

**ESTUDO ANATÔMICO COMPARATIVO DA REGIÃO CEFÁLICA  
PRÉ-BRANQUIAL DE *SPHYRNA LEWINI* (GRIFFITH & SMITH) E  
*RHIZOPRIONODON LALANDII* (VALENCIENNES)  
(ELASMOBRANCHII, CARCHARHINIFORMES) RELACIONADOS  
COM A PRESENÇA DO CEFALOFÓLIO EM *SPHYRNA* RAFINESQUE**

**Maisa da Cruz Lima**<sup>1</sup>

**Ulisses Leite Gomes**<sup>1</sup>

**Wallace de Souza-Lima**<sup>1</sup>

**Cristina Paragó**<sup>1</sup>

**ABSTRACT.** ANATOMICAL STUDY ON THE PRE BRANCHIAL REGION OF *SPHYRNA LEWINI* (GRIFFITH & SMITH) AND *RHIZOPRIONODON LALANDII* (VALENCIENNES) (ELASMOBRANCHII, CARCHARHINIFORMES) RELATED WITH THE CEPHALOFOIL IN *SPHYRNA* RAFINESQUE. A comparative study on the pre-branchial cranial anatomy of the scalloped hammerhead sharks [*Sphyrna lewini* (Griffith & Smith, 1834)] and the Brazilian sharpnose shark [*Rhizoprionodon lalandii* (Valenciennes, 1839)] was carried out to check the modification in the musculature, innervation and optic stalk related to the appearance of the cephalofoil in *Sphyrna* Rafinesque, 1810. A total of seven adults and one juvenile of *R. lalandii* and eight juveniles of *S. lewini* were examined. In *S. lewini* the *levator palatiquadrati* and the *levator labii superioris* were the most modified cephalic muscles, as they became dorsolaterally attached and laterally developed. Among the oculomotor muscles, the *recti* followed the lateral expansion of the head constituting the rectal stalk associated with the nerves II, III, IV and VI and the optic stalk. It was observed that the *oculomotorius* branch "a" does not innervate the *adductor mandibulae* as it was mentioned in a previous paper. The myological structures and the innervation pattern presented diagnostic characters. Despite the shared characters between Carcharhinidae and the Sphyrnidae, the cephalofoil represents an autapomorphy which includes all the hammerhead sharks in the family Sphyrnidae.

**KEY WORDS.** Carcharhiniformes, *Sphyrna*, *Rhizoprionodon*, muscles, innervation

Os primeiros estudos relacionados à musculatura cefálica de peixes cartilagosos referem-se principalmente às descrições anatômicas (DANIEL 1924; VON BONDE 1933; EDGEWORTH 1935; SMITH 1937; LIGHTOLLER 1939).

Vários estudos foram feitos quanto à morfologia funcional relacionados principalmente ao mecanismo de alimentação de tubarões, destacando-se os trabalhos de MOSS (1972, 1977, 1981), TRICAS & MCCOSKER (1984), FRAZZETA & PRANGE (1987) e WALLER & BARANES (1991).

1) Departamento de Biologia Animal e Vegetal, Instituto de Biologia, Universidade do Estado do Rio de Janeiro. Rua São Francisco Xavier 524, Pavilhão Haroldo Lisboa da Cunha sala 520, 20559-900 Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil.

O uso da musculatura no estudo filogenético de tubarões e raias é recente. NAKAYA (1975, 1978), MAISEY (1980), COMPAGNO (1988), ANDRÉS *et al.* (1987), NISHIDA (1990), MIYAKE *et al.* (1992) e SHIRAI (1992) mostraram a utilidade da musculatura cefálica no esclarecimento das relações filogenéticas dos representantes desse grupo de peixes.

Quanto à musculatura associada ao globo ocular (músculos oculomotores), são escassos os trabalhos conhecidos com elasmobrânquios. OLIVA (1967) descreveu a topografia desses músculos nos tubarões (*Squalus* Linnaeus, 1758, *Etmopterus* Rafinesque, 1810, *Squatina* Dumeril, 1806, *Scyliorhinus* Blainville, 1816 e "*Pristiurus* Bonaparte, 1834") e nas raias (*Raja* Linnaeus, 1758, *Torpedo* Houttuyn, 1767 e *Dasyatis* Rafinesque, 1810) relacionando-os com os respectivos modo de vida. GRAF & BRUNKEN (1984) estudaram a organização oculomotora dos elasmobrânquios tendo verificado aspectos anatômicos e apresentado discussões com base filogenética.

Dos trabalhos descritivos que abrangem o estudo da inervação em elasmobrânquios, destacam-se o de DANIEL (1924), EDGEWORTH (1935) e GOODRICH (1958).

A utilização dos padrões da inervação do crânio no estudo da filogenia de peixes cartilagosos também tem apresentado resultados bastante satisfatórios como nos trabalhos de MAISEY (1980), SHIRAI (1992) e GOTO *et al.* (1994).

Nos trabalhos de filogenia de elasmobrânquios, há grande controvérsia quanto à interrelação de vários grupos como Squaliformes, Torpediniformes, Rhinobatiformes, Hexanchiformes, Myliobatiformes. Isto parece não ocorrer no entanto com a posição dos Carcharhiniformes e Lamniformes, que na maioria dos trabalhos são sempre apontados como "muito próximos entre si" (REGAN 1906 e WHITE 1937) ou formando grupos-irmãos (COMPAGNO 1988 e SHIRAI 1992).

COMPAGNO (1970) separa os Carcharhiniformes em três "grupos evolutivos": um grupo basal, formado pelos Scyliorhinidae e Pseudotriakididae; Triakididae e Leptochariidae representando o grupo intermediário e os "Carcharhinóides superiores" constituídos pelos Hemigaleidae, Carcharhinidae e Sphyrnidae. Estes dois últimos têm sido tradicionalmente considerados grupos filogeneticamente relacionados (*eg.* SHIRAI 1992).

Segundo NAKAYA (1995), morfologicamente Carcharhinidae e Sphyrnidae são bastante semelhantes quanto à forma do tronco e cauda, diferindo no entanto os tubarões-martelo quanto ao formato da cabeça, onde as regiões olfativas e orbitais são bastante expandidas lateralmente e comprimidas dorsoventralmente.

No presente estudo foram utilizadas *Sphyrna lewini* (Griffith & Smith, 1834), conhecida como tubarão-martelo, e *Rhizoprionodon lalandii* (Valenciennes, 1839) vulgarmente conhecida por cação-frango. Ambas as espécies são de fácil obtenção no Brasil.

Tem-se como proposta o estudo anatômico da região cefálica pré-branquial de *Sphyrna lewini*, objetivando verificar as adaptações dos músculos e nervos que se modificaram em relação a cabeça lateralmente expandida.



## MATERIAL E MÉTODOS

Foram dissecadas as cabeças de oito juvenis de *Sphyrna lewini* com largura da cabeça variando de 66 à 283mm e de sete juvenis e um adulto de *Rhizoprionodon lalandii* variando entre 358 e 690mm de comprimento total. Duas cabeças de *S. zygaena* (Linnaeus, 1758) também foram dissecadas e utilizadas para simples comparação com *S. lewini*. Esse material está depositado na Coleção Anatômica de Chondrichthyes do Departamento de Biologia Animal e Vegetal da Universidade do Estado do Rio de Janeiro (AC.DBAV.UERJ).

O material dissecado foi anteriormente fixado em formalina a 10% e conservado em solução alcoólica a 70%. A dissecação foi feita com auxílio de bisturis, tesoura de ponta fina e pinça. A pele foi retirada somente do lado esquerdo. Para uma melhor definição dos músculos a fáscia também foi removida. Os músculos cefálicos descritos neste trabalho são aqueles relacionados apenas ao mecanismo de alimentação.

As descrições foram baseadas em observação direta. Os detalhes relativos às inserções musculares e inervações foram feitos com auxílio de microscópio estereoscópio. Os esquemas relativos à musculatura foram efetuados a partir de fotografias.

A nomenclatura dos músculos cefálicos pode ser apresentada de duas maneiras. A primeira tem como base a localização no esqueleto (ex. *suborbitalis*) e a segunda está relacionada à função (e.g. *levator labii superioris*). Optou-se pela utilização da última, baseando-se em EDGEWORTH (1935) e COMPAGNO (1988). A terminologia dos músculos oculomotores segue GILBERT (1973), a qual, embora não seja baseada na função, é a mais tradicionalmente utilizada em trabalhos de zoologia e anatomia humana. A comparação entre as proporções dos músculos oculomotores de *Sphyrna* Rafinesque, 1810 e *Rhizoprionodon* Whitley, 1929 segue a metodologia proposta por OLIVA (1967). A nomenclatura dada aos forames relativos à inervação oculomotora é a de LLOYD & SHEPPARD (1922), SHIRAI (1992) e GOMES & SIQUEIRA (1995), enquanto que a dos nervos é baseada em VON BONDE (1933). Quanto à topografia craniana, foi utilizada a denominação dada por LLOYD & SHEPPARD (1922) e COMPAGNO (1988).

Todos os exemplares foram obtidos através de doações. Dos sete exemplares de *Sphyrna lewini*, dois de *S. zygaena* e três de *Rhizoprionodon lalandii*, foram adquiridas apenas cabeças que conseqüentemente vieram sem as informações relativas ao sexo e comprimento total. Em alguns casos nem mesmo a procedência foi obtida, sabendo-se no entanto tratar-se de animais provenientes do sudeste do Brasil, à partir de informações obtidas com os pescadores após o material ser desembarcado no Porto de Santos, São Paulo.

No material examinado os dados anotados seguem a seguinte ordem de registro: número da coleção, comprimento total (CT), largura da cabeça (LC: somente em *Sphyrna*), sexo, e procedência (proc.).

