

Universidade do Estado do Rio de Janeiro

Centro Biomédico Instituto de Biologia Roberto Alcantara Gomes

Waldiney Cavalcante de Mello

Relações filogenéticas dos tubarões-martelo (Elasmobranchii: Sphyrnidae) com ênfase em morfologia

> Rio de Janeiro 2011

Waldiney Cavalcante de Mello

Relações filogenéticas dos tubarões-martelo (Elasmobranchii: Sphyrnidae) com ênfase em morfologia

Tese apresentada, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor, ao Programa de Pós-graduação em Biociências, da Universidade do Estado do Rio de Janeiro.

Orientador: Prof. Dr. Paulo Marques Machado Brito

Rio de Janeiro 2011

CATALOGAÇÃO NA FONTE UERJ/REDE SIRIUS/BIBLIOTECA CB-A

M527	Mello, Waldiney Cavalcante de.
	Relações filogenéticas dos tubarões-martelo (Elasmobranchii: Sphyrnidae) com ênfase em morfologia / Waldiney Cavalcante de Mello. – 2011.
	159 f. : il.
	Orientador: Paulo Marques Machado Brito. Tese (Doutorado) - Universidade do Estado do Rio de Janeiro. Instituto de Biologia Roberto Alcantara Gomes.
	 Tubarão - Morfologia - Teses. I. Brito, Paulo Marques Machado. II. Universidade do Estado do Rio de Janeiro. Instituto de Biologia Roberto Alcantara Gomes. III. Título.
	CDU 597.3

Autorizo, apenas para fins acadêmicos e científicos, a reprodução total ou parcial desta tese, desde que citada a fonte.

Assinatura

Waldiney Cavalcante de Mello

Relações filogenéticas dos tubarões-martelo (Elasmobranchii: Sphyrnidae) com ênfase em morfologia

Tese apresentada, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor, ao Programa de Pós-graduação em Biociências, da Universidade do Estado do Rio de Janeiro.

Aprovada em 14 de março de 2011.

Banca Examinadora:

Prof. Dr. Paulo Marques Machado Brito (Orientador) Universidade do Estado do Rio de Janeiro – UERJ

Prof. Dr. Oscar Rocha-Barbosa Universidade do Estado do Rio de Janeiro - UERJ

Prof. Dr. Jürgen Kriwet Universität Wien – UNIVIEN

Prof. Dr. Jesús Alvarado-Ortega Universidad Autonoma de Mexico – UNAM

Prof. Dr. Marcelo Ribeiro Britto Universidade Federal do Rio de Janeiro - UFRJ

> Rio de Janeiro 2011

AGRADECIMENTOS

Ao professor Dr. Paulo Marques Machado Brito, pela amizade e orientação desde que o conheci e, principalmente, desde que faço parte do Laboratório de Ictiologia, Tempo e Espaço.

Aos membros da banca por terem aceito fazer parte desta avaliação importante para minha carreira.

À minha família Guimarães: Suely, Jacyra, Célia, Sônia, Leonardo, Sandra, Maizé, Hélio e Edda pelo apoio, financiamento incondicional e compreensão à minha vontade nos estudos e de carreira. E à Lana, Tico, Sheik, Gordo, Zé, Castanha, Pretinha e tantos outros amigos que são parte da família.

Aos meus tios Sônia e Leonardo por terem me dado casa, comida e "roupa encolhida" nos meses de muito trabalho nos Estados Unidos, e aos meus primos Ricardo, Paula e Claudio pela companhia de quase todos os dias. Um agradecimento especial ao Claudio, que aos 8 anos conversava sobre seu vasto conhecimento sobre animais.

Aos meus colegas de laboratório que estiveram comigo nestes anos, em especial Lupa Machado, Jesús Alvarado-Ortega e Diogo de Mayrinck, Ivan Vázquez, Kleyton Magno, César "Chuck" Amaral e Andréa Espínola pelas discussões e críticas aos meus trabalhos.

Aos amigos que fiz nestes anos devido às nossas afinidades com a Biologia, em especial ao Diego Roquette e Luiza Balster por viajarem no mesmo mundo de idealizações por tanto tempo; ao André Caldas, Vivian e Thiago que vieram logo depois nessas idealizações; ao Daniel pelos anos de histórias memoráveis.

À Marianna, mais que namorada é a companheira que faz parte de tudo isso, ao meu lado todo o tempo.

Às técnicas em radiologia Luciana Ribeiro de Oliveira, Maria Alice Torres dos Santos e Alessandra, do setor de Radiologia do Hospital Pedro Ernesto/UERJ, pelas primeiras radiografias que iniciaram este trabalho.

À Sandra Raredon pelas centenas de radiografias, amizade, almoços no Museum Support Center / Smithsonian e pelos chás, sem esquecer dos livros, meu "tablet" e tudo o que uma grande amiga e colega poderia ter proporcionado. E um agradecomento adicional por ser uma artista com as imagens. E à Jen Willet pela assistência e ótimas conversas à bordo do "shuttle bus" do Smithsonian e nas tardes no Museum Support Center. A Jon Fong pela grande ajuda com as radiografias nas semanas de Cal Academy, e Mysi Hoang pela disponibilidade em conseguir excelentes condições de trabalho por lá.

À Dra Lynne Parenti e ao Dr. Tomio Iwamoto, pelo convite para trabalhar, respectivamente, nas coleções científicas do Smithsonian Museum (Washington, DC, EUA) e California Academy of Sciences (Califórnia, EUA). As incontáveis horas nestas instituições foram fundamentais para obter meus resultados.

Ao Marcelo Britto, por ter disponibilizado a coleção científica de peixes do Museu Nacional do Rio de Janeiro em todos estes anos.

Ao Felipe Brum pela amizade e importantes contribuições e consultoria com as microscopias eletrônicas de varredura, disponibilizando incontáveis horas com minhas freqüentes perguntas metodológicas.

Ao técnico Alan Cesar Nunes de Moraes, pelas contribuições e imagens dos dentículos dérmicos em microscopias eletrônicas de varredura. E ao Jorge Carvalho, professor do Laboratório de Histologia da UERJ pela colaboração com este trabalho.

Ao Rodolpho Albano pelo tempo gasto em me ensinar alguns fundamentos práticos de biologia molecular, e pela paciência mesmo quando o gel de agarose virava uma papa no início.

Ao Dr. Senzo Uchida e Rui Matsumoto, do Okinawa Aquarium (Japão) pela colaboração científica e por terem gentilmente cedido material para a continuidade deste projeto com análises moleculares.

Ao Fritz Pfeil, pelas ótimas conversas e criticas científicas durante o International Congress of Ichthyologists and Herpetologists em Providence (Estados Unidos).

E aos meus amigos queridos que não estão mais neste mundo, mas que com certeza me guardam como anjos quando preciso.

"This is the day you shall always remember as the day you almost caught Captain Jack Sparrow. Now... bring me the horizon"

Captain Jack Sparrow

RESUMO

MELLO, Waldiney Cavalcante de. *Relações filogenéticas dos tubarões-martelo* (*Elasmobranchii: Sphyrnidae*) *com ênfase em morfologia*. 2011. 121f. Tese de Doutorado em Biociências) - Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2011.

A cabeça lateralmente expandida é a principal sinapomorfia da família Sphyrnidae, a qual compreende todos os tubarões-martelo. Apesar de haver trabalhos abordando esta família, sua anatomia interna tem sido negligenciada como fonte de caracteres para serem utilizados na taxonomia e filogenia dos Sphyrnidae, em especial acerca de seu cefalofólio. Além disso, outros caracteres permanecem pouco estudados na família, tais como os referentes à anatomia dentária, dentículos dérmicos e sistema de poros sensoriais do cefalofólio. As relações filogenéticas entre os Sphyrnidae, e desta família entre os demais Carcharhiniformes, ainda é controversa como sua taxonomia. As poucas hipóteses filogenéticas conhecidas, baseadas em morfologia, não foram testadas sob critérios sistemáticos. Já as poucas hipóteses moleculares existentes foram testadas mas são ainda mais controversas. O presente estudo apresenta uma revisão anatômica e taxonômica dos Sphyrnidae, construindo uma matriz de caracteres mais robusta para testar as relações filogenéticas entre os Sphyrnidae, contando com 3 gêneros relacionados no grupo externo: Carcharhinus, Rhizoprionodon e Negaprion. Os resultados posicionam S. tiburo na base da família, e E. blochii e S. tudes compondo um dos clados mais derivados. Espécies de maior porte e cefalofólio mais expandido compõem um clado formado por S. mokarran + (S. lewini + S. zygaena), ao passo que as de menor porte e com cefalofolio mais arredondado formam um grupo polifilético. Rhizoprionodon acutus aparece como monofilético à família Sphyrnidae quando incluído fora do grupo externo. As árvores de consenso (Strictus, Semistrictus, Majority-rule e Adams) apresentam os mesmos resultados. Os caracteres cranianos, sensoriais e de dentículo dérmico são os que mais suportaram os diversos clados. Após a revisão taxonômica da família, a filogenia com base em morfologia apresentou-se mais consistente e clara, embora controversa aos dados moleculares.

Palavras-chave: Sphyrnidae. Filogenia. Morfologia. Elasmobranchii. Carcharhiniformes.

ABSTRACT

The laterally expanded head is the main synapomorphy of the family Sphyrnidae, which comprises all the hammerhead sharks. In spite of the existence of some works on this family, the internal anatomy have been neglected as a soured of characters to be used in the taxonomy and phylogeny of this family, especially about the cephalofoil. Additionally, other characters remains poorly studied in Sphyrnidae, such as the complete teeth anatomy, dermal denticles and sensorial system of pores in the cephalofoil. It is advocated here that the study of such sources of features would give new characters to construct a more robust matrix to be used in the phylogeny of this family. The interrelationships within the Sphyrnidae, as well as of this family among the other Carcharhiniformes is still controversial as their taxonomy. The few phylogenetical hypothesis based on morphology were never tested before, besides accepted by many authors. In the other hand, the few hypothesis based on molecular data were tested but are even more controversial. The present study presents a anatomic and taxonomic review of the family Sphyrnidae, constructing a more robust matrix that were tested to verify the interrelationships within the family Sphyrnidae, using, for the first time, 3 related genera: Carcharhinus, Rhizoprionodon and Negaprion. The results show that S. tiburo is the most basal living sphyrnid, and E. blochii and S. tudes comprise one of the most derived clade. The large species with the most expanded cephalofoil comprise a monophyletic clade S. mokarran + (S. lewini + S. zygaena), while the small sized species with a more rounded cephalofoil are a polifiletic group. Rhizoprionodon acutus appeared as monophyletic to Sphyrnidae when included ouside the outgroup. The consensus trees (Strictus, Semi-strictus, Majority-rule and Adams showed the same relashionships. The cranial characters supported many clades, followed by sensorial and dermal denticle features. After the taxonomic review of the family, the phylogeny presented to be consistent, besides still controversial to molecular data.

Keywords: Sphyrnidae. Phylogeny. Morphology. Elasmobranchii. Carcharhiniformes.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 –	Formatos de cefalofólios em espécies de Sphyrnidae: A) Sphyrna tiburo (menos expandido), B) Sphyrna media, C) Sphyrna tudes (expansão intermediária), D) Sphyrna zygaena, E) Sphyrna mokarran, F) Sphyrna mokarran e G) Eusphyra blochii (mais expandido)	30
Figura 2 –	Distribuição (em vermelho) das espécies nominais viventes de Sphyrnidae no mundo, modificado de COMPAGNO (2005)	34
Figura 3 –	Mapa do Mioceno (entre 5 e 24 milhões de anos atrás), tomado de Ron Blakey (NAU Geology)	38
Figura 4 –	Mapa do Oligoceno (entre 24 e 34 milhões de anos atrás), tomado de Ron Blakey (NAU Geology)	38
Figura 5 -	Mapa do Eoceno (entre 34 e 55 milhões de anos atrás), tomado de Ron Blakey (NAU Geology)	39
Figura 6 –	Série de transformação do cefalofólio a partir de um ancestral Carcharhinidae semelhante a um <i>Scoliodon</i> (A), mostrando o processo de expansão lateral do cefalofólio dos Sphyrnidae. As formas intermediárias de cefalofólio B) e C) são hipotéticas, e a forma D) representa <i>Sphyrna tiburo</i> . Tomado de COMPAGNO (1988)	41
Figura 7 -	Sistema de poros sensoriais em Elasmobrânquios, modificado de COMPAGNO (2005)	42
Figura 8 -	Esquema geral de um dentículo dérmico e suas estruturas, modificado de COMPAGNO (2005)	45
Figura 9 -	Hipótese de relações para a família Sphyrnidae modificada de GILBERT	

(1967), com base em 12 caracteres morfológicos não testados por

- Figura 16 Cladograma modificado de LIM *et al.* (2010), mostrando a hipótese filogenética para os *Sphyrnidae* baseada em um modelo Bayesiano misto de

	análise com dados concatenados e análise BEST. Ilustrações em escala aproximada	54
Figura 17 -	Cladogramas tomados de LIM <i>et al.</i> (2010), mostrando os resultados da análise filogenética para 6 genes: A) D1x2, B) D1x1_intron, C) ITS, D) ND2, E) D-loop e F) Cyb+COI	55
Figura 18 -	Mapa com as procedências (em amarelo) dos espécimes de Sphyrna lewini examinados	62
Figura 19 -	Mapa com as procedências (em amarelo) dos espécimes de Sphyrna tiburo examinados	63
Figura 20 -	Mapa com as procedências (em amarelo) dos espécimes de <i>Sphyrna zygaena</i> examinados	64
Figura 21 -	Mapa com as procedências (em amarelo) dos espécimes de Sphyrna tudes examinados	64
Figura 22 -	Mapa com as procedências (em amarelo) dos espécimes de Sphyrna corona examinados	65
Figura 23 -	Mapa com as procedências (em amarelo) dos espécimes de Sphyrna media examinados	65
Figura 24 -	Mapa com as procedências (em amarelo) dos espécimes de <i>Sphyrna</i> <i>mokarran</i> examinados	66
Figura 25 -	Mapa com as procedências (em amarelo) dos espécimes de Sphyrna lewini examinados	67
Figura 26 -	Radiografia digital de 6 espécimes de <i>Sphyrna tiburo</i> (NMNH 155964, embriões de fêmeas com CT entre 6,0 e 8,0cm)	70

- Figura 30 Esquema do cefalofólio de Sphyrna tiburo (macho adulto, SU 11584). Escala
 = 1cm. Ad, Asa distal; An, Abertura nasal; Ao, Asa olfativa; Ca, Cartilagem acessória; Co, Cartilagem olfativa; CPr, Cartilagem Pré-orbital; CRl, Cartilagem Rostral lateral; CRm, Cartilagem Rostral medial; Fr, Forâmen rostral; LPr, Lobo distal do Processo Pré-orbital; Or, Órbita; PPo, Processo Pós-orbital; PPr, Processo Pré-orbital; Sn, Saco nasal.....
- Figura 31 Esquema do cefalofólio de Sphyrna tudes (fêmea juvenil, MNHN 0000-1049. Escala = 1cm. Ad, Asa distal; An, Abertura nasal; Ao, Asa olfativa; Ca, Cartilagem acessória; Co, Cartilagem olfativa; CPr, Cartilagem Préorbital; CRl, Cartilagem Rostral lateral; CRm, Cartilagem Rostral medial; Fr, Forâmen rostral; LPr, Lobo distal do Processo Pré-orbital; Or, Órbita; PPo,

78

Processo Pós-orbital; PPr, Processo Pré-orbital; Sn, Saco nasal.....

- Figura 32 Esquema do cefalofólio de Sphyrna zygaena (sexo indeterminado, AC.UERJ 853). Escala = 1cm. Ad, Asa distal; An, Abertura nasal; Ao, Asa olfativa; Ca, Cartilagem acessória; Co, Cartilagem olfativa; CPr, Cartilagem Préorbital; CRI, Cartilagem Rostral lateral; CRm, Cartilagem Rostral medial; Fr, Forâmen rostral; LPr, Lobo distal do Processo Pré-orbital; Or, Órbita; PPo, Processo Pós-orbital; PPr, Processo Pré-orbital; Sn, Saco nasal....
- 81

82

80

- Figura 33 Radiografia digital do cefalofólio de Sphyrna media (USNM 79284). Escala
 = 1,0cm. Ad, Asa distal; An, Abertura nasal; Ao, Asa olfativa; Ca, Cartilagem acessória; Co, Cartilagem olfativa; CPr, Cartilagem Pré-orbital; CRl, Cartilagem Rostral lateral; CRm, Cartilagem Rostral medial; Fr, Forâmen rostral; LPr, Lobo distal do Processo Pré-orbital; Or, Órbita; PPo, Processo Pós-orbital; PPr, Processo Pré-orbital; Sn, Saco nasal.....

Figura 37 - Esquema de S. zygaena tomado de CUVIER (1817), identificado

Figura 38 -	Região ventral do cefalofólio de <i>Sphyrna media</i> (sexo indeterminado, MZUSP 37341), com os poros demarcados sobre a foto do cefalofólio	90
Figura 39 -	Esquema da distribuição de poros sensoriais na região ventral do cefalofólio de <i>Sphyrna media</i>	90
Figura 40 -	Região ventral do cefalofólio de <i>Eusphyra blochii</i> (fêmea sub-adulta, MNHN 0000-1068)	91
Figura 41 -	Esquema da distribuição de poros sensoriais na região ventral do cefalofólio de <i>Eusphyra blochii</i>	92
Figura 42 -	Quadro comparativo com os esquemas das regiões de poros sensoriais na região ventral do cefalofólio em Sphyrna mokarran, S. media e Eusphyra blochii	93
Figura 43 -	Quadro comparativo com os esquemas das regiões de poros sensoriais na região ventral do cefalofólio em <i>Sphyrna lewini</i> , <i>S. tiburo</i> , <i>S. tudes</i> e <i>S. zygaena</i> , tomado de MELLO (2009)	93
Figura 44 -	MEVs com A) dentículos dérmicos sobrepostos e B) justapostos. A seta em B) mostra a base de insersão do dentículo	95
Figura 45 -	MEV da ornamentação detalhada das microestruturas de um dentículo dérmico em um Sphyrnidae. Escala = 10µm	96
Figura 46 -	Cartilagens rostrais A) curtas e B) proeminentes	102
Figura 47 -	Asas rostrais A) presentes e B) vestigiais. As setas mostram o sentido de redução das asas rostrais	102

Figura 48 –	Cartilagens acessórias A) ausentes e B)	presentes	103
()	<i>(</i>)	/ /		

Figura 49 -	Processo pré-orbital A) sem o lobo distal (<i>Carcharhinus</i>) e B) com o lobo distal (<i>Rhizoprionodon acutus</i>). As setas em B) mostram o sentido da expansão das extremidades do processo pré-orbital para formar este complexo em Sphyrnidae	103
Figura 50 -	Lobo distal do processo pré-orbital A) curto e B) expandido. A seta mostra o sentido da expansão deste lobo em Sphyrnidae	104
Figura 51 -	Processo pré-orbital A) curto e B) proeminente. A senta mostra o sentido da expansão deste processo em Sphyrnidae	105
Figura 52 -	Sulco pré-orbital A) ausente e B) presente (indicado pela seta)	105
Figura 53 -	Abertura nasal A) e B) sobre a extremidade distal do saco nasal (e consequentemente mais próxima à órbita e C) distante da extremidade distal do saco nasal (e consequentemente longe da órbita)	106
Figura 54 -	Forâmen rostral A) ausente e B) presente	107
Figura 55 -	Asa olfativa A) presente e B) ausente	107
Figura 56 -	Afilamento da asa olfativa A) ausente e B) presente. A seta mostra o sentido da expansão do afilamento	108
Figura 57 -	Processo pós-orbital A) articulado ao crânio e B) desarticulado ao mesmo. Ponte posterior A) sem fissura e B) fissurada (a seta indica a posição da fissura)	108
Figure 58	Extremidade dos sacos nasais preenchendo A) preenchendo toda a área	

Figura 58 - Extremidade dos sacos nasais preenchendo A) preenchendo toda a área interna da cartilagem olfativa (ficando até a altura da asa rostral), B) preenchendo mais da metade da área interna da cartilagem olfativa (ficando

	entre a asa olfativa e a asa rostral) e C) preenchendo menos da metade da área interna da cartilagem olfativa (ficando entre a asa olfativa e a asa olfativa). As setas mostram onde termina o saco nasal e a linha pontilhada mostra a altura das aberturas nasais	109
Figura 59 -	Canais pré-nasais B) aparentes, demarcados por linhas, onde o asterisco marca a intercessão entre as mesmas	110
Figura 60 -	Sub-região rostral ímpar de poros sensoriais na RVC A) sem sulco central e B) com sulco central (marcado pela seta)	111
Figura 61 -	Região nasal de poros sensoriais da RVC A) individualizada e B) coalescente à região rostral	112
Figura 62 -	Sub-região bucal interna de poros da RVC A) presente e B) ausente	112
Figura 63 -	Região infra-orbital de poros sensoriais da RVC com A) 3 sub-regiões e B) 2 sub-regiões	113
Figura 64 -	Dentículo dérmico cefálico apresentando A) cinco quilhas dorsais e B) três dorsais, as quais estão numeradas	113
Figura 65 -	Dentículos dérmicos cefálicos com quilhas da margem anterior A) reduzidas e B) proeminentes	114
Figura 66 -	Dentículos dérmicos cefálicos com quilhas da margem anterior A) reduzidas e B) proeminentes	114
Figura 67 -	Dentículos dérmicos cefálicos com quilhas da margem posterior A) reduzidas e B) proeminentes	114
Figura 68 -	Dentículos dérmicos cefálicos com a ponta central A) ausente e B) presente	115

Figura 69 –	Dentículos dérmicos cefálicos com a ponta central A) curta e B) prolongada	115
Figura 70 -	Dentículo dérmico cefálico com ornamentação A) apenas na margem anterior, B) em quase todo o dentículo e C) em todo o dentículo. A linha pontilhada demarca a área de ornamentação restrita em A) e B)	116
Figura 71 -	Cefalofólio com indentação medial A) ausente e B) presente. Indentação medial marcada por "M"	116
Figura 72 -	Sulco nasal externo presente, marcado por SnI	117
Figura 73 -	Resultados da análise de parcimônia da matriz de GILBERT (1967), testada através da busca exata <i>Exaustive Search</i> . As árvores representam A) <i>Strictus</i> e <i>Semi-strictus consensus</i> , B) <i>Majority-rule consensus</i> e C) <i>Adams</i> <i>consensus</i> . Os valores de <i>bootstrap</i> estão indicados sobre os ramos para as árvores de <i>Strictu e Semi-strictus consensus</i> e de <i>Majority-rule</i> consensus. Os nós estão indicados por letras, e o grupo externo é <i>Eusphyra</i> <i>blochii</i>	122
Figura 74 -	Resultados da análise de parcimônia com a matriz proposta através da busca exata <i>Exaustive Search</i> . As letras representam os nós que se mantiveram estáveis nas árvores de <i>Strictus consensus</i> , <i>Semi-strictus consensus</i> , <i>Majority-rule consensus</i> e <i>Adams consensus</i> . Os valores de <i>bootstrap</i> estão plotados nos ramos da árvore de consenso de <i>Adams</i> . Os grupos externos são	

Carcharhinus dussumieri e C. acronotus..... 123

Figura 75 - Resultados da análise de parcimônia com a matriz proposta através da busca exata Exaustive Search, enraizada com um grupo externo formado por C. acronotus e C. dussumieri, obtendo 3 árvores (A, B e C)..... 124

Figura 76 - Resultados da análise de parcimônia com a matriz proposta através da busca

	exata Exaustive Search, enraizada com um grupo externo formado por N.	
	brevirostris, obtendo 3 árvores (A, B e C)	124
Figura 77 -	Resultados da análise de parcimônia com a matriz proposta através da busca exata <i>Exaustive Search</i> , enraizada com um grupo externo formado por <i>C.</i> <i>acronotus</i> , <i>C. dussumieri</i> , <i>N. brevirostris</i> e <i>R. acutus</i> , obtendo 3 árvores (A, B e C)	124
Figura 78 -	Radiografia do cefalofólio de <i>Sphyrna zygaena</i> , DBAV.UERJ 909, juvenil do Rio de Janeiro (Brasil), sexo indeterminado	150
Figura 79 -	Radiografia do cefalofólio de <i>Sphyrna lewini</i> , USNM 207004, juvenil fêmea da Etiópia	150
Figura 80 -	Radiografia do cefalofólio de <i>Sphyrna lewini</i> , USNM 203101, juvenil macho de Madagascar	150
Figura 81 -	Radiografia do cefalofólio de <i>Sphyrna lewini</i> , USNM 170557, juvenil macho das Filipinas	151
Figura 82 -	Radiografia do cefalofólio de <i>Sphyrna lewini</i> , USNM 108452, macho adulto da Flórida. Parátipo de <i>Sphyrna diplana</i> (sinônimo de <i>S. lewini</i>)	151
Figura 83 -	Radiografia do cefalofólio de <i>Sphyrna mokarran</i> , USNM 206424, juvenil do Sri Lanka. Identificado erroneamente como <i>S. lewini</i>	151
Figura 84 -	Radiografia do cefalofólio de <i>Sphyrna lewini</i> , USNM 207004, juvenil macho da Etiópia	152
Figura 85 -	Radiografia do cefalofólio de <i>Sphyrna mokarran</i> , USNM 394494, juvenil da Flórida (Estados Unidos), sexo indeterminado	152
Figura 86 -	Radiografia do cefalofólio de Sphyrna couardi, USNM 205855, adulto de	

	Guiné, sexo indeterminado	152
Figura 87 -	Radiografia do cefalofólio de <i>Sphyrna tiburo</i> , USNM 147793, juvenil fêmea do Mississipi (Estados Unidos)	153
Figura 88 -	Radiografia do cefalofólio de <i>Sphyrna tiburo</i> , USNM 222035, juvenil fêmea da Colômbia	153
Figura 89 -	Radiografia do cefalofólio de <i>Sphyrna tiburo</i> , USNM 222050, juvenil macho da Colômbia	153
Figura 90 -	Radiografia do cefalofólio de <i>Sphyrna tiburo</i> , USNM 395407, juvenil macho do Alabama (Estados Unidos)	154
Figura 91 -	Radiografia do cefalofólio de <i>Sphyrna media</i> , SU11583, holótipo, juvenil de Sinaloa (México), sexo indeterminado	154
Figura 92 -	Radiografia do cefalofólio de <i>Sphyrna lewini</i> , USNM 28160, parátipo, juvenil macho de Sinaloa (México)	154
Figura 93 -	Radiografia do cefalofólio de <i>Sphyrna lewini</i> , USNM 207004, juvenil fêmea da Etiópia	155
Figura 94 -	Radiografia do cefalofólio de <i>Sphyrna media</i> , USNM 190593, juvenil fêmea do Panamá (oceano Pacífico)	155
Figura 95 -	Radiografia do cefalofólio de <i>Sphyrna media</i> , USNM 79284, juvenil fêmea de Colon Province (Panamá, oceano Pacífico)	155
Figura 96 -	Radiografia do cefalofólio de <i>Sphyrna zygaena</i> , DBAV.UERJ 856, juvenil do Brasil, sexo indeterminado	156
Figura 97 -	Radiografia do cefalofólio de Sphyrna lewini, USNM 197431, juvenil fêmea	

	do Japão	156
Figura 98 -	Radiografia do cefalofólio de <i>Sphyrna tudes</i> , MNHN 0000-1049, macho juvenil do Brasil	157
Figura 99 -	Radiografia do cefalofólio de <i>Sphyrna corona</i> , USNM 206819, macho juvenil da Colombia	157
Figura 100 -	Radiografia do cefalofólio de <i>Sphyrna bigelowi</i> , MNHN 87682, holótipo macho juvenil do Uruguai	157
i iguia 101 –	Radiografia do cefalofólio de <i>Eusphyra blochii</i> , USNM 195846, fêmea juvenil de Bombay (India)	158
Figura 102 -	Radiografia do cefalofólio de <i>Eusphyra blochii</i> , USNM 205342, macho juvenil de Jaffna District, Chetkulam (Sri Lanka)	158

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 –	Tabela 1: C	Ordem Car	ch	harhiniformes apresentada com suas fan			mília			
	respectivos	gêneros	e	número	de	espécies,	considerando	os	táxons	
	nominais viventes (COMPAGNO, 2005)								31	

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

AC.UERJ – Coleção Anatômica de Chondrichthyes, Universidade do Estad			
	Janeiro (Brasil).		
AMNH	American Museum of Natural History (Estados Unidos).		
Ao	Asa olfativa		
BMNH	British Museum of Natural History (Reino Unido).		
CAS	California Academy of Sciences (Estados Unidos).		
Cio	Cartilagem infra-orbital		
Cmi	Conexão mediorbital anterior		
Cmp	Conexão mediorbital posterior		
Co	Cartilagem olfativa		
Cpr	Cartilagem pré-orbital		
Cr	Cartilagens rostrais		
СТ	Comprimento total do corpo		
FMNH	Florida Museum of Natural History (Estados Unidos)		
Fr	Foramen rostral		
IL	Indentação lateral		
IM	Indentação mediana		
LC	Largura da cabeça (distância entre os olhos)		
MCZ	Museum of Comparative Zoology – Harvard University (Estados Unidos).		
MNHN	Muséum Nacional d'Histoire Natureille (França).		
MNRJ	Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro (Brasil).		
MZUSP	Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (Brasil).		
Na	Narina		
NC	Neurocrânio		
NMNH	National Museum of Natural History - Smithsonian (Estados Unidos).		
NRM	Naturhistoriska Riksmuseet (Swedish Museum of Natural History) (Suécia).		
Or	Órbita		
PPo	Processo pós-orbital		
RBE	Região bucal externa		
RBI	Região bucal interna		
RU	Região Infraorbital		

RM	Região mandibular
RNH	Rijksmuseum van Natuurlijke Histoire (Holanda).
RN	Região nasal
RR	Região rostral
RSO	Região supra-orbital
RVC	Região ventral do cefalofólio
SFC	Senckenberg Fish Collection
Sn	Saco nasal
SU	Stanford University (Estados Unidos).
UERJ	Universidade do Estado do Rio de Janeiro
USNM	United States National Museum (Smithsonian) (Estados Unidos).
ZMB	Museum für Naturkunde - Humboldt Universität (Alemanha).

