rajidae)’. *Evolution* 31, 218–220.
- Moss, S. A. (1972). Tooth replacement and body growth rates in the smooth dogfish, *Mustelus canis* (Mitchill). *Copeia*, 808-811.
- Moss, S. A. (1977). Feeding mechanisms in sharks. *American Zoologist*, 17(2), 355-364.
- MPA/MMA (2015). Instrução Normativa Interministerial MPA/MMA N° 01, de 26 de março de 2015.  
[https://www.icmbio.gov.br/cepsul/images/stories/legislacao/Instrucao\\_normativa/2015/ini\\_mpa\\_mma\\_01\\_2015\\_altera\\_ini\\_mpa\\_mma\\_10\\_2011\\_regul\\_permissionamento.pdf](https://www.icmbio.gov.br/cepsul/images/stories/legislacao/Instrucao_normativa/2015/ini_mpa_mma_01_2015_altera_ini_mpa_mma_10_2011_regul_permissionamento.pdf)
- Nordell, S. E. (1994). Observations of the mating behavior and dentition of the round stingray, *Urolophus halleri*. *Environmental Biology of Fishes*, 39, 219-229.
- Petean, F. F., Naylor, G. J., & Lima, S. M. (2020). Integrative taxonomy identifies a new stingray species of the genus *Hypanus* Rafinesque, 1818 (Dasyatidae, Myliobatiformes), from the Tropical Southwestern Atlantic. *Journal of Fish Biology*, 97(4), 1120-1142.
- Pinheiro, L. A., & Frédou, F. L. (2004). Caracterização geral da pesca industrial desembarcada no estado do Pará. *Revista Científica da UFPA*, 4.
- Rangel, B. S., Marinho, J. V., Malavasi-Bruno, C. E., Amorim, A. F., Kfoury Jr, J. R., & Rici, R. E. G. (2015). Dimorfismo sexual da raia-santa *Atlantoraja cyclophora*: Aspectos morfológicos. *Brazil. Revista Ceciliana*, 7(2), 9-12.
- Rangel, B. S., Rodrigues, S., Favaron, P. O., Amorim, A. F., & Rici, R. E. G. (2014). Structure and dental sexual dimorphism in *Dasyatis hypostigma* (Santos & Carvalho, 2004)(Myliobatiformes, Dasyadae). *Microscopy: advances in scientific research and education. Microscopy book series—2014 edition. FORMATEX, Badajoz*, 89-94.

Rangel, B. S.; Santander-Neto, J.; Rici, R. E. G.; Lessa, R. (2016). Dental sexual dimorphism and morphology of *Urotrygon microphthalmum*. *Zoomorphology* 135, 367–374.

Rodrigues Filho, L. F. S., Feitosa, L. M., Nunes, J. L. S., Palmeira, A. R. O., Martins, A. P. B., Giarrizzo, T., ... & de Luna Sales, J. B. (2020). Molecular identification of ray species traded along the Brazilian Amazon coast. *Fisheries Research*, 223, 105407.

Santos, H. R. S. & Charvet-Almeida, P. (2007). Description of females of the stingray *Dasyatis colarensis* Santos, Gomes & Charvet-Almeida, 2004 (Chondrichthyes, Myliobatiformes, Dasyatidae). *Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro*, 65(1), 19-25.

Silva, G. B. D., Viana, M. S. R., & Furtado-Neto, M. A. A. (2001). Morfologia e alimentação da Raia *Dasyatis guttata* (Chondrichthyes: Dasyatidae) na enseada do Mucuripe, Fortaleza, Ceará.

Tagliafico, A., Rago, N., & Salomé Rangel, M. (2013). Aspectos biológicos de las rayas *Dasyatis guttata* y *Dasyatis americana* (Myliobatiformes: Dasyatidae) capturadas por la pesquería artesanal de la Isla de Margarita, Venezuela. *Revista de biología marina y oceanografía*, 48(2), 365-373.

Taniuchi, T. and Shimizu, M. (1993). Dental sexual dimorphism and food habits in the stingray *Dasyatis akajei* from Tokyo Bay, Japan. *Nippon Suisan Gakkaishi* 59, 53–60.

Thorson, T. B. (1983). Observations on the morphology, ecology and life history of the euryhaline stingray, *Dasyatis guttata* (Bloch and Schneider, 1801). *Acta Biologica Venezuelica*, 11, 95– 125.

Türtscher, J., Jambura, P. L., López-Romero, F. A., Kindlimann, R., Sato, K., Tomita, T., & Kriwet, J. (2022). Heterodonty and ontogenetic shift dynamics in the dentition of the tiger shark *Galeocerdo cuvier* (Chondrichthyes, Galeoceridae). *Journal of Anatomy*, 241(2), 372-392.