Outras abreviaturas utilizadas no texto: (AD) asa distal do processo pré-orbital; (AM) *adductor mandibulae*; [AM (CD)] *adductor mandibulae* (cabeça dorsal); [AM (CV)] *adductor mandibulae* (cabeça ventral); (C) cerebelo; (CE)

côndilo ectetmoidal; **(LH)** *levator hyomandibularis*; **(LLS)** *levator labii superioris*; **[LLS (CD)]** *levator labii superioris* (cabeça dorsal); **[LLS (CV)]** *levator labii superioris* (cabeça ventral); **(LPN)** *levator palpabrae nictitantis*; **(LPQ)** *levator palatiquadrati*; **(OI)** *obliquus inferior*; **(OS)** *obliquus superior*; **(P)** processo orbital do palatoquadrado; **(PDO)** pedículo óptico; **(PE)** processo pré-orbital; **(PO)** processo pós-orbital; **(PPQ)** margem interna do processo quadrado do palatoquadrado; **(PR)** pedículo rectal; **(RI)** *rectus inferior*; **(RL)** *rectus lateralis*; **(RM)** *rectus medialis*; **(RS)** *rectus superior*; **(T)** teto craniano; **(II)** *nervus opticus*; **(III)** *nervus oculomotorius*; **[III(a)]** ramo "a" do *nervus oculomotorius*; **[III(b)]** ramo "b" do *nervus oculomotorius*; **[III(c)]** ramo "c" do *nervus oculomotorius*; **(IV)** *nervus trochlearis*; **(VI)** *nervus abducens*.

### **Sphyrna lewini** (Fig. 1)

356, CT indeterminado, LC 180mm, macho, proc. indeterminada; 816, CT indeterminado, LC 204mm, sexo indeterminado, proc. Itaipu, Rio de Janeiro; 871, CT indeterminado, LC 208mm, sexo indeterminado, proc. Barra de Guaratiba, Rio de Janeiro; 872, CT indeterminado, LC 204mm, sexo indeterminado, proc. Barra de Guaratiba, Rio de Janeiro; 873, CT indeterminado, LC 214mm, sexo indeterminado, proc. Barra de Guaratiba, Rio de Janeiro; 875, CT 454mm, LC 66mm, fêmea, proc. Barra de Guaratiba, Rio de Janeiro; 908, CT indeterminado, LC 196mm, sexo indeterminado, proc. indeterminada; 909, CT indeterminado, LC 283mm, sexo indeterminado, proc. indeterminada.

### **Rhizoprionodon lalandii** (Fig. 2)

829, CT indeterminado, macho, proc. Santos, São Paulo; 831, CT indeterminado, macho, proc. Barra de Guaratiba, Rio de Janeiro; 874, CT 755mm, fêmea, proc. indeterminada; 876, CT 358mm, sexo indeterminado, proc. indeterminada; 877, CT 690mm, macho, proc. indeterminada; 878, CT 560mm, macho, proc. indeterminada; 879, CT 640mm, macho, proc. Barra de Guaratiba, Rio de Janeiro; 880, CT indeterminado, sexo indeterminado, proc. Barra de Guaratiba, Rio de Janeiro.

### **Sphyrna zygaena**

813, CT indeterminado, LC indeterminado, sexo indeterminado, LC indeterminado, proc. Barra de Guaratiba, Rio de Janeiro; 853, CT indeterminado, LC 331mm, sexo indeterminado, proc. indeterminada.

## RESULTADOS

### MÚSCULOS CEFÁLICOS

Os músculos cefálicos estudados foram: *levator palatiquadrati* (LPQ), *levator hyomandibularis* (LH), *levator labii superioris* (LLS) e *adductor mandibulae* (AM).

*Levator Labii Superioris* (ALLIS 1923; COMPAGNO 1988)

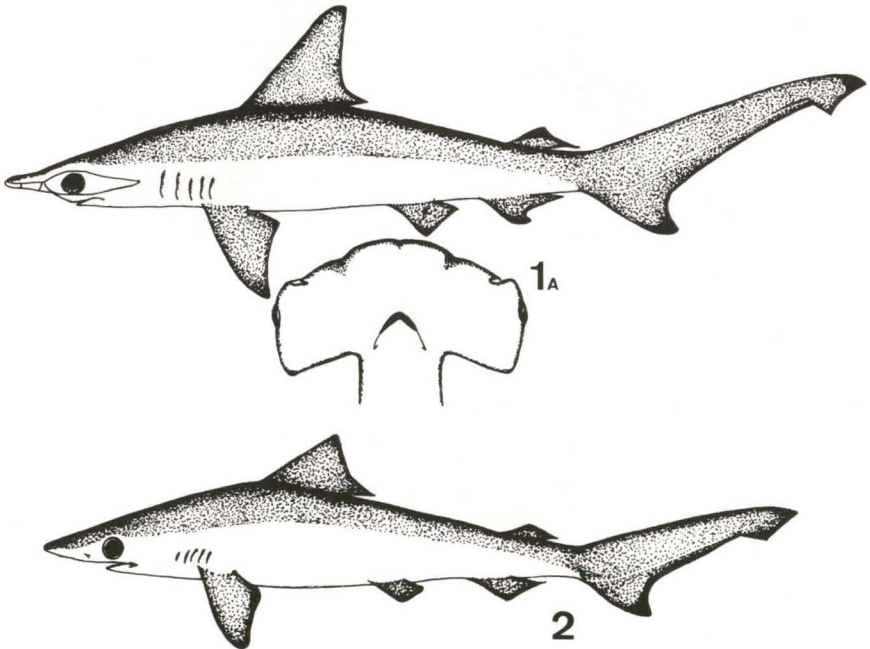
sinônimos: *adductor*  $\beta$  (VETTER 1874); *preorbitalis* (LUTHER 1913; LIGHTOLLER 1939; MOSS 1972; GILBERT 1973); *levator labilis superioris* (ADAMS 1915);

*suborbitalis* (EDGEWORTH 1935; LAUDER 1980; SHIRAI 1992); *pterygoideus* (KESTEVEN 1942).

*Levator Palatiquadrati* (EDGEWORTH 1935; COMPAGNO 1988; MOSS 1984) – sinônimos: *levator maxillae superioris* (ADAMS 1915; LIGHTOLLER 1939; GILBERT 1973); *constrictor dorsalis* (SHIRAI 1992).

*Levator Hyomandibularis* (COMPAGNO 1988) – sinônimos: *coracohyoideus* (ADAMS 1915); *constrictor hyoideus* (EDGEWORTH 1935; SHIRAI 1992); *epy-hyoidea* (LIGHTOLLER 1939); *epyhyoideus* (GILBERT 1973); *levator hyoideus* (MOSS 1984).

*Adductor Mandibulae* (ALLIS 1903; ADAMS 1915, 1919; EATON 1935; EDGEWORTH 1935; KESTEVENS 1942; GREENWOOD 1968; WINTERBOTTON 1974; SHIRAI 1992) – sinônimos: *adductor mandibularis* (LIGHTOLLER 1939); *quadratomandibularis* (GILBERT 1973); *quadratomandibularis* (KESTEVEN 1942; MOSS 1984; COMPAGNO 1988).



Figs 1-2. (1A) *Sphyrna lewini*, vista lateral; (1B) *Sphyrna lewini*, vista ventral da cabeça; (2) *Rhizoprionodon lalandii*, vista lateral. Modificado de FIGUEIREDO (1977).



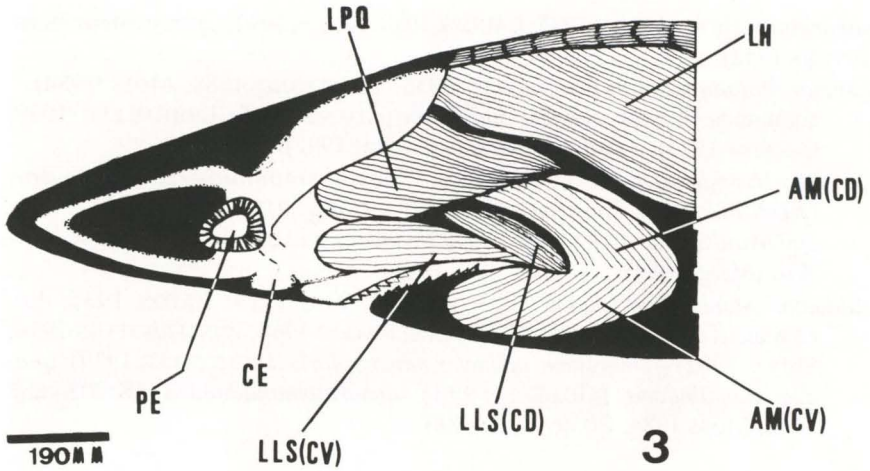
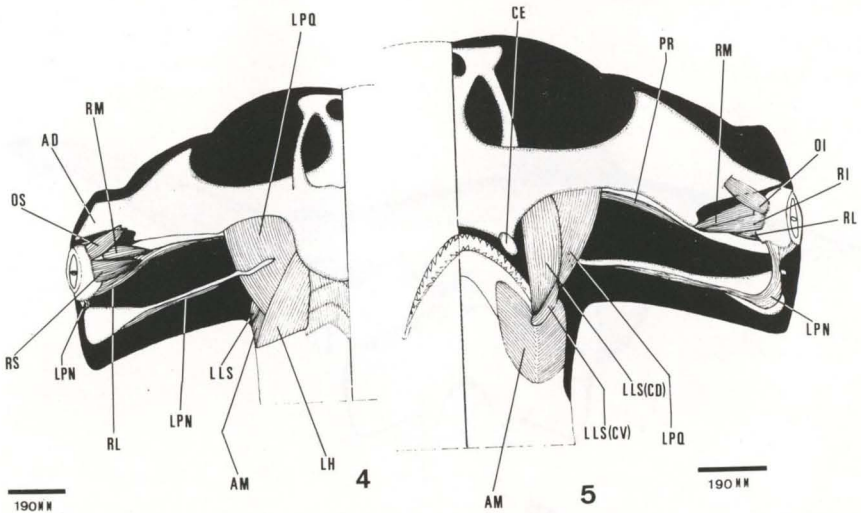


Fig. 3. *Sphyrna lewini*, AC.DBAV.UERJ.816, vista lateral dos músculos cefálicos.



Figs 4-5. *Sphyrna lewini*, AC.DBAV.UERJ.816, vista dorsal dos principais músculos cefálicos, dos músculos oculomotores e do levator palpebrae nictitantis.