SUMÁRIO

	INTRODUÇÃO	30
1	FAMÍLIA SPHYRNIDAE	30
1.1	Distribuição das espécies viventes de Sphyrnidae	32
1.2	Taxonomia dos Sphyrnidae	35
1.3	Origem dos Sphyrnidae	37
1.4	Cefalofólio: desenvolvimento e funções	39
1.5	Sistema sensorial	41
1.6	Dentículos dérmicos	44
1.7	Dentes	45
1.8	Estudos filogenéticos conhecidos	47
1.9	A problemática da família Sphyrnidae	57
1.10	Objetivos	58
1.11	Organização da tese	60
2	MATERIAL E MÉTODOS	61
2.1	Visitas a coleções científicas	61
2.2	Material examinado	61
2.2.1	<u>Sphyrna lewini</u>	61
2.2.2	<u>Sphyrna tiburo</u>	62
2.2.3	<u>Sphyrna zygaena</u>	63
2.2.4	<u>Sphyrna tudes</u>	64
2.2.5	<u>Sphyrna corona</u>	65
2.2.6	<u>Sphyrna media</u>	65
2.2.7	<u>Sphyrna mokarran</u>	66
2.2.8	Eusphyra blochii	66
2.2.9	Hemigaleus microstoma	67
2.2.10	<u>Rhizoprionodon acutus</u>	68
2.2.11	<u>Carcharhinus dussumieri</u>	68
2.2.12	Carcharhinus acronotus	68
2.2.13	Carcharhinus plumbeus	68
2.2.14	<u>Negaprion brevirostris</u>	68
2.3	Mamografias	68

2.4	Radiografias digitais	70
2.5	Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV)	71
2.6	Análise Filogenética	71
2.7	Nomenclatura craniana	72
2.8	Nomenclatura das regiões de poros sensoriais do cefalofólio	72
2.9	Critério de homologia	72
3	RESULTADOS	73
3.1	REVISÃO ANATÔMICA CRANIANA DA FAMÍLIA SPHYRNIDAE	73
3.2	Eusphyra blochii	75
3.3	Sphyrna lewini	76
3.4	Sphyrna tiburo	77
3.5	Sphyrna tudes	79
3.6	Sphyrna zygaena	80
3.7	Sphyrna media	81
3.8	Sphyrna mokarran	83
3.9	Revisão taxonômica da família Sphyrnidae	84
3.10	Discussão sobre a autoria de <i>Eusphyra blochii</i>	85
3.11	Discussão sobre a descrição craniana dos Sphyrnidae	87
4	REVISÃO ANATÔMICA SENSORIAL CEFÁLICA DA FAMÍLIA	
	SPHYRNIDAE	89
4.1	Sphyrna mokarran	89
4.2	Sphyrna media	89
4.3	Eusphyra blochii	91
4.4	Discussão sobre sistema sensorial	92
5	Dentículos dérmicos	94
5.1	Dentículos dérmicos na família Sphyrnidae	94
5.2	Forma dos dentículos dérmicos	94
5.3	Disposição entre os dentículos dérmicos	95
5.4	Ornamentação dos dentículos dérmicos	95
5.5	Descrição dos dentículos dérmicos entre as espécies de Sphyrnidae	96
5.5.1	<u>Sphyrna lewini</u>	96
5.5.2	<u>Sphyrna tiburo</u>	97
5.5.3	Sphyrna tudes	97

5.5.4	<u>Sphyrna media</u>	97		
5.5.5	<u>Sphyrna mokarran</u>	98		
5.5.6	Eusphyra blochii	98		
5.6	Discussão	98		
6	ANÁLISE FILOGENÉTICA	99		
6.1	Escolha dos grupos externos	99		
6.2	Escolha dos táxons terminais	100		
6.3	Metodologia cladística	101		
6.4	Lista comentada de caracteres	101		
6.4.1	Caracter 1: Comprimento das cartilagens rostrais laterais - [0] curtas; [1]			
	proeminentes	101		
6.4.2	Caracter 2: Asas rostrais – [0] vestigiais [1] proeminentes	102		
6.4.3	Caracter 3: Formato das asas rostrais – [0] triangular; [1] quadrada	102		
6.4.4	Caráter 4: Cartilagens acessórias – [0] ausente; [1] presente	102		
6.4.5	Caráter 5: Lobo distal do processo pré-orbital – [0] ausente; [1] presente	103		
6.4.6	.4.6 <u>Caráter 6: Prolongamento do lobo distal do processo pré-orbital – [0] curto; [1]</u>			
	expandido	104		
6.4.7	Caráter 7: Comprimento da extremidade livre do lobo distal do processo pós-			
	<u>orbital – [0] curtos; [1] proeminentes</u>	104		
6.4.8	Caráter 8: Sulco pré-orbital – [0] ausente; [1] presente	105		
6.4.9	Caráter 9: Posição da abertura nasal - [0] sobre a extremidade medial do saco			
	nasal; [1] sobre a extremidade distal do saco nasal	105		
6.4.10	Caráter 10: Foramen rostral – [0] ausente; [1] presente	106		
6.4.11	Caráter 11: Asa olfativa – [0] ausente [1] presente	107		
6.4.12	Caráter 12: Afilamento da extremidade da asa olfativa [0] ausente [1] presente	107		
6.4.13	Caráter 13: Articulação entre o processo pós-orbital e a região lateral do crânio			
	- [0] ausente; [1] presente	108		
6.4.14	Caráter 14: Fissura na ponte posterior – [0] ausente; [1] presente	108		
6.4.15	Caráter 15: Formato da margem anterior do rostro: [0] reta; [1] côncava	109		
6.4.16	Caráter 16: Exposição dos sacos nasais – [0] cobertos; [1] expostos	109		
6.4.17	Caráter 17: Extensão da extremidade medial dos sacos nasais - [0] até a asa			
	olfativa; [1] até a altura da asa rostral; [2] entre a asa olfativa e a asa rostral	110		
6.4.18	Caráter 18: Canais pré-nasais: [0] ocultos; [1] aparentes	111		

6.4.19	Caráter 19: Número de sub-regiões rostrais pares posteriores bem	
	desenvolvidas de poros na RVC – [0] uma; [1] duas	111
6.4.20	Caráter 20: Sulco proeminente na sub-região rostral ímpar de poros sensoriais	
	<u>da RVC – [0] ausente; [1] presente</u>	111
6.4.21	Caráter 21: Forma da margem posterior da sub-região rostral ímpar de poros da	
	<u>RVC – [0] triangular; [1] quadrada</u>	112
	Caráter 22: Região nasal de poros sensoriais na RVC: [0] coalescente a outra	
	região; [1] individualizada	112
6.4.22	Caráter 22: Região nasal de poros sensoriais na RVC: [0] coalescente a outra	
	região; [1] individualizada	112
6.4.23	Caráter 23: Sub-região bucal interna anterior de poros da RVC - [0] ausente;	
	[1] presente	113
6.4.24	Caráter 24: Número de sub-regiões pares infra-orbitais de poros sensoriais da	
	<u>RVC – [0] duas; [1] três</u>	113
6.4.25	Caráter 25: Largura do processo pré-orbital em relação à largura de seu lobo	
	<u>distal – [0] menor do que o triplo; [1] maior do que o triplo</u>	113
6.4.26	Caráter 26: Número de quilhas nos dentículos dérmicos cefálicos – [0] três; [1]	
	<u>cinco</u>	113
6.4.27	Caráter 27: Quilhas na margem anterior dos dentículos dérmicos cefálicos – [0]	
	reduzidas; [1] proeminantes	114
6.4.28	Caráter 28: Quilhas na margem posterior dos dentículos dérmicos cefálicos -	
	[0] reduzidas; [1] proeminentes	114
6.4.29	Caráter 29: Ponta central dos dentículos dérmicos cefálicos - [0] ausente; [1]	
	presente	115
6.4.30	Caráter 30: Prolongamento da ponta central dos dentículos dérmicos cefálicos	
	– [0] curto; [1] proeminente	115
6.4.31	Caráter 31: Ornamentação dos dentículos dérmicos cefálicos - [0] apenas na	
	margem anterior; [1] em quase todo o dentículo; [2] em todo o dentículo	115
6.4.32	Caráter 32: Indentação medial – [0] ausente; [1] presente	116
6.4.33	Caráter 33: Indentação lateral – [0] ausente; [1] presente	116
6.4.34	Caráter 34: Sulco nasal interno – [0] ausente; [1] presente	116
6.4.35	Caráter 35: Sulco nasal externo – [0] ausente; [1] presente	117
6.4.36	Caráter 36: Cefalofólio – [0] ausente; [1] presente	117

6.4.37	Caráter 37: Sulco labial – [0] ausente; [1] vestigial			
6.4.38	Caráter 38: Sulco pré-nasal – [0] ausente; [1] presente 11			
6.4.39	Caráter 39: Posição dos forâmens ectetimóides laterais - [0] nas superfícies			
	anteroventral-medial dos côndilos ectetimóides; [1] opostos as forâmens			
	ectetmóides mediais			
6.4.40	Caráter 40: Fenestra basirrostral – [2] absent; [1] present	118		
6.4.41	Caráter 41: Forâmen epifisial da fontanela anterior – [0] ausente; [1] presente	119		
6.4.42	Caráter 42: Lâmina dentária em adultos – [0] lisa; [1] serrilhada			
6.4.43	Caráter 43: Cúspides acessórias em pelo menos uma fileira de dentes	119		
6.5	Resultados da análise filogenética	119		
6.5.1	Testando os caracteres de GILBERT (1967)	119		
6.5.1.1	Lista de características anatômicas utilizadas por GILBERT (1967)	120		
6.5.1.2	Discussão da análise filogenética (matriz de GILBERT, 1967)	120		
6.5.2	Análise filogenética (matriz proposta)	121		
6.5.3	Clados obtidos	121		
6.5.3.1	Nó A	125		
6.5.3.2	Nó B	125		
6.5.3.3	Nó C	125		
6.5.3.4	Nó D	127		
6.5.3.5	Nó E	128		
6.5.3.6	Nó F	129		
6.5.3.7	Nó G	129		
6.5.4	Sub-gêneros Sphyrna, Platysqualus e Eusphyra	129		
6.5.5	Evolução de caracteres entre os Sphyrnidae: carateres não ambíguos	130		
6.5.6	Comparações com outras hipóteses filogenéticas	131		
7	CONCLUSÕES	135		
	REFERÊNCIAS	138		
	Anexo 1 - Radiografias	150		
	Anexo 2 – Matriz de caractere	159		

INTRODUÇÃO

1. FAMÍLIA SPHYRNIDAE

A família Sphyrnidae pertence à ordem Carcharhiniformes, que é a maior entre as oito ordens de tubarões, compreendendo cerca de 55% de todas as espécies viventes (NAYLOR, 1992; DOSAY-AKBULUT, 2008; COMPAGNO, 2005).

São facilmente reconhecidos por sua cabeça expandida lateralmente, dando o aspecto de cabeça de martelo, e por apresentarem os olhos e cápsulas nasais na porção lateroventral da cabeça (Figura 1).



Figura 1: Formatos de cefalofólios em espécies de Sphyrnidae: A) *Sphyrna tiburo* (menos expandido), B) *Sphyrna media*, C) *Sphyrna tudes* (expansão intermediária), D) *Sphyrna zygaena*, E) *Sphyrna mokarran*, F) *Sphyrna mokarran* e G) *Eusphyra blochii* (mais expandido).

Além dos Sphyrnidae, os Carcharhiniformes agrupam, ainda, outras 7 famílias (Tabela 1): Triakidae (Gray, 1851), Leptochariidae (Gray, 1851), Hemigaleidae (Hasse, 1879), Scyliorhinidae (Gill, 1862), Proscylliidae (Fowler, 1941) and Pseudotriakidae (Gill, 1893) e Carcharhinidae (Jordan & Evermann, 1896). Tabela 1: Ordem Carcharhiniformes apresentada com suas famílias, seus respectivos gêneros

Scyliorhinidae	Triakidae	Hemigaleidae	Proscylliidae
134 espécies	42 espécies	8 espécies	6 espécies
Apristurus	Furgaleus	Chaenogaleus	Ctenacis
Asymbolus	Galeorhinus	Hemigaleus	Eridacnis
Atelomycterus	Gogolia	Hemipristis	Proscyllium
Aulohalaelurus	Hemitriakis	Paragaleus	
Bythaelurus	Hypogaleus		
Cephaloscyllium	Iago		
Cephalurus	Mustelus		
Galeus	Scylliogaleus		
Halaelurus	Triakis		
Haploblepharus			
Holohalaerus			
Parmaturus			
Penthanchus			
Poroderma			
Schroederichthys			
Scyliorhinus			

e número de espécies, considerando os táxons nominais viventes (COMPAGNO, 2005).

Carcharhinidae	Sphyrnidae	Pseudotriakidae	Leptochariidae
53 espécies	8 espécies	5 espécies (?)	1 espécie
Carcharhinus Galeocerdo Glyphis Isogomphodon Lamiopsis	Eusphyra Sphyrna	Gollum Pseudotriakis	Leptocharias
Nasolamia			
Negaprion			
Prionace			
Rhizoprionodon			
Scoliodon			
Triaenodon			

A família Sphyrnidae Gill, 1862 compreende os gêneros *Sphyrna* Rafinesque, 1810 e *Eusphyra* Gill, 1862. O gênero *Sphyrna* possui oito espécies nominais viventes (COMPAGNO, 2001): *Sphyrna tiburo* Linnaeus, 1758, *Sphyrna lewini* Griffith & Smith, *in* Cuvier, Griffith & Smith, 1834, *S. mokarran* (Rüppel, 1837), *S. corona* Springer, 1940, *S. couardi* Cadenat, 1950, *S. media* Springer, 1940, *Sphyrna zygaena* Linnaeus, 1758 e *S. tudes* Valenciennes, 1822. O gênero *Eusphyra* é monoespecífico, representado por *E. blochii* Cuvier, 1817.

O corpo é bastante semelhante ao dos Carcharhinidae. Entretanto, são os únicos elasmobrânquios a apresentarem esta uma expansão lateral pré-branquial característica, conferindo o nome específico de cefalofólio à sua cabeça (GILBERT, 1967; COMPAGNO, 1988; MELLO, 2009). Este nome significa que a cabeça seria um "hidrofólio", isto é, uma estrutura hidrodinâmica.

São vivíparos, de hábitos bentopelágicos, e cosmopolitas presentes em águas temperadas e tropicais, atingindo grandes tamanhos conforme a espécie. Podem, ainda, habitar de águas superficiais costeiras a oceânicas sob profundidades de cerca de 275 metros. São encontrados solitários ou formando cardumes com centenas de indivíduos (COMPAGNO, 2001).

Os Carcharhinidae compreendem 53 espécies nominais viventes (COMPAGNO, 2005), representando a segunda maior família de Carcharhiniformes, com cerca de 26% das espécies desta ordemrmes, superados apenas pelos Scyliorhinidae, com cerca de 134 (64% de espécies da ordem).

1.1 Distribuição das espécies viventes de Sphyrnidae

Embora haja poucas espécies nominais viventes, os tubarões-martelo possuem, relativamente, ampla distribuição (Figura 2). Segundo COMPAGNO (2005), a distribuição dos Sphyrnidae viventes é: *Sphyrna lewini* (Figura 2A) ocorre no Atlântico Oeste de Nova Jersey ao Brasil, no Atlântico Oriental do Mediterrâneo e Senegal ao Zaire, no Pacífico Indoocidental da África do Sul à Nova Caledônia, no Pacífico Central do Hawaii ao Tahiti, no Pacífico Oriental do sul da Califórnia, Estados Unidos, ao norte do Peru. *Sphyrna tiburo* (Figura 2B) ocorre no Atlântico Ocidental da Carolina do Norte e norte de Rhode Island, Estados Unidos, ao sul do Brasil, além de Cuba e Bahamas, no Pacífico Oriental do sul da Califórnia, ao Equador.

Sphyrna tudes (Figura 2C) ocorre no Atlântico Ocidental da Venezuela ao Uruguai.

Sphyrna zygaena (Figura 2D) ocorre no Atlântico Ocidental da Nova Escócia ao sul da Argentina, no Atlântico Oriental do Mediterrâneo e Ilhas Britânicas à Costa do Marfim, no Índico Ocidental da África do Sul à Índia, no Pacífico Ocidental do Vietnam à Nova Zelândia, no Pacífico Central no Hawaii, e no Pacífico Oriental do norte da Califórnia ao Chile.

Sphyrna media (Figura 2E) ocorre no Atlântico Ocidental do Panamá ao sul do Brasil, no Pacífico Oriental do Golfo da Califórnia ao Equador e, provavelmente, Peru.

Sphyrna mokarran (Figura 2F) ocorre no Atlântico Ocidental da Carolina do Norte ao Brasil, incluindo Golfo do México e Caribe, no Atlântico Oriental Norte em Marrocos, Senegal, Ilhas Canárias (talvez), Gâmbia (talvez), Guiné (talvez), no Mediterrâneo, no Pacífico Indo-ocidental da África do Sul e Mar Vermelho à Índia, Tailândia, China, Ilha Taiwan, Ilhas RIU Kyu, Austrália (Northern Territory, Queensland, New South Wales), Nova Caledônia e Polinésia Francesa, no Pacífico Oriental ao sul de Baixa Califórnia e Golfo da Califórnia.

Sphyrna corona (Figura 2G) ocorre no Pacífico Oriental no Golfo da Califórnia (talvez) e do sul do México ao Peru.

Sphyrna couardi (Figura 2H) ocorre Atlântico Norte Oriental no Senegal, Costa do Marfim, Guiné, Gabão e Congo, e, possivelmente, no Mediterrâneo.

Eusphyra blochii (Figura 2I) ocorre no Pacífico Indo-ocidental no "golfo" entre a Península Arábica e o Iran ao Paquistão, Índia, Sri Lanka, Bangladesh, Mianmar, Malásia, Tailândia, Vietnam, China, Taiwan, Filipinas, Indonésia e Austrália (em Qeensland e Northern Territory).

Ainda segundo COMPAGNO (2005), no Brasil ocorrem seis espécies nominais viventes, sendo a maioria principalmente na região Sudeste (c.f., *Sphyrna tiburo*, *S. lewini*, *S. mokarran*, *S. media*, *S. zygaena* e *S. tudes*).

Nota-se que algumas espécies de Sphyrnidae possuem uma distribuição cosmopolita (i.e. *Sphyrna lewini*, *S. mokarran* e *S. zygaena*), enquanto outras são mais restritas (i.e. *S. tiburo*, *S. tudes*, *S. media*, *S. corona*, *S. couardi* e *Eusphyra blochii*).



Figura 2: Distribuição (em vermelho) das espécies nominais viventes de Sphyrnidae no mundo, modificado de COMPAGNO (2005).

1.2 Taxonomia dos Sphyrnidae

A maioria dos autores, como GILL (1862), JORDAN (1923), WHITE (1937), BERG (1940) e GILBERT, (1967), consideram Sphyrnidae como uma família válida. Entretanto, REGAN (1906) considera Sphyrnidae como uma subfamília dentro de Carcharhinidae. Já COMPAGNO (1988) sugere que os tubarões-martelo fariam parte da família Carcharhinidae, em vez de serem considerados uma subfamília para a mesma.

As características compartilhadas entre os Sphyrnidae e os Carcharhinidae referem-se a diversos aspectos da morfologia externa (GILBERT, 1967): primeira nadadeira dorsal anterior às pélvicas, sulco naso-oral, quilhas dos dentículos dérmicos completas, dentadas na extremidade posterior e posicionadas em uma superfície plana, presença de membrana nictitante, dentes não cuspidados e em pequeno número, vértebra asterospondílica (aparência de "cruz de malta" em corte transversal), mesmo tipo de válvula espiral, três fileiras de válvulas no *conus arteriosus* e reprodução ovovivípara.

Tais semelhanças anatômicas compartilhadas suscitam dúvidas acerca da inclusão dos Sphyrnidae dentro da família Carcharhinidae.

Tais semelhanças ainda inspiram dúvidas acerca do monofiletismo entre os Sphyrnidae.

É importante notar que GILBERT (1967) cita outras duas características, além da expansão lateral da cabeça, que diferenciam, respectivamente, os Sphyrnidae dos Carcharhinidae: o canal descalcificado dos arcos vertebrais neural e hemal são convexos, apresentando um formato de borboleta, sendo retos nos Carcharhinidae; e a lâmina inferior dos dentes é sutilmente arqueada, de formato simétrico nos Sphyrnidae, ao passo que, nos Carcharhinidae, esta simetria é interrompida na região distal da coroa deste arco. Portanto, para este autor, o formato dos arcos neural e hemal vertebrais e arqueamento da lâmina inferior dos dentes seriam suficientes para validar a família Sphyrnidae.

GILBERT (1967) sugere, ainda, uma divisão em 3 subgêneros para a família Sphyrnidae em: *Eusphyra*, *Sphyrna* e *Platysqualus*; o subgênero *Eusphyra* agrupa apenas *Sphyrna blochii*; e o subgênero *Sphyrna* agrupa *Sphyrna mokarran*, *S. zygaena*, *S. lewini* e *S. couardi*;

O subgênero *Platysqualus* agrupa *Sphyrna tiburo*, *S. tiburo tiburo*, *S. tiburo* vespertina, *S. tudes*, *S. corona* e *S. media*.

Segundo este autor, estes subgêneros possuem as seguintes características particulares:

Subgênero *Sphyrna*: órbita grande, cujo diâmetro horizontal é maior que a distância entre a margem anterior da órbita e a abertura nasal; indivíduos atingem um maior tamanho, com cerca de 3,5m a 6m de comprimento total do corpo; possui uma cabeça moderadamente expandida, cuja maior largura tem cerca de 22,9 a 32,2% do comprimento total do corpo (em espécimes menores que 1m); primeira à quarta fenda branquial com o mesmo comprimento, e todas maiores que a quinta fenda branquial; nadadeira anal e sua base relativamente pequenas, sendo a primeira com até 11% do comprimento total e a segunda com até 7,5% do comprimento total; quinta fenda branquial localizada bem posteriormente e a quarta acima (ou muito pouco anteriormente) da inserção da nadadeira peitoral; presença de uma depressão nasal profunda; ausência de sulco nasal externo; lobo da primeira nadadeira dorsal terminando bem anteriormente à inserção das nadadeiras pélvicas; número total de vértebras entre 174 e 206 (em geral 190 ou mais); vértebras situadas acima da região da cavidade celomática não são expandidas em seu tamanho.

Subgênero Platysqualus: primeira e quinta fenda branquiais iguais em comprimento, e menores que as demais; nadadeira anal e sua base maiores que em qualquer outro Sphyrnidae, sendo a primeira com 11 a 13,5% do comprimento total do corpo e a segunda com 7,5 a 9% do comprimento total do corpo; base da nadadeira anal com 0,25 a 0,5 vezes o tamanho da base da nadadeira peitoral; sulco pré-caudal superior de formato marcadamente semicircular ou levemente pontudo, com sua porção final voltada à região anterior (Figura 00); sulco précaudal inferior presente (algumas vezes também presente em S. lewini); quinta fenda branquial acima da inserção das nadadeiras peitorais (um pouco posterior em S. tiburo); lobo da primeira nadadeira dorsal se estende até antes da inserção da nadadeira pélvica (exceto em S. tiburo); dentes pequenos e não serrilhados, de cúspides bem pontudas; cartilagens acessórias rostrais algumas vezes presentes (nenhuma observada em S. tiburo); segunda nadadeira dorsal bem alta; cuja altura é igual ou maior que a altura da nadadeira anal; nadadeira anal levemente falcada; olhos localizados anteriormente à boca, cuja linha desenhada entre a margem posterior das órbitas passa anteriormente à sínfise das arcadas dentárias (interceptando a sínfise em espécimes maiores de S. tiburo); órbitas pequenas, separadas das narinas por uma distância maior que o diâmetro horizontal da órbita; ausência de sulco nasal externo; número total de vértebras variável, com cerca de 142 a 202; vértebras situadas acima da região da cavidade celomática não são expandidas em seu tamanho; tamanho total do corpo relativamente menor, provavelmente chegando de 1,3 a 1,6m; talvez o tamanho máximo em alguns casos seja ainda menor (e.g. S. corona).
Subgênero *Eusphyra*: cabeça extremamente expandida, cuja largura é cerca de 42 a 29,2% do comprimento total do corpo; presença de sulco nasal externo; poucas vértebras, com cerca de 117 a 124 em 2 espécimes observados; vértebras do corpo entre 51 e 54, sendo 15 a 16 menos do que o número de vértebras caudais;); vértebras situadas acima da região da cavidade celomática expandidas em seu tamanho; sulco pré-caudal superior é apenas um sulco longitudinal estreito; órbitas separadas das narinas por uma distância muito maior do que o diâmetro da órbita; um único conjunto anterior de poros na região ventral da cabeça, o qual é caracterizado por ter um ângulo agudo no canto externo posterior, e mais ou menos alinhada à borda posterior; além de várias características condrocranianas (não listadas em GILBERT, 1967).

1.3 Origem dos Sphyrnidae

Os fósseis mais antigos para os Carcharhiniformes datam do Eoceno Inferior (há cerca de 54 milhões de anos), quando os gêneros *Galeocerdo* e *Rhizoprionodon* já estavam presentes. Os gêneros *Negaprion, Carcharhinus* e *Isogomphodon* surgiram no Eoceno Médio (há cerca de 45 milhões de anos) (CAPETTA, 1987).

Dessa forma, os registros fósseis apontam para uma relação biogeográfica entre os Sphyrnidae e certos gêneros de Carcharhinidae mais próximos. Os registros de fósseis para a família Sphyrnidae, tratados adiante, colaboram na compreensão de suas origens em relação aos Carcharhinidae.

NAYLOR (1992) e MARTIN *et al.* (1992) afirmam que o gênero *Sphyrna* surgiu no Mioceno Inferior (Figura3), ao passo que os *Rhizoprionodon* seriam do Eoceno Inferior e, portanto, anteriores aos *Sphyrna*. A hipótese de que os *Sphyrna* são posteriores aos *Rhizoprionodon* é corroborada por MUSICK *et al.* (2004), que sugere, ainda, uma estreita relação filogenética de ancestralidade entre os *Rhizoprionodon* e os *Sphyrna*.

Partindo da hipótese de MUSICK *et al.* (2004), que sugere que o ancestral dos tubarões-martelo teria um corpo em forma de torpedo, como um *Rhizoprionodon*, torna-se necessário compreender o momento em que os Sphyrnidae se diferenciaram dos demais Carcharhiniformes filogeneticamente mais próximos.

A divergência evolutiva entre os gêneros *Sphyrna*, *Carcharhinus* e *Negaprion* se iniciou no Eoceno, há cerca de 38 milhões de anos (NAYLOR, 1992; MARTIN *et al.*, 1992).