Underwood, C. J., Johanson, Z., Welten, M., Metscher, B., Rasch, L. J., Fraser, G. J., & Smith, M. M. (2015). Development and evolution of dentition pattern and tooth order in the skates and rays (Batoidea; Chondrichthyes). *PloS one*, 10(4), e0122553.

Welton, B. J.; Farish, R. F. (1993). The collector's guide to fossil sharks and rays from the Cretaceous of Texas. Before time.

Young, R. F. (1993). Observation of the mating behavior of the yellow stingray, *Urolophus jamaicensis*. *Copeia*, (3), 879-880.

950

951

952 **CONCLUSÃO GERAL**

953

954 A raia *Hypanus guttatus* apresenta dimorfismo sexual na morfologia dentária, em que  
955 os machos maduros desenvolvem dentes com cúspides afiadas, enquanto machos imaturos e  
956 fêmeas mantêm a dentição molariforme.

957 Não foi identificado um período reprodutivo delimitado para a espécie, sugerindo que  
958 a mudança na dentição dos machos se mantém ao longo de toda a vida adulta.

959 A mudança na morfologia dentária observada em machos ao atingir a maturidade  
960 sexual não está diretamente associada a alterações na composição da dieta relacionadas ao  
961 estágio ontogenético. Os indivíduos imaturos e maduros apresentaram itens alimentares  
962 semelhante, indicando que a mudança na morfologia dentária nos machos não está  
963 relacionada a uma mudança na dieta ao longo do desenvolvimento.

964 Portanto, os achados deste estudo fornecem novas informações sobre a biologia e o  
965 comportamento alimentar da espécie *Hypanus guttatus*, contribuindo para o conhecimento  
966 científico sobre dimorfismo sexual na dentição e suas implicações no contexto evolutivo.  
967 Destacamos a importância de investigações adicionais para compreender completamente as  
968 adaptações biológicas presentes nessa espécie, o que pode ter implicações para a conservação  
969 e manejo dessas populações no futuro.

970

971

972

973

974

975

976

## APÊNDICE A - Lista de amostras

977

<b>Identificação</b>	<b>Município</b>	<b>Localidade</b>	<b>Sexo</b>	<b>Estágio*</b>
LISA2022082601	Quatipuru	Boa Vista	F	Maduro
LISA2022090301	Tracuateua	Flexeira	M	Imaturo
LISA2022090302	Tracuateua	Flexeira	M	Imaturo
LISA2022090303	Tracuateua	Flexeira	M	Maduro
LISA2022090304	Tracuateua	Flexeira	F	Maduro
LISA2022090305	Tracuateua	Flexeira	F	Imaturo
LISA2022090306	Tracuateua	Flexeira	F	Maduro
LISA2022100301	Tracuateua	Flexeira	F	Imaturo
LISA2023030901	Bragança	Vila do Treme	F	Imaturo
LISA2023030902	Bragança	Vila do Treme	M	Imaturo
LISA2023030903	Bragança	Vila do Treme	F	Imaturo
LISA2023030904	Bragança	Vila do Treme	M	Imaturo
LISA2023032201	Bragança	Vila do Bonifácio	F	Imaturo
LISA2023032202	Bragança	Vila do Bonifácio	F	Imaturo
LISA2023032203	Bragança	Vila do Bonifácio	M	Imaturo
LISA2023032204	Bragança	Vila do Bonifácio	M	Maduro
LISA2023032205	Bragança	Vila do Bonifácio	M	Imaturo
LISA2023032206	Bragança	Vila do Bonifácio	F	Imaturo
LISA2023041301	Bragança	Vila do Treme	F	Maduro
LISA2023041302	Bragança	Vila do Treme	F	Maduro
LISA2023041305	Bragança	Vila do Treme	M	Maduro
LISA2023041306	Bragança	Vila do Treme	M	Maduro
LISA2023041307	Bragança	Vila do Treme	M	Maduro
LISA2023041308	Bragança	Vila do Treme	M	Imaturo
LISA2023041309	Bragança	Vila do Treme	M	Maduro
LISA2023041310	Bragança	Vila do Treme	F	Maduro
LISA2023041311	Bragança	Vila do Treme	F	Maduro
LISA2023041312	Bragança	Vila do Treme	M	Imaturo
LISA2023041313	Bragança	Vila do Treme	M	Maduro
LISA2023041314	Bragança	Vila do Treme	M	Maduro
LISA2023041315	Bragança	Vila do Treme	M	Imaturo
LISA2023041316	Bragança	Vila do Treme	M	Maduro
LISA2023041317	Bragança	Vila do Treme	F	Maduro

978

Todos os municípios são do estado do Pará.

979

\* Indica o estágio de maturidade sexual.

980