## Descrição

Em *Sphyrna lewini* o levator labii superioris é volumoso e achatado dorsoventralmente em toda a sua extensão e subdividi-se em cabeça ventral [LLS(CV)] e cabeça dorsal [LLS(CD)]. A primeira tem origem junto ao crânio, posterior à cápsula nasal, estando ao lado do côndilo ectetmoidal (CE), sem cobri-lo e passando por baixo do levator palatiquadrati em quase toda a sua extensão (Figs 3, 5). A

cabeça dorsal é espessa em sua origem e está localizada na margem posterodorsal do côndilo ectetmoidal sendo encoberta pela cabeça ventral. As duas terminam juntas antes da comissura da boca atingindo a cabeça dorsal do *adductor mandibulae* [AM(CD)] (Figs 3, 5).

Já o *levator palatiquadrati* tem sua fixação na margem externa e dorsal do palatoquadrado terminando no processo quadrado (Figs 3, 4). Este músculo apresenta desenvolvimento lateral em direção ao olho. O processo pós-orbital (PO) passa sobre a porção mediana deste músculo (Fig. 4).

O *levator hyomandibularis* apresenta-se estreito dorsalmente, alongando-se diagonalmente em direção à hiomandíbula e faz limite com o *levator palatiquadrati* em grande parte de sua extensão (Figs 3, 4).

O *adductor mandibulae* se subdivide em cabeças dorsal e ventral [AM(CV)]. A dorsal é bastante expandida e fixa-se em sua porção anterior no processo quadrado do palatoquadrado e na sua parte inferior onde se fundiona ao *levator labii superioris* antes de atingir a rafe na comissura da boca (Figs 3-5).

Em *Rhizoprionodon lalandii* o *levator labii superioris* é subcilíndrico, delgado e possui um achatamento lateral em sua porção anterior (Figs 6, 7). Divide-se em duas partes, as cabeças ventral e dorsal. A ventral origina-se posteriormente à cápsula nasal, cobrindo parte do côndilo ectetmoidal que posiciona-se ao lado desta. Está localizada antes do processo orbital e na altura do processo palatino do palatoquadrado (Figs 6, 7, 10). Quanto à cabeça dorsal, esta origina-se delgadoamente por baixo da cabeça ventral do *levator labii superioris*, no palatoquadrado, imediatamente posterior ao processo pós-orbital terminando com a cabeça ventral na altura da comissura da boca inserindo na rafe do *adductor mandibulae* (Figs 6-8).

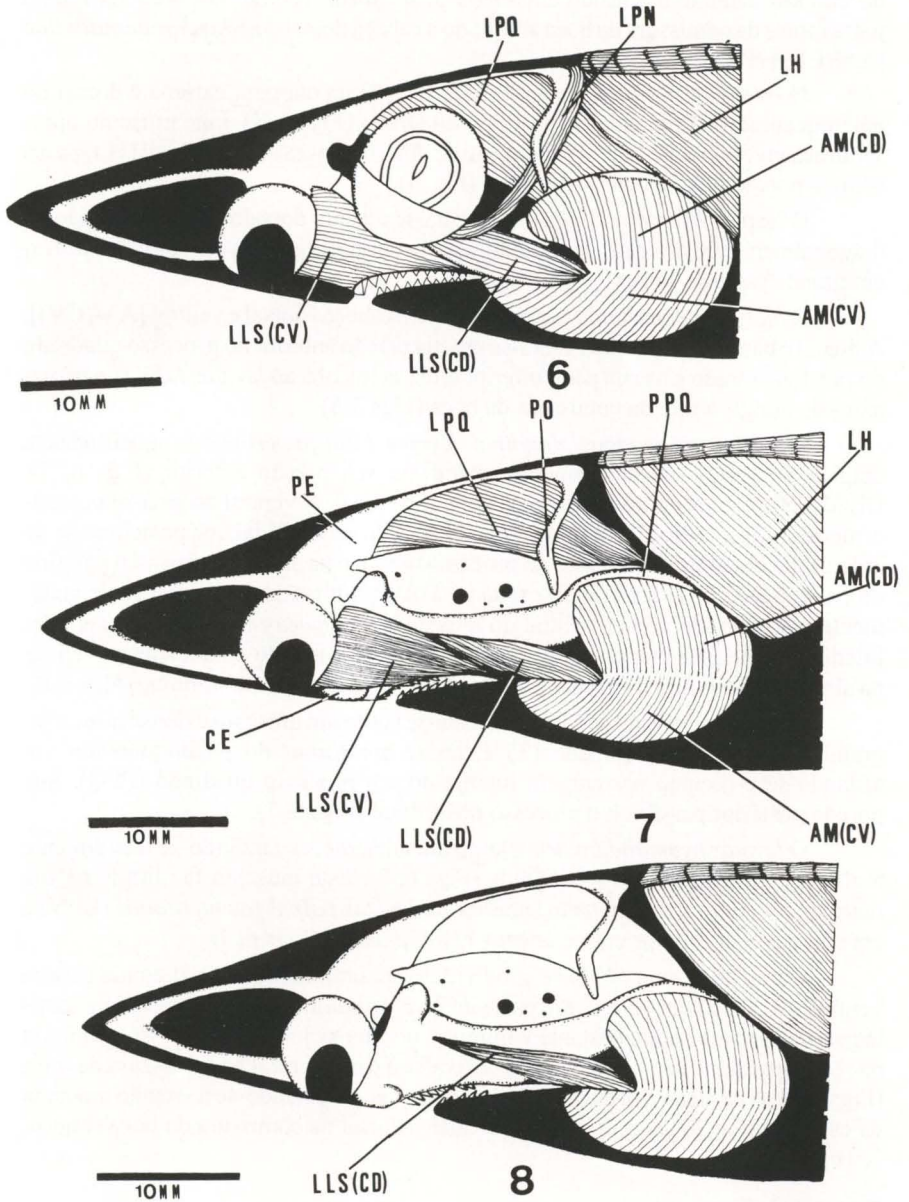
Já o *levator palatiquadrati* apresenta-se como um músculo extenso que cobre grande parte do teto craniano (T) e, ao se aproximar do palatoquadrado vai afinando-se e fixando na margem interna do seu processo quadrado (PPQ). Sua porção posterior passa sob o processo pós-orbital (Figs 6, 7).

O *levator hyomandibularis* é largo dorsalmente, expandindo-se lateralmente a afila-se em direção à hiomandíbula (Figs 6, 7). Este músculo faz limite na sua margem anterior com a margem superior do *levator palabrae nictitantis* (LPN) e em sua margem inferior com o *levator palatiquadrati* (Figs 6, 9).

O *adductor mandibulae* é subdividido em uma cabeça dorsal e uma cabeça ventral. A cabeça dorsal recobre parte do *levator palatiquadrati* atingindo a cartilagem de Meckel, sendo bastante volumosa, origina-se junto ao processo quadrado na região mediana do palatoquadrado e fixa-se à parte ventral na comissura da boca (Figs 6, 7). A cabeça ventral é menos desenvolvida, originando-se na região mediana da cartilagem de Meckel, fixando-se à cabeça dorsal na comissura da boca (Figs 6, 7, 10).

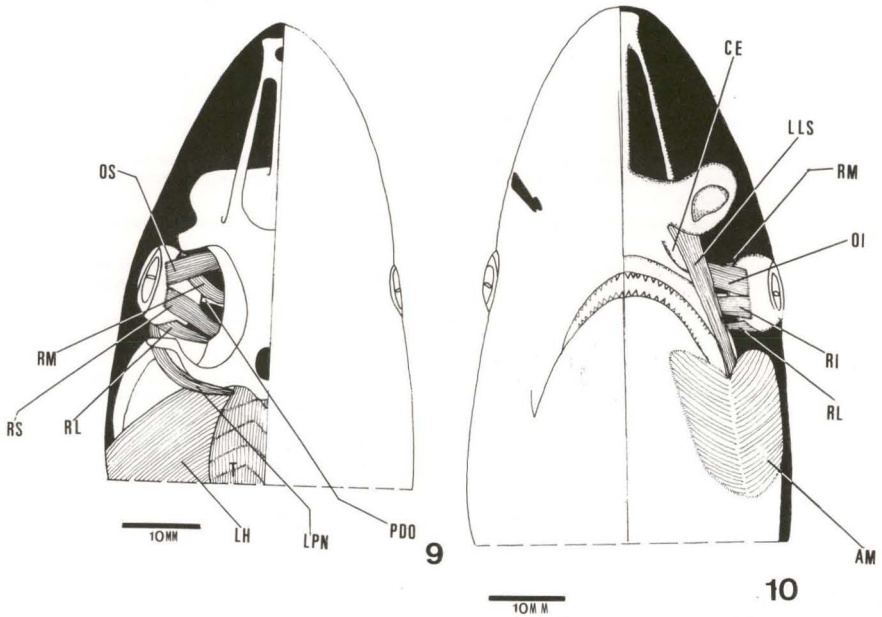
## Comparação

Apesar de serem homólogos a acomodação desses músculos em *Sphyrna* ocorreu devido ao achatamento da cabeça na formação do cefalofólio. As principais modificações podem ser observadas na tabela I.



Figs 6-8. *Rhizoprionodon lalandii*, AC.DBAV.UERJ.876, vista lateral dos músculos cefálicos relacionados ao mecanismo de alimentação e respectiva retirada da cápsula óptica e músculos levator palatiquadrati e levator labii superioris (cabeça ventral).





Figs 9-10 *Rhizoprionodon lalandii*, AC.DBAV.UERJ.876. (9) Vista dorsal dos principais músculos cefálicos, dos músculos oculomotores e do *levator palpebrae nictitantis*; (10) vista ventral dos principais músculos cefálicos e dos músculos oculomotores.