Os tubarões-martelo possuem seus registros mais antigos no Mioceno (Figura3) (MARTIN *et al.*, (1992) de Portugal e Sul da França e Pleistoceno do Japão, sugerindo que os Sphyrnidae teriam divergido de um ancestral semelhante aos *Rhizoprionodon* no Oligoceno (Figura 4), tendo dispersado através dos corredores de Tethys (MUSICK *et al.*, 2004), que ligavam o Mediterrâneo ao Atlântico. O fechamento destes corredores iniciou o processo de isolamento do Mar Mediterrâneo. O fechamento do Istmo de Suez teria colaborado para que o gênero *Eusphyra* permanecesse isolado no oeste do Indo-Pacífico, ao passo que os *Sphyrna* de pequeno e médio porte teriam sofrido uma radiação para o Novo Mundo.

As espécies de tubarões-martelo de pequeno e médio porte aparentemente são mais restritas à costa, fazendo menores deslocamentos do que as de grande porte.

GILBERT (1967) cita a origem dos Sphyrnidae no Eoceno (Figura 5) da Virgínia (Estados Unidos). Entretanto, trata-se de uma comunicação pessoal feita por P. Applegate.



Figura 3: Mapa do Mioceno (entre 5 e 24 milhões de anos atrás), tomado de Ron Blakey (NAU Geology).



Figura 4: Mapa do Oligoceno (entre 24 e 34 milhões de anos atrás), tomado de Ron Blakey (NAU Geology).



Figura 5: Mapa do Eoceno (entre 34 e 55 milhões de anos atrás), tomado de Ron Blakey (NAU Geology).

O registro fóssil mais antigo para a família Sphyrnidae é *Sphyrna arambourgi* Capetta 1970, já *Squalus zygaena* Linnaeus 1758 (válida como *Sphyrna zygaena*) é a espécie-tipo das formas viventes, embora CAPETTA (1987) coloque erroneamente aquela espécie fóssil como espécie-tipo da família.

1.4 Cefalofólio: desenvolvimento e funções

Devido à importância taxonômica e sistemática da região cefálica dos tubarõesmartelo, alguns autores (i.e. VON BONDE, 1933; GILBERT, 1967; TRONSON & SIMANEK, 1977) sugerem que estudos anatômicos mais detalhados acerca da mesma são necessários, especialmente relativos aos nervos cranianos e cérebro, a fim de estabelecer comparações entre as espécies de Sphyrnidae.

São poucos os dados acerca das alterações cefálicas durante a ontogenia craniana dos Sphyrnidae. TORTONESE (1949) apresenta o único embrião esquematizado de tubarãomartelo em literatura, referente à espécie *Sphyrna zygaena*, mostrando que a cabeça nesta espécie é fusiforme nos primeiros estágios ontogenéticos. Os principais trabalhos sobre a morfologia externa e interna (VON BONDE, 1933; GILBERT, 1967; KAJIURA, 2001; KAJIURA *et al.*, 2005) não comparam possíveis diferenças intra e inter-específicas ontogenéticas cranianas.

Durante a fase embrionária das espécies de tubarões-martelo, a cabeça sofre uma expansão lateral, evidenciada principalmente nas cápsulas nasais e região óptica. GILBERT

(1967) afirma ser possível identificar as espécies de tubarões-martelo utilizando apenas a morfologia do cefalofólio. Dependendo da espécie, a cabeça pode ser de arredondada e em forma de naipe de espadas (como em *S. tiburo*) a extremamente expandida e em forma de seta (como em *E. blochii*). Considerando que a morfologia cefálica é alterada significativamente durante o processo ontogenético dos Sphyrnidae, a identificação específica utilizando apenas o formato do cefalofólio pode resultar em confusões taxonômicas.

O desenvolvimento do cefalofólio dos Sphyrnidae ainda não foi bem estudado, havendo diferentes hipóteses para explicar a evolução da região pré-branquial dos tubarõesmartelo. Uma delas (TORTONESE, 1949) sugere que o cefalofólio evoluiu em função do hábito de vida pelágico destes tubarões. Outras (HASLER, 1957; TESTER, 1963) afirmam que a evolução do cefalofólio ampliou as funções sensitivas visuais e olfativas dos tubarõesmartelo. Entretanto, é preciso considerar que a expansão lateral da cabeça dos Sphyrnidae permitiu também a expansão do sistema de ampolas de Lorenzini, amplificando o sistema sensorial, como sugerido por COMPAGNO (1970), SCHELLART & WUBBELS (1998) e KAJIURA (2002). Outros autores (ALEEV, 1969; TRONSON & SIMANEK, 1977; SPRINGER & GOLD, 1989; NAKAYA, 1995) sugerem que a expansão lateral da cabeça colabora, junto com as nadadeiras peitorais, na melhoria da capacidade de nado dos Sphyrnidae. Segundo estes autores, o posicionamento diferenciado do sistema sensorial, devido à evolução do cefalofólio, também teriam melhorado a detecção de presas através do sistema sensorial cefálico. É conhecida a função do cefalofólio na predação por parte de Sphyrna mokarran sobre a raia-manteiga Dasyatis Americana (STRONG et al., 1990) e a raia-prego Aetobatus narinari (CHAPMAN & GRUBER, 2002).

Para explicar como ocorre a expansão lateral do cefalofólio, KYLE (1926) sugere uma ação de certa forma mecânica que levaria à expansão lateral da cabeça dos tubarões-martelo nos primeiros estágios de seu desenvolvimento. Ocorreria, assim, um tipo de ação centrífuga na região anterior do corpo que levaria à concentração cada vez maior de material primordial nas laterais da cabeça. Entretanto, esta hipótese não considera a diversidade inter-específica encontrada na morfologia do cefalofólio dos tubarões-martelo.

COMPAGNO (1988) relaciona a origem do cefalofólio com a evolução da região óptica à partir de um crânio similar ao de um *Rhizoprionodon*, *Carcharhinus* ou, ainda, de um *Loxodon*. Os processos pré-orbital e pós-orbital, primitivamente separados e parte da crista orbital, teriam se fundido distalmente ao crânio durante sua expansão lateral, para formar uma crista orbital secundária. Este desenvolvimento (Figura 6) foi observado em um embrião de *Sphyrna lewini* (AMNH 12464) (COMPAGNO, 1988).

A maior dificuldade para estudar a ontogenia do cefalofólio entre os Sphyrnidae é a coleta de uma série ontogenética adequada. Os embriões mais jovens em coleções científicas são de *Sphyrna tiburo*, e possuem cerca de 6 a 8cm, seguidos de *Sphyrna mokarran*, já com cerca de 16 a 18cm. A maioria dos exemplares depositados em coleções são juvenis de médio porte a adultos de grande porte. Além disso, algumas espécies estão representadas por poucos exemplares, o que, muitas vezes, impossibilita sua dissecção.



Figura 6: Série de transformação do cefalofólio a partir de um ancestral Carcharhinidae semelhante a um *Scoliodon* A), mostrando o processo de expansão lateral do cefalofólio dos Sphyrnidae. As formas intermediárias de cefalofólio B) e C) são hipotéticas, e a forma D) representa *Sphyrna tiburo*. Tomado de COMPAGNO (1988).

1.5 Sistema sensorial

Os Chondrichthyes representam a única linhagem entre os gnatostomados a apresentar ampolas de Lorenzini (KALMIJN, 1966; HEILIGENBERG, 1993; KLIMLEY, 1993; Von der EMDE, 1998), formando uma rede especializada de poros eletrossensitivos capazes de captar variações sutis de campos elétricos. Tal sensibilidade permite uma melhor orientação para o nado e predação.

JOHNSEN & LOHMANN (2005) sugerem o princípio da indução eletromagnética como uma hipótese para explicar como elasmobrânquios utilizam seu sistema de poros sensoriais para sua orientação durante a navegação, a partir da detecção de campos magnéticos da Terra. Os canais das ampolas de Lorenzini, preenchidos por gel, funcionariam como estruturas condutoras de campos elétricos, como o meio marinho; e os eletrorreceptores na extremidade terminal das ampolas detectariam as variações de voltagem induzidas pelas correntes marinhas. As ampolas de Lorenzini também são chamadas de neuromastos por alguns autores (i.e. MARUSKA, 2001; PEACH, 2003; PEACH & MARSHALL, 2009) ou, ainda, neuromastos ampulares ou neuromastos eletrorreceptivos (KENT, 1992). Os padrões de distribuição das ampolas de Lorenzini, ou neuromastos, já foram estudados em alguns elasmobrânquios (ALONCLE, 1966; GOMES & PARAGÓ, 2005; TESTER & NELSON, 1967; KAJIURA 2001; KAJIURA & HOLLAND, 2002; PEACH, 2003a; ATKINSON & BOTTARO, 2006; WUERINGER & TIBBETTS, 2008; MELLO, 2009).

Em relação à família Sphyrnidae, o estudo mais completo é de MELLO (2009), que descreveu a distribuição de poros eletrossensoriais na região ventral do cefalofólio (RVC) de quatro espécies de Sphyrnidae (i.e. *S. lewini*, *S. tiburo*, *S. tudes* e *S. zygaena*). Durante o presente estudo, foram observados cefalofólios de coleções científicas atribuídos a espécies erradas de tubarões-martelo. A utilização dos padrões de distribuição das ampolas de Lorenzini na região ventral do cefalofólio (RVC), proposta neste trabalho, juntamente com o formato da cabeça, colaborou na identificação específica correta destes exemplares.

Os neuromastos possuem cerca de 100 µm de diâmetro, e por se entremearem aos dentículos dérmicos ficam frequentemente camuflados, tendo sido descritos pela primeira vez há quase um século apenas (BUDKER, 1938; TESTER & NELSON, 1967; PEACH & MARSHALL, 2009).

O sistema eletrossensorial nos Chondrychthyes compreende uma rede cefálica composta de ampolas distribuídas na cabeça. Estas ampolas (Figura 7) são capazes de detectar variações sutis de campos elétricos durante a navegação e caça a presas (FREITAS *et al.*, 2006). A detecção destas variações elétricas é realizada por órgãos eletro-receptores em forma de ampola, os quais possuem células ciliadas e são preenchidos por uma substância gelatinosa. Conexões sinápticas na base destas ampolas fazem a ligação com o encéfalo, de modo que os estímulos elétricos possam ser captados e interpretados (FREITAS *et al.*, 2006).



Figura 7: Sistema de poros sensoriais em Elasmobrânquios, modificado de COMPAGNO (2005).

A função sensorial desempenhada pelas ampolas de Lorenzini é complementada pelas ações mecano-sensoriais da linha lateral (FREITAS *et al.*, 2006). Tanto as ampolas eletrossensoriais como mecano-sensoriais possuem estrutura e função similares, formadas por receptores celulares ciliados de origem integumentar, preenchidas por uma substância gelatinosa e conectadas por sinapses neurais até o núcleo medular, para processar os sinais neurais (FREITAS *et al.*, 2006). A diferença entre ambos está em seus respectivos arranjos espaciais na cabeça. Os eletro-receptores estão organizados em manchas, e, de forma geral, estão restritos à cabeça, ao passo que os mecano-receptores estão distribuídos na cabeça e tronco (SCHELLART & WUBBELS, 1998; VON DER EMDE, 1998).

Entretanto, os poros sensoriais da linha lateral também possuem íntima relação com os poros sensoriais da região pré-branquial em Chondrichthyes. YOUNG (1962) sugere que as ampolas de Lorenzinni da cabeça representam uma extensão especializada da linha lateral, possivelmente envolvida com a detecção das mudanças de temperatura e pressão hidrodinâmica, estímulos táteis e/ou gradientes elétricos. MARUSKA (2001), ao descrever a morfologia do sistema mecano-sensorial da linha lateral em diversos elasmobrânquios, denomina as unidades funcionais da linha lateral como neuromastos, os quais consistem em células sensoriais pilosas que suportam células cobertas por uma cúpula gelatinosa.

DOTTERWEICH (1931) subdivide a estrutura de um neuromasto em duas partes: "ampullegang" e "endoampola". A primeira parte é um túbulo que termina em um poro na pele, preenchido por um muco denso rico em mucopolissacarídeos. A segunda é localizada na base deste túbulo e compreende protrusões vesiculares de grupos de células sensitivas, frequentemente arranjadas em alvéolos.

Alguns neuromastos são superficiais (ou "pit organs"), e estão localizados na superfície epidérmica em sulcos (nos batóides) ou entre dentículos dérmicos (em tubarões), com a cúpula diretamente exposta para o meio. Um neuromasto pode estar ligado por canais sub-epidérmicos e conectados ou não ao meio externo por túbulos que terminam em poros. Quando os neuromastos estão fechados em bolsas sub epidéimicos, são chamados de Vesículas de Savi, e podem ser encontrados em batóides (tormedinídeos, narcinídeos e dasiatídeos) (SAVI, 1844, NICKEL & FUCHS, 1974; CHU & WEN, 1979; MARUSKA, 2001). Dessa forma, os neuromastos, por definição, são sinônimos de ampolas de Lorenzini. Portanto, segundo esta descrição (i.e. MARUSKA, 2001), os poros sensoriais da região prébranquial fazem parte da estrutura da linha lateral.

Os poucos estudos morfológicos e moleculares acerca dos Sphyrnidae aumentam as controvérsias taxonômicas e filogenéticas. Embora a literatura apresente algumas hipóteses,

morfológicas e moleculares, para explicar a filogenia dos tubarões-martelo, não há ainda um consenso, permanecendo controversa. A anatomia comparada do sistema de poros sensoriais, assim como a morfologia craniana, fornece dados que possibilitam propor novas hipóteses para compreender a filogenia dos Sphyrnidae, bem como estudar os diferentes hábitos de vida entre as diferentes espécies da família.

Os Sphyrnidae possuem, em sua RVC, padrões de distribuição dos poros sensoriais de grande importância taxonômica para identificação inter-específica da família.

1.6 Dentículos dérmicos

Os dentículos dérmicos ou escamas placóides (Figura 8) são estruturas que recobrem a epiderme de Chondrichthyes, e possui duas funções principais que são de proteção e melhoria na velocidade do nado.

Os dentículos dérmicos possuem disposição e morfologia particulares entre grupos de Chondrichthyes, dependendo de seu hábito de vida e fase de desenvolvimento (DEYNAT, 1998). Os caracteres referentes aos dentículos dérmicos são interessantes para serem utilizados na sistemática filogenética dos grupos de Chondrychthies (APPLEGATE, 1968; CAPETTA, 1987). Estes permitem, ainda, a inclusão de informações de espécies fósseis, onde estruturas resistentes como dentículos dérmicos e dentes fossilizados são mais abundantes do que estruturas moles.

Grupos de Chondrichthyes com o hábito de vida semelhante tendem a apresentar mínimas variações na morfologia dos dentículos dérmicos (DEYNAT & SÉRET, 1996; DEYNAT, 1998).

Os dentículos dérmicos nos Chondrichthyes se desenvolvem de forma simultânea, ficando aleatoriamente arranjados e separados entre si, em alguns casos de forma bem espaçada (REIF, 1980a, b; 1985). Com o crescimento do corpo ou desgaste natural, os espaços vazios da epiderme são cobertos por dentículos dérmicos novos, o que se repete ao longo da vida do indivíduo (REIF, 1980a, b; 1985).

Estudos referentes aos dentículos dérmicos em Chondrychthyes estão frequentemente associados aos de poros sensoriais, como observado em TESTER & NELSON (1967), FISHELSON & BARANES (1998), PEACH & MARSHALL (2000), ATKINSON & BOTTARO (2006); PEACH & MARSHALL (2009).

Entretanto, as descrições acerca dos dentículos dérmicos é negligenciada, assim como a utilização de suas características morfológicas em estudos filogenéticos.

Algumas espécies de Carcharhinidae já tiveram dentículos dérmicos apresentados em imagens de microscopia eletrônica de varredura.



Figura 8: Esquema geral de um dentículo dérmico e suas estruturas, modificado de COMPAGNO (2005).

Em alguns grupos de tubarões, incluindo os Carcharhinidae, a morfologia dos dentículos dérmicos pode ser distinta dependendo da posição no corpo.

A morfologia dos dentículos dérmicos dos Sphyrnidae ainda é pouco estudada.

1.7 Dentes

Os dentes das espécies viventes de Sphyrnidae possuem uma anatomia externa bastante parecida com a observada em alguns Carcharhinidae filogeneticamente próximos, como em *Loxodon*, *Scoliodon* e *Rhizoprionodon*. Em espécimes fósseis, as semelhanças são ainda maiores com espécies de *Carcharhinus*, e em muitos casos sua identificação é difícil até mesmo genericamente.

Entre as espécies do gênero *Sphyrna*, as fileiras dentárias posteriores possuem dentes molariformes proeminente e pouco diferenciados. Este gênero apresenta uma fraca heterodontia ontogenética nas duas arcadas, podendo apresentar dentes serrilhados dependendo da espécie (COMPAGNO, 1988).

Os registros fósseis são essencialmente representados por dentes de *Sphyrna*, que são lábio-lingualmente comprimidos, com cúspide triangular e não muito larga inclinada para as

fileiras anteriores, e a quilha mesial não é diferenciada. Dependendo da espécie, as laminas dentárias podem ser completamente serrilhadas como em *Sphyrna mokarran*. Existe um nó profundo separando a quilha distal e a cúspide central. A superfície labial da coroa pode ou não estar projetada sobre a superfície labial da raiz, a qual é transversalmente extendida e com um sulco profundo margeando a superfície basal. A raiz é, em geral, proeminente (como em *S. mokarran*). A lâmina dentária mesial dos dentes superiores são, em geral, convexas e ligeiramente sigmóides, ao passo que, nos dentes inferiores, são retilíneas ou, até mesmo, côncavas (CAPETTA, 1987).

São poucos os estudos que contemplam a descrição anatômica dos dentes entre os Sphyrnidae. É comum encontrar descrições pouco detalhadas, ainda que tratem de todos os Sphyrnidae (GILBERT, 1967; COMPAGNO, 1988). Apenas CAPPETTA (1987) descreve em detalhes e em todas as vistas (lingual, labial, lateral e basal) alguns tipos de dentes, embora apenas fósseis, de Sphyrnidae. A ausência de descrições dos dentes em diversas vistas reflete na falta de informações importantes para comparação entre Sphyrnidae e gêneros filogeneticamente próximos citados anteriormente. Muitos registros fósseis de *Sphyrna* têm sua identificação erroneamente atribuída a *Carcharhinus, Rhizoprionodon* e *Loxodon* (CAPPETTA, 1987), o que representa um reflexo dos poucos estudos comparativos de dentes entre espécies de Sphyrnidae e Carcharhinidae, o que é possível apenas com estudos mais aprofundados da anatomia dentária nestas famílias.

Ainda em relação aos registros fósseis, muitos trabalhos referem-se a levantamentos faunísticos do Mioceno, que incluem algumas espécies de Sphyrnidae além de taxons filogeneticamente próximos (ITURRALDE-VINENT *et al.*, 1996; COSTA *et al.* 2009; VISAGGI, 2010).

Além disso, estudos referentes aos dentes de embriões e juvenis são especialmente escassos. É possível que os poucos estudos de dentes de Sphyrnidae (i.e. GILBERT, 1967; COMPAGNO, 1988), que tratam principalmente de dentes de adultos e, em alguns casos, subadultos, deixem de apresentar caracteres dentários que são perdidos em estágios mais iniciais de desenvolvimento.

A dificuldade em estudar a anatomia completa dos dentes em Sphyrnidae aumenta devido à raridade de certas espécies em coleções científicas, e em diversos estágios ontogenéticos.

1.8 Estudos filogenéticos conhecidos

CAIRA (1985) sugere que os Sphyrnidae e Carcharhinidae são evolutivamente muito relacionados, baseado em dados da relação parasita-hospedeiro entre estas famílias. Entretanto, este autor não estabelece as relações filogenéticas entre as famílias.

JORDAN (1923) sugere que os Sphyrnidae são muito semelhantes aos Galeidae (que compreendia as famílias Scyliorhinidae, Leptochariidae, Triakidae, Hemigaleidae e Carcharhinidae), diferindo apenas na forma da cabeça. COMPAGNO (1970) divide os Carcharhiniformes em três grupos distintos formados, respectivamente, por: Scyliorhinidae e Pseudotriakididae; Triakididae e Leptochariidae; Hemigaleidae, Carcharhinidae e Sphyrnidae. O primeiro grupo é considerado pelo autor como mais primitivo, o segundo como intermediário e o terceiro, denominado como grupo dos Carcharhinides superiores, como derivado. SHIRAI (1992), DOSAY-AKBULUT (2008) e NAYLOR (1992) consideram Carcharhinidae e Sphyrnidae filogeneticamente relacionados.

A Família Sphyrnidae é reconhecida como monofilética por diversos autores (GILBERT, 1967; MARTIN, 1999; KAJIURA, 2002; LIM, 2010). Entretanto, existem hipóteses baseadas em caracteres moleculares que posicionariam os Sphyrnidae como um clado (talvez uma tribo ou subfamília) dentro dos Carcharhinidae (COMPAGNO, 1988; NAYLOR, 1992).

GILBERT (1967) sugere que *S. media*, *S. corona* e *S. tudes* formariam um clado. Contudo, a adição de *S. tiburo* à proposta levou ao surgimento de um subgênero monofilético *Platysqualus*. Os caracteres que sustentam esta condição monofilética para *Platysqualus* seriam: comprimentos da nadadeira anal e de sua base, comprimentos relativos das fendas branquiais, diâmetro da órbita em relação à medida referente à distância da extremidade anterior da órbita à margem externa da abertura nasal, posições relativas das órbitas e região anterior da boca, presença de sulco precaudal inferior, surgimento similar do sulco precaudal inferior, comprimento total máximo alcançado.

Entre os *Platysqualus*, proposto por GILBERT (1967), *S. media* e *S. corona* teriam um mesmo ancestral. Esta condição seria suportada por semelhanças relativas ao neurocrânio e ao padrão de distribuição de ampolas de Lorenzinni na porção antero-mediana ventral do cefalofólio. Entretanto, os caracteres não são claros. Por outro lado, *S. tiburo* seria a espécie mais primitiva deste subgênero.. Entretanto, o cladograma proposto pelo mesmo autor sugere

que S. media e S. corona são monofiléticos, sendo S. tiburo monofilético a estas duas espécies.

As controvérsias filogenéticas entre os Sphyrnidae, e destes entre os demais Carcharhiniformes, apontam para dúvidas em relação ao surgimento do cefalofólio, que pode ter surgido mais de uma vez e em momentos diferentes na história evolutiva desta família. Deve-se considerar que, entre as espécies viventes, o cefalofólio pode ser arredondado a muito expandido lateralmente.

A presença de uma cabeça arredondada em embriões, muito semelhante à de um Carcharhiniforme, sugere que este formato poderia ter surgido primeiro, seguindo uma seqüência crescente de expansão lateral do cefalofólio. Entretanto, os poucos estudos filogenéticos apontam para hipóteses distintas, a partir de ferramentas diferentes: morfologia e análise molecular.

Entre as análises morfológicas, encontram-se apenas as de GILBERT (1967) e COMPAGNO (1988). Já as análises moleculares se concentram em LAVERY (1992), NAYLOR (1992), MARTIN (1993) e LIM *et al.* (2010).

GILBERT (1967) ilustra uma árvore evolutiva (Figura 9), que não foi testada pelos critérios de sistemática filogenética, baseada na observação de 12 caracteres diagnósticos gerais, sendo 11 referentes à morfologia externa e 1 de anatomia craniana. Estes caracteres serão discutidos adiante. Cabe aqui, por enquanto, analisar o resultado do autor. A ilustração que se segue (Figura 5) apresenta a condição monofilética entre *S. corona* e *S. media*, *S. zygaena* e *S. lewini* e *S. tiburo tiburo* e *S. tiburo vespertina*. A espécie mais basal seria *Eusphyra blochii*.



Figura 9: Hipótese de relações para a família Sphyrnidae modificada de GILBERT (1967), com base em 12 caracteres morfológicos não testados por metodologia de sistemática filogenética. *Sphyrna blochii* já modificado para *Eusphyra blochii*. Ilustrações em escala aproximada.

De acordo com esta hipótese, o cefalofólio mais expandido lateralmente seria a forma mais primitiva. Entretanto, tal expansão lateral teria ocorrido em grupos distintos de Sphyrnidae, uma vez que tanto formas expandidas intermediárias (i.e. *S. zygaena* e *S. lewini*) como arredondadas (i.e. *S. media* e *S. tiburo*) aparecem como as mais derivadas. Além disso, outro argumento que reforça esta hipótese é o monofiletismo entre espécies de formas bem distintas de cefalofólio (i.e. *S. corona* e *S. media*). Entretanto, vale lembrar que os caracteres sugeridos por GILBERT (1967) foram testados no presente estudo, e seus resultados serão discutidos adiante.

COMPAGNO (1988) apresenta os Sphyrnidae de cabeça lateralmente mais expandida como os mais derivados, entretanto em uma politomia envolvendo *S. mokarran, S. zygaena, S. lewini* e *E. blochii* (Figura 10). O grupo externo utilizado é *Scoliodon* laticaudus, uma vez que o autor sugere uma íntima relação evolutiva entre *Loxodon* e *Sphyrna*. A espécie mais primitiva seria *S. tiburo*. Entretanto, a análise inferida de COMPAGNO (1988) sugere o mesmo que a de GILBERT (1967): a lateralização da cabeça teria ocorrido duas vezes na família, pois, mais uma vez, uma forma intermediária (*S. corona*) de cefalofólio encontra-se inserido entre duas espécies de cefalofólio arredondado, sendo uma mais primitiva (*S. tiburo*) e outra mais derivada (*S. media*). O surgimento duplo de um cefalofólio bem expandido é a única semelhança entre as hipóteses morfológicas existentes.



Figura 10: Hipótese filogenética para a família Sphyrnidae proposta por COMPAGNO (1988), com base em 12 caracteres morfológicos não testados por metodologia de sistemática filogenética. Ilustrações em escala aproximada.

LAVERY (1992) sugere uma hipótese filogenética incluindo apenas 3 táxons (Figura 11), todos com cefalofólio expandido, onde *S. mokarran* e *E. blochii* formam um clado e *S. lewini* inserido como a espécie mais primitiva em relação a este clado. Tais resultados não

fornecem dados consistentes acerca da evolução dos Sphyrnidae, assim como acerca das relações desta família com outros Carcharhiniformes.



Figura 11: Hipótese filogenética para a família Sphyrnidae proposta por LAVERY (1992), com base em dados moleculares. Ilustrações em escala aproximada.

A partir de NAYLOR (1992), os Sphyrnidae passam a ser comparados de forma mais incisiva com outros Carcharhiniformes. Este autor utilizou o método de distância de Wagner e análise cladística de caracteres. Ambas suportaram o monofiletismo para o gênero *Sphyrna*. Um total de 17 *loci* foram examinados considerando a variação de uma proteína. A utilização de *branch swapping* permitiu 20000 árvores mais parsimoniosas, e os critérios de *Majority rule consensus, Semi-strictus consensus* e *Successive weighting* permitiram a redução do número de hipóteses possíveis. O gênero *Hemigaleus* foi utilizado como grupo externo para todos os táxons.

Ao utilizar *Majority rule consensus*, *S. mokarran* e *S. zygaena* e *S. tiburo* e *S. tudes* formam 2 grupos monofiléticos, sendo os dois primeiros um grupo irmão de *S. lewini*. Nesta hipótese, os Sphyrnidae formam um grupo-irmão de diversas espécies do gênero *Carcharhinus* e *Prionace*. O gênero *Rhizoprionodon* forma um grupo monofilético, sendo este mais basal do que *Carcharhinus* e todos os *Sphyrna* (Figura 12).



Figura 12: Hipótese filogenética para a família Sphyrnidae e desta entre outros Carcharhiniformes (Carcharhinidae e Hemigaleidae), modificada de NAYLOR (1992), com base em dados moleculares. Cladograma obtido por *Majority Rule Consensus*. Ilustrações em escala aproximada.

É importante notar que o gênero *Eusphyra* não foi incluído na análise de NAYLOR (1992), e, por isso, as relações sugeridas entre tubarões-martelo referem-se apenas ao gênero *Sphyrna*.

A inclusão de gêneros *Rhizoprionodon*, *Carcharhinus* e *Negaprion* será de grande importância para discussões adiante acerca da origem dos ancestrais dos Sphyrnidae. Na verdade, trata-se de um importante referencial na escolha dos grupos externos do presente estudo. A utilização de gêneros diferentes de Carcharhiniformes colaboram para a formulação de uma hipótese filogenética que posicione os Sphyrnidae em relação aos demais Carcharhiniformes. Ao utilizar *Semi-strictus consensus (no weighting)* (Figura 13), *Sphyrna tiburo* e *S. tudes* continuam apresentando monofiletismo. Entretanto, os Sphyrnidae apresentam uma politomia, envolvendo este grupo monofilético, *S. lewini, S. mokarran* e *S. zygaena*. Esta hipótese não fornece indicações claras sobre as relações entre os tubarões-martelo, assim como da família entre os demais Carcharhiniformes. Há muitos táxons politômicos, o que não evidencia bem as relações filogenéticas entre eles. A mesma topologia foi obtida com a utilização de *Semi-strictus consensus (successive weighting)*.



Figura 13: Hipótese filogenética para a família Sphyrnidae e desta entre outros Carcharhiniformes (Carcharhinidae e Hemigaleidae), modificada de NAYLOR (1992), com base em dados moleculares. Cladograma obtido por *Semi-strictus Consensus* e por Semi*strictus Consensus (successive weighting)*. Ilustrações em escala aproximada. MARTIN (1993) propôs uma filogenia baseada em 2 genes mitocondriais codificantes de proteínas (COI e Cytb) (Figura 14). Entretanto, a metodologia utilizada não são claros. Esta hipótese considera a existência de duas sub-espécies de *Sphyrna tiburo* (i.e. *S. tiburo tiburo* e *S. tiburo vespertina*), como proposto por GILBERT (1967), e desconsidera *S. couardi*. O método obteve duas árvores com menor numero de passos. Ao utilizar o algoritmo de *Neighbour-joining*, foi obtida uma árvore idêntica a uma das duas mais parcimoniosas.

Nesta análise, *Eusphyra blochii* se insere como a espécie de Sphyrnidae mais primitiva. As duas sub-espécies de *S. tiburo* formam um clado, representando um grupo-irmão para o clado formado por (*S. tudes* + *S. media*), com *S. corona* sendo a espécie mais primitiva em relação a estes dois clados. Observa-se que as espécies de Sphyrnidae com o cefalofólio mais arredondado (i.e. *S. tiburo* e *S. media*) e intermediário (*S. tudes* e *S. corona*) formam um grupo monofilético mais derivado do que as demais espécies. *S. lewini* posiciona-se como primitiva em relação ao clado citado anteriormente, porém mais derivado do que *S. mokarran*.

Dessa forma, a condição de cefalofólio mais expandido lateralmente seria primitiva entre os Sphyrnidae segundo a hipótese de Martin (1993).



Figura 14: Hipótese filogenética para a família Sphyrnidae proposta por MARTIN (1993), com base em 2 genes mitocondriais para proteínas. Ilustrações em escala aproximada.

CAVALCANTI (2007) uma hipótese filogenética baseada em caracteres morfológicos e moleculares de literatura, obtendo uma "super-árvore" (Figura 15) para a família idêntica à árvore proposta por GILBERT (1967), porém desconsiderando a divisão de *S. tiburo* em sub-espécies.



Figura 15: Hipótese filogenética para os Sphyrnidae proposta por CAVALCANTI (2007), a partir de uma super-árvore para a família. Ilustrações em escala aproximada.

LIM *et al.* (2010) apresenta o mais recente estudo filogenético baseado em dados moleculares para os Sphyrnidae. O autor utilizou 3 genes nucleares e 4 mitocondriais, sendo eles, respectivamente, Internal Transcribed Spacer 2 (ITS2) Distalless 1 (DIx1) e Distalless 2 (DIx2); e Nicotinamida Adenina Dinucleotídio Desidrogenase 2 (NADH desidrogenase 2), Citocromo b, Citocromo Oxidase I (COI) e D-loop.

Com base em um modelo misto de análise Bayesiana para os dados concatenados e análise BEST, obteve uma árvore sem politomias, incluindo apenas os *Sphyrnidae* viventes (*sensu* COMPAGNO, 2005) e o gênero *Carcharhinus* (representado por *C. acronotus*) (Figura 16).



Figura 16: Cladograma modificado de LIM *et al.* (2010), mostrando a hipótese filogenética para os *Sphyrnidae* baseada em um modelo Bayesiano misto de análise com dados concatenados e análise BEST. Ilustrações em escala aproximada.

Nesta análise, *Sphyrna tiburo* e *S. corona* aparecem como monofiléticos e mais derivados, formando um grupo-irmão de *S. tudes* + *S. media*. Dessa forma, o grupo formado pelos tubarões-martelo de cefalofólio arredondado ou intermediário é monofilético e o mais derivado entre os Sphyrnidae, possuindo o mesmo ancestral comum a *S. lewini*. Duas espécies de cefalofólio muito parecido, *S. zygaena* e *S. mokarran*, formam um grupo monofilético com

estados de características considerados mais primitivos entre as espécies de *Sphyrna*, ao passo que o gênero *Eusphyra* seria o mais primitivo dentro da família Sphyrnidae.

Esta última hipótese reforça o monofiletismo entre os Sphyrnidae e sugere que a condição de expansão lateral do cefalofólio teria ocorrido da cabeça em forma de torpedo (em *Carcharhinus*), com o surgimento de um grupo basal com a cabeça mais lateralmente expandida (*Eusphyra*), seguida de uma perda gradativa desta condição entre os tubarõesmartelo mais derivados. Isto denotaria que o cefalofólio expandido teria surgido apenas uma vez entre os Sphyrnidae, sendo esta uma condição primitiva dentro da família.

É importante notar que esta hipótese permite inferir que os primeiros tubarões-martelo (*Eusphyra*) seriam de médio porte, com um marcante aumento de comprimento corporal médio para os *Sphyrna* mais primitivos (i.e. *S. mokarran, S. zygaena* e *S. lewini*) e uma relativa redução deste tamanho para os *Sphyrna* mais derivados (i.e. *S. tiburo, S. corona, S. tudes* e *S. media*). A comparação entre resultados obtidos da análise filogenética de genes distintos (LIM *et al.*, 2010) permite observar 6 topologias diferentes, utilizando *Maximum likelihood* (Figs. 17A-F).



Figura 17: Cladogramas tomados de LIM *et al.* (2010), mostrando os resultados da análise filogenética para 6 genes: A) D1x2, B) D1x1_intron, C) ITS, D) ND2, E) D-loop e F) Cyb+COI.

O gênero *Eusphyra* é o mais primitivo em 3 topologias, em D1x2 (Figura 17A), D1x1_intron (Figura 17B) e Cyb + COI (Figura 17F). Entre as demais topologias, este gênero apresenta-se como grupo-irmão de *Sphyrna mokarran* (análise com ND2 e D-loop) ou em uma posição intermediária dentre os *Sphyrna* (análise com ITS). Em todas as árvores, as espécies de tubarões-martelo de menor porte e cefalofólio mais arredondado ou intermediário aparecem como as mais derivadas.

A análise com D1x2 (Figura 17A) apresenta o grupo formado por *S. tiburo* + *S. corona* como grupo-irmão de *S. tudes* + *S. media*. O clado formado por estas quatro espécies encontra-se em politomia com *S. zygaena* + *S. mokarran* e *S. lewini*.

A árvore obtida com D1x1_intron (Figura 17B) modifica esta relação, onde *S. tiburo* passa a ser monofilético em relação a *S. tudes*, e este grupo encontra-se em politomia com *S. media* e *S. corona*. Portanto, as relações entre as espécies de médio porte e cefalofólio arredondado ou intermediário encontra-se, nesta hipótese, sem resolução. A análise com o gene D1x2 apresenta o clado formado por *S. corona* e *S. tiburo* como grupo irmão do clado formado por *S. tudes* e *S. media*, formando um grupo monofilético mais abrangente que encontra-se politômico ao clado (*S. zygaena* + *S. mokarran*) e *S. lewini*. As dúvidas referentes à sequencia de polarização do cefalofólio permanecem as mesmas ao utilizar tanto D1x2 como D1x1_intron.

A análise com ND2 (Figura 17D) apresenta *S. tudes* e *S. media* como monofiléticos, formando um grupo-irmão para *S. tiburo*. Estas três espécies formam um clado cujo grupoirmão é *S. corona*, e este clado mais abrangente, por sua vez, é grupo-irmão de *S. lewini*. A condição monofilética entre *Sphyrna mokarran* e *Eusphyra blochiii* nesta análise é sustentada nesta hipótese, relação esta que é corroborada pelas análises envolvendo o gene D-loop. Dessa forma, a condição plesiomórfica para o cefalofólio seria controversa, podendo ser semelhante a *Eusphyra blochii*, *S. mokarran* ou, até mesmo, *S. lewini*, que se encontra em politomia com outros 2 clados. Os cefalofólios arredondados e intermediários apresentam-se como condições mais derivadas.

As análises com os genes ND2 (Figura 17D) e D-loop (Figura 17E) sugerem que o gênero *Sphyrna* seria polifilético, enquanto com ITS (Figura 17C) são parafiléticos. O

monofiletismo de *Sphyrna* é apresentado apenas nas análises com D1x1_intron (Figura 17B), D1x2 (Figura 17A) e COI+Cytb (Figura 17F).

Eusphyra blochii posiciona-se como o Sphyrnidae mais basal nas árvores envolvendo os genes D1x1_intron, D1x2, ND2 e COI+Cytb, e como um dos táxons mais derivados na análise com o gene D-loop.

Como para o gene ND2 (Figura 17D), os resultados com o D-loop apresentam um clado com *S. mokarran* e *E. blochii*, o qual é monofilético a *S. zygaena*. Esta é a única análise que coloca *S. media* como grupo-irmão de *S. corona*, e *S. tudes* em posição basal em relação às espécies com cefalofólio arredondado.

A árvore de Cyb+COI apresenta a mesma topologia encontrada na árvore de ND2, envolvendo *S. tiburo*, *S. tudes* e *S. media*, além de corroborar a posição de *Eusphyra* como o táxon mais basal para a família Sphyrnidae.

1.9 A problemática da família Sphyrnidae

As diversas hipóteses filogenéticas apresentadas para a família Sphyrnidae são baseadas, principalmente, em análises moleculares. Contudo, estas análises foram realizadas sem uma revisão taxonômica prévia.

A utilização dos táxons sem uma revisão pode comprometer diretamente os resultados das árvores filogenéticas. Os estudos moleculares necessitam de comparações com estudos morfológicos, possíveis somente com uma revisão anatômica.

Há muitos caracteres ainda não estudados entre os Sphyrnidae, referentes, principalmente, à anatomia craniana, sistema sensorial e anatomia externa.

O levantamento de caracteres mais consistentes são necessários para tornar a análise morfológica mais robusta, comparando com os resultados moleculares conhecidos.

As hipóteses filogenéticas moleculares mais atuais (LIM *et al.*, 2010) referem-se principalmente a espécies de Sphyrnidae de ocorrência no Atlântico Sul e parte do Indo-Pacífico, sem abranger todas as ocorrências para cada taxon.

Entretanto, é a existência de espécies crípticas de Sphyrnidae em outras regiões deve ser verificada, uma vez que há espécies de ocorrências muito abrangentes (i.e. *Sphyrna lewini* e *S. mokarran*). QUATTRO *et al.* (2005) sugere uma espécie críptica para *S. lewini* baseado em dados moleculares para 2 genes mitocondriais (Região Controle (CR) e Cytocromo Oxidase I (COI)) e um gene nuclear (Lactato Desidrogenase A Intron 6 (LDHA6)), sendo uma para o Atlântico e outra para o Indo-Pacífico.

As relações filogenéticas entre as espécies de Sphyrnidae de ocorrências restritas ao Oceano Atlântico e Pacífico ocidental (i.e. *Sphyrna tudes*, *S. tiburo*, *S. couardi*, *S. corona* e *S. media*) e Indo-Pacífico permanecem controversas. Estas regiões possivelmente confinaram grupos de pouca habilidade para o nado e migração a longas distâncias.

A escassez de indivíduos de cada ocorrência é evidente nas grandes coleções científicas visitadas. Embora apresentem um grande número de exemplares para certas espécies, algumas são de rara procedência, principalmente aquelas do Oceano Indico; já outras espécies mais raras, em alguns casos, são representadas por poucos exemplares ou mesmo partes (como apenas a cabeça ou arcadas dentárias). Dessa forma, estudos de sistemática filogenética ficam comprometidos, pois têm sido limitados pelo difícil acesso a informações taxonômicas. O estudo envolvendo dissecção, diafanização ou uso de partes de exemplares é difícil, pela baixa representatividade de espécimes em todos os oceanos em que ocorrem.

Além disso, os exemplares-tipo da maioria das espécies nominais viventes de Sphyrnidae estão perdidos (GILBERT, 1967; COMPAGNO, 2001), havendo, portanto, uma necessidade iminente de serem designados neótipos que possibilitarão a revisão taxonômica da família.

Procurei resolver esta problemática visitando as coleções científicas com a maior abrangência possível de exemplares. Também utilizei técnicas modernas para observar caracteres mais específicos em Sphyrnidae, como Microscopia Eletrônica de Varredura de dentículos dérmicos e dentes.

1.10 Objetivos

Pretende-se, com o presente estudo sobre os Sphyrnidae:

a) Descrever e comparar a anatomia craniana dos Sphyrnidae viventes (i.e. *Sphyrna tiburo*, *Sphyrna lewini*, *S. mokarran*, *S. corona*, *S. couardi*, *S. media*, *Sphyrna zygaena* e *S. tudes*);

A descrição da anatomia craniana colabora com as análises filogenéticas por fornecer novos caracteres morfológicos, ao passo que permite o melhor conhecimento acerca da evolução destas estruturas tanto dentro da família Sphyrnidae como desta dentro da ordem Carcharhiniformes;

 b) Descrever e comparar a organização do sistema de poros sensoriais dos Sphyrnidae viventes;

Estudos recentes sobre a distribuição dos neuromastos na superfície ventral do cefalofólio dos Sphyrnidae mais comuns (MELLO, 2009), revelaram um padrão específico consistente. A continuação desta descrição permite auxiliar na taxonomia das espécies de tubarão-martelo, colaborando na identificação de exemplares que só possuam o cefalofólio;

c) Descrever e comparar a ultraestrutura dos dentículos dérmicos dos Sphyrnidae viventes;

A anatomia dos dentículos dérmicos permanece desconhecida entre os Sphyrnidae. Alem dos dentes, os dentículos dérmicos são as estruturas com maior possibilidade de passarem por processos de fossilização. Sua anatomia permite levantar caracteres necessários para compreender a diversidade de formas atuais e compará-las às formas fósseis, assim como suas relações filogenéticas e possíveis alterações sexuais e ontogenéticas.

d) Comparar as espécies de Sphyrnidae de todas as ocorrências;

Entre os Sphyrnidae, há espécies viventes mais restritas a certos litorais e outras mais migratórias e, por isso, abrangendo uma distribuição circumglobal. Exemplares de ocorrências distintas são comparados, especialmente entre aqueles ocorrendo em regiões particulares do Indo-Pacífico e Atlântico;

 e) Analisar as relações filogenéticas dos Sphyrnidae, incluindo novos dados acerca da anatomia cefálica.

A inserção destes novos caracteres será analisada filogeneticamente, de modo a verificar se estes colaboram para elucidar as relações entre os Sphyrnidae a partir de caracteres anatômicos, assim como hipotetizar o posicionamento das espécies da família dentro de um contexto de evolução do cefalofólio;

1.11 Organização da tese:

Esta tese foi organizada com os capítulos 1 e 2 referindo-se, respectivamente, à introdução e material e métodos. O capítulo 3 refere-se à revisão anatômica das espécies de Sphyrnidae, incluindo sua anatomia craniana e sistema sensorial. Uma vez que o capítulo 4 inicia-se com um artigo sobre o sistema sensorial do cefalofólio em 4 espécies de Sphyrnidae, este segue a formatação da revista na qual foi publicado. A continuação deste capítulo trata da anatomia sensorial cefálica nas outras espécies desta família. A bibliografia encontra-se também na lista de referências do final da tese, uma vez que fazem parte de seu corpo. O capítulo 5 trata dos dentículos dérmicos na família Sphyrnidae, incluindo comparações com espécies filogeneticamente relacionadas de Carcharhiniformes. Este capítulo segue instruções de formatação para ser submetido a publicação em sua revista respectiva. O mesmo ocorre com o capítulo 6, referente à morfologia dentária em 3 espécies raras de Sphyrnidae. A análise filogenética encontra-se no capítulo 7, seguida das conclusões no capítulo 8.

2. MATERIAL E MÉTODOS

O presente estudo é baseado nas 9 espécies viventes (*sensu* COMPAGNO, 2001) de Sphyrnidae, pertencentes ao gênero *Sphyrna* (i.e. *Sphyrna lewini*, *Sphyrna tiburo*, *Sphyrna zygaena*, *S. tudes*, *S. media*, *S. corona*, *S. couardi* e *S. mokarran*) e ao gênero monoespecífico *Eusphyra* (i.e.: *E. blochii*).

2.1 Visitas a coleções científicas públicas

O material examinado durante este estudo encontra-se depositado nas seguintes coleções científicas visitadas: Museu Nacional do Rio de Janeiro (Brasil), Universidade do Estado do Rio de Janeiro (Brasil), Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (Brasil), California Academy of Sciences (Estados Unidos), National Museum of Natural History - Smithsonian (Estados Unidos) e Muséum Nacional d'Histoire Naturelle (França).

Os espécimes observados pertencem às seguintes instituições científicas: Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP), Museu Nacional do Rio de Janeiro (MNRJ) e Universidade do Estado do Rio de Janeiro (UERJ).

2.2 Material examinado:

Aqui segue a lista com os dados de registro dos espécimes examinados. O número de exemplares para lotes com mais de 1 indivíduo está determinado entre parênteses. Espécimes –tipo estão destacados com um asterisco.

2.2.1 Sphyrna lewini (Figura 18)

NMNH: 108451; 108452; 179705; 206424; 111350; 179706; 159196; 232620; 29289; 52644; 52642; 118660; 133580; 106544; 116449; 198616; 295163; 29999; 263407; 197384; 197511; 222057; 49330; 72476; 205854; 127113; 228699; 203487; 170554; 170555; 170556; 120376; 170557; 232621; 203101; 197374; 232964; 202883; 25180; 111201; 111243; 111244; 111414; 158561; 207004; 56337; 79282; 79285; 197627; 342716; 151539; 206427; 196140. CAS: 14260; 58056; 58057; 82911; 30678; 98235; 30815; 30816; 68163; 29953; 224410; 39179; 224409; 30678

SU : 14398; 11830 ; 12765 ; 52717 ; 52718 ; 52719 ; 52874 ; 14046 ; 11696 ; 14496 ; 19193 ; 12765; 66714; 18390.

MZUSP: 9973; 9974; 9975; 9976; 9977; 9978; 9979; 9980; 37334; 37335; 37336; 37337; 37338; 37339; 37340; 79729; 79834.



Figura 18: Mapa com as procedências (em amarelo) dos espécimes de *Sphyrna lewini* examinados.

2.2.2 Sphyrna tiburo (Figura 19)

NMNH: 222047; 220661; 82710; 111125; 270969; 88677; 125760; 25171; 220660; 220662; 220686; 273355; 300455; 43359; 221727; 222035; 184870; 78180; 34734; 222050; 30687; 94754; 104318; 116450; 197894; 125763; 232622; 232683; 190595; 127109; 127101; 127115; 222051; 155964; 155648; 119827; 89933; 187722; 147793; 9270; 21627; 159198; 39882; 2710; 188028; 188029; 190591; 127131; 127104; 127114; 64348; 127106; 127116;

92594; 118995; 47334; 125760; 57242; 111142; 62773; 202884; 202880; 221710; 159201; 51894; 26582; 108455; 232638; 222046; 79315; 116888.

SU : 11584; 11881; 52713; 52714; 52872; 52715; 52873; 14047; 14329; 14333.

CAS : 56508; 213451; 23775; 19306.

MZUSP: 9968; 37342 (2); 37343 (1); 37344; 37345 (3); 37346 (2); 37347 (3).



Figura 19: Mapa com as procedências (em amarelo) dos espécimes de *Sphyrna tiburo* examinados.

2.2.3 Sphyrna zygaena (Figura 20)

NMNH: 94441; 29020; 51289; 51291; 325631; 190592; 94502; 24452; 220663; 220664; 221550; 232632; 232633; 232625; 232636; 232626; 232627; 232629; 232630; 6090; 116447; 120495; 33268; 39992; 190592; 76681; 232634; 232635; 23383; 76683; 220659; 10418; 33257; 71779; 197431; 197433; 110906; 31527; 47342; 103762; 103763; 232631; 232624; 28452; 232628; 93845; 119699; 127758; 205779; 77711; 8398. SU : 14150 ; 24125 ; 13003; 14088 ; 11883 MNHN : 0000-1039. 0000-1561, A-7796 CAS : 56507 ; 19189; 26377



Figura 20: Mapa com as procedências (em amarelo) dos espécimes de *Sphyrna zygaena* examinados.

2.2.4 Sphyrna tudes (Figura 21)

NMNH: 87682; 120751; 110299; 110300; 195957; 159227; 159228; 159229; 196152; 156721; 159197; 106543; 159199; 123217. SU: 52875 CAS: 65120 MNHN : 0000-1019, 0000-1049. MZUSP: 44660 (8);



Figura 21: Mapa com as procedências (em amarelo) dos espécimes de *Sphyrna tudes* examinados.

2.2.5 Sphyrna corona (Figura 22)

NMNH : 206819; 206987; 222055; 222044.

SU: 11882.

CAS: 59059



Figura 22: Mapa com as procedências (em amarelo) dos espécimes de *Sphyrna corona* examinados.

2.2.6 Sphyrna media (inclui Sphyrna nana) (Figura 23)

NMNH : 196140; 28160; 50376; 79284; 205377. SU: 11583; 52716 MZUSP: 37341 (2); 4304*



Figura 23: Mapa com as procedências (em amarelo) dos espécimes de *Sphyrna media* examinados.

2.2.7 Sphyrna mokarran (Figura 24)

NMNH : 110309; 108453; 40014; 202703; 37162; 40026; 29645; 8091; 12622; 108454; 186087.

SU : 67144 ; 14330 **CAS :** 55492 **MNHN** : A-9676.



Figura 24: Mapa com as procedências (em amarelo) dos espécimes de *Sphyrna mokarran* examinados.

2.2.8 Eusphyra blochii (Figura 25)

NMNH: 195846; 197512; 222045; 205342 SU: 13815 ; 14495; 41989 ; 30899 CAS : 39180 ; 58058 MNHN : 0000-1068, 0000-1069 (2), A-7777 (4), A-7793 (2), 1994-0509.



Figura 25: Mapa com as procedências (em amarelo) dos espécimes de *Sphyrna lewini* examinados.

As ocorrências de todas as espécies foram revisadas e mapeadas com base em material observado e complementados por bases de dados das coleções científicas que reúnem a maior diversidade numérica de indivíduos e espécies de Sphyrnidae. As coleções cujas bases de dados de procedências de espécies foram utilizadas são: British Museum of Natural History (Reino Unido), Florida Museum of Natural History (Estados Unidos), Museum of Comparative Zoology – Harvard University (Estados Unidos), Muséum Nacional d'Histoire Natureille (França), Naturhistoriska riksmuseet (Swedish Museum of Natural History) (Suécia), Museum für Naturkunde e Humboldt Universität, Berlim (Alemanha).

Este mapeamento foi comparado aos dados de ocorrência em literatura (COMPAGNO, 2001).

Os holótipos de todas as espécies foram levantados quanto à sua localização, uma vez que, em literatura, alguns foram considerados perdidos (GILBERT, 1967; COMPAGNO, 2001). Da mesma forma, síntipos e parátipos foram localizados em coleções científicas.

Outras espécies de Carcharhiniformes foram utilizadas neste estudo para terem certas características comparadas aos Sphyrnidae. Seus espécimes complementares são os que se seguem:

2.2.9 Hemigaleus microstoma

CAS : 851, 500.

2.2.10Rhizoprionodon acutus

NMNH: 151239

2.2.11 Carcharhinus dussumieri

NMNH: 72477

2.2.12 Carcharhinus acronotus

NMNH: 127120; 30679

2.2.13 Carcharhinus plumbeus

MNRJ: 526, 546

2.2.14 Negaprion brevirostris

MNRJ: 16586, 16587

2.3 Mamografias

A técnica de radiografia que utiliza filme de mamografia é muito mais eficiente do que utilizando filme convencional. Este tipo de técnica é feito com um aparelho de mamografia, que é mais sensível e permite a visualização de estruturas de pouca calcificação, principalmente em embriões. O mamógrafo permite a visualização de tecidos moles, sendo utilizado para detecção de nódulos de baixa calcificação nas mamas em humanos. Por ser consideravelmente mais sensível, permite gerar imagens mais apuradas de esqueleto de pouca ossificação, cuja composição é de cartilagem como em Chondrichthyes. Esta técnica foi apurada durante este estudo utilizando outros tubarões (i.e. *Prionace glauca, Rhizoprionodon lalandii* e *Galeocerdo cuvier*) e até mesmo raias (*Potamotrygon motoro* e *P. henlei*).

A mamografia constitui um tipo de radiografia de alto contraste feito em um filme de alta resolução. O raio-x passa através de tecidos com diferentes densidades até chegar ao filme de revelação, que possui uma camada composta por Fósforo sensível à radiação. O filme adquire uma imagem melhorada à proporção que o raio-x o atinge. A energia e o comprimento de onda destes raios permite que os mesmos passem através dos tecidos moles e sejam absorvidos em diferentes taxas pelo filme, de acordo com a densidade do tecido. Estas variações na absorção de raios-x permite uma exposição diferenciada do filme na revelação, levando à maior riqueza de detalhes em tecidos de pouca calcificação.

A mamografia permite que o espécime seja observado sem a necessidade de dissecções, preservando o exemplar e mantendo caracteres que são perdidos na dissecção ou preparação por coleópteros dermestídeos.

Os parâmetros utilizados neste tipo de radiografia variaram muito. Dessa forma, diversas imagens foram feitas para cada exemplar escolhido, de modo a obter aquela com uma imagem mais visível de cada parte necessária do exemplar. A calcificação esquelética para cada espécime não foi quantificada. Entretanto, os valores da potência do mamógrafo variaram entre 23Kv e 32Kv, dependendo do espécime e de sua densidade de calcificação do esqueleto.

Em alguns casos, a utilização de parâmetros diferentes de intensidade do raio-x levou a imagens onde certas regiões do espécime possuíam mais nitidez. Isto ocorre quando o espécime já possui níveis de calcificação bem distintos em certas partes do corpo, levando a uma revelação da imagem com camadas escuras ou claras demais. A fim de testar uma nova técnica, uma imagem final foi composta a partir de 3 outras obtidas com intensidades diferentes de raio-x, conseguindo, assim, uma revelação mais nítida. Embora tenha se apresentado eficiente nos testes envolvendo *Sphyrna zygaena* e *Potamotrygon motoro*, esta técnica é mais trabalhosa, exigindo manipulação de imagem através de softwares gráficos. Dessa forma, a mesma não foi utilizada para os demais exemplares estudados. Embora a utilização de filme de mamografia permita uma visualização melhor do cefalofólio, esta técnica não é tão precisa para a contagem de vértebras, pois a região terminal caudal, muitas vezes, oferece uma imagem ruidosa.

2.4 Radiografias digitais (Figura 26)

Esta técnica é ainda mais eficiente do que a de mamografia, pois gera resultados muito mais rápidos, onde uma imagem é gerada em cerca de 5 segundos, e permite alterações de contraste diretamente no computador.

Durante a visita ao National Museum of Natural History / Smithsonian Institution, foram feitas 150 radiografias digitais de Sphyrnidae, incluindo exemplares-tipo disponíveis. Para o presente estudo, foram selecionadas algumas para ilustrações. As demais encontram-se depositadas no acervo digital do NMNH.



Figura 26: Radiografia digital de 6 espécimes de *Sphyrna tiburo* (NMNH 155964, embriões de fêmeas com CT entre 6,0 e 8,0cm).

Devido ao grande numero de radiografias digitais tomadas durante o presente estudo, apenas aquelas de alguns espécimes representativos foram selecionadas para serem apresentadas junto às descrições. As radiografias dos demais exemplares encontram-se reunidas ao final (Anexo II) para eventual consulta.

2.5 Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV)

A técnica de Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV) tem sido utilizada para estudar a morfologia de dentículos dérmicos em diversos Elasmobrânquios (APPLEGATE, 1968; CAPETTA, 1987; DEYNAT & SÉRET, 1996; DEYNAT, 1998), permitindo visualizar microestruturas (Figura 27) invisíveis ao microscópio óptico.