Tabela I. Diferenças encontradas nos músculos cefálicos associados ao mecanismo de alimentação de *Sphyrna lewini* e *Rhizoprionodon lalandii*.

| <i>Sphyrna lewini</i>   | <i>Rhizoprionodon lalandii</i>   |
|---|--|
| <i>Levator Labii Superioris</i>   |  |
| 1 - O <i>levator labii superioris</i> é mais volumoso e achatado dorsoventralmente em toda a sua extensão.  | 1 - O <i>levator labii superioris</i> é subcilíndrico, delgado, achatando-se lateralmente na sua porção anterior.  |
| 2 - A cabeça ventral do <i>levator labii superioris</i> origina-se posteriormente à cápsula nasal, ao lado do côndilo ectetmoidal cobrindo totalmente este côndilo.                               | 2 - A cabeça ventral do <i>levator labii superioris</i> origina-se posteriormente à cápsula nasal, ao lado do côndilo ectetmoidal cobrindo parte deste côndilo.  |
| 3 - A expansão anterior da cabeça ventral não existe e cobre totalmente o processo palatino do palatoquadrado e recobre totalmente a região posterior do olho.                                    | 3 - A expansão anterior da cabeça ventral do <i>levator labii superioris</i> existe, localizando-se anteriormente ao processo orbital e na altura do processo palatino do palatoquadrado e não recobre a região posterior do olho. |
| 4 - A cabeça ventral do <i>levator labii superioris</i> passa por baixo do <i>levator palatiquadrati</i> fixando-se na base da cápsula nasal junto ao crânio.                                     | 4 - A cabeça ventral do <i>levator labii superioris</i> não passa por baixo do <i>levator palatiquadrati</i> fixando-se na base da cápsula nasal junto ao crânio.  |
| 5 - A cabeça dorsal do <i>levator labii superioris</i> origina-se espessamente na margem posterodorsal do côndilo ectetmoidal (encoberta pela cabeça ventral).                                    | 5 - A cabeça dorsal do <i>levator labii superioris</i> origina-se delgadamente por baixo da cabeça ventral do palatoquadrado imediatamente posterior ao processo orbital.  |
| 6 - A cabeça dorsal do <i>levator labii superioris</i> é mais longa e termina fusionada com a cabeça ventral antes da comissura da boca atingindo a cabeça dorsal do <i>adductor mandibulae</i> . | 6 - A cabeça dorsal do <i>levator labii superioris</i> é estreita e termina junto com a cabeça ventral na altura da comissura da boca inserindo na rafé do <i>adductor mandibulae</i> .  |

(Continua)

Tabela I. Continuação.

| <i>Sphyrna lewini</i>  | <i>Rhizoprionodon lalandii</i>  |
|--|---|
| <i>Levator Palatiquadrati</i>  |   |
| 1 – O <i>levator palatiquadrati</i> se fixa na margem externa e dorsal do palatoquadrado terminando no processo quadrado.  | 1 – O <i>levator palatiquadrati</i> se fixa na margem interna do processo quadrado do palatoquadrado.   |
| 2 – O <i>levator palatiquadrati</i> é reduzido estendendo-se lateralmente em direção ao olho, deixando grande parte do teto craniano descoberto.                               | 2 – O <i>levator palatiquadrati</i> é extenso cobrindo grande parte do teto craniano afilando-se posteriormente em direção do palatoquadrado.   |
| 3 – A porção mediana do <i>levator palatiquadrati</i> passa sob o processo pós-orbital.  | 3 – A porção posterior do <i>levator palatiquadrati</i> passa sob o processo pós-orbital.   |
| 4 – O <i>levator palatiquadrati</i> cobre o <i>levator labii superioris</i> e a parte anterior da cabeça dorsal do <i>adductor mandibulae</i> .                                | 4 – O <i>levator palatiquadrati</i> não cobre o <i>levator labii superioris</i> e nem a parte anterior da cabeça dorsal do <i>adductor mandibulae</i> .   |
| <i>Levator Hyomandibularis</i>   |   |
| 1 – O <i>levator hyomandibularis</i> é estreito dorsalmente, alongando-se diagonalmente em direção à hiomandíbula.   | 1 – O <i>levator hyomandibularis</i> é largo dorsalmente, expandido lateralmente e adelgando-se para baixo, na direção da hiomandíbula.   |
| 2 – O <i>levator hyomandibularis</i> faz limite com o <i>levator palatiquadrati</i> em toda a sua extensão.  | 2 – O <i>levator hyomandibularis</i> faz limite na sua margem anterior com a margem superior do <i>levator palpebrae nictitantis</i> e na sua margem inferior com o <i>levator palatiquadrati</i> . |
| <i>Adductor Mandibulae</i>   |   |
| 1 – A porção dorsal do <i>adductor mandibulae</i> é distinta, pouco expandida e volumosa fixando-se no processo quadrado do palatoquadrado.                                    | 1 – A porção dorsal do <i>adductor mandibulae</i> é distinta, bastante expandida e volumosa, fixando-se no processo quadrado do palatoquadrado.   |
| 2 – A porção dorsal do <i>adductor mandibulae</i> está fusionada em sua parte superior ao <i>levator labii superioris</i> antes de atingir a refe próxima à comissura da boca. | 2 – A porção dorsal do <i>adductor mandibulae</i> não está fusionada a cabeça dorsal do <i>levator labii superioris</i> na refe junto à comissura da boca.  |

## MÚSCULOS OCULOMOTORES

Os músculos oculomotores são representados pelos *obliquus superior* (OS) e *obliquus inferior* (OI) localizados anteriormente e pelos *rectus superior* (RS), *rectus inferior* (RI), *rectus lateralis* (RL) e *rectus medialis* (RM).

*Obliquus Superior* (NEAL 1918; VON BONDE 1933; EDGEWORTH 1935; GOODRICH 1958; OLIVA 1967; GILBERT 1973) – sinônimos: *oblique superior* (SMITH 1937; GRAF & BRUNKEN 1984); *oblicuo mayor* (TESTUT 1925).

*Obliquus Inferior* (NEAL 1918; VON BONDE 1933; EDGEWORTH 1935; GOODRICH 1958; OLIVA 1967; GILBERT 1973) – sinônimos: *oblique inferior* (SMITH 1937; GRAF & BRUNKEN 1984); *oblicuo menor* (TESTUT 1925).

*Rectus Superior* (NEAL 1918; VON BONDE 1933; EDGEWORTH 1935; SMITH 1937; GOODRICH 1958; OLIVA 1967; GILBERT 1973; GRAF & BRUNKEN 1984) – sinônimos: *recto superior* (TESTUT 1925).

*Rectus Inferior* (NEAL 1918; VON BONDE 1933; EDGEWORTH 1935; SMITH 1937; GOODRICH 1958; OLIVA 1967; GILBERT 1973; GRAF & BRUNKEN 1984) – sinônimos: *recto inferior* (TESTUT 1925).

*Rectus Lateralis* (GILBERT 1973) – sinônimos: *rectus posterior* (SMITH 1937); *rectus externus* (NEAL 1918; EDGEWORTH 1935; OLIVA 1967; WINTERBOTTON 1974; SHIRAI 1992); *rectus lateral* (SMITH 1937; GRAF & BRUNKEN

1984); *rectus external* (SMITH 1937; GOODRICH 1958); *recto externo* (TESTUT 1925).

*Rectus Medialis* (OLIVA 1967; GILBERT 1973) – sinônimos: *rectus internus* (NEAL 1918; EDGEWORTH 1935); *rectus medial* (SMITH 1937; GRAF & BRUNKEN 1984); *rectus anterior* (SMITH 1937); *rectus lateral* (SMITH 1937); *recto interno* (TESTUT 1925).

## Descrição

Os músculos nas duas espécies apresentam-se morfologicamente semelhantes, sendo achatados e expandindo-se junto à cápsula óptica.

Em *Sphyrna lewini* os *obliqui* são curtos (em relação aos *recti*) e têm origem no ponto de junção entre a parede lateral da cápsula nasal e a extremidade da asa distal do processo pré-orbital (AD). Há entre eles uma convergência em seu seguimento em direção à cápsula óptica, o *obliquus superior* se inserindo na parte anterosuperior desta e o *obliquus inferior* na parte anteroinferior (Figs 4, 5).

Os *recti* se originam atrás da região orbital do forame óptico, fusionados em sua região basal e individualizando-se à medida que se aproximam da cápsula óptica aderindo-se ao pedículo óptico (PDO) e aos *nervus opticus* (II), *nervus oculomotorius* (III), *nervus trochlearis* (IV) e *nervus abducens* (VI) (Figs 4, 5).

Quanto à inserção na cápsula óptica, o *rectus superior* se localiza ao lado do *obliquus superior* na região mediosuperior da cápsula (Fig. 4). O *rectus inferior* se insere próximo ao *obliquus inferior* na parte medioinferior da cápsula óptica (Fig. 5).

O músculo *rectus medialis* tem sua inserção na região medioanterior da cápsula fixando-se entre os *obliqui* (Figs 4, 5), enquanto o *rectus lateralis* localiza-se na região mediodorsal da cápsula óptica (Fig. 4).

Em *Rhizoprionodon lalandii* o *obliquus superior* origina-se na parte poste-roinferior da cápsula nasal e insere-se na parte anterosuperior da cápsula óptica (Fig. 9).

Quanto ao *obliquus inferior*, sua origem se dá sob o processo pós-orbital (Fig. 9). Este músculo antes de atingir a porção anteroinferior da cápsula óptica, cruza-se com o *obliquus superior*.

O *rectus superior* origina-se sobre a margem superior do forame proóptico e insere-se na região posterodorsal da cápsula óptica (Fig. 9).

Já o *rectus inferior* tem origem em frente ao proóptico e ao *rectus lateralis* envolvendo a região basal do pedículo óptico atingindo a parte posteroinferior da cápsula óptica, ao mesmo nível do *obliquus inferior* (Fig. 10).

A base do *rectus lateralis* situa-se na margem anterior do proóptico com sua porção basal em contato com os demais *recti*, sendo sua inserção na porção lateroposterior da cápsula óptica (Figs 9, 10).

A origem do músculo *rectus medialis* apresenta-se anteriormente ao proóptico em contato com os demais *recti* passando sob o *obliquus inferior*. Inserindo-se na cápsula óptica entre os *obliqui* (Figs 9, 10).



## Comparação

Com o aparecimento do cefalofólio em *Sphyrna*, surge também o pedículo rectal (PR) (*sensu* VON BONDE 1933), que é uma junção dos *recti* com os nervos oculomotores (Figs 4, 5) diferenciando esses elasmobrânquios de *Rhizoprionodon* e demais Carcharhinidae conforme pode ser verificado na tabela II. Como pode ser observado na tabela III e figura 11, comparando com os *recti*, os *obliqui* são menos desenvolvidos pois não acompanham o alongamento da cabeça nos tubarões-mar-telo uma vez que estes são fixados na região posterior na cápsula nasal (Figs 9, 10).