Uma vez que esta é uma técnica que requer um alto custo financeiro para ser realizada, alguns exemplares foram escolhidos. Foi retirada uma amostra de tecido epitelial para cada espécie estudada de Sphyrnidae e, adicionalmente, alguns Carcharhinidae (i.e. *Rhizoprionodon acutus, Carcharhinus plumbeus, Carcharhinus dussumieri, Carcharhinus acronotus* e *Negaprion brevirostris*) e uma espécie de Hemigaleidae (i.e. *Hemigaleus micróstoma*). O protocolo de MEV seguiu JOHANSON *et al.* (2007).

As amostras superficiais da epiderme foram retiradas em 4 porções do corpo dos espécimes escolhidos: região dorsal da cabeça, quinta fenda branquial, primeira nadadeira dorsal e nadadeira caudal.

Devido ao posicionamento dos dentículos dérmicos, as imagens obtidas representam principalmente sua vista dorsal. A retirada dos mesmos apresentou-se arriscada, uma vez que poderia danificar sua estrutura.



Figura 27: Imagem dos dentículos dernicos da região dorsal pré-branquial de *S. tudes* (NMNH 159229, embrião fêmea, 28cm de CT) obtida por MEV. Aumento de 500x (escala = 50μm).

2.6 Análise filogenética

Foi utilizada a metodologia cladista para a análise filogenética, utilizando programas como PAUP* v4 (SWOFFORD 2000) com auxílio da interface gráfica PaupUp v.1.0.3.1 (CALENDINI & MARTIN, 2005). A metodologia cladista utilizada será descrita em detalhes no capítulo 7. No presente capítulo, esta metodologia encontra-se resumida em suas etapas principais.

- a- escolha do grupo interno, incluindo todas as espécies nominais viventes (*sensu* COMPAGNO, 2001) de Sphyrnidae;
- b- escolha dos grupos externos, que abrangeram alguns Carcharhinidae;
- c- definição dos caracteres e de seus estados a partir das estruturas anatômicas examinadas;
- d- construção da matriz de caracteres, utilizando os caracteres de GILBERT (1967) para testá-la pela metodologia cladista;
- e- construção de uma matriz de caracteres utilizando aqueles listados por GILBERT (1967) e alguns de COMPAGNO (1988), após serem revisados, e os novos a partir da revisão anatômica do presente estudo;
- f- análise de parcimônia;
- g- obtenção das árvores filogenéticas que representam as hipóteses para as relações entre os Sphyrnidae e;
- h- análise dos resultados.

2.7 Nomenclatura craniana

A nomenclatura craniana segue COMPAGNO (1988) para a região óptica, e complementada por GILBERT (1967) para outras regiões, por razões justificadas adiante. Foram estabelecidas sinonímias considerando LLOYD *et al.* (1922) e VON BONDE (1933). No caso de estruturas cranianas descritas pela primeira vez, novos nomes são atribuídos.

2.8 Nomenclatura das regiões de poros sensoriais do cefalofólio
A nomenclatura das regiões de poros sensoriais do cefalofólio segue MELLO (2009).

MELLO (2009) apresenta todas as regiões de poros sensoriais da região ventral do cefalofólio de forma diagnóstica. Este trabalho é o primeiro a descrever em detalhes a distribuição dos neuromastos da região ventral do cefalofólio em espécies de Sphyrnidae, e, por isso, optei pela continuidade desta nomenclatura para as demais espécies desta família.

Foram estabelecidas algumas sinonímias para certas regiões, seguindo TORTONESE (1949) e GILBERT (1967).

2.9 Critério de homologia

Para o estudo comparativo dos dentes, o conceito de homologia adotado é o morfológico, assumindo a definição de homologia como uma certa característica encontrada em mais de um taxon, adquirida por uma evolução contínua à partir de uma característica presente em um ancestral comum (*sensu* GANS, 1985). Foi realizado um teste de similaridade para inferir acerca da homologia dentária, seguindo PATTERSON (1982) e STEVENS (1984). Este teste é baseado em características que apresentam padrões de similaridade morfológica de caracteres, já utilizado para lamniformes (SHIMADA, 2002). A nomenclatura dentária segue basicamente CAPPETTA (1987), complementada por COMPAGNO (1988). A utilização da nomenclatura de CAPPETTA (1987) permite estabelecer comparações com os registros fósseis de para os Sphyrnidae e desta família com os Carcharhinidae.

3. RESULTADOS

3.1. REVISÃO ANATÔMICA CRANIANA DA FAMÍLIA SPHYRNIDAE

As controvérsias taxonômicas representam o primeiro ponto a ser considerado antes de resolver as múltiplas incongruências filogenéticas entre os Sphyrnidae. A morfologia externa, principalmente do cefalofólio, tem sido a principal fonte de características para diferenciar as espécies de Sphyrnidae em diversos trabalhos (VON BONDE, 1933; TORTONESE, 1949;

GILBERT, 1967; COMPAGNO, 1988 e 2005). As confusões taxonômicas tornaram-se comuns dentro da família, uma vez que os trabalhos existentes não consideram as possíveis variações intra-específicas de desenvolvimento do cefalofólio. Alem disso, é comum a observação de poucos exemplares para algumas espécies, até mesmo sem incluir os exemplares-tipo.

A descrição anatômica craniana de cada espécie de Sphyrnidae é apresentada seguida da respectiva diagnose emendada, considerando os caracteres cranianos diagnósticos.

A nomenclatura craniana segue GILBERT (1967) e COMPAGNO (1988).

Embora tenha optado basicamente pela nomenclatura de GILBERT (1967), por fazer parte da última revisão morfológica para os Sphyrnidae, a região óptica segue a nomenclatura de COMPAGNO (1988). Esta região é característica nos Sphyrnidae, para a qual este último autor sugere uma polarização no desenvolvimento de suas estruturas cartilaginosas. Sua nomenclatura considera o processo ontogenético, o que facilitou o estabelecimento de importantes homologias para a região ocular entre os Sphyrnidae e alguns Carcharhinidae filogeneticamente próximos.

Foram estabelecidas as sinonímias entre as estruturas craninas à partir da nomenclatura proposta por LLOYD *et al.* (1922), VON BONDE (1933), TORTONESE (1949), GILBERT (1967) e COMPAGNO (1988).

As estruturas cranianas estudadas são as seguintes, seguidas de seus respectivos autores e incluindo eventuais sinonímias:

Cartilagem acessória (GILBERT, 1967).

Cartilagem infra-orbital (GILBERT, 1967); lobo distal do processo pré-orbital (COMPAGNO, 1988).

Cartilagem pré-orbital (GILBERT, 1967).

Cartilagem rostral lateral (GILBERT, 1967); barra dorsal do rostro (LLOYD *et al.*, 1922; VON BONDE, 1933).

Cartilagem rostral mediana (GILBERT 1967); barra ventral do rostro (LLOYD, 1922; VON BONDE, 1933).

Conexão mediorbital posterior (GILBERT, 1967); processo auditivo (LLOYD, 1922; VON BONDE, 1933); processo pós-orbital (COMPAGNO, 1988)

Conexão mediorbital anterior (GILBERT, 1967); processo pós-olfativo (LLOYD, 1922; VON BONDE, 1933); processo pré-orbital (COMPAGNO, 1988).

Fenestra rostral (GILBERT, 1967).

Processo pré-orbital GILBERT (1967).

Processo pós-orbital (GILBERT, 1967); asa distal da fusão entre os processos pré-orbital e pós-orbital (COMPAGNO, 1988).

Algumas estruturas cranianas apresentam características que variam intraespecificamente entre alguns Sphyrnidae, principalmente em relação à presença e formado da fenestra rostral, presença de cartilagens acessórias, número de curvaturas do processo pósorbital (*sensu* COMPAGNO, 1988) e curvatura da fontanela pré-frontal.

A maioria das estruturas cranianas descritas no presente estudo são pares. Dessa forma, serão em geral tratadas no singular, exceto quando indicado especificamente que se trata de uma estrutura ímpar.

3.2 Eusphyra blochii

Carcharhiniformes Compagno, 1973 Sphyrnidae Gill, 1872 Eusphyra Gill , 1862 Eusphyra blochii Cuvier, 1817 Sphyrna blochii Cuvier, 1817 Zygaena blochii Valenciennes, 1922 Zygaena latycephala Van Hasselt 1823 Zygaena laticeps Cantor, 1837

Holótipo: ZMB 7835 Localidade-tipo: Desconhecida. Descrição craniana (Figura 28)

A margem anterior do rostro é reta, e as asas rostrais são triangulares e pontiagudas. As cartilagens rostrais são as menos alongadas longitudinalmente entre os Sphyrnidae, onde seu comprimento é igual ou menor do que a distância entre as mesmas. A fenestra rostral e as cartilagens acessórias podem estar presentes e a fontanela pré-frontal pode ser reta ou profunda. Não foram detectados dimorfismos sexuais ou ontogenéticos.

As cartilagens olfativas são as mais expandidas entre os Sphyrnidae, sendo a única espécie em que as aberturas nasais não acompanham a expansão lateral do cefalofólio, ficando em posição medial no cefalofólio e distantes dos olhos. Os sacos nasais são relativamente bem expandidos, ocupando toda a área da cartilagem olfativa e ultrapassando a altura de cada asa rostral e chegando à altura das cartilagens rostrais laterais.

A asa olfativa é proeminente como em S. media, S. tiburo e S. lewini, porém mais afilada.

O lobo distal do processo pré-orbital possui uma espessura menor que aquela do processo pré-orbital, e possui uma extremidade anterior prolongada e curva.

O processo pós-orbital não se articula com o crânio. No gênero *Sphyrna*, este processo encontra-se articulado ao processo pterótico. A região de intercessão entre os processos préorbital e pós-orbital, denominada de ponte posterior, possui uma fissura de extensão variável, separando em parte estes processos apenas nesta espécie entre os Sphyrnidae.



Figura 28: Esquema do cefalofólio de *Eusphyra blochii* (fêmea sub-adulta, USNM 195846. Escala = 1cm. Ad, Asa distal; An, Abertura nasal; Ao, Asa olfativa; Ca, Cartilagem acessória; Co, Cartilagem olfativa; CPr, Cartilagem Pré-orbital; CRl, Cartilagem Rostral lateral; CRm, Cartilagem Rostral medial; FPo, Fissura Pós-orbital; Fr, Forâmen rostral; LPr, Lobo distal do Processo Pré-orbital; Or, Órbita; PPo, Processo Pós-orbital; PPr, Processo Pré-orbital; Sn, Saco nasal.

3.3 Sphyrna lewini

Sphyrnidae Gill, 1872 Sphyrna Rafinesque, 1810 Sphyrna lewini Griffith & Smith, 1934 Zygaena malleus Valenciennes, 1822 Cestracion leeuwenii Day, 1865 Zygaena erythraea Hemprich & Ehrenberg, 1899 Cestracion oceânica Garman, 1913 Sphyrna diplana Springer, 1941 Sphyrna oceanica Garman, 1913

Observações: Descrição craniana semelhante à de S. couardi.

Neótipo: USNM 108451 (fêmea adulta holótipo de *S. diplana* Springer, 1941) Localidade-tipo: Flórida (Golfo do Mexico) Descrição craniana (Figura 29)

A margem anterior do rostro é levemente côncava, quase reta, onde cada extremidade lateral anterior possui uma protuberância (asa rostral) de formato quadrado. Uma fenestra rostral está sempre presente, cujo formato varia de arredondado a oval ao longo do desenvolvimento. Esta fenestra localiza-se acima da altura das três barras rostrais. Uma cartilagem acessória está sempre presente logo após cada extremidade anterior rostral. Possuem um tamanho pequeno e formato arredondado. A fontanela pré-frontal pode ser reta ou profunda, sem constituir um dimorfismo sexual ou ontogenético.

As cartilagens olfativas são caracteristicamente bem expandidas, com as aberturas nasais acompanhando a expansão lateral do cefalofólio. Os sacos nasais são relativamente os mais curtos comparados aos outros Sphyrnidae, ocupando menos da metade da cartilagem olfativa e não ultrapassando a altura da asa rostral.

A asa olfativa é uma projeção localizada na metade da cartilagem olfativa, constituindo uma ponta voltada para a região anterior do crânio, de formato triangular.

O lobo distal do processo pré-orbital é visivelmente mais frágil do que o processo préorbital, e possui uma extremidade anterior prolongada (mais do que em *S. tiburo*).



Figura 29: Esquema do cefalofólio de *Sphyrna lewini* (fêmea adulta, USNM 108451 . Escala = 1cm. Ad, Asa distal; An, Abertura nasal; Ao, Asa olfativa; Ca, Cartilagem acessória; Co, Cartilagem olfativa; CPr, Cartilagem Pré-orbital; CRl, Cartilagem Rostral lateral; CRm, Cartilagem Rostral medial; Fr, Forâmen rostral; LPr, Lobo distal do Processo Pré-orbital; Or, Órbita; PPo, Processo Pós-orbital; PPr, Processo Pré-orbital; Sn, Saco nasal.

Squalus tiburo Linnaeus, 1758 Sphyrna vespertina Springer, 1940 Sphyrna tiburo tiburo Linnaeus, 1758 Sphyrna tiburo vespertina Springer, 1940

Neótipo: SU 11584 (macho adulto holótipo de *Sphyrna vespertina* Springer, 1940). Localidade-tipo: Panamá. Descrição craniana (Figura 30)

A margem anterior do rostro é convexa, e as asas rostrais são triangulares e pontiagudas. As cartilagens rostrais são as mais alongadas longitudinalmente entre as espécies estudadas, onde seu comprimento é maior do que a distância entre as mesmas (como em *S. tudes*). A fenestra rostral e as cartilagens acessorias estão ausentes. A fontanela pré-frontal pode ser reta ou profunda, sem constituir um dimorfismo sexual ou ontogenético.

As cartilagens olfativas são as menos expandidas entre os Sphyrnidae, com as aberturas nasais acompanhando a expansão lateral do cefalofólio. Os sacos nasais são relativamente bem expandidos, ocupando toda a área da cartilagem olfativa e ultrapassando a altura de cada asa rostral e chegando à altura das cartilagens rostrais laterais. A asa olfativa é proeminente como em *S. media* e *S. lewini*. O lobo distal do processo pré-orbital possui uma espessura similar à do processo pré-orbital, e possui uma extremidade anterior curta, sendo menor do que nos demais Sphyrnidae, como em *S. tudes*.



Figura 30: Esquema do cefalofólio de *Sphyrna tiburo* (macho adulto, SU 11584). Escala = 1cm. Ad, Asa distal; An, Abertura nasal; Ao, Asa olfativa; Ca, Cartilagem acessória; Co, Cartilagem olfativa; CPr, Cartilagem Pré-orbital; CRl, Cartilagem Rostral lateral; CRm, Cartilagem Rostral medial; Fr, Forâmen rostral; LPr, Lobo distal do Processo Pré-orbital; Or, Órbita; PPo, Processo Pós-orbital; PPr, Processo Pré-orbital; Sn, Saco nasal.

3.5 Sphyrna tudes Valenciennes, 1822

Zygaena tudes Valenciennes, 1822 *Sphyrna bigelowi* Springer, 1944

Neótipo: USNM 87682 (macho juvenil holótipo de S. bigelowi).

Localidade-tipo: Uruguai.

Observações: O exemplar MNHN A-1019, embrião macho de 24,5cm da Guiana Francesa, foi designado por GILBERT (1967) como paralectótipo desta espécie, e o exemplar MNHN A-1049, juvenil fêmea de 34,6cm de Nice (França), como seu sintipo. Entretanto, não foram encontrados registros de espécime-tipo, além da localidade-tipo ser duvidosa. Dessa forma, o holótipo de *S. bigelowi* (sinônimo júnior de *S. tudes*) USNM 87682 passa a ser denominado como neótipo para *S. tudes*.

Descrição craniana (Figura 31)

A margem anterior do rostro é reta, e as asas rostrais são triangulares e ligeiramente pontiagudas. As cartilagens rostrais laterais são as mais alongadas longitudinalmente entre os Sphyrnidae, onde seu comprimento é maior do que a distância entre as mesmas. A fenestra rostral está ausente em todos os exemplares examinados, exceto em um espécime cuja proveniência de Nice (França) é duvidosa, classificado por GILBERT (1967) como lectótipo. A identificação de exemplar-tipo não foi encontrada. Esta fenestra está ausente também em todos os exemplares de *S. corona*. As cartilagens acessórias foram observadas em todos os exemplares, até mesmo em *S. corona*. Em geral, as cartilagens acessórias são maiores longitudinalmente e mais afiladas do que as observadas em *S. lewini*. Entretanto, foram observadas cartilagens acessórias arredondadas e de tamanho reduzido nos exemplares de *S. corona* da Colômbia. Não foram identificadas relações entre o tamanho destas estruturas e o estágio de desenvolvimento ou dimorfismo sexual.

A fontanela pré-frontal pode ser reta ou profunda, sem constituir um dimorfismo sexual ou ontogenético.

As cartilagens olfativas possuem uma expansão lateral intermediária entre *S. lewini* e *S. tiburo*, com as aberturas nasais acompanhando a expansão lateral do cefalofólio. Os sacos nasais são relativamente bem expandidos, ocupando toda a área da cartilagem olfativa e ultrapassando a altura de cada asa rostral e chegando à altura das cartilagens rostrais laterais como na maioria dos Sphyrnidae.

A asa olfativa proeminente como em S. media, S. tiburo e S. lewini.

O lobo distal do processo pré-orbital possui uma espessura menor do que o dobro daquela do processo pré-orbital, e possui uma extremidade anterior curta, sendo menor do que nos demais Sphyrnidae, como em *S. tiburo*.



Figura 31: Esquema do cefalofólio de *Sphyrna tudes* (fêmea juvenil, MNHN 0000-1049. Escala = 1cm. Ad, Asa distal; An, Abertura nasal; Ao, Asa olfativa; Ca, Cartilagem acessória; Co, Cartilagem olfativa; CPr, Cartilagem Pré-orbital; CRl, Cartilagem Rostral lateral; CRm, Cartilagem Rostral medial; Fr, Forâmen rostral; LPr, Lobo distal do Processo Pré-orbital; Or, Órbita; PPo, Processo Pós-orbital; PPr, Processo Pré-orbital; Sn, Saco nasal.

3.6 Sphyrna zygaena Linnaeus, 1758

Squalus zygaena Linnaeus, 1758 Squalus malleus Shaw & Nooder, 1796 Zygaena vulgaris Cloquet, 1830 Zygaena subarcuata Storer, 1848 Cestracion zygaena Duméril, 1840

Neótipo: MCZ 89507-08 (síntipo de Zygaena subarcuata Storer, 1848)

Localidade-tipo: desconhecida.

Observações: São desconhecidos registros de exemplares-tipo para esta espécie, embora LINNAEUS (1776) tenha designado a localidade-tipo pouco informativa "Europa". Descrição craniana (Figura 32)

A margem anterior do rostro é reta, onde a asa rostral é vestigial. Uma fenestra rostral está sempre presente, cujo formato varia de arredondado a triangular ao longo do desenvolvimento. O forâmen rostral está ausente na maioria dos exemplares, exceto em apenas um juvenil do Japão.

A fontanela pré-frontal pode ser reta ou profunda, sem constituir um dimorfismo sexual ou ontogenético.

As cartilagens olfativas são caracteristicamente bem expandidas, com as aberturas nasais acompanhando a expansão lateral do cefalofólio. Os sacos nasais possuem uma expansão intermediária, ocupando mais da metade da área da cartilagem olfativa. São, portanto, relativamente maiores do que em *S. lewini*, porém ainda ocupam uma área menor da cartilagem olfativa do que nos demais Sphyrnidae.

A asa olfativa está ausente apenas nesta espécie.

O lobo distal do processo pré-orbital possui uma espessura mais de duas vezes menor do que aquela do processo pré-orbital, e possui uma extremidade anterior prolongada semelhante a *S. lewini*.



Figura 32: Esquema do cefalofólio de *Sphyrna zygaena* (sexo indeterminado, AC.UERJ 853). Escala = 1cm. Ad, Asa distal; An, Abertura nasal; Ao, Asa olfativa; Ca, Cartilagem acessória; Co, Cartilagem olfativa; CPr, Cartilagem Pré-orbital; CRl, Cartilagem Rostral lateral; CRm, Cartilagem Rostral medial; Fr, Forâmen rostral; LPr, Lobo distal do Processo Pré-orbital; Or, Órbita; PPo, Processo Pós-orbital; PPr, Processo Pré-orbital; Sn, Saco nasal.

Sphyrna nana Sadowsky, 1965 Holótipo: SU 11583 Localidade-tipo: Sinaloa (Mexico). Descrição craniana (Figura 33)

A margem anterior do rostro é convexa, e as asas rostrais são triangulares e pontiagudas como em *S. tiburo*. As cartilagens rostrais são as mais alongadas longitudinalmente entre as espécies estudadas, onde seu comprimento é maior do que a distância entre as mesmas (como em *S. tudes* e *S. tiburo*). A fenestra rostral e as cartilagens acessorias estão ausentes. A fontanela pré-frontal pode ser reta ou profunda, sem constituir um dimorfismo sexual ou ontogenético.

As cartilagens olfativas são as menos expandidas entre os Sphyrnidae (como em *S. tiburo*), com as aberturas nasais acompanhando a expansão lateral do cefalofólio. Os sacos nasais são relativamente bem expandidos, ocupando toda a área da cartilagem olfativa e ultrapassando a altura de cada asa rostral e chegando à altura das cartilagens rostrais laterais.

A asa olfativa é proeminente como em S. lewini, S. tiburo e S. tudes.

O lobo distal do processo pré-orbital possui uma espessura similar à do processo préorbital (como em *S. tiburo*), e possui uma extremidade anterior prolongada, como em *S. lewini*.



Figura 33: Radiografia digital do cefalofólio de *Sphyrna media* (USNM 79284). Escala = 1,0cm. Ad, Asa distal; An, Abertura nasal; Ao, Asa olfativa; Ca, Cartilagem acessória; Co, Cartilagem olfativa; CPr, Cartilagem Pré-orbital; CRl, Cartilagem Rostral lateral; CRm, Cartilagem Rostral medial; Fr, Forâmen rostral; LPr, Lobo distal do Processo Pré-orbital; Or, Órbita; PPo, Processo Pós-orbital; PPr, Processo Pré-orbital; Sn, Saco nasal.

3.8 Sphyrna mokarran Rüppel, 1837

Holótipo: BMNH 1890.9.23.231-232. Localidade-tipo: Massaua (Mar Vermelho).

Descrição craniana (Figura 34)

A margem anterior do rostro é reta, e as asas rostrais são triangulares. A fenestra rostral e as cartilagens acessórias estão ausentes. A fontanela pré-frontal pode ser reta ou profunda, porém não foram identificados dimorfismos sexual ou ontogenético.

As cartilagens olfativas são caracteristicamente bem expandidas como em *S. lewini* e *S. zygaena*, com as aberturas nasais acompanhando a expansão lateral do cefalofólio. Os sacos nasais são relativamente bem expandidos, ocupando mais da metade da área da cartilagem olfativa, ultrapassando a altura de cada asa rostral mas sem chegar à altura das cartilagens rostrais laterais. A extensão dos sacos nasais é maior do que a observada em *S. lewini*, porém menor do que nos demais Sphyrnidae.

A asa olfativa está ausente como em *S. zygaena*. O lobo distal do processo pré-orbital possui uma espessura menor do que o dobro daquela do processo pré-orbital, e possui uma extremidade anterior prolongada como em *S. lewini*.



Figura 34: Esquema do cefalofólio de *Sphyrna mokarran* (macho juvenil, USNM 202703). Escala = 1cm. Ad, Asa distal; An, Abertura nasal; Ao, Asa olfativa; Ca, Cartilagem acessória; Co, Cartilagem olfativa; CPr, Cartilagem Pré-orbital; CRl, Cartilagem Rostral lateral; CRm, Cartilagem Rostral medial; Fr, Forâmen rostral; LPr, Lobo distal do Processo Pré-orbital; Or, Órbita; PPo, Processo Pós-orbital; PPr, Processo Pré-orbital; Sn, Saco nasal.

COMPAGNO (1981) afirma que os espécimes-tipo estão perdidos para os seguintes Sphyrnidae: *Sphyrna lewini* (localidade-tipo New Holland, Austrália), *S. couardi* (localidadetipo Senegal), *S. tiburo* (localidade-tipo "América"), *S. zygaena* (localidade-tipo "Europa, América") e *Eusphyra blochii*. Entretanto, o holótipo desta última espécie foi encontrado. O holótipo de *S. tudes* foi considerado perdido por COMPAGNO (1981), porém GILBERT (1967) teria designado seu lectótipo (localidade-tipo Nice, França). *S. mokarran* (localidade-tipo Massaua, Mar Vermelho) possui somente um lectótipo (SMB 3590), não examinado.

Apenas *Sphyrna corona* (localidade-tipo Panamá, Pacífico), *S. media* (localidade-tipo Mazatlan, Sinaloa, México) e *Eusphyra blochii* (localidade-tipo Índia) possuem holótipos conhecidos, sendo estes respectivamente SU 11881 e ZMB 7835.

As localidade-tipo de *S. tiburo* é evidentemente pouco informativa, e a de *S. tudes* possivelmente constitui um engano, uma vez que apenas um exemplar entre todos os conhecidos seria do Mediterrâneo. O erro encontra-se na própria denominação da localidade-tipo, já que este exemplar foi identificado no presente estudo como de fato *S. tudes*, porém nenhuma identificação de espécime-tipo foi encontrada no lote.

Para as espécies cujos exemplares-tipo apresentaram-se desconhecidos, foram designados os respectivos neótipos:

Foram levantados os exemplares-tipo para todos os Sphyrnidae viventes, de acordo com bases de dados de coleções científica.

Verificaram-se algumas correções a serem feitas em relação às respectivas localidades-tipo e disponibilidade de exemplares-tipo das espécies de Sphyrnidae. Tais correções são descritas abaixo e resumidas na tabela 1.

3.9 Revisão taxonômica dos Sphyrnidae

Entre todas as espécies consideradas válidas de Sphyrnidae, *S. tudes* e *S. corona* apresentaram total similaridade entre todos os exemplares observados, incluindo seus exemplares-tipo. O mesmo foi observado entre *S. lewini* e o único exemplar conhecido de *S. couardi*. As semelhanças referem-se tanto acerca da anatomia externa (forma do cefalofólio, sistema sensorial cefálico, dentículos dérmicos e dentes) como da anatomia craniana. Dessa forma, considerei *Sphyrna corona* (Springer, 1940) e *S. couardi* como sinônimo júnior, respectivamente, de *Sphyrna tudes* (Valenciennes, 1822) e *S. lewini*, por não terem apresentado características que diferenciem os espécimes examinados. Não há caracteres

morfológicos que justifiquem o agrupamento das mesmas em diferentes espécies de Sphyrnidae.

As descrições anatômicas de *S. corona* referem-se, portanto, às mesmas de *S. tudes* neste estudo, assim como entre *S. couardi* e *S. lewini*.

GILBERT (1967) cita ainda a importância do posicionamento da quarta e quinta fendas branquiais em relação à inserção das nadadeiras peitorais, bem como seus comprimentos, para diferenciar os Sphyrnidae. A anatomia do clásper é reconhecidamente utilizada para taxonomia de Elasmobrânquios, sendo os de espécimes adultos mais adequados à preparação para estudos devido à sua formação cartilaginosa ser mais firme. Entretanto, obter indivíduos machos adultos de Sphyrnidae é difícil, fazendo com que os dados morfológicos dos clásperes sejam escassos para a família.

3.10 Discussão sobre a autoria de Eusphyra blochii

TORTONESE (1949) apresenta um embrião de *S. zygaena* em estágio inicial de seu desenvolvimento, ainda possuindo filamentos branquiais dispostos externamente ao corpo (Figura 0000). Sob o ponto de vista ontogenético, este exemplar demonstra que, ao menos em *S. zygaena*, a cabeça em forma de torpedo (semelhante aos demais Carcharhiniformes) seria primitivo em relação à cabeça expandida. Este exemplar encontra-se perdido de coleções.

GILBERT (1967) afirma que todas as espécies de Sphyrnidae podem ser identificadas a partir apenas da forma da cabeça, considerando aspectos como presença ou ausência de indentação mediana, presença ou ausência de um sulco nasal externo e interno e comprimento total da cabeça. Entretanto, este autor não considera as modificações ontogenéticas pelas quais o cefalofólio passa, embora afirme que estas características podem ser utilizadas até mesmo em espécimes pequenos. Afirma, ainda, que algumas características do neurocrânio diferem interespecíficamente entre os Sphyrnidae, sendo elas: forma das porções anterior e posterior dos processos préorbitais, grau de desenvolvimento das asas rostrais e da cartilagem olfativa, forma da cartilagem rostral, presença ou ausência de cartilagens acessórias rostrais, presença ou ausência de fenestra rostral e formato da fontanela anterior.