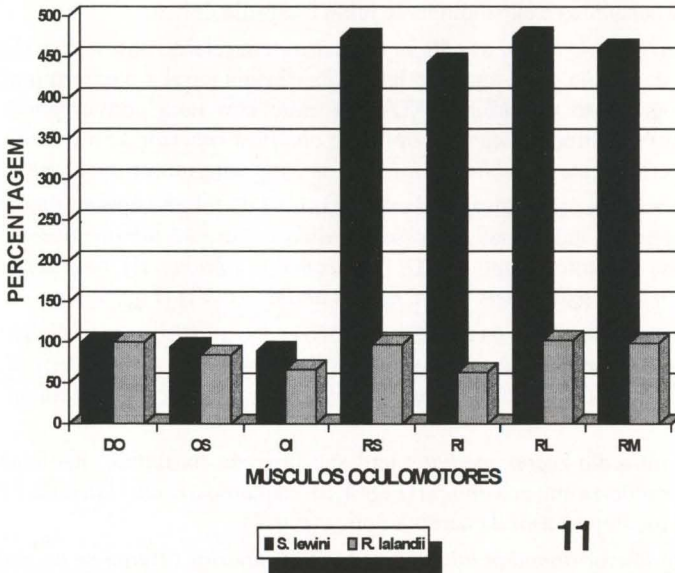


Fig. 11. Representação gráfica da porcentagem entre o comprimento dos músculos oculomotores com o diâmetro horizontal do olho em *Sphyrna lewini* e *Rhizoprionodon lalandii* de acordo com a tabela III.

## PEDÍCULO ÓPTICO

O pedículo óptico é uma estrutura característica dos elasmobrânquios cuja função é a de sustentar a cápsula óptica que por sua vez não está fusionada ao crânio. Em geral, a região proximal desta estrutura está fixada na região orbital do crânio próximo ao forame óptico.

As principais diferenças encontradas foram:

*Sphyrna lewini* – neste caso, o pedículo óptico é mais longo, acompanha paralelamente a junção dos músculos oculomotores *recti* e os *nervus opticus, oculomotorius, trochlearis e abducens*. Sua extremidade termina em uma ponta não aguda e encosta na cápsula óptica.

*Rhizoprionodon lalandii* – a parte distal do pedículo óptico termina com um formato arredondado e plano junto à cápsula óptica.

Tabela II. Diferenças encontradas nos músculos oculomotores entre *Sphyrna lewini* e *Rhizoprionodon lalandii*.

| <i>Sphyrna lewini</i>  | <i>Rhizoprionodon lalandii</i>   |
|--|--|
| <i>Obliquus Superior</i>   |  |
| – Origina-se no ponto de junção entre a parede lateral da cápsula nasal e a extremidade do lobo distal do processo pós-orbital.  | – Origem na porção superior posterior da cápsula nasal.  |
| <i>Obliquus Inferior</i>   |  |
| – Origina-se no ponto de junção entre a parede lateral da cápsula nasal e a extremidade da asa distal do processo pré-orbital, sendo convergente com o <i>obliquus superior</i> em direção à cápsula óptica.   | – Origina-se sob o processo pós-orbital cruzando-se por baixo com o <i>obliquus superior</i> . |
| <i>Recti</i>   |  |
| – Os <i>recti</i> saem da região orbital atrás do forame óptico fusionados em sua região basal individualizando-se à medida que se aproxima da cápsula óptica. Ao longo dessa junção esses músculos estão aderidos ao pedículo óptico e ao II, III, IV e VI. |  |
| <i>Rectus superior</i>   |  |
| – Inicia-se sobre a margem superior do forame prótico.   |  |
| <i>Rectus inferior</i>   |  |
| – Origina-se anteriormente ao prótico e ao <i>rectus lateralis</i> . Envolve a região basal do pedículo óptico.  |  |
| <i>Rectus lateralis</i>  |  |
| – Origina-se na margem anterior do prótico, e sua porção basal entra em contato com os demais <i>recti</i> .   |  |
| <i>Rectus medialis</i>   |  |
| – Origina-se no crânio anterior ao prótico em contato com os <i>recti</i> . Passa sob o <i>obliquus superior</i> .   |  |

Tabela III. Percentagem entre o comprimento dos músculos oculomotores com o diâmetro horizontal do olho em *Sphyrna lewini* e *Rhizoprionodon lalandii* de acordo com a metodologia de OLIVA (1967).

| Músculos | <i>Sphyrna lewini</i><br>Comprimento (mm) | Percentagem | <i>Rhizoprionodon lalandii</i><br>Comprimento (mm) | Percentagem |
|----------|---|-------------|--|-------------|
| DO       | 25,2                                      | 100,0       | 19,7   | 100,0       |
| OS       | 23,6                                      | 93,6        | 16,6   | 84,3        |
| OI       | 22,4                                      | 88,9        | 13,1   | 66,7        |
| RS       | 119,2                                     | 473,0       | 19,1   | 97,0        |
| RI       | 111,5                                     | 442,5       | 12,4   | 63,0        |
| RL       | 119,6                                     | 474,6       | 20,1   | 102,0       |
| RM       | 116,0                                     | 460,3       | 19,4   | 98,5        |

### LEVATOR PALPEBRAE NICTITANTIS

A membrana nictitante ou pálpebra nictitante inferior, ocorre apenas nos Carcharhiniformes. Variam desde rudimentares e imóveis como encontrado em Scyliorhinidae até formas desenvolvidas e móveis encontradas em Hemigaleidae, Carcharhinidae e tubarões-martelo (COMPAGNO 1988).

O músculo *levator palpebrae nictitantis* está associado à essa membrana e é responsável pela parcial ou total oclusão dos olhos (COMPAGNO 1988).

### *Sphyrna lewini* (Figs 4, 5)

Inicia-se na parte proximal do processo pós-orbital sob o *levator palatiquadrati*, seguindo em direção à cápsula óptica, passando posteriormente ao processo atingindo ventralmente a asa distal do processo pré-orbital e pós-orbital; onde sofre grande expansão sob a extremidade desta asa subdividindo-se em parte superior e inferior, fixando-se neste ponto à membrana nictitante.

### *Rhizoprionodon lalandii* (Figs 6, 9)

Inicia-se abaixo da cápsula auditiva, junto ao *levator hyomandibularis*, passando sobre a porção posterior do *levator palatiquadrati* e atrás do processo pós-orbital em sua parte distal inserindo-se na extremidade posterior da pálpebra nictitante inferior.

## INERVAÇÃO

Os nervos cranianos observados podem ser divididos em três grupos: o primeiro é composto pelos nervos ligados aos músculos oculomotores: *oculomotorius*, *trochlearis* e *abducens*. O segundo grupo é formado apenas pelo *nervus opticus* que atinge a cápsula óptica. Os *nervus trigeminus* e *fascialis* (V+VII) formam o terceiro grupo, que segue para a região anterior da face.

### *Sphyrna lewini*

De acordo com o esquema proposto por LLOYD & SHEPPARD (1922), as saídas dos nervos ocorrem da seguinte maneira:

**Grupo 1.** O *nervus oculomotorius* é abaixo do *nervus opticus* e anteriormente ao canal intraorbital.

O *nervus trochlearis* do crânio anterior ao *nervus abducens*. Este nervo sai do crânio junto com os ramos nos *nervi trigeminus* e *fascialis*.

**Grupo 2.** O *nervus opticus* é mais desenvolvido que em *Rhizoprionodon lalandii* devido ao achatamento dorsoventral da cabeça e sua saída é mais próxima da saída dos *nervi trigeminus*, *abducens* e *fascialis*.

**Grupo 3.** O *nervus fascialis* acima do *nervus opticus* e atrás do *nervus trochlearis*. O arranjo do tronco *superficialis* é semelhante ao de *Rhizoprionodon lalandii*.

### *Rhizoprionodon lalandii*

**Grupo 1.** *Nervus oculomotor* do crânio, na região orbital entre o *nervus trochlearis* (IV) e o *ramus ofthalmicus superficialis* do *nervus trochlearis* e o *ramus ofthalmicus superficialis* do *nervus fascialis* inervando *obliquus inferior*, *rectus superior*, *rectus medialis* e *rectus inferior*.

A saída do *nervus trochlearis* está situada superiormente na cápsula óptica no mesmo nível do processo pré-orbital inervando somente o *obliquus superior*.

*Nervus abducens* na região medioposterior da órbita abaixo do *ramus ofthalmicus superficialis* do *nervus fascialis* inervando o *rectus lateralis*.

**Grupo 2.** O *nervus opticus* é o mais volumoso partindo da cápsula óptica em sua porção mais central atingindo o crânio também na porção central da região orbital.



**Grupo 3.** Acima e anterior ao forame estapédio carotidiano localiza-se a saída do *nervus trigeminus* e do *fascialis* e de outros ramos (GOMES & SIQUEIRA 1995).

VON BONDE (1933), descrevendo a distribuição dos nervos oculomotores em *Sphyrna zygaena*, observou que esses nervos seguem unidos e paralelos ao pedículo óptico, formando o que ele denomina “pedículo rectal”, até atingir o olho, innervando os *recti* e *obliqui*. O *nervus oculomotorius* se divide em três ramos principais: o primeiro ramo [III(a)] cruza o *nervus opticus* na parte mais anterior deste, segue em direção à cápsula óptica e divide-se em dois: o segundo ramo [III(b)], innervando o *rectus superior*, *rectus medialis* e o terceiro ramo [III(c)] atingindo os músculos *obliquus inferior* e *rectus inferior* (Fig. 12).