O gênero *Eusphyra* foi descrito pela primeira vez por Cuvier (1817), baseado em uma figura de BLOCH (1785), que não apresentava a espécie-tipo ou a localidade-tipo (GILBERT, 1967; COMPAGNO, 2001).



Figura 35: Esquema de *Squalus zygaena* (sinônimo de *S. zygaena*) tomado de Bloch (1785), identificado erroneamente como *E. blochii* em GILBERT (1967) e COMPAGNO (1988).

Entre os Sphyrnidae, *Eusphyra* é um gênero válido e monoespecífico (GILBERT, 1967; COMPAGNO, 2001). GILL (1862) considerou que a proximidade maior das narinas à ponta do rostro do que aos olhos, e a enorme expansão lateral da cabeça, são características suficientes para colocar *Eusphyra* como um gênero distinto entre os Sphyrnidae. Já GILBERT (1967) e COMPAGNO (2001) validam o gênero *Eusphyra* pela expansão extrema do cefalofólio, presença de um sulco nasal externo, menor número relativo de vértebras, alargamento da vértebra localizada sobre a porção posterior do celoma.



Figura 36: *Esquema de S. zygaena* tomado de CUVIER (1817), identificado erroneamente como o mesmo exemplar de *E. blochii* de BLOCH (1785).



Figura 37: Esquema de *E. blochii* em vistas A) dorsal e B) ventral, tomado de VALENCIENNES (1822).

3.11 Discussão sobre a descrição craniana dos Sphyrnidae

Desde a descrição da espécie-tipo da família (i.e. *Sphyrna zygaena*) no século XVIII, o estudo anatômico do cefalofólio dos Sphyrnidae tem sido negligenciado.

As espécies desta família têm sido decritas com base em caracteres externos gerais que variam principalmente por razões como a) estágio de desenvolvimento, b) tipo e preservação e c) manipulação danosa do espécime. Trabalhos envolvendo dissecções do cefalofólio são escassos e antigos (i.e. VON BONDE, 1933; TORTONESE, 1950), contando com técnicas de preservação como o uso de formol, que podem deteriorar e até modificar a anatomia do espécime.

A primeira e única revisão anatômica para os Sphyrnidae que considerou a morfologia craniana (GILBERT, 1967) examinou poucos exemplares para cada espécie. Embora tenha sido a primeira tentativa de sugerir uma hipótese de relações filogenéticas para a família Sphyrnidae, esta não seguiu padrões sistemáticos, comprometendo a proposta.

A similaridade da região pós-branquial entre espécies de Sphyrnidae e Carcharhinidae é evidente, o que leva à valorização da cabeça, especialmente do crânio, como uma fonte de caracteres a ser utilizada em análises filogenéticas. A forma de nadadeiras e suas proporções fornecem estados subjetivos, que podem ocultar informações e deturpar a análise sistemática. Seria mais prudente utilizar o esqueleto das nadadeiras para levantar dados acerca destas estruturas. O presente estudo não encontrou caracteres consistentes de esqueleto de nadadeiras para serem utilizados, uma vez que a técnica disponível de radiografia não fornece todas as vistas das cartilagens das nadadeiras. Apenas em vista lateral, as mesmas parecem similares inter-especificamente. Entretanto, como observado, uma mesma forma geral de nadadeira entre duas espécies pode possuir mais de um tipo de esqueleto, o que permite descartar o uso de formas e proporções das mesmas em estudos sistemáticos.

Entre os tipos de caracteres morfológicos mais utilizados para estabelecer hipóteses de relações filogenéticas estão os referentes a proporções e formas gerais de nadadeiras e cabeça. Mais recentemente, COMPAGNO (1988) sugeriu outros caracteres referentes ao crânio, porém a forma como são tratados seus estados ainda é desprovida de critérios sistemáticos, tornando a análise duvidosa. Embora o mesmo autor afirme que a lista de caracteres utilizados na hipótese de GILBERT (1967) possua muitas homoplasias entre os Sphyrnidae e os Carcharhinidae, o mesmo propõe diversos outros caracteres homoplásicos referentes a formas e proporções anatômicas, os quais podem, em alguns casos, se alterar com o desenvolvimento. O principal critério de COMPAGNO (1988) é o de agrupamento por similaridades, sem testar sistematicamente os estados de caracteres para sustentar os clados propostos.

Entre as sinapomorfias propostas por COMPAGNO (1988) para sustentar o monofiletismo entre *Scoliodon* e Sphyrnidae estão: cabeça achatada em forma de espátula e ligeira expansão lateral da cabeça em *Scoliodon*, modificado em cefalofólio em Sphyrnidae; perda de cúspides acessórias nos dentes e substituição por lâminas; sulcos pré-nasais desenvolvidos; cápsulas nasais lateralmente expandidas; bases do processo pós-orbital rebaixadas no crânio. Dessa forma, este clado é definido por caracteres que não foram testados, e são encontrados em diversos outros tubarões.

O mesmo trabalho é o único a esquematizar alguns crânios (vistas dorsal e ventral) de Sphyrnidae, considerando *Sphyrna tiburo* (LJVC 0302, fêmea adulta), *S. media* (região mediana, LJVC 0302, adulto de sexo indeterminado), *S. zygaena* (região mediana, LJVC 0213, macho juvenil) e *Eusphyra blochii* (LJVC 0303, juvenil de sexo indefinido, e GVF 60-210, macho adulto. A ausência das demais espécies viventes (*sensu* COMPAGNO, 2001) (i.e. *S. corona, S. couardi, S. tudes* e *S. mokarran*) compromete a análise filogenética da família a partir de uma matriz mais robusta. Para tanto, o primeiro passo é uma revisão anatômica dos Sphyrnidae que também considere o cefalofólio em um grande número de espécimes e estágios de desenvolvimento.

O estudo do cefalofólio nos Sphyrnidae permitiu levantar 16 caracteres que colaboram na distinção inter-específica. É importante notar que a expansão do cefalofólio implica em diversas alterações ocorridas de acordo com a história evolutiva de cada espécie. A região óptica teve alterações consideráveis que caracterizam a família Sphyrnidae. Embora sua anatomia básica se repita, os processos cartilaginosos que o formam adquiriram proporções e formatos característicos entre as espécies de Sphyrnidae.

A expansão lateral das cápsulas nasais merece destaque por apresentar características distintas. Embora o cefalofólio mais expandido sugira externamente o aumento do espaço preenchido pelos sacos nasais, foi observado que esta não foi uma regra. Os sacos nasais só preenchem toda a cavidade das cartilagens olfativas em espécies de menor porte e cefalofólio menos expandido (i.e. *S. tudes, S. tiburo* e *S. media*) ou com o cefalofólio mais expandido (i.e. *E. blochii*). Além disso, *Eusphyra blochii* é a única espécie cujas aberturas nasais não acompanharam a expansão lateral do cefalofólio, permanecendo distantes dos olhos.

Caracteres referentes a estruturas mais frágeis, como as asas olfativas, cartilagens acessórias e processos pré e pós-orbitais, podem ser comprometidos com preparações através de dissecções ou besouros dermestídeos. As asas olfativas, quando danificadas, dão a impressão de estarem ausentes, perdendo-se um caráter que apresentou-se importante taxonomicamente; As cartilagens acessórias só podem ser visualizadas por radiografias. Sua função e origem são desconhecidas, porém é provável que seja homóloga à asa rostral por sua proximidade; Já entre os processos orbitais citados, o mais incomum é pós-orbital em *E. blochii*, pois é o único caso em que o mesmo não possui ligação com o crânio.

4. REVISÃO ANATÔMICA SENSORIAL CEFÁLICA DA FAMÍLIA SPHYRNIDAE

4.1 Sphyrna mokarran

Esta espécie possui as regiões de poros sensoriais na RVC similares às de *S. lewini*. A única diferença encontrada foi no formato da sub-região rostral medial, que é quadrada como em *S. zygaena*, em vez de arredondada como em *S. lewini*.

A região rostral nesta espécie é bem distinta em relação aos demais Sphyrnidae.

Há uma sub-região rostral ímpar, uma sub-região medial e outra distal, como na maioria das espécies da família. A sub-região medial distingue-se da ímpar por possuir poros muito menores dispostos em franja, destacando a mesma, ao contrario de *S. tiburo*.

As região nasal é bastante similar à observada em S. tudes.

A região bucal interna anterior é similar à observada em *S. tudes*, e a a sub-região posterior é semelhante à dos demais Sphyrnidae.

A região infra-orbital é dividida em 3 sub-regiões individualizadas como na maioria dos Sphyrnidae (exceto *S. tudes*). Suas sub-regiões possuem formato similar à de *S. lewini*, exceto pela sub-região proximal, que possui formato similar à de *S. tiburo*.

A região bucal externa possui uma delimitação semelhante à observada em *S. lewini*, porém com um número visivelmente menor de poros.



Figura 38: Região ventral do cefalofólio de *Sphyrna media* (sexo indeterminado, MZUSP 37341), com os poros demarcados sobre a foto do cefalofólio.



Figura 39: Esquema da distribuição de poros sensoriais na região ventral do cefalofólio de *Sphyrna media*.

4.3 Eusphyra blochii (Figs. 37 e 38)

A região rostral possui uma sub-região ímpar anterior com um sulco medial, semelhantemente a *S. tudes* porém ainda mais profundo. A área sulcada desta sub-região possui um formato mais quadrangular, diferindo-se de *S. tudes*, cuja sub-região é mais triangular. Já a área que margeia o rostro possui extremidades bem definidas como as encontradas em *S. lewini*. Além desta sub-região ímpar, a região rostral possui uma porção par, de formato arredondado e tamanho similar ao da sub-região ímpar.

A região nasal é característica, com extremidade proximal possuindo forma de gancho e a distal levemente larga.

A região infra-orbital é formada por 3 sub-regiões: anterior, distal e proximal. A subregião anterior é afilada anteriormente, destacada como em *S. zygaena* e *S. media*, acompanhando a região dos sacos nasais inteiramente, com um formato afilado e de grande extensão. Além desta, há outras duas sub-regiões posteriores e alinhadas horizontalmente. A porção distal possui um formato semelhante em *S. lewini*, só que mais afilada e alongada em *E. blochii*. Já a porção proximal também se assemelha à de *S. lewini*, porém mais afilada.

A região bucal interna anterior é composta apenas por sua sub-região posterior. A porção anterior é ausente apenas neste gênero. Há uma descontinuidade entre as regiões nasais, demonstrando que a sub-região bucal interna anterior é ausente, e não coalescente à nasal.

A região supra-orbital encontra-se coalescente à bucal externa, como em *S. lewini*, *S. tiburo*, *S. tudes* e *S. media*. A porção referente à região bucal externa é afilada e acompanha toda a margem posterior da cabeça.



Figura 40: Região ventral do cefalofólio de *Eusphyra blochii* (fêmea sub-adulta, NMNH 0000-1068).



Figura 41: Esquema da distribuição de poros sensoriais na região ventral do cefalofólio de *Eusphyra blochii*.

4.4 Discussão sobre sistema sensorial

A família Sphyrnidae compreende os tubarões cuja área da cabeça é adaptada para o desenvolvimento e expansão dos poros sensoriais. A rede de poros da RVC forma regiões e sub-regiões característica para cada espécie desta família, conferindo uma importante fonte de caracteres taxonômicos para identificá-los especificamente.

Algumas destas sub-regiões poderiam ser interpretadas como coalescidas devido à sua grande proximidade, tornando sua classificação um tanto subjetiva em alguns casos. Mesmo utilizando critérios como o diâmetro dos poros para diferenciar sub-regiões, algumas divergências podem ocorrer. A sub-região rostral anterior par, quando presente, pode ser interpretada como uma extensão da sub-região anterior ímpar. Por outro lado, a sub-região rostral ímpar em *S. tiburo* poderia ser interpretada como possuindo 2 sub-regiões distinguidas por poros de diâmetros diferentes. Outra característica bastante variável é a delimitação das sub-regiões de poros da RVC. Os caracteres de importância filogenética e taxonômica apresentados devem considerar a) o formato geral das regiões de poros e de suas sub-regiões mais marcantes, b) a interação espacial entre regiões e sub-regiões de poros e c) o número de sub-regiões para cada região de poros.

A utilização de caracteres sensoriais da RVC de *S. mokarran*, *S. media* e *E. blochii* (Figura 39) deste estudo complementam as existentes em literatura (Figura 40, ver MELLO, 2009) e permitem a identificação específica entre todos os Sphyrnidae viventes. É necessário ressaltar que a utilização destes caracteres está ligada diretamente à observação do formato do

cefalofólio, permitindo que até mesmo *S. mokarran* e *S. lewini*, cujo sistema de poros na RVC é similar, sejam distinguidos.

A observação de similaridade intra-específica entre embriões, juvenis e adultos, sempre que disponíveis, permite afirmar que estes caracteres permanecem em todos os estágios de desenvolvimento examinados.

Regiões	s Sphyrna mokarran	Sphyrna media	Eusphyra blochii		
RR	0770				
RN	\sim $>$		S S		
RBI	$\mathbf{)}$)			
RI			p° °		
RBI					
RM					

Figura 42: Quadro comparativo com os esquemas das regiões de poros sensoriais na região ventral do cefalofólio em *Sphyrna mokarran*, *S. media* e *Eusphyra blochii*.

Pore regions	Sphyrna	a lewini	Sphyrna	tiburo	Sphyrna	a tudes	Sphyrna	zygaena
RR	Or					0		20
NR	\checkmark	~			\sim		\leq	D
IB	2	X Y		\prec	\succ		\sim	
10	Po	4	R	A	00	00	a start and a start a	Å
OB	6	Ś	6	S	2	S	2	Ś
MR								

Figura 43: Quadro comparativo com os esquemas das regiões de poros sensoriais na região ventral do cefalofólio em *Sphyrna lewini*, *S. tiburo*, *S. tudes* e *S. zygaena*, tomado de MELLO (2009).

5. DENTÍCULOS DÉRMICOS

Este capítulo trata, inicialmente, da descrição geral dos dentículos dérmicos na família Sphyrnidae, seguida das descrições específicas e comparações com espécies de Carcharhinidae e Hemigaleidae.

5.1 Dentículos dérmicos na família Sphyrnidae

De forma geral, os dentículos dérmicos das espécies de Sphyrnidae possuem uma ornamentação característica em sua superfície dorsal. O soerguimento da superfície dorsal dos dentículos dérmicos forma microestruturas com aproximadamente 10µm a 20µm, cujas margens anterior e posterior são reforçadas. Uma uma leve depressão no meio de cada microestrutura sugere o aspecto de "calha" às microestruturas. A curvatura convexa do dentículo dérmico, junto com sua ornamentação, conferem um caráter hidrodinâmico aos mesmos.

Entre as espécies de Sphyrnidae, o formato e a ornamentação dos dentículos dérmicos podem mudar inter-especificamente nos aspectos de a) forma dos dentículos dérmicos, b) sua disposição entre os demais e c) sua ornamentação.

5.2 Forma dos dentículos dérmicos

A superfície dorsal é abaulada, com microestruturas visíveis apenas em MEV, sendo algumas com o formato ligeiramente hexagonal. Em geral, sua margem anterior é composta por 3 pontas, onde a ponta central pode ser caracteristicamente mais prolongada ou curta. Do centro de cada ponta parte uma quilha que se prolonga por todo o dentículo dérmico até seu ponto de inserção na epiderme. Duas quilhas laterais estão presentes, partindo de cada ponta lateral do dentículo e se extendendo até a margem de inserção do mesmo.

5.3 Disposição entre os dentículos dérmicos

Há dois tipos de disposição entre os dentículos dérmicos dos Sphyrnidae: sobrepostos ou imbricados.

Um dentículo está sobreposto (Figura 41A)a outros quando está recobrindo grande parte de outro adjacente a este. Entre os Spyrnidae, a sobreposição ocorre com cerca de metade do dentículo imediatamente posterior sendo recoberto. Tanto a região central como as bordas laterais de um dentículo podem ser sobrepostas por outros, de forma que um dentículo posterior está sempre recoberto por até cerca da metade pelo dentículo adjacente anterior.

A justaposição dos dentículos dérmicos (Figura 41B) ocorre quando apenas parte destes está sendo recoberta pelos demais adjacentes, onde sua superfície dorsal fica quase totalmente em contato com o meio externo. Nestes casos, a base de inserção do dentículo é claramente maior, possuindo um diâmentro relativamente semelhante ao do próprio dentículo. Isto faz com que os mesmos fiquem organizados de maneira mais separada.



Figura 44: MEVs com A) dentículos dérmicos sobrepostos e B) justapostos. A seta em B) mostra a base de insersão do dentículo.

5.4 Ornamentação dos dentículos dérmicos

As microestruturas que ornamentam os dentículos dérmicos organizam-se de maneira mais ou menos transversal ao longo dos mesmos. Esta ornamentação em geral ocorre sobre toda a superfície dos dentículos, podendo ser interrompida apenas na porção próxima à margem posterior (Figura 43).



Figura 45: MEV da ornamentação detalhada das microestruturas de um dentículo dérmico em um Sphyrnidae. Escala = 10µm.

Espécies que atingem um menor tamanho corporal, distribuição mais restrita e de hábitos mais costeiros tendem a possuir dentículos dérmicos com microestruturas relativamente maiores (i.e. *S. tiburo*, *S. tudes* e *S. media*).

5.5 Descrição dos dentículos dérmicos entre as espécies de Sphyrnidae

As descrições a seguir repetiram-se para os dentículos dérmicos cefálicos, da região branquial e na primeira nadadeira dorsal.

5.5.1 Sphyrna lewini

Dentículos com a ponta central curta e de comprimento semelhante ao das pontas laterais (que são maiores do que em *S. tudes*). A ornamentação é semelhante à observada em *S. tudes*. Os dentículos estão sobrepostos entre si, As 3 quilhas são proeminentes e contínuas em sua extensão.

5.5.2 Sphyrna tiburo

Dentículos com a ponta central curta, porém ligeiramente maior do que as cúspides laterais. A ornamentação é contínua ao longo de sua superfície. Os dentículos estão sobrepostos entre si, e as 3 quilhas são proeminentes e contínuas em sua extensão.

5.5.3 Sphyrna tudes

A região cefálica dos exemplares examinados apresentou forma, disposição e ornamentação similares nos dentículos dérmicos da região cefálica dorsal e na primeira nadadeira peitoral. Dessa forma, apenas a região cefálica será indicada nas descrições, porém se equivale à da primeira dorsal.

Dentículos com a ponta central prolongada em mais do triplo das pontas laterais que, por sua vez, são vestigiais. A ornamentação é contínua ao longo da superfície dorsal do dentículo, possuindo visivelmente microestruturas maiores e em menor número do que em outras espécies (i.e. *S. mokarran* e *E. blochii*). Os dentículos estão organizados de forma justaposta, com a base de fixação possuindo um diâmetro similar ao do próprio dentículo. As 3 quilhas são proeminentes e contínuas em sua extensão.

5.5.4 Sphyrna media

Dentículos com a ponta central prolongada (como em *S. tiburo*) de forma similar às laterais. Alguns dentículos podem apresentar a ponta central com, no máximo, o dobro do comprimento das pontas laterais. A ornamentação é semelhante à observada em *S. tiburo* e *S. tudes*, sendo contínua ao longo da superfície dorsal do dentículo, possuindo visivelmente microestruturas maiores e em menor número do que em outras espécies. Os dentículos estão organizados de forma justaposta, como em *S. tudes*. As 3 quilhas são contínuas e proeminentes em sua extensão.

5.5.5 Sphyrna mokarran

Dentículos com a ponta central prolongada em mais do triplo das pontas laterais que, por sua vez, são vestigiais. A ornamentação é contínua ao longo da superfície dorsal do dentículo, possuindo visivelmente microestruturas maiores e em menor número do que em outras espécies (i.e. *S. mokarran* e *E. blochii*). Os dentículos estão organizados de forma justaposta, com a base de fixação possuindo um diâmetro similar ao do próprio dentículo. As 3 quilhas são proeminentes e contínuas em sua extensão.

5.5.6 Eusphyra blochii

Dentículos com a ponta central prolongada em cerca de duas vezes mais do que as pontas laterais, que são curtas e maiores do que em *S. tudes*. A ornamentação é contínua ao longo da superfície dorsal do dentículo, possuindo visivelmente microestruturas menores e em maior número do que em outras espécies (i.e. *S. tiburo*, *S. tudes* e *S. media*). Os dentículos estão organizados sobrepostos entre si. As 3 quilhas são contínuas e proeminentes em sua extensão.

5.6 Discussão

Entre os espécimes examinados, não foram observados dimorfismos sexuais ou ontogenéticos para as respectivas regiões do corpo (i.e. superfície dorsal do cefalofólio, primeira nadadeira dorsal e nadadeira caudal). Entre estas, as amostras do cefalofólio e primeira nadadeira dorsal apresentaram o mesmo tipo e organização de dentículos dérmicos.

Devido ao alto custo para realizar as MEVs, apenas alguns exemplares foram escolhidos para a descrição de dentículos. Os resultados permitem caracterizar os dentículos dérmicos em nível de família e específico, a partir da região cefálica. Observações em adultos

são necessárias para que uma caracterização mais completa inter-específica da família possa ser feita. Devido ao estado de conservação dos exemplares de *S. zygaena*, esta foi a única espécie cujos dentículos dérmicos não foram descritos aqui.

Espécies que atingem um menor tamanho corporal, distribuição mais restrita e de hábitos mais costeiros apresentaram dentículos dérmicos com microestruturas relativamente maiores (i.e. *S. tiburo, S. tudes* e *S. media*). Já as espécies de maior tamanho corporal e distribuição cosmopolita possuem dentículos com menores microestruturas e em maior numero, sendo estas de forma relativamente mais simétrica e mais hexagonais. Isto provavelmente reflete em sua hidrodinâmica, uma vez que este tipo de dentículo dérmico cefálico está presente apenas nos Sphyrnidae adaptados a nadar grandes distancias.

6. ANÁLISE FILOGENÉTICA

O objetivo deste capítulo é propor uma hipótese, baseada em morfologia, para as relações filogenéticas entre os Sphyrnidae viventes. As relações obtidas são comparadas às existentes em literatura, utilizando a metodologia cladista proposta por HENNIG (1966). Esta análise filogenética é a primeira, baseada em morfologia, que utiliza caracteres cranianos e sensoriais entre os Sphyrnidae.

Os caracteres morfológicos propostos por GILBERT (1967) foram revisados e testados seguindo a metodologia cladista, de modo a analisar estes resultados com as relações filogenéticas entre os Sphyrnidae propostas pelo autor.

Os novos caracteres morfológicos foram adicionados aos de GILBERT (1967), e codificados com base nos princípios cladísticos.

6.1 Escolha dos grupos externos

Os grupos externos foram escolhidos com base naqueles já utilizados ou sugeridos em estudos de relações filogenéticas entre os Sphyrnidae e/ou de sua posição entre os demais Carcharhiniformes (GILBERT, 1967; COMPAGNO, 1988; LAVERY, 1992; NAYLOR, 1992; MARTIN, 1993; CAVALCANTI, 2007; DOSAY-AKBULUT, 2008; LIM *et al.*, 2010).

Optei, ainda, por considerar estas filogenias conhecidas e, ainda, os dados existentes sobre a origem dos Sphyrnidae (MUSICK *et al.*, 2005) para a escolha dos 5 taxons que

compõem o grupo externo, que são os seguintes Carcharhiniformes: *Rhizoprionodon acutus*, *Carcharhinus acronotus*, *Carcharhinus dussumieri*, *Carcharhinus plumbeus* e *Negaprion brevirostris*.

Estes táxons foram escolhidos por apresentarem relações próximas aos Sphyrnidae em diversas hipóteses, as quais utilizam diferentes metodologias (COMPAGNO, 1984; NAYLOR, 1989, 1992). A relação dos Sphyrnidae com os Carcharhinidae é reforçada em MUSICK *et al.* (2005), ao sugerir que esta família teve um ancestral semelhante aos *Rhizoprionodon*. Isto é reforçado por registros fósseis que apontam para a origem dos *Sphyrnidae* (MUSICK *et al.*, 2005).

A espécie *Carcharhinus acronotus* está presente em todas as hipóteses filogenéticas que envolvem as relações entre os Sphyrnidae e Carcharhinidae, e sua distribuição está restrita ao oceano Atlântico ocidental. *C. dussumieri* está presente apenas na proposta de NAYLOR (1992), sendo a espécie mais restrita entre os *Carcharhinus* escolhidos para esta análise, ocorrendo apenas no oceano Índico. Já *C. plumbeus* é o *Carcharhinus* com mais ampla distribuição, sendo cosmopolita.

A inclusão de uma espécie do gênero *Negaprion* (i.e. *N. brevirostris*) justifica-se por ser mais basal do que *Carcarhinus* (NAYLOR, 1992; DOSAY-AKBULUT, 2008).

Optei por incluir também uma espécie de *Rhizoprionodon* por sua estreita relação filogenética e morfológica com os Sphyrnidae (NAYLOR, 1992; SPRINGER, 1964; COMPAGNO, 2002; MUSICK *et al.*, 2005). *R. acutus* é a espécie mais basal para este gênero monofilético (NAYLOR, 1992).

Uma espécie de Hemigaleidae (i.e. *Hemigaleus microstoma*) foi utilizada para comparações complementares, possibilitando algumas inferências nos resultados filogenéticos. Entretanto, pela falta de caracteres suficientes observados, não foi incluída na matriz.

No presente estudo, o estado primitivo dos caracteres é determinado através da comparação com os táxons do grupo externo.

6.2 Escolha dos táxons terminais

Os 7 taxons de Sphyrnidae, resultantes da revisão taxonômica do presente estudo, foram escolhidos para testar as relações filogenéticas entre suas espécies viventes.

Para testar os caracteres propostos por GILBERT (1967), uma outra análise foi realizada incluindo apenas sua matriz e os táxons considerados pelo autor.

Entre os registros fósseis para os Sphyrnidae, existem apenas dentes, o que justifica a exclusão destas formas da análise, embora estes registros sejam importantes por fornecer informações importantes acerca da diversificação e radiação das espécies desta família.

Embora este estudo trate das relações filogenéticas da família Sphyrnidae, optei por incluir uma análise utilizando as espécies de *Carcharhinus* e de *Rhizoprionodon* no grupo interno, e outra incluindo *Rhizoprionodon* e *Negaprion* no grupo interno para testar a inclusão dos táxons de Sphyrnidae entre outros Carcharhinidae.

6.3 Metodologia cladística

A análise filogenética deste estudo é baseada em 43 caracteres morfológicos não ordenados, todos sem diferença de peso e independentes entre si. Os caracteres e seus estados são definidos na próxima seção e na matriz de caracteres (apêndice 1). Os dados faltantes são tratados como "?" e os não aplicáveis como "-".

A matriz de caracteres foi feita utilizando o programa NDE v0.50 (PAGE, 2001), e a análise filogenética de parcimônia foi feita utilizando o programa PAUP* v4 (SOWFFORD, 2000), com auxílio da interface gráfica PaupUp v1.0.3.1 (CALEDINI & MARTIN, 2005). Foi realizada uma busca *Exhaustive Search*, seguida de análise de *bootstrap* para averiguar os clados que são melhor suportados. O enraizamento das árvores foi feito através da utilização de diversos grupos externos (apenas *Negaprion*, apenas *Carcharhinus* e um incluindo *Carcharhinus*, *Rhizoprionodon* e *Negaprion*).

6.4 Lista comentada de caracteres

6.4.1 Caracter 1: Comprimento das cartilagens rostrais laterais – [0] curtas; [1] proeminentes

A presença de 3 cartilagens rostrais é característica em todos os Carcharhiniformes. Considerei como proeminente aquelas cartilagens laterais cujo comprimento é maior do que a distância entre as mesmas. O comprimento de cada cartilagem rostral lateral compreende seu ponto de inserção na asa olfativa até sua extremidade anterior. Estas proporções são mantidas desde o embrião.



Figura 46: Cartilagens rostrais A) curtas e B) proeminentes.

6.4.2 Caracter 2: Asas rostrais – [0] vestigiais [1] proeminentes

As asas rostrais são protuberâncias formadas por cartilagem frágil, que em geral se fragmenta quando o esqueleto é preparado, e se originam nas extremidades anterolaterais do rostro. A utilização de radiografias permite a visualização em detalhes, incluindo o formato de suas extremidades.



Figura 47: Asas rostrais A) presentes e B) vestigiais. As setas mostram o sentido de redução das asas rostrais.

6.4.3 Caracter 3: Formato das asas rostrais – [0] triangular; [1] quadrada

Ver figura anterior, onde A) é formato triangular e B) é formato quadrado.

A cartilagem acessória é uma pequena peça próxima e em posição distal de cada extremidade anterolateral do rostro. Apenas em *S. tudes* e *E. blochii* sua presença é variável, porém não foi observada relação direta com o sexo ou estágio de desenvolvimento.

Sua presença pode ser variável ou invariável dependendo da espécie, como também observado por GILBERT (1967).



Figura 48: Cartilagens acessórias A) ausentes e B) presentes.

6.4.5 Caráter 5: Lobo distal do processo pré-orbital – [0] ausente; [1] presente

O processo pré-orbital é uma projeção cartilaginosa característica da região orbital entre os Carcharhiniformes, colaborando para formar a porção anterior da região óptica. Nos Sphyrnidae, o processo pré-orbital possui uma expansão característica, denominada lobo distal do processo pré-orbital. Considerando a formação desta região sugerida por COMPAGNO (1988), o processo pré-orbital origina-se da margem posterior da cartilagem olfativa nos Carcharhinidae, e, nos Sphyrnidae, projeta-se em forma de "U" (em *Sphyrna*) ou em "V" (em *Eusphyra*) para formar seu lobo distal (*sensu* COMPAGNO, 1988).



Figura 49: Processo pré-orbital A) sem o lobo distal (*Carcharhinus*) e B) com o lobo distal (*Rhizoprionodon acutus*). As setas em B) mostram o sentido da expansão das extremidades do processo pré-orbital para formar este complexo em Sphyrnidae.

6.4.6 Caráter 6: Prolongamento do lobo distal do processo pré-orbital – [0] curto; [1] expandido

Entre os Carcharhinidae mais próximos à família Sphyrnidae, alguns (i.e. *Carcharhinus dussumieri*, *Rhizoprionodon oligolinx*, *R. acutus*) possuem uma bifurcação vestigial na extremidade do processo pré-orbital, formando um vestígio do lobo distal do processo pré-orbital homólogo ao dos Sphyrnidae, para os quais o mesmo é expandido.

Esta bifurcação é [0] ausente em outros Carcharhinidae filogeneticamente próximos aos Sphyrnidae (i.e. *Carcharhinus acronotus, Loxodon macrorhinus, Scoliodon laticaudus*).



Figura 50: Lobo distal do processo pré-orbital A) curto e B) expandido. A seta mostra o sentido da expansão deste lobo em Sphyrnidae.

6.4.7 <u>Caráter 7: Comprimento da extremidade livre do lobo distal do processo pós-orbital –</u> [0] curtos; [1] proeminentes

A extremidade anterior da cartilagem infra-orbital possui uma projeção voltada para a região orbital, formando o processo pré-orbital (*sensu* GILBERT). COMPAGNO (1988) inclui estas duas estruturas como processo pré-orbital, devido ao seu processo de formação. Entretanto, considerei a subdivisão proposta pelo primeiro autor por diferenciar melhor o

complexo de cartilagens que compõem a região orbital característica nos Sphyrnidae. Cada processo pré-orbital pode ser [0] curto, com menos da metade do comprimento da cartilagem infra-orbital; ou [1] proeminentes, com mais da metade do comprimento da cartilagem infra-orbital.



Figura 51: Processo pré-orbital A) curto e B) proeminente. A senta mostra o sentido da expansão deste processo em Sphyrnidae.

6.4.8 Caráter 8: Sulco pré-orbital – [0] ausente; [1] presente

O sulco pré-orbital é uma depressão localizada na extremidade distal da margem anterior do cefalofólio. No gênero *Sphyrna*, quando presente, encontra-se acima da abertura nasal.



Figura 52: Sulco pré-orbital A) ausente e B) presente (indicado pela seta).

6.4.9 <u>Caráter 9: Posição da abertura nasal – [0]</u> sobre a extremidade medial do saco nasal; [1] sobre a extremidade distal do saco nasal

O posicionamento das aberturas nasais só não acompanhou a expansão lateral das cápsulas nasais no gênero *Eusphyra*, ficando [0] sobre a extremidade medial de cada saco

nasal. Entretanto, a posição da abertura nasal é diferenciada no gênero *Sphyrna*, uma vez que migrou para posicionar-se [1] sobre a extremidade distal de cada saco nasal.

Considerando que os Sphyrnidae teriam um ancestral semelhante a um Carcharhinidae (CAPETTA, 1987), os quais possuem a abertura nasal posicionada [0] sobre a extremidade medial do saco nasal, sua posição [1] distal à mesma caracteriza uma condição derivada. A posição das aberturas nasais acompanhou a expansão lateral das cartilagens olfativas apenas no gênero *Sphyrna*, migrando para a região óptica. Em *Eusphyra*, esta condição é similar à encontrada em todos os demais Carcharhiniformes.



Figura 53: Abertura nasal A) e B) sobre a extremidade distal do saco nasal (e consequentemente mais próxima à órbita e C) distante da extremidade distal do saco nasal (e consequentemente longe da órbita).

6.4.10 Caráter 10: Foramen rostral – [0] ausente; [1] presente

A fenestra rostral é um pequeno orifício localizado próximo à margem anterior do rostro e em posição mediana. Quando presente, possui formato de um círculo, modificando sua forma em estágios de desenvolvimento mais avançados, chegando a um formato oval.

As observações em *Hemigaleus microstoma* mostram que a fenestra rostral é formada com o surgimento das cartilagens rostrais. A intercessão entre as mesmas é em forma de "V" em *Hemigaleus microstoma*, evidenciando que provavelmente este forâmen é uma conseqüência da fusão das 3 cartilagens rostrais. A presença de forâmen rostral é, portanto, uma condição derivada para os *Carcharhinidae* e *Sphyrnidae*, e basal se considerarmos a ordem Carcharhiniformes.

Sua presença é variável em algumas espécies (i.e. *S. tudes*, *S. zygaena* e *E. blochii*). GILBERT (1967) afirma que a fenestra rostral presente é constante em *S. tudes* e ausente em *S. corona*. Entretanto, considerei *S. corona* sinônima de *S. tudes* devido às observações de caracteres morfológicos descritas anteriormente. Dessa forma, a presença de fenestra rostral é um caráter plástico em *S. tudes*. No caso de *S. zygaena* e *E. blochiii*, a observação de outros exemplares diferentes dos estudados por GILBERT (1967) permitiu a identificação de variação intra-específica para este caráter.



Figura 54: Forâmen rostral A) ausente e B) presente.

6.4.11 Caráter 11: Asa olfativa – [0] ausente [1] presente

A margem anterior da cartilagem olfativa pode possuir uma projeção em forma de asa, cuja ponta é orientada para a região anterior do cefalofólio, formando a asa olfativa (*sensu* GILBERT, 1967). Esta mesma estrutura é sinônima de asa anterior (*sensu* SPRINGER, 1940b; COMPAGNO, 1988).





Figura 55: Asa olfativa A) presente e B) ausente.

6.4.12 Caráter 12: Afilamento da extremidade da asa olfativa [0] ausente [1] presente

A extremidade da asa olfativa, quando presente, pode possuir um afilamento em forma de agulha proeminente, o que ocorre apenas em *Eusphyra blochii*.



Figura 56: Afilamento da asa olfativa A) ausente e B) presente. A seta mostra o sentido da expansão do afilamento.

6.4.13 <u>Caráter 13</u>: Articulação entre o processo pós-orbital e a região lateral do crânio – [0] ausente; [1] presente

O processo pós-orbital articula-se com o neurocrânio no gênero *Sphyrna*. O prolongamento desta estrutura caracteriza um estado derivado e sinapomórfico para a família, cujo processo pós-orbital é o mais expandido. Em *Eusphyra*, esta ligação é interrompida em todos os espécimes de embriões e juvenis observados. Uma vez que o prolongamento do processo pós-orbital ocorre em direção definida do neurocrânio em direção à região orbital, dificilmente seria encontrada uma articulação entre ambos mesmo em indivíduos de estágios mais avançados de desenvolvimento.





Figura 57: Processo pós-orbital A) articulado ao crânio e B) desarticulado ao mesmo.

6.4.14 Caráter 14: Fissura na ponte posterior – [0] ausente; [1] presente

Há uma confusão de nomenclaturas envolvendo a região orbital. GILBERT (1967) propõe uma nomenclatura baseada no posicionamento das estruturas cartilaginosas, ao passo
que COMPAGNO (1988) sugere uma nomenclatura fundamentada no desenvolvimento ontogenético desta região, observado em embriões de *S. lewini*. Pelo critério ontogenético, o processo pós-orbital seria a conexão mediorbital posterior (*sensu* GILBERT, 1967), o processo pré-orbital seria conexão mediorbital anterior (*sensu* GILBERT, 1967) e o lobo distal do processo pré-orbital seria a cartilagem infra-orbital + o processo pré-orbital (*sensu* GILBERT, 1967). O processo pós-orbital (*sensu* GILBERT, 1967). O processo pós-orbital (*sensu* GILBERT, 1967) seria, na verdade, parte da fusão entre os processos pós e pré-orbital (*sensu* COMPAGNO, 1988).

Para futuras comparações entre espécies de Sphyrnidae e de Carcharhinidae, considerei a nomenclatura baseada em critérios ontogenéticos de COMPAGNO (1988) para as cartilagens que formam a região orbital, permitindo estabelecer homologias anatômicas da mesma para as duas famílias. Dessa forma, a ponte posterior é um prolongamento distal da região de fusão entre os processos pré e pós-orbital. Em *Eusphyra*, esta ponte [1] possui uma fissura, ao passo que a mesma está ausente em *Sphyrna*.



Figura 58: Ponte posterior A) sem fissura e B) fissurada (a seta indica a posição da fissura).

6.4.15 Caráter 15: Formato da margem anterior do rostro: [0] reta; [1] côncava

Ver Figura 54, onde A) representa margem anterior do rostro reta e B) margem côncava.

6.4.16 Caráter 16: Exposição dos sacos nasais – [0] cobertos; [1] expostos

A margem anterior das cartilagens nasais são cobertas na maioria dos Elasmobrânquios. Entretanto, apresentam-se abertas para expor os sacos nasais. Possivelmente, esta abertura aumenta a capacidade olfativa, uma vez que permite a maior entrada de água, fazendo com que esta entrada seja apenas complementada pelas narinas. 6.4.17 <u>Caráter 17: Extensão da extremidade medial dos sacos nasais – [0] até a asa olfativa;</u>
[1] até a altura da asa rostral; [2] entre a asa olfativa e a asa rostral

A extensão da extremidade medial dos sacos nasais está diretamente relacionada ao quanto da cartilagem nasal é preenchida pelos mesmos. Este caráter mostra que a expansão lateral do cefalofólio não é diretamente proporcional à expansão dos sacos nasais. *S. lewini* possui um dos cefalofólios mais expandidos, entretanto com os sacos nasais proporcionalmente pequenos em comparação ao observado em outros Sphyrnidae. Aparentemente, quanto maior o comprimento total máximo da espécie, menor esta relação de proporção. As espécies *S. tiburo, S. media, S. tudes* e *E. blochii*, que possuem comprimentos totais menores em relação aos demais Sphyrnidae, possuem o interior da cartilagem nasal totalmente preenchido pelos sacos nasais.



Figura 59: Extremidade dos sacos nasais preenchendo A) preenchendo toda a área interna da cartilagem olfativa (ficando até a altura da asa rostral), B) preenchendo mais da metade da área interna da cartilagem olfativa (ficando entre a asa olfativa e a asa rostral) e C) preenchendo menos da metade da área interna da cartilagem olfativa (ficando entre a asa

olfativa e a asa olfativa). As setas mostram onde termina o saco nasal e a linha pontilhada mostra a altura das aberturas nasais.

6.4.18 Caráter 18: Canais pré-nasais: [0] ocultos; [1] aparentes

Os canais pré-nasais correspondem a duas linhas sensoriais que passam, cada uma, sobre a região rostral, contornando as cartilagens rostrais laterais separadamente, até se interceptarem sobre a região da fontanela anterior craniana. Em relação às regiões de poros sensoriais da região ventral do cefalofólio, os canais pré-nasais contornam as margens laterais da região sensorial rostral, passando por parte da região bucal interna. Os canais pré-nasais são, aparentemente, cordões nervosos passando por baixop dos poros sensoriais, sendo [0] ocultos ou [1] aparentes dependendo da espécie.



Figura 60: Canais pré-nasais B) aparentes, demarcados por linhas, onde o asterisco marca a intercessão entre as mesmas.

6.4.19 <u>Caráter 19: Número de sub-regiões rostrais pares posteriores bem desenvolvidas de</u> poros na RVC – [0] uma; [1] duas

Estas sub-regiões são bem marcadas, exceto pela sub-região par anterior, que poderia ser interpretada como parte da sub-região rostral ímpar. Por esta razão, apenas as demais sub-regiões pares foram consideradas para este caráter.

6.4.20 <u>Caráter 20</u>: <u>Sulco proeminente na sub-região rostral ímpar de poros sensoriais da RVC</u> - [0] ausente; [1] presente Este sulco, quando presente, é uma invaginação sem poros que se extende longitudinalmente até a metade da sub-região de poros, sem atingir sua margem anterior. É característico em *S. tudes*.



Figura 61: Sub-região rostral ímpar de poros sensoriais na RVC A) sem sulco central e B) com sulco central (marcado pela seta).

6.4.21 <u>Caráter 21: Forma da margem posterior da sub-região rostral ímpar de poros da RVC –</u> [0] triangular; [1] quadrada

6.4.22 Caráter 22: Região nasal de poros sensoriais na RVC: [0] coalescente a outra região; [1] individualizada

É possível encontrar certas sub-regiões de poros muito próximas de outras, confundindose entre si pelo diâmetro e posicionamento dos poros sensoriais. Nestes casos, ocorrem duas sub-regiões coalescentes entre si. A região nasal é caracteristicamente coalescente a toda a região rostral em *S. tiburo*.



Figura 62 : Região nasal de poros sensoriais da RVC A) individualizada e B) coalescente à região rostral.

6.4.23 <u>Caráter 23</u>: Sub-região bucal interna anterior de poros da RVC – [0] ausente; [1] presente

Esta sub-região é característica nos Sphyrnidae, porém ausente apenas em E. blochii.



Figura 63: Sub-região bucal interna de poros da RVC A) presente e B) ausente.

6.4.24 <u>Caráter 24</u>: Número de sub-regiões pares infra-orbitais de poros sensoriais da RVC – [0] duas; [1] três



Figura 64: Região infra-orbital de poros sensoriais da RVC com A) 3 sub-regiões e B) 2 sub-regiões.

6.4.25 <u>Caráter 25</u>: Largura do processo pré-orbital em relação à largura de seu lobo distal – [0] menor do que o triplo; [1] maior do que o triplo

Esta proporção determina o quão frágil o processo pré-orbital é em relação à largura de seu lobo distal. O processo pré-orbital é [0] três vezes mais fino do que a largura de seu lobo distal em *S. tiburo*, *S. zygaena* e *S. mokarran* e três vezes mais largo em *S. tudes* and *S. lewini*.

Os espécimes de *Hemigaleus microstoma* examinados possuem cinco quilhas nos dentículos dérmicos. Considerando que os Hemigaleidae são mais primitivos que os Carcharhinidae (NAYLOR, 1992), esta condição é basal entre os Carcharhinidae.





Figura 65: Dentículo dérmico cefálico apresentando A) cinco quilhas dorsais e B) três dorsais, as quais estão numeradas.

6.4.27 <u>Caráter 27</u>: <u>Quilhas na margem anterior dos dentículos dérmicos cefálicos – [0]</u> reduzidas; [1] proeminantes





Figura 66: Dentículos dérmicos cefálicos com quilhas da margem anterior A) reduzidas e B) proeminentes.

6.4.28 <u>Caráter 28: Quilhas na margem posterior dos dentículos dérmicos cefálicos – [0]</u> reduzidas; [1] proeminentes





Figura 67: Dentículos dérmicos cefálicos com quilhas da margem posterior A) reduzidas e B) proeminentes.

Figura 68: Dentículos dérmicos cefálicos com a ponta central A) ausente e B) presente.

6.4.30 Caráter 30: Prolongamento da ponta central dos dentículos dérmicos cefálicos - [0] curto; [1] proeminente

Figura 69: Dentículos dérmicos cefálicos com a ponta central A) curta e B) prolongada.

6.4.31 Caráter 31: Ornamentação dos dentículos dérmicos cefálicos - [0] apenas na margem anterior; [1] em quase todo o dentículo; [2] em todo o dentículo

O soerguimento da superfície dorsal dos dentículos dérmicos forma microestruturas que o ornamentam, dando o aspecto de "calhas" interligadas. Estas microestruturas só podem ser observadas através de MEV, e podem medir cerca de 10µm a 20µm nos Sphyrnidae (ver capítulo "Dentículos dérmicos").









Figura 70: Dentículo dérmico cefálico com ornamentação A) apenas na margem anterior, B) em quase todo o dentículo e C) em todo o dentículo. A linha pontilhada demarca a área de ornamentação restrita em A) e B).

6.4.32 Caráter 32: Indentação medial – [0] ausente; [1] presente

Caráter retirado de GILBERT (1967).



Figura 71: Cefalofólio com indentação medial A) ausente e B) presente. Indentação medial marcada por "M".

6.4.33 Caráter 33: Indentação lateral – [0] ausente; [1] presente

Caráter retirado de GILBERT (1967).

Ver figura anterior, onde a indentação lateral está representada como A) ausente e B) presente. Indentações laterais marcadas por "L".

Caráter retirado de GILBERT (1967).



Figura 72: Sulco nasal externo presente, marcado por SnI.

6.4.35 Caráter 35: Sulco nasal externo – [0] ausente; [1] presente

Caráter retirado de GILBERT (1967).

Ver figura anterior, onde o sulco nasal externo está marcado por SnE.

6.4.36 Caráter 36: Cefalofólio – [0] ausente; [1] presente

Caráter retirado de COMPAGNO (1988).

O cefalofólio é a cabeça expandida lateralmente, característica sinapomórfica para a família Sphyrnidae.

6.4.37 Caráter 37: Sulco labial – [0] ausente; [1] vestigial

Caráter retirado de COMPAGNO (1988).

Entre os Sphyrnidae, os sulcos labiais estão presentes apenas em *S. tiburo* e de forma vestigial, como em *Rhizoprionodon acutus*, *Carcharhinus acronotus*, *C. dussumieri*, *C. plumbeus* e *Negaprion brevirostris*.

Caráter retirado de COMPAGNO (1988)

Os sulcos pré-nasais estão presentes em todos os Sphyrnidae, podendo variar de raso a profundo. Dessa forma, optei por codificar este caráter considerando apenas sua presença ou ausência. Em *Rhizoprionodon* e *Negaprion*, os sulcos pré-nasais são vestigiais (COMPAGNO, 1988).

6.4.39 <u>Caráter 39</u>: Posição dos forâmens ectetimóides laterais – [0] nas superfícies anteroventral-medial dos côndilos ectetimóides; [1] opostos as forâmens ectetmóides mediais

Caráter retirado de COMPAGNO (1988).

Os forâmens ectetmóides laterais, quando presentes, ficam próximos aos forâmens ectetmóides mediais que, por sua vez, localizam-se na superfície anteroventral medial dos côndilos ectetmóides. Estão presentes em *Scoliodon* e em todos os Sphyrnidae, e ausentes em *Carcharhinus, Rhizoprionodon* e *Negaprion* (COMPAGNO, 1988).

6.4.40 Caráter 40: Fenestra basirrostral – [2] absent; [1] presente

Caráter retirado de COMPAGNO (1988).

A fenestra basirostral, que ocorre em alguns carcharhinóides, é um forâmen presente no sulco mesoetmoidal (COMPAGNO, 1988).

Entre os Sphyrnidae, a fenestra basirrostral está presente apenas em *S. tiburo*. Em *Carcharhinus*, quando presente, é pequena. Já em *Negaprion* está ausente. COMPAGNO (1988) não deixa clara a existência da fenestra basirrostral em *Rhizoprionodon*, afirmando que ela está aparentemente presente, o que é subjetivo, além de não explicitar as espécies de *Carcharhinus* e *Rhizoprionodon* que possuem esta fenestra. Dessa forma, considerei *missing data* para este caráter nos grupos externos destes gêneros.

6.4.41 Caráter 41: Forâmen epifisial da fontanela anterior – [0] ausente; [1] presente

Caráter retirado de COMPAGNO (1988).

O forâmen epifisial localiza-se no teto craniano.

Nos Sphyrnidae, *Rhizoprionodon*, *Loxodon*, *Scoliodon* e *Negaprion* o forâmen episisial está ausente, assim como em *Rhizoprionodon*, *Loxodon*, *Scoliodon* e *Negaprion*. Entre os *Carcharhinus*, COMPAGNO (1988) afirma que este forâmen só está ausente apenas em *C. leucas*. Dessa forma, considerei sua presença nos demais *Carcharhinus* utilizados como grupos externos.

6.4.42 Caráter 42: Lâmina dentária em adultos – [0] lisa; [1] serrilhada

A lâmina dentária é lisa em todos os Sphyrnidae, exceto em *S. mokarran. Rhizoprionodon acutus*, utilizado como grupo externo neste estudo, apresenta serrilhas ao menos na fase adulta (COMPAGNO 2005), assim como adultos grandes de *R. lalandei* (COMPAGNO, 1988). Entre os grupos externos utilizados, pelo menos nos dentes de adultos, *Carcharhinus dussumieri* apresentou serrilhas, as quais não estão claras em *C. acronotus* (COMPAGNO, 2005) e, neste caso, foi considerado *missing data*.

6.4.43 Caráter 43: Cúspides acessórias em pelo menos uma fileira de dentes

Apenas nos estágios embrionários de algumas espécies de Sphyrnidae (i.e. *Sphyrna tiburo* e *S. tudes*) ocorrem alguns dentes apresentando cúspides acessórias, localizadas lateralmente à cúspide central em dentes anteriores. Este estado é perdido desde o nascimento nestas espécies. COMPAGNO (1988) afirma que existem dentes com cúspides acessórias em *Scoliodon* e *Negaprion*, sendo estas perdidas secundariamente.

6.5 Resultados da análise filogenética

6.5.1 Testando os caracteres de GILBERT (1967)

Os 12 caracteres propostos por GILBERT (1967) para comparar os Sphyrnidae foram codificados em uma matriz de dados, incluindo *Eusphyra blochiii* como grupo externo, além de *Sphyrna mokarran, S. zygaena, S. lewini, S. couardi, S. tiburo, S. media, S. corona* e *S. tudes*. Embora *S. tiburo* seja dividido nas sub-espécies *S. tiburo tiburo* e *S. tiburo vespertina*, estas estão presentes apenas na árvore de relações filogenéticas dos Sphyrnidae em GILBERT (1967), mas não em sua matriz comparativa de caracteres.

Apenas 5 destes caracteres (i.e. sulco nasal externo, sulco nasal interno, indentação mediana do rostro, lâmina dos dentes e fenestra rostral) foram utilizados adiante na matriz de dados construída no presente estudo. Os demais caracteres propostos por GILBERT (1967) apresentaram-se variáveis intra-especificamente entre os Sphyrnidae e táxons dos grupos externos. Dessa forma, os caracteres de GILBERT (1967) aparecem testados primeiro, seguidos da análise filogenética com os caracteres propostos pelo presente estudo.

A análise filogenética, feita através do método de busca *Exhaustive Search*, gerou 55 árvores igualmente parcimoniosas com 17 passos, IC = 0,824, IR = 0,850 e IH = 0,176, onde 8 dos 12 caracteres são parcimoniosamente informativos.

Devido ao grande número de árvores igualmente parcimoniosas obtido nesta análise, apenas as árvores de consenso *Strictus*, *Semi-strictus*, *Majority-rule* e de Adams.

6.5.1.1 Lista de características anatômicas utilizadas por GILBERT (1967)

- 1. Sulco nasal externo: [0] ausente; [1] presente
- 2. Sulco nasal interno: [0] ausente; [1] presente
- 3. Indentação mediana do rostro: [0] ausente; [1] presente
- 4. Tamanho da órbita: [0] pequeno; [1] intermediário; [2] grande
- 5. Largura da base da nadadeira anal: [0] curta; [1] longa.
- 6. Largura da cabeça: [0] estreita (= pouco larga); [1] larga; [2] muito larga
- Posição da 5^a fenda branquial em relação à nadadeira peitoral: [0] posterior; [1] sobreposta

- Posição da extremidade da 1ª nadadeira dorsal em relação às nadadeiras pélvicas: [0] posterior; [1] anterior
- 9. Margem distal da nadadeira pélvica: [0] reta; [1] falcada
- 10. Lâmina dos dentes: [0] lisa; [1] serrilhada.
- 11. Sulco pré-caudal inferior: [0] ausente; [1] presente
- 12. Fenestra rostral: [0] ausente; [1] ausente.

A árvore de *Strictus consensus* (Figura 56A) apresentou uma politomia na base envolvendo *S. mokarran* + *S. zygaena* + *S. lewini* + *S. couardi*, e outro grupo politômico mais derivado (nó A) formado por *S. tiburo* + *S. media* + *S. corona* + *S. tudes*.

O mesmo resultado foi obtido para o *Semi-strictus consensus*. A análise de *Majority rule consensus* (Figura 56B) obteve uma árvore onde *S. tudes* aparece como mais basal e grupoirmão (nó A) do grupo politômico formado por *S. tiburo* + *S. media* + *S. corona*. Uma outra politomia (nó B) se repete envolvendo *S. mokarran* + *S. zygaena* + *S. lewini* + *S. couardi*, como ocorreu nos consensos anteriores.

Já o *Adams consensus* (Figura 56C) apresenta uma politomia (nó A) entre *S. tudes* + *S. tiburo* + o clado B formado por *S. media* e *S. corona*. A politomia envolvendo *S. mokarran* + *S. zygaena* + *S. lewini* + *S. couardi* se repete para esta análise.

O único resultado de consenso que apresentou um grupo minofilético (i.e. *S. media* e *S. corona*) foi o de *Adams consensus*, com politomias entre todas as demais espécies.



Figura 73: Resultados da análise de parcimônia da matriz de GILBERT (1967), testada através da busca exata *Exaustive Search*. As árvores representam A) *Strictus* e *Semi-strictus consensus*, B) *Majority-rule consensus* e C) *Adams consensus*. Os valores de *bootstrap* estão indicados sobre os ramos para as árvores de *Strictu e Semi-strictus consensus* e de *Majority-rule* consensus. Os nós estão indicados por letras, e o grupo externo é *Eusphyra blochii*.

6.5.1.2 Discussão da análise filogenética (matriz de GILBERT, 1967)

Além de poucos caracteres (12) apresentados por GILBERT (1967), alguns se repetem em diversas espécies de Sphyrnidae e Carcharhinidae, fazendo desta matriz de caracteres pouco informativa para ser utilizada em uma análise de sistemática filogenética. Considerando *S. corona* e *S. tudes* como a mesma espécie de acordo com observações de morfologia do presente estudo, haveria uma politomia entre *S. tiburo*, *S. tudes* e *S. media*.

Alem disso, o enraizamento com *E. blochii* parece arbitrário, ainda mais se considerarmos que nem mesmo as hipóteses moleculares estavam disponíveis na época deste trabalho, o que poderia suscitar a possibilidade de *E. blochii* ser testado como grupo externo.

6.5.2 Análise filogenética (matriz proposta)

A análise filogenética, feita através do método de busca *Exhaustive Search*, utilizou 43 caracteres não ordenados e de mesmo peso, sendo 2 com multiestados, e gerou 3 árvores igualmente parcimoniosas com 64 passos, IC = 0,688, IR = 0,655, RE = 0,450 e IH = 0,313, onde 28 caracteres são parcimoniosamente informativos, 14 são não-informativos e 1 é constante.

Foram realizadas análises sob as mesmas condições enraizando apenas com *Negaprion brevirostris*, com *Carcharhinus dussumieri* e *C. acronotus*, com *Rhizoprionodon* e com os 4 taxons como grupos externos. Todos os clados foram sustentados apresentando um *bootstrap* de 100%. As 3 árvores obtidas na análise, bem como as 4 árvores de consenso, mostraram os Sphyrnidae com o cefalofólio menos expandido na base, e os de maior expansão formando clados mais derivados. Os mesmos resultados foram obtidos utilizando os critérios de otimização de ACCTRAN e DELTRAN.



Figura 74: Resultados da análise de parcimônia com a matriz proposta através da busca exata *Exaustive Search*. As letras representam os nós que se mantiveram estáveis nas árvores de *Strictus consensus*, *Semi-strictus consensus*, *Majority-rule consensus* e *Adams consensus*. Os valores de *bootstrap* estão plotados nos ramos da árvore de consenso de *Adams*. Os grupos externos são *Carcharhinus dussumieri* e *C. acronotus*.