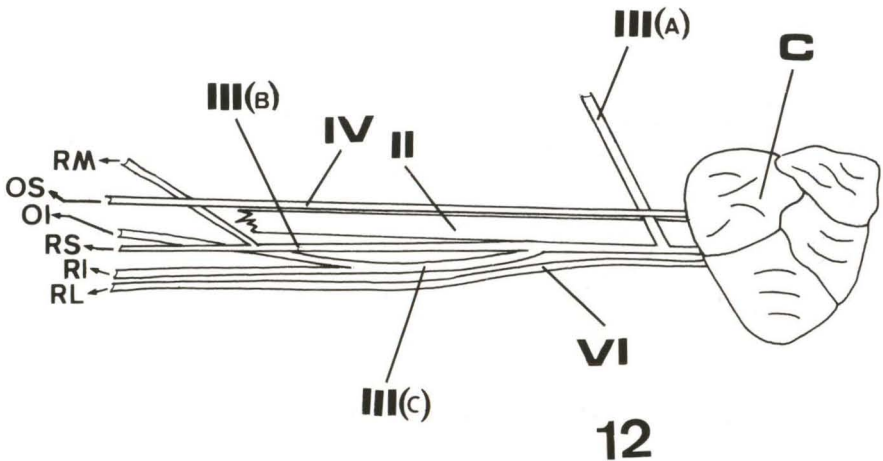


Fig. 12. Distribuição dos nervos oculomotores em *Sphyrna zygaena*. Retirado de VON BONDE (1933).

Esta distribuição ocorre tanto em *S. zygaena* quanto em *S. lewini* (a única objeção é que não foi encontrada a inervação do *adductor mandibulae* pelo ramo III(a) do *nervus oculomotorius*).

A inervação dos *recti* e *obliqui* é semelhante nas duas espécies segundo VON BONDE (1933) e GILBERT (1973), as ramificações do *nervus oculomotorius* atingem o *obliquus inferior* e os *recti superior, inferior e medialis*. O *nervus trochlearis* inerva o *obliquus superior* e o *nervus abducens* o *rectus inferior*. O *nervus trigeminus* forma os *ramus oftalmicus superficialis, oftalmicus profundus maxilaris e mandibularis*. O *nervus fascialis* ao se ramificar atinge o *oftalmicus superficialis, palatinus, hiomandibularis e bucalis*. As diferenciações que ocorrem em algumas regiões são devidos à formação do cefalofólio.

### SEMELHANÇAS

Apesar das diferenças anatômicas encontradas na região cefálica pré-branquial das espécies estudadas, várias similaridades foram observadas. As principais semelhanças foram detectadas nos pontos de fixação dos músculos oculomotores: 1) *Obliquus superior*: fixa-se superiormente na cápsula óptica; 2) *Obliquus inferior*: fixa-se inferiormente na cápsula óptica; 3) *Rectus superior*: fixa-se dorsalmente na cápsula óptica ao lado do *obliquus superior*; 4) *Rectus inferior*: fixa-se inferiormente na cápsula óptica ao lado do *obliquus inferioris*; 5) *Rectus lateralis*: fixa-se na parte posterior mediana da cápsula óptica; 6) *Rectus medialis*: fixa-se na parte anterior mediana da cápsula óptica entre os *obliqui*.

### DISCUSSÃO

Recentemente o estudo da musculatura tem sido empregado na tentativa de solucionar problemas filogenéticos. Com isso, a proposta de uma padronização da terminologia miológica faz-se necessária. Determinados autores no mesmo trabalho utilizam dois tipos de nomenclatura, baseados na posição do músculo junto à sua inserção na peça esquelética ou na função que ele desenvolve. Neste sentido por exemplo, COMPAGNO (1988) usa o termo *levator palatiquadrati* (função) e *quadratomandibularis* (posição). O mesmo acontece com SHIRAI (1992) que utiliza *adductor mandibulae* (função) e *suborbitalis* (posição).

O trabalho de EDGEWORTH (1935), ressuscitado por MIYAKE et al. (1992), porém, não resolveu os problemas uma vez que a nomenclatura proposta por ele (EDGEWORTH 1935) não segue um padrão, sendo baseada tanto na função quanto na posição (e.g. *constrictor hyoideus* e *suborbitalis*).

Quanto aos músculos cefálicos relacionados ao mecanismo de alimentação, de acordo com MOSS (1972), os Carcharhinidae apresentam uma musculatura altamente hipertrofiada além de possuírem um condrocânio relativamente reduzido. De acordo com o autor a projeção da boca pode ser verificada de suas maneiras dependendo das forças interna e externa do palatoquadrado. A projeção da arcada superior oferece uma precisão tanto na captura de organismos bentônicos, quanto na predação de animais de grande porte onde a finalidade é a de arrancar um pedaço na impossibilidade de engolir a presa inteira. Com isso, a projeção da arcada superior é muito importante no comportamento predatório destes animais.

TRICAS & MCCOSKER (1984), FRAZZETTA & PRANGE (1987) descrevem os movimentos dos componentes cefálicos de *Carcharodon carcharias* (Linnaeus, 1758), *Carcharhinus limbatus* (Valenciennes, 1839), *C. acronotus* (Poey, 1860) e *Negaprion brevirostris* (Poey, 1868). Estes movimentos foram observados tanto durante, quanto depois de captura da presa e seguem as seguintes etapas: 1) elevação do focinho; 2) depressão da arcada inferior; 3) projeção do palatoquadrado; 4) elevação da arcada inferior para fechar a boca; 5) e abaixamento do focinho.

Segundo MOSS (1972) a cabeça dorsal do *levator labii superioris*, o *levator palatiquadrati* e a cabeça dorsal do *adductor mandibulae* são componentes que atuam na projeção da arcada superior.

Na tabela I observa-se que o *levator labii superioris* e o *levator palatiquadrati* apresentaram o maior número de diferenças entre *Rhizoprionodon lalandii* e *Sphyrna lewini* seguidos do *levator hyomandibularis* e *adductor mandibulae*, provavelmente devido à diferente abordagem na captura de alimentos dessas duas espécies. Essa desigualdade poderia estar relacionada ao surgimento do cefalofólio dos tubarões-martelo. A mesma alternativa pode ser interpretada para os músculos oculomotores (Tabs II, III) que expressam um maior desenvolvimento e adaptação em *Sphyrna*, principalmente nos músculos *recti* que acompanham a expansão lateral da região pré-branquial da cabeça.

MOSS (1972) analisando *Carcharhinus* Blainville, 1816, *Rhizoprionodon* Whitley, 1929, "*Hipoprion* Gill, 1862", *Prionace* Cantor, 1849, *Galeocerdo* Müller & Henle, 1837 e *Negaprion* Whitley, 1940 afirma que os tubarões da família Carcharhinidae possuem uma considerável capacidade de elevação da cabeça quando se alimentam na superfície, auxiliando numa maior abertura da boca, assim como aumentando o poder de pressão da mordida, ampliando os itens de sua dieta.

A causa da modificação (derivação) lateral da região pré-branquial da cabeça (cefalofólio) nos tubarões-martelo, tem sido interpretada de várias maneiras. TORTONESE (1949) afirma que é uma adaptação para vida pelágica. Já HASLER (1957), TESTER (1963) e COUSTEAU & COUSTEAU (1970) acreditam que seja para uma ampliação das funções visual e olfativa. Por outro lado COMPAGNO (1988) e SPRINGER & GOLD (1989) consideram essa expansão como um recurso para uma melhor acomodação do sistema de linha lateral e ampolas de Lorenzini, o que ampliaria a área sensorial da cabeça desses peixes. SPRINGER (1967), ALEEV (1969), TRONSON & SIMANEK (1977) e NAKAYA (1995) afirmam que essa modificação auxilia numa melhor hidrodinâmica para esses tubarões. STRONG *et al.* (1990) verificaram o uso do cefalofólio em *Sphyrna mokarran* (Rüppell, 1837) na predação de *Dasyatis americana* (Hildebrand & Schroeder, 1928). A função hidrodinâmica da cabeça dos tubarões-martelo verificada e comparada com *Carcharhinus* mostrou diferenças significativas na distribuição dos músculos hipaxiais e epiaxiais. Neste estudo o autor verifica que os tubarões-martelo diferem de *Carcharhinus* por possuírem um maior desenvolvimento dessas musculaturas acarretando com isso uma maior flexibilidade da região cefálica pré-branquial no sentido vertical, para baixo e para cima enquanto *Carcharhinus* só apresentou movimentos para cima (NAKAYA 1995).

NAKAYA (1995) afirma que esse deslocamento cefálico oferece maior hidrodinâmica aos tubarões-martelo; ou seja, a soma da expansão lateral da região



pré-branquial da cabeça e das nadadeiras peitorais (ponto de equilíbrio para a hidrodinâmica em tubarões de massa d'água) aumentam a área de equilíbrio destes tubarões.

Além da função hidrodinâmica do cefalofólio, STRONG *et al.* (1990) verificaram em *Sphyrna mokarran* (Rüppel, 1837) a utilização desta estrutura na captura de *Dasyatis americana* Hildebrand & Schroeder, 1928. Este tubarão se aproxima rapidamente da raia, nada em volta desta, posiciona-se por cima dela e com o auxílio da cabeça, prende a raia junto ao substrato mordendo-a em seguida.

Nas várias tentativas de interpretação, seja para ampliação dos órgãos sensoriais como melhoria para a hidrodinâmica ou mesmo para utilização predatória, não existe um consenso sobre a função da expansão lateral da região pré-branquial da cabeça nos tubarões-martelo.

O arranjo dos músculos cefálicos, oculomotores e os nervos oculomotores encontrados em *Sphyrna*, se desconsideradas as adaptações relacionadas ao aparecimento do cefalofólio, é homólogo ao de *Rhizoprionodon lalandii*. COMPAGNO (1988) ao caracterizar os Carcharhiniformes, descreve o *levator labii superioris* como sendo relativamente pouco desenvolvido tendo no entanto em alguns Carcharhinidae e principalmente em *Sphyrna* sua origem expandida sobre a parede antorbital.

A distribuição dos nervos oculomotores estudados por VON BONDE (1933) para *Sphyrna zygaena* (Linnaeus, 1758) são confirmados também para *S. lewini*, apresentando o mesmo plano estrutural. A inervação do *adductor mandibulae* pelo *nervus oculomotorius* em seu ramo IIIa contudo, não foi observada neste estudo. Tendo este nervo uma função oculomotora, entende-se que não será cabível que ele inerve o *adductor mandibulae*. Além disso, ele não poderia voltar de sua localização anterior para atingir este músculo, que é responsável pela pressão da mordida e que se encontra na parte posterior da cabeça. O próprio autor aponta este fato como sendo "peculiar" acrescentando ainda "ser o primeiro caso de *nervus oculomotorius* inervar outro músculo que não seja o dos olhos".

VON BONDE (1933) ao apresentar a relação dos nervos cranianos e respectivas ramificações, não aponta a ramificação do *adductor mandibulae*.

A morfologia externa, principalmente a do tronco, demonstra grande similaridade entre Sphyrnidae, Carcharhinidae e Hemigaleidae que compartilham dos seguintes caracteres: olhos circulares, pálpebra nictitante inferior interna, sulco pré-scaudal superior presente, base da primeira dorsal à frente das bases das pélvicas, ponto médio da base da primeira dorsal sempre em frente à origem das pélvicas, segunda dorsal geralmente menor que a primeira dorsal, lobo inferior da caudal desenvolvido, ondulações na margem dorsal da caudal (COMPAGNO 1984; NELSON 1994).

As similaridades compartilhadas entre Sphyrnidae e Carcharhinidae de acordo com COMPAGNO (1988) são observadas principalmente através de caracteres internos: presença de um sulco entre o pseudosifão e a ponta do mixopterégio; forames ectetmoidais presentes nos côndilos ectetmoidiais; forames não separados e presença de canais para as artérias hióides e aortas pares laterais; válvula intestinal espiralada.

Vários autores como por exemplo TORTONESE (1949, 1950), SPRINGER (1964) e GILBERT (1967), propõem um certo parentesco entre os tubarões-martelo e os Carcharhinidae. No entanto somente COMPAGNO (1988) definiu exatamente quais os grupos de Carcharhinidae que estão mais próximos filogeneticamente de *Sphyrna*. Esse mesmo autor agrupa *Scoliodon* Müller & Henle, 1837 com Sphyrnidae, apresentando cinco sinapomorfias. Quatro delas demonstram um início da transformação da região cefálica à partir de *Scoliodon* para a formação de um cefalofólio.

Segundo COMPAGNO (1988), esta modificação também pode ser encontrada em *Rhizoprionodon* e em *Loxodon* Müller & Henle, 1838 que juntos formam outro grupo natural bastante relacionado com "Sphyrnidae"+ *Scoliodon*.

Quanto à dentição, SPRINGER (1964) afirma que existe uma grande semelhança entre os dentes de *Rhizoprionodon*, *Loxodon* e *Scoliodon* com os dos tubarões-martelo, insinuando que esses grupos possuem um certo grau de parentesco, chegando a reunir *Rhizoprionodon lalandii*, *R. oligoninx* (Springer, 1964) e *R. taylori* (Ogilby, 1915) no subgênero *Protozygaena* Springer, 1964. SPRINGER (1964) também aproxima este subgênero a *Scoliodon* por compartilharem centros vertebrais pré-caudais com comprimento mais ou menos constantes.

MACIAS (1984), no que diz respeito à dentição de *Rhizoprionodon* afirma que os dentes de ambas as arcadas podem ser definidos quanto à forma e são descritos como "dientes típicos esfirnoides o de tiburón martillo" e cita como exemplo *Sphyrna tiburo* (Linnaeus, 1758) e *S. lewini*.

Embora seja este o panorama mais atual das relações filogenéticas dos tubarões-martelo com os Carcharhinidae, ainda dentro de *Sphyrna* acredita-se que quanto menos derivado é o tubarão-martelo, menos expandida lateralmente é a região cefálica. Este fato já tinha sido colocado por TORTONESE (1949, 1950) e posteriormente por NAKAYA (1978) e COMPAGNO (1988). Este último apresenta a hipótese da transformação craniana a partir de *Scoliodon laticaudus* (Müller & Henle, 1838) até *Sphyrna tiburo*, onde observa-se a expansão e achatamento das cápsulas nasais, das cartilagens rostrais, do *levator palatoquadrate* e processos pós-orbitais.

A expansão lateral da região pré-branquial da cabeça foi o principal caráter utilizado na breve diagnose de RAFINESQUE (1810) para definir os tubarões-martelo do gênero *Sphyrna*. Esta estrutura é, para muitos estudiosos, a principal característica (autapomorfia) que aloca essas espécies de tubarões em uma única família: Sphyrnidae (e.g. TORTONESE 1949, 1950; GILBERT 1967; FIGUEIREDO 1977; COMPAGNO 1984).

REGAN (1906) inclui os Sphyrnidae na família Carcharhinidae. De acordo com a classificação proposta por WHITE (1937), na subordem Carcharminida encontram-se os Sphyrnidae. Esta família, no trabalho de TORTONESE (1950) está incluída na subordem Carcharhinoidei.

COMPAGNO (1988), em uma análise cladística, apresenta um modelo tentativo onde agrupa os tubarões-martelo na supertribo Sphyrnini junto com os Carcharhinini fazendo parte da família Carcharhinidae.

Quanto às autapomorfias de Sphyrnidae propostas por COMPAGNO (1988), quase todas (exceto a ausência de rhipidion nos mixopterígijs), estão localizadas



na região cefálica. Algumas estão relacionadas a caracteres cranianos básicos: 1) sulcos labiais vestigiais ou ausentes; 2) cartilagens labiais ausentes; 3) fossa parietal dupla; 4) ausência de aorta dorsal; 5) único par de forames eferentes na placa basal; 6) câmara ectetmoidal lateral aos côndilos ectetmoidais; 7) sulcos endonarinais presentes. Observa-se que o autor também utilizou caracteres negativos nos itens 1, 2 e 4. As características que estão relacionadas à expansão lateral da cabeça são: 1) cefalofólio presente; 2) cartilagem rostral mediana deprimida; 3) nodo rostral expandido e achatado; 4) cápsulas nasais e septo internasal deprimidos e expandidos lateralmente; 5) aberturas nasais laminares; 6) processo pré-orbital muito distante das cápsulas nasais; 7) processos pós-orbitais estendendo-se através do meio do *levator palatiquadrati*; 8) *levator palpabrae nictitantis* bastante distante do cefalofólio e 9) desenvolvimento de uma crista supraorbital secundária.

Um décimo item pode ser acrescentado, conforme foi observado no presente trabalho: o pedículo óptico em sua extremidade (no ponto de encontro com a cápsula óptica) termina em ponta, ao contrário do que se observa em *Rhizoprionodon* que além de mais curto, termina em uma superfície plana.

GILBERT (1967) atribui “a posição oblíqua dos dentes” e “o sulco labial diminuto ou ausente” em *Sphyrna* como adaptações relativas à expansão lateral da região pré-branquial da cabeça. No entanto, esta hipótese deve ser refutada pois estas características podem ser compartilhadas com outros Carcharhiniformes típicos: *Hypogaleus* Smith, 1957, *Iago* Compagno & Springer, 1971, alguns *Triakis* Müller & Henle, 1838 (Triakidae), *Loxodon*, *Rhizoprionodon*, *Scoliodon* (Carcharhinidae) que apresentam também dentes oblíquos. A ausência ou redução do sulco labial pode ser encontrada em *Carcharhinus* Blainville, 1816, *Isogomphodon* Gill, 1862, *Lamiopsis* Gill, 1862, *Negaprion*, *Prionace* (Carcharhinidae), conforme observou COMPAGNO (1984).

Apesar das propostas de COMPAGNO (1988), MARTIN (1992) e NELSON (1994) que sugerem que os tubarões-martelo não podem ser considerados um taxon monofilético a menos que inclusos em Carcharhinidae, preferimos aceitar as propostas de TORTONESE (1949, 1950), GILBERT (1967), FIGUEIREDO (1977) e COMPAGNO (1984). Estes autores colocam os tubarões-martelo em Sphyrnidae, uma vez que a expansão lateral da cabeça, não encontrada em nenhum outro elasmobrânquio, define este grupo como um grupo natural.

Devido aos caracteres compartilhados entre Sphyrnidae e Carcharhinidae, estas duas famílias poderiam ser agrupadas num táxon abaixo da superfamília Carcharhinoidea (*sensu* COMPAGNO 1988) e acima de família.

## CONCLUSÕES

Os caracteres miológicos, bem como os de inervação prestaram um grande auxílio na busca de novos caracteres diagnósticos ampliando as autapomorfias de *Sphyrna lewini*. As autapomorfias encontradas nos tubarões-martelo estão diretamente relacionadas à expansão lateral da cabeça. Apesar dos caracteres compartilhados entre Carcharhinidae e tubarões-martelo, a presença de cefalofólio, uma estrutura ímpar, agrupa estes últimos em uma única família (Sphyrnidae).



AGRADECIMENTOS: Aos Professores doutores Ricardo S. Rosa e Gustavo W. Nunan, aos Professores Francisco J. Figueiredo, Otto B.F. Gadig e Hugo R.S. Santos pelas críticas e sugestões. À Sub-Reitoria de Pós-Graduação e Pesquisa/SR-2 da UERJ pelas bolsas de Iniciação Científica-UERJ/CNPq (M.C. Lima e C. Paragó), à FAPERJ pela bolsa de Iniciação Científica (W. Souza-Lima) e ao CNPq pela bolsa de pesquisador (U.L. Gomes). Aos consultores científicos desta Revista pelas preciosas sugestões.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ADAMS, L.A. 1915. A memoir on the phylogeny of the jaw muscles in recent and fossil vertebrates. **Annals N.Y. Acad. Sci.** **38**: 51-166.
- ALEEV, Y.G. 1969. **Function and gross morphology in fish**. Jerusalem, Israel Program for Scientific Translation, 268p.
- ALLIS, E.P. 1923. The cranial anatomy of *Chlamydoselachus anguineus*. **Act. Zool.** **4**: 123-221.
- ANDRÉS, A.M.; J.M.G. GUZMAN & R. MUÑOZ-CHÁPULI. 1987. Ventral cephalic musculature in Elasmobranchii: some functional and phylogenetic implications. **Proc. V. Congr. Europ. Ichthyol.**, Stockholm: 57-63.
- COMPAGNO, L.J.V. 1970. Systematics of the genus *Hemitriakis* (Selachii: Carcharhinidae) and related genera. **Proc. Calif. Acad. Sci.**, ser. 4, **38**: 63-98.
- . 1984. FAO species catalogue. 4. Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of sharks species known to date. 2. Carcharhiniformes. **FAO Fish. Synop.** **4** (125): 251-655.
- . 1988. **Sharks of the Order Carcharhiniformes**. New Jersey, Princeton Univ. Press, 467p.
- COUSTEAU, J.Y. & P. COUSTEAU. 1970. **The shark: Splendid savage of the sea**. London, Cassell, 182p.
- DANIEL, J.F. 1924. **The elasmobranch fishes**. Berkeley, California Univ. Press. 332p.
- EATON, T.M. 1935. Evolution of the upper jaw mechanism in teleost fishes. **Jour. Morph.** **58**: 157-172.
- EDGEWORTH, F.H. 1935. **The cranial muscles of vertebrates**. London, Cambridge University Press, VIII+493p.
- FIGUEIREDO, J.L. 1977. **Manual de peixes do sudeste do Brasil. I. Introdução. Cações, Raias e Quimeras**. São Paulo, Mus. Zool. Univ. São Paulo, 104p.
- FRAZZETA, T.H. & C.D. PRANGE. 1987. Movements of cephalic components during feeding in some requiem sharks (Carcharhiniformes: Carcharhinidae) **Copeia** **4**: 979-993.
- GILBERT, C.R. 1967. A revision of the hammerhead sharks (family Sphyrnidae). **Proc. U.S. Nat. Mus.** **119**: 1-88.
- GILBERT, S. 1973. **Pictorial anatomy of the dogfish**. Washington, Univ. Washington Press, 59p.
- GOMES, U.L. & A.E. SIQUEIRA. 1995. Estudo comparativo do condroneurocrânio de *Rhizoprionodon lalandii* (Valenciennes, 1839) e *Rhizoprionodon porosus*

- (Poey, 1861) (Elasmobranchii, Carcharhinidae) **Rev. Brasil. Biol.** **55** (1): 49-60.
- GOOGRICH, S.E. 1958. **Studies on the esturture and development of vertebrates.** New York, Dover, 837p.
- GOTO, T.; K. NAKAYA & K. AMAOKA. 1994. Morphology of throat barbels of *Cirrhoscyllium japonicum* (Elasmobranchii, Paraclyliidae), with comments on function and homology. **Japan Jour. Ichthyol.** **41** (2): 167-172.
- GRAF, W. & W.J. BRUNKEN. 1984. Elasmobranch oculomotor organization: anatomical and theoretical aspects of the phylogenetic development of vestibulo - oculomotor connectivity. **Journal of Comp. Neur.** **227**: 569-581.
- GREENWOOD, P.H. 1968. The osteology and relationships of the Denticipitidae, a family of clupeomorph fishes. **Bulletin of the British Museum (Natural History) Zoology** **16** (6): 215-273.
- HASLER, A.D. 1957. The sense organs: olfactory and gustatory senses of fishes, p.187-209. *In*: M.F. BROWN (Ed.). **The physiology of fishes.** New York, Academic Press, vol. 2, 323p.
- KESTEVENS, H.L. 1942. The evolution of the skull and the cephalic muscles. A comparative study of their development and adult morphology. Part 1: The Fishes. **Mem. Aust. Mus. Sydney** **8**: 1-63.
- LAUDER, G.V. 1980. On the evolution of the jaw adductor musculature in primitive gnathostome fishes. **Breviora Mus. Comp. Zool.** **460**: 1-10.
- LIGHTOLLER, G.H.S. 1939. Problable homologues. A study of the comparative anatomy of the mandibular and hyoid arches and their musculature. **Trans. Zool. Soc. London.** **24**: 349-444.
- LLOYD, J.H. & E.M. SHEPPARD. 1922. A contribution to the anatomy of a hammerhead shark (*Zygaena malleus*). **Proc. Zool. Soc. London**: 971-981.
- LUTHER, A. 1913. Über die von N. trigeminus versorgte muskulatur der Ganoiden und Dipneusten. **Acta. Soc. Scient. Fenn.** **41**: 1-72.
- MACIAS, F.S. 1984. **Estudio taxonomico y biologico del genero Rhizoprionodon en el Atlantico y Pacifico de Mexico.** Tesis, não publicada, Universidad Nacional de Mexico, 79p.
- MAISEY, J.G. 1980. An evolution of jaw suspension in sharks. **Amer. Mus. Nov.** **2706**: 1-17.
- MARTIN, A.P.; G.J.P. NAYLOR & S.R. PALUMBI. 1992. Rates of mitochondrial DNA evolution in sharks are slow compared with mamals. **Nature** **357**: 153-155.
- MIYAKE, T.; J.D. MCEACHRAN & B.K. HALL. 1992. Edgeworth's legacy of cranial muscle development with an analisis of muscles in the gill ventral arch region of batoid fishes (Chondrichthyes: Batoidea). **Jour. Morph.** **212**: 213-256.
- MOSS, S.A. 1972. The feeding mechanisms of the sharks of the family Carcharhinidae. **Jour. Zool. N.** **167**: 423-436.
- . 1977. Feeding mechanisms in sharks. **Amer. Zool.** **17**: 355-364.
- . 1981. Shark feeding mechanisms. **Oceanus** **24** (4): 23-29.
- . 1984. **Sharks. An introduction for the amateur naturalist.** New Jersey, Prentice-Hall, 246p.
- NAKAYA, K. 1975. Taxonomy, comparative anatomy and phylogeny of Japanese

- catsharks, Scyliorhinidae. **Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.** **23**: 1-94.
- . 1978. Classification and evolution of hammerhead sharks. **Mar. Sci. Mon.** **10** (3): 171-177.
- . 1995. Hydrodynamic function of the head in the hammerhead sharks (Elasmobranchii: Sphyrnidae). **Copeia** **2**: 330-336.
- NEAL, H.V. 1918. The history of eye muscles. **Jour. Morph.** **30**: 433-453.
- NELSON, J.S. 1994. **Fishes of the World**. New York, Willy & Sons. Inc., 3<sup>rd</sup> ed., 600p.
- NISHIDA, K. 1990. Phylogeny of the suborder Myliobatoidae. **Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.** **37** (1/2): 1-108.
- OLIVA, O. 1967. On topography of eye muscles of several elasmobranchs with regard to their life habits. **Acta. Soc. Zool. Bohemosl.** **31** (1): 51-67.
- RAFINESQUE, C.S. 1810. **Caratteri di alcuni nuovi generi e nuove spece di animali e piante della Sicilia**. Palermo, 1-69, part 1, 1809; 71-105, part 2, 1810.
- REGAN, T. 1906. A classification of the selachian fishes. **Proc. Zool. Soc. London**: 772-758.
- SHIRAI, S. 1992. **Squalean Phylogeny a new framework of "Squaloid" sharks and related taxa**. Hokkaido, Hokkaido University Press, 139p.
- SMITH, B.G. 1937. The anatomy of the frilled shark *Chlamydoselachus anguineus* Garman. Bashford Dean Mem. **Amer. Mus. Nat. Hist.**: 333-506.
- SPRINGER, S. 1967. Social organization of shark populations, p.149-174. *In*: P.W. GILBERT; R.F. MATHEWSON & D.P. RALL (Eds). **Sharks, Skates and Rays**. Baltimore, Johns Hopkins Press.
- SPRINGER, V.G. 1964. A revision of the carcharhinid shark genera *Scoliodon*, *Loxodon* and *Rhizoprionodon*. **Proc. U.S. Natn. Mus.** **115**: 559-632.
- SPRINGER, V.G. & J.P. GOLD. 1989. **Sharks in question**. The Smithsonian answer book. Washington, Smithsonian Institution Press.
- STRONG JR., W.R.; F.F. SNELSON & S.H. GRUBER. 1990. Hammerhead shark predation on stingrays: an observation of prey handling by *Sphyrna mokarran*. **Copeia**: 836-840.
- TESTER, A.L. 1963. Olfaction, gustation and the common chemical sense in shark, p.255-282. *In*: P.W. GILBERT (Ed). **Sharks and survival**. Boston, D.C. Haelth and Company, 255p.
- TESTUD, L. 1925. **Tratado de Anatomía Humana. Tomo III. Sistema nervioso periférico-órganos de los sentidos aparato de la respiración y de la fonación**. Barcelona, Salvat Editores S.A., 1040p.
- TORTONESE, E. 1949. Studi sui plagiostomi I - Allune considerazioni biomorfologiche sulla famiglia Sphyrnidae. **Boll. Ins. Mus. Zool. Torino.** **87**: 21-27.
- . 1950. Studi sui plagiostomi. II -Evoluzione, corologia e sistematica della famiglia Sphyrnidae. **Boll. Ist. Mus. Zool. Torino.** **2** (2): 1-39.
- TRICAS, T.C. & J.E. MCCOSKER. 1984. Predatory behaviour of the white shark (*Carcharodon carcharias*) with notes on its biology. **Proc. Cal. Acad. Sci.** **43** (14): 221-238.



- TRONSON, K.S. & D.E. SIMANEK. 1977. Body form and locomotion in sharks. **Am. Zool.** **17**: 343-354.
- VETTER, B. 1874. Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Kiemen – und Kiefermuskulatur der Fische. **Jen. Zeitschs. f. Naturw.** **8**: 405-458.
- VON BONDE, C. 1933. Contributions to the morphology of the Elasmobranchii. I. The craniology and neurology of a hammerhead shark, *Sphyrna (Cestracion) zygaena* (Linnaeus). **Jour. Comp. Neur.** **58** (2): 377-403
- WALLER, G. N. & A. BARANES. 1991. Chondrocranium morphology of the northern Red Sea Triakid sharks and relationships to the feeding habits. **Jour. Fish. Biol.** **38** (3): 715-730.
- WHITE, E.G. 1937. Interrelationships of the elasmobranchs with a key to the Order Galea. **Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.** **74**: 25-138.
- WINTERBOTTON, R. 1974. A descriptive synonymy of the striated muscles of the Teleostei. **Proc. Acad. Nat. Sci. Phil.** **125**: 225-317.

---

Recebido em 08.V.1996; aceito em 18.VI.1997.