Figura 75: Resultados da análise de parcimônia com a matriz proposta através da busca exata *Exaustive Search*, enraizada com um grupo externo formado por *C. acronotus* e *C. dussumieri*, obtendo 3 árvores (A, B e C).



Figura 76: Resultados da análise de parcimônia com a matriz proposta através da busca exata *Exaustive Search*, enraizada com um grupo externo formado por *N. brevirostris*, obtendo 3 árvores (A, B e C).



Figura 77: Resultados da análise de parcimônia com a matriz proposta através da busca exata *Exaustive Search*, enraizada com um grupo externo formado por *C. acronotus*, *C. dussumieri*, *N. brevirostris* e *R. acutus*, obtendo 3 árvores (A, B e C).

Os caracteres de maior índice de consistência (1,000) são os seguintes: 2 (asas rostrais), 3 (formato das asas rostrais), 6 (prolongamento do lobo distal do processo pré-orbital), 7 (comprimento dos processos pré-orbitais), 8 (sulcos pré-orbitais), 12 (afilamento na extremidade da asa olfativa), 13 (articulação entre o processo pós-orbital e a região lateral do crânio), 14 (fissura na ponte posterior, 16 (exposição dos sacos nasais), 17 (extensão da extremidade medial dos sacos nasais), 18 (canais pré-nasais), 20 (sulco proeminente na sub-região rostral ímpar de poros sensoriais da RVC), 22 (região rostral de poros sensoriais na RVC), 23 (sub-região bucal interna anterior de poros da RVC), 24 (número de sub-regiões

pares infra-orbitais de poros sensoriais na RVC), 28 (quilhas na margem posterior dos dentículos dérmicos cefálicos), 29 (ponta central dos dentículos dérmicos cefálicos), 30 (prolongamento da ponta central dos dentículos dérmicos cefálicos), 31 (ornamentação dos dentículos dérmicos cefálicos), 33 (indentação lateral), 34 (sulco nasal interno), 36 (cefalofólio), 39 (forâmen ectetmóide), 40 (fenestra basirrostral) e 41 (forâmen epifisial da fontanela anterior).

6.5.3 Clados obtidos

6.5.3.1 Nó A

O nó A (que coloca *R. acutus* como grupo irmão dos Sphyrnidae) é suportado por 4 sinapomorfias: Lobo distal do processo pré-orbital presente (caráter 5), ponta central nos dentículos dérmicos cefálicos presente (caráter 29), sulco pré-nasal presente (caráter 38), forâmen ectetmóide lateral presente (caráter 39) e forâmen epifisial da fontanela anterior ausente.

O lobo distal do processo pré-orbital está presente de forma vestigial em *R. acutus*, mostrando um princípio de formação do que seria a região óptica dos Sphyrnidae. Esta condição é um dos indícios mais marcantes da formação desta região no início da ontogenia dos Sphyrnidae.

É importante notar que, nas árvores onde o grupo externo é formado apenas por *Negaprion brevirostris*, o mesmo caráter 38 (estado presente) aparece suportando o clado formado por este táxon e *Rhizoprionodon* acutus + Sphyrnidae.

Já o monofiletismo entre *Carcharhinus acronotus* e o clado *Rhizoprionodon acutus* + Sphyrnidae é suportado pelo comprimento das cartilagens rostrais laterais proeminentes (caráter 1), quando o grupo externo é composto apenas por *Negaprion brevirostris*. No mesmo caso, as quilhas reduzidas na margem posterior dos dentículos dérmicos cefálicos suportaria o monofiletismo entre *R. acutus* e os Sphyrnidae. O nó B (família Sphyrnidae) é suportado por 4 sinapomorfias: prolongamento do lobo distal do processo pré-orbital é expandido (caráter 6), aberturas nasais distantes da extremidade medial dos sacos nasais (caráter 9), cefalofólio presente (caráter 36), lâmina dentária lisa em adultos (caráter 42).

O processo pré-orbital possui um prolongamento vestigial em *Rhizoprionodon acutus*, que posicionou-se como grupo-irmão dos Sphyrnidae na análise. É importante observar que, para as árvores 2 e 3 desta análise com o referido grupo externo (i.e. *C. acronotus* e *C. dussumieri*), o caráter 6 (prolongamento do lobo distal do processo pré-orbital) aparece adicionalmente sustentando o clado B, embora ambos os estados (curto e expandido) possam variar no próprio grupo externo em *N. brevirostris*. Dessa forma, a condição de prolongamento expandido é válida para as relações internas entre os Sphyrnidae neste caso.

A posição das aberturas nasais distantes do rostro e próximas aos olhos, acompanhando a lateralização do cefalofólio, é conservada em todos os Sphyrnidae, porém perdida em *E. blochii*, evidenciando a condição primitiva encontrada em todos os demais Carcharhiniformes. Esta espécie é a única a apresentar uma reversão para este caráter. O índice de consistência de 0,500, obtido pela inclusão dos grupos externos na análise, não reflete seu valor sinapomórfico entre os Sphyrnidae.

A presença de asa olfativa apresentou-se homoplásica entre os Sphyrnidae, e com um índice de consistência baixo (0,333). Sua ausência foi considerada como primitiva ao englobar os Carcharhinidae na análise, onde seu estado derivado aparece na base dos Sphyrnidae (em *S. tiburo*). Entretanto, ocorre uma reversão em *S. mokarran* e outra em *S, zygaena*. Isto mostra que, apesar do baixo índice de consistência, este caráter fornece informações mais contundentes para as relações entre os Sphyrnidae do que destes entre outros Carcharhinidae. Este caráter não foi considerado como sinapomórfico devido às duas reversões presentes.

As presença das asas olfativas, que suporta o monofiletismo da família Sphyrnidae, encontra uma reversão para este caráter no clado G.

A presença de cefalofólio é, historicamente, a principal sinapomorfia utilizada para validar a família Sphyrnidae.

A lâmina dentária é lisa em embriões e adultos de Sphyrnidae, exceto em *S. mokarran*. Mesmo os embriões desta espécie apresentaram lâminas dentárias serrilhadas, estado também encontrado nos táxons do grupo externo. Dentro da família Sphyrnidae ocorre uma reversão para este caráter.

6.5.3.3 Nó C

O nó C (que coloca *S. media* como grupo-irmão dos demais Sphyrnidae derivados), é suportado por 4 sinapomorfias: duas sub-regiões rostrais pares posteriores bem desenvolvidas de poros na RVC (caráter 19), região nasal de poros sensoriais é coalescente a outra na RVC (em particular à região rostral) (caráter 22), sulco labial ausente (caráter 37), presença de cúspides acessórias em pelo menos uma fileira de dentes (caráter 43).

Entre os Carcharhinidae, muitos táxons possuem a lâmina dentária serrilhada, como ocorre com todos os grupos-externos desta análise. Esta condição é perdida entre os Sphyrnidae desde a fase embrionária, exceto em *S. mokarran*, que apresenta uma reversão deste caráter, observada também na família Carcharhinidae.

A presença de duas sub-regiões rostrais pares posteriores bem marcadas de poros sensoriais sustenta o clado C, apresentando uma reversão em *S. tudes*. Esta reversão aparece como uma simplesiomorfia, já que também ocorre em *S. tiburo*.

A coalescência da região nasal de poros sensoriais da RVC ocorre particularmente com a região rostral. Com a expansão lateral do cefalofólio, as regiões de poros na RVC tendem a se separar para ocupar um espaço maior.

A presença de sulco labial vestigial em *S. tiburo* é primitiva. Nos demais grupos externos, os sulcos labiais são mais evidentes, mostrando que ocorre uma reversão deste caráter nos Sphyrnidae, que ainda conserva traços vestigiais em sua base. A árvore 1 apresenta uma reversão encontrada em *N. brevirostris*, que se apresenta como uma autapomorfia para esta espécie dentro do grupo externo. Já árvore 2 apresenta uma reversão para este caráter que sustenta o clado formado por [*N. brevirostris* + (*C. dussumieri* + *C. acronotus*)].

A presença de cúspides acessórias nos dentes é desconhecida para os grupos externos analisados (exceto em *Negaprion brevirostris*). Entretanto, este estado é considerado primitivo por estar presente em outros Carcharhinidae mais basais, incluindo os *Carcharhinus* utilizados no grupo externo. Este estado é simplesiomórfico em *S. tudes* e *S. tiburo*, apresentando duas reversões em nós diferentes.

O nó D, que coloca os clados formados por (*E. blochii* + *S. tudes*) + [(*S. lewini* + *S. zygaena*) + (*S. mokarran*)], é suportado por 2 sinapomorfias: margem anterior do rostro reta (caráter 15) e presença de indentações laterais (caráter 33).

A forma côncava da margem anterior do rostro é um estado primitivo presente na base dos Sphyrnidae, modificada em margem reta no clado D, que inclui todos os Sphyrnidae menos *S. tiburo* e *S. media*. O estado derivado deste caráter sustenta, portanto, um grupo composto pelas espécies de maior tamanho na família Sphyrnidae. Entretanto, a série de transformações deste caráter é incerta se considerados os táxons do grupo externo.

Já a presença indentação lateral é homóloga neste nó sem apresentar reversões dentro da família Sphyrnidae. A indentação lateral está ausente nas espécies mais basais de Sphyrnidae e em todos os táxons do grupo externo.

A presença de sulco nasal externo não foi verificada para os grupos externos, sendo tratado como "?". Apenas em *S. tudes* "?" significa a possibilidade dos 2 estados possíveis para este caráter. A presença de sulco nasal externo sustenta o clado D com uma reversão em *S. mokarran*. Contudo, este caráter não pode ser tratado como sinapomórfico para o clado D, devido a divergências acerca de sua presença entre os táxons do grupo externo.

6.5.3.5 Nó E

O nó E (que coloca *Sphyrna mokarran* como grupo irmão do clado formado por *S. lewini* + *S. zygaena*) é suportado por 3 sinapomorfias: processos pré-orbitais proeminentes (caráter 7), ornamentação dos dentículos dérmicos em quase todo o dentículo (caráter 31), indentações laterais (caráter 33).

A presença de processos pré-orbitais proeminentes neste clado é homologa. Isto demonstra que a expansão destes processos é gradativa até os Sphyrnidae mais derivados que alcançam maiores tamanhos corporais.

Os dentículos dérmicos possuem ornamentação em quase toda a sua superfície dorsal. Esta é uma condição intermediária para este caráter, visto que o estado plesiomórfico é a presença parcial de ornamentação (como em *Hemigaleus microstoma* e *Carcharhinus acronotus*), e o estado apomórfico é a completa ornamentação de sua superfície dorsal (como em *S. tudes*, *S. tiburo*, *S. media* e *E. blochii*).

As indentações laterais estão presentes apenas entre os Sphyrnidae, e, particularmente, neste clado.

6.5.3.6 Nó F

O nó F (formado pelo clado *Sphyrna tudes* + *Eusphyra blochii*) é suportado por 2 sinapomorfias: presença de canais pré-nasais (caráter 18) e prolongamento curto da ponta central dos dentículos dérmicos cefálicos caráter 30).

6.5.3.7 Nó G

O nó G (formado pelo clado *Sphyrna lewini* + *S. zygaena*) é suportado por 2 sinapomorfias: asas rostrais quadradas (caráter 3), sulcos pré-orbitais presentes (caráter 8).

O formato quadrado das asas rostrais é um estado derivado para este caráter, sendo uma apomorfia para *S. lewini* dentro da família Sphyrnidae e não aplicável em *S. zygaena* devido à ausência de asa rostral nesta espécie.

A ausência de sulcos pré-orbitais é uma característica primitiva entre os Sphyrnidae, não aplicável para os grupos externos (ver caracteres comentados). O surgimento dos sulcos pré-orbitais ocorre neste nó, sendo portanto homológo no clado formado por (*S. lewini* + *S. zygaena*).

6.5.4 Sub-gêneros Sphyrna, Platysqualus e Eusphyra

Entre os 3 sub-gêneros sugeridos por GILBERT (1967), *Platysqualus* e *Eusphyra* apresentaram-se parafiléticos. Apenas o sub-gênero *Sphyrna* manteve-se monofilético,

compreendendo *S. mokarran* em posição basal em relação ao clado (*S. lewini* + *S. zygaena*), considerando *S. couardi* (incluído pelo autor) como sinônimo de *S. lewini* (ver descrição desta espécie). Entretanto, o clado é suportado por estados de caracteres distintos do proposto por GILBERT (1967) (i.e. diâmetro horizontal da órbita maior do que a distância de sua margem anterior à abertura nasal, e grande tamanho corporal máximo). Embora sejam caracteres de estados subjetivos, este clado de fato compreende as espécies de Sphyrnidae que atingem os maiores comprimentos corporais na família, além de serem tipicamente cosmopolitas e migratórias, ao passo que as demais espécies são mais restritas em suas áreas de ocorrência.

Isto sugere que a classificação em sub-gêneros dentro da família Sphyrnidae como proposta por GILBERT (1967) e corroborada na super-árvore de CAVALCANTI (2007) é inconsistente.

6.5.5 Evolução de caracteres entre os Sphyrnidae: carateres não ambíguos

Com base nos caracteres não ambíguos obtidos na presente análise, foram realizadas ordenações e polarizações *a posteriori*, de modo a verificar suas respectivas séries de transformação dentro da família Sphyrnidae:

Asas rostrais (caráter 2): A) proeminentes → B) vestigiais (*S. zygaena*).

Formato das asas rostrais (caráter 3): A) triangular → B) quadrada (*S. lewini*).

Porém ambíguo na análise devido ao *missing data* em alguns táxons do grupo externo. Lobo distal do processo pré-orbital (caráter 5): A) ausente \rightarrow B) presente (nó B).

Porém ambíguo se considerarmos os táxons do grupo externo.

Prolongamento do lobo distal do processo pré-orbital (caráter 6): A) curto → B) expandido (nó B).

Comprimento dos processos pré-orbitais (caráter 7): A) curtos → B) proeminentes (nó E). Sulcos pré-orbitais (caráter 8): A) ausentes → B) presentes (nó G).

Posição das aberturas nasais (caráter 9): A) sobre a extremidade distal dos sacos nasais \rightarrow B) distante da extremidade distal dos sacos nasais (*E. blochii*).

Afilamento na extremidade da asa olfativa (caráter 12): A) ausente \rightarrow B) presente (*E. blochii*).

Articulação entre o processo pós-orbital e a região lateral do crânio (caráter 13): A) presente
→ B) ausente (*E. blochii*).

Fissura na ponte posterior (caráter 14): A) ausente → B) presente (*E. blochii*).

Formato da margem anterior do rostro (caráter 15): A) côncava → B) reta (nó D).

Exposição dos sacos nasais (caráter 16): A) cobertos → B) expostos (*E. blochii*).

Extensão da extremidade medial dos sacos nasais (caráter 17): A) até a altura da asa rostral (preenchendo toda a cartilagem olfativa) \rightarrow B) entre a asa olfativa e a asa rostral (preenchendo quase toda a cartilagem olfativa) (*S. mokarran*) \rightarrow C) até a altura da asa olfativa (preenchendo menos da metade da cartilagem olfativa) (clado G).

Canais pré-nasais (caráter 18): A) ocultos → B) aparentes (clado F)

Sulco proeminente na sub-região rostral ímpar de poros sensoriais da RVC (caráter 20): A) ausente → B) presente (*S. tudes*).

Região nasal de poros sensoriais na RVC (caráter 22): A) individualizada → B) coalescente a outra região (clado C).

Sub-região bucal interna anterior de poros da RVC (caráter 23): A) presente → B) ausente (*E. blochii*) Número de sub-regiões pares infra-orbitais de poros sensoriais da RVC (caráter 24):
A) três → B) duas (*S. tudes*)

Indentação medial (caráter 32): A) ausente \rightarrow B) presente (nó D, com reversão em S. *zygaena*)

Indentação lateral (caráter 33): A) ausente → B) presente (nó D)

Sulco nasal interno (caráter 34): A) ausente → B) presente (*E. blochii*)

Cefalofólio (caráter 36): A) ausente → B) presente (nó B)

6.5.6 Comparações com outras hipóteses filogenéticas

Os resultados da análise filogenética do presente estudo não corroboram a hipótese sugerida por COMPAGNO (1988) sob diversos aspectos. Os caracteres e seus estados não foram testados à luz da sistemática filogenética, o que torna duvidosa a sustentação dos clados propostos e suas relações. O autor cita a dentição do tipo *Heterodontus* com dentes molariformes posteriores para sustentar o subgênero *Platysqualus*, que, em sua própria hipótese, é parafilético. Este caráter ocorre em diversos outros taxons de outras famílias, o valor sinapomórfico do mesmo para sustentar este sub-gênero. Além disso, o autor considera

S. corona e *S. tudes* como duas espécies diferentes e em posições bem distintas na topologia da árvore, enquanto o presente estudo apresentou caracteres morfológicos suficientes para colocar estas duas espécies em sinonómia.

As demais espécies de Sphyrnidae (i.e. *S. mokarran*, *S. zygaena*, *S. lewini* e *E. blochii*) aparecem como mais derivados e em uma politomia. Esta condição não foi obtida em minhas análises, com estas espécies aparecendo, a princípio, de forma bem resolvida.

O posicionamento de *E. blochii* em posição mais derivada, e de *S. tiburo* mais basal ocorre também na proposta de COMPAGNO (1988). A proposta de GILBERT (1967) coloca *E. blochi* na base dos Sphyrnidae de forma arbitrária. O clado composto por [(*S. mokarran* + (*S. lewini* + *S. zygaena*)] aparece mais derivado do *E. blochii* e basal em relação às demais espécies de Sphyrnidae. Este autor também considera *S. corona* e *S. tudes* como espécies diferentes, além de 2 sub-espécies de *S. tiburo* (i.e. *S. tiburo tiburo* e *S. tiburo vespertina*), que são sinônimas. Se considerarmos as devidas sinonímias propostas pelo presente estudo, *S. tiburo* seria a espécie mais basal entre os *Platysqualus (sensu* Gilbert 1967), e *S. media* e *S. tudes* como seria e *S. tudes* como filéticos e mais derivados entre todos os Sphyrnidae.

A proposta de GILBERT (1967) é ainda mais divergente quando comparados aos resultados obtidos através da sistemática filogenética. Aos serem testados os caracteres propostos em sua matriz, as 55 árvores obtidas apresentaram uma resolução insuficiente para a família. Dessa forma, 4 análises de consenso foram utilizadas, cada uma com critérios distintos. Os resultados de *Strictus* e *Semi-strictus consensus* recuperaram, ainda que internamente politômico, o grupo formado por *S. tiburo, S. media, S. corona* e *S. tudes* corroborando em parte a relação proposta sem testes sistemáticos. Já a análise de *Majority-rule consensus* também recupera o grupo formado por *S. mokarran, S. zygaena* e *S. lewini* (considerando *S. couardi* sinônimo de *S. lewini*). A análise de *Adams consensus* recupera o mesmo grupo adicionando, ainda, *E. blochii*.

Os resultados obtidos nos 4 consensos trazem muitas politomias e não resolvem as relações internas da família. Entretanto, recuperam certos grupos sugeridos pelo autor.

Diversos trabalhos em literatura sobre os Sphyrnidae não utilizam os holótipos e demais exemplares-tipo em suas observações, fazendo com que a taxonomia da família permaneça comprometida. *S. couardi*, por exemplo, é amplamente considerada como espécie válida para vários autores (CADENAT & BLANCHE, 1950; SADOVSKY, 1967; COMPAGNO, 2001; KAJIURA, 2001; MELLO, 2009). Entretanto, não há espécie-tipo registrada em coleção científica nem revisão da espécie.

É possível que as hipóteses filogenéticas para a família Sphyrnidae tenham seus resultados modificados em função da revisão morfológica taxonômica da família. Ao considerar novas fontes de dados, à partir do sistema sensorial e anatomia craniana, algumas espécies poderão entrar em sinonímia ou, ainda, termos algumas sinonímias desfeitas para revalidar espécies já descritas.

Para tentar resolver a filogenia dos Sphyrnidae, CAVALCANTI (2007) (Figura 37F) propôs a junção de todos os cladogramas citados para formar um único, denominado "superárvore", que representa uma filogenia composta.

Primeiramente, é importante lembrar que qualquer resultado em sistemática filogenética representa uma hipótese para explicar a história evolutiva de grupos de organismos. Dessa forma, o termo "super árvore" não deveria ser aplicado quando se estuda a filogenia de um grupo, uma vez que o termo sugere um sub-julgamento perante outras hipóteses. O termo "super-árvore" sugere que a árvore obtida estaria acima de qualquer outra possibilidade.

Uma filogenia composta resulta em uma árvore derivada da análise incluindo matrizes de dados morfológicos e moleculares, seguindo o princípio de que estes dados podem ser utilizados conjuntamente em uma análise de parcimônia (SANDERSON *et al.*, 1998; BENINDA-EMONDS *et al.*, 2002; CAVALCANTI, 2007). Entretanto, matrizes de dados moleculares e morfológicos são comumente muito distintas, não apenas em relação à natureza dos caracteres analisados, mas também em relação ao número de características utilizadas. Além disso, o processo utilizado para construir a "super árvore" não requer que todas as espécies na análise filogenética estejam presentes em todas as matrizes (moleculares ou morfológicas), fazendo com que informações importantes sejam omitidas no resultado.

Isto significa que se, por alguma razão, os cladogramas existentes não incluírem quaisquer táxons, estes também não estarão presentes na "super-árvore", representando, assim, uma ausência importante de informações evolutivas. Na "super-árvore" proposta por CAVALCANTI (2007), isto ocorre, considerando a ausência de *S. corona* nos resultados de análise filogenética. Tais resultados refletem de forma inadequada a história evolutiva de grupos de organismos. Assim, a construção de uma "super árvore" para analisar a filogenia dos Sphyrnidae constitui uma desvantagem, ao contrário do proposto por CAVALCANTI (2007). Além disso, se árvores inconsistentes são utilizadas na construção da "super árvore", conseqüentemente o resultado final também será inconsistente utilizando esta metodologia.

Este procedimento tem como vantagem não requerer que todos os cladogramas utilizados dividam os mesmos táxons. A combinação de diferentes informações filogenéticas

existentes em literatura é possível através da "super árvore". Métodos que apresentam problemas na matriz, referentes às características (i.e., ausência de caracteres homólogos e tipos de dados incompatíveis) poderiam ser resolvidos. O método da "super-árvore" é capaz de sintetizar os resultados de estudos distintos em filogenias mais compreensivas e de larga escala, as quais são úteis em estudos comparativos e macro-evolutivos, representando passos maiores em direção à construção da Árvore da Vida (SOLTIS & SOLTIS, 2001; BININDA-EMONDS *et al.*, 2002; PAGE, 2004; CAVALCANTI, 2007).

Muitos estudos considerando "super-árvores" referem-se a de mamíferos, sendo poucas com "peixes" (MANK *et al.*, 2005; CAVALCANTI, 2007). Estes estudos têm sugerido diferentes hipóteses de relações filogenéticas para vários táxons, e sugerem estratégias para amostragem de táxons, tanto para futuras construções de "super -árvores" como para discussões acerca da escolha de grupos externos em análises cladísticas (SANDERSON *et al.* 1993).

Entre as hipóteses apresentadas por CAVALCANTI (2007), a árvore escolhida para representar a filogenia dos Sphyrnidae é a que apresenta o maior número de passos e índice de retenção (0,8736) e um dos menores índices de consistência (0,6910). Isto significa que a hipótese filogenética mais consistente para a família, de acordo com este trabalho, seria representada pelo cladograma com o maior número de homoplasias e menor número de apomorfias. Entretanto, o maior índice de retenção indica haver um maior número de sinapomorfias representadas no cladograma.

CAVALCANTI (2007) afirma ter obtido 8 árvores igualmente parcimoniosas, porém apresenta apenas uma. Os resultados com os menores números de passos evolutivos (33 e 34 passos) não foram apresentados, embora sugiram ser os mais parcimoniosos.

Comparada às árvores utilizadas na análise, a topologia da "super árvore" dos Sphyrnidae é similar à filogenia proposta por GILBERT (1967).

CAVALCANTI (2007) afirma que a árvore composta ou "super-árvore" representa a síntese de vários estudos independentes, e por isso poderia ser utilizada para suportar as hipóteses que colocam *Eusphyra* como um subgênero de *Sphyrna*.

Na análise de *Majority-rule consensus* de NAYLOR (1992), faltam *S. media*, *S. zygaena* e *E. blochii*, o que compromete estabelecer as relações internas da família. O grande número de espécies de diferentes gêneros de Carcharhinidae permite estabelecer melhor as relações desta família entre os demais Carcharhiniformes. Sem estes Sphyrnidae, o clado formado por *S. lewini*, *S. zygaena* e *S. mokarran* é mantido assim como no presente estudo, embora suas relações internas sejam diferentes.

Entre as propostas de LIM *et al.* (2010), nenhum clado é corroborado pelo presente estudo. Este trabalho utiliza 3 genes nucleares (i.e. Dlx2, Dlx1_intron e ITS2) e 3 genes mitocondriais (i.e. D-loop, Citb+COI e ND2).

7. CONCLUSÕES

Os principais resultados obtidos foram:

- A revisão anatômica das espécies viventes de Sphyrnidae fornece caracteres morfológicos suficientes para colocar Sphyrna couardi como sinônimo junior de S. lewini, e S. corona como sinônimo junior de S. tudes. Isto permite afirmar que a família Sphyrnidae passaria a ter 7 espécies nominais viventes. Tais sinonímias, junto com o levantamento de ocorrências para espécimes em coleções científicas, mostra que a distribuição de diversas espécies de Sphyrnidae atuais é mais ampla do que o aceito até o momento em literatura. Entretanto, este levantamento aponta para um engano em relação à ocorrência de S. tudes e S. tiburo para o Mediterrâneo. Possivelmente trata-se de um erro de registro ou identificação. Todos os novos caracteres anatômicos corroboram também a sinonímia entre S. nana e S. media.
- O sistema de poros sensoriais da superfície ventral do cefalofólio apresentou-se consistente para ser usado na identificação específica dos Sphyrnidae utilizando apenas o cefalofólio para tal. Isto já havia sido sugerido em literatura, porém a partir de caracteres ainda dúbios.

Com o aumento do espaço para o desenvolvimento do sistema sensorial, as espécies de Sphyrnidae passaram a apresentar padrões de distribuição conforme seus hábitos de vida. *S. tiburo* é a espécie que apresenta a maior concentração de poros sensoriais. Com a expansão do cefalofólio, as manchas de poros tenderam a se espalhar. Espécies mais migratórias (i.e. *S. lewini, S. zygaena* e *S. mokarran*) apresentam menos poros e em manchas mais espalhadas no cefalofólio.

A condição de dente tricuspidado, encontrada em 2 espécies de Sphyrnidae (i.e. S. tiburo e S. tudes) é um caráter plesiomórfico desconhecido, que é perdido secundariamente desde juvenis neonatos. Os forâmens da raiz, visualizados aqui pela

primeira vez, são um caráter comumente encontrado entre gêneros de Carcharhinidae como *Triaenodon*, *Negaprion*, *Rhizoprionodon* e *Loxodon*, o que seria esperado devido à íntima relação filogenética desta família com os Sphyrnidae. A descrição em diversas vistas destes dentes permite compará-los de forma mais completa aos registros fósseis.

Os dentículos dérmicos dos Sphyrnidae possuem diversas semelhanças com outras espécies de Carcharhinidae e Hemigaleidae. As espécies que possuem dentículos dérmicos anatomicamente mais aproximados aos Sphyrnidae são *Rhizoprionodon acutus* e *Carcharhinus dussumieri*. A presença de microestreuturas ornamentando os dentículos, quilhas na superfície dorsal e cúspides são caracteres plesiomórficos presente desde os Hemigaleidae. Entretanto, a ornamentação adquiriu condições derivadas entre os Sphyrnidae, as quais permitiram a identificação genérica quando comparados aos Carcharhinidae e Hemigaleidae utilizados.

Os caracteres observados indicam que a ornamentação dos dentículos dérmicos e formação das quilhas ocorreu na direção anteroposterior dos mesmos. Embora sejam estruturas com grandes possibilidades homoplásicas, devem ser consideradas por serem uma das poucas que podem fossilizar e fornecer indícios para a reconstrução do modo de vida e anatomia para a família.

- A presente análise filogenética não corrobora as existentes baseadas em morfologia, exceto ao manter o clado formado por *S. mokarran* + (*S. lewini* + *S. zygaena*) proposto por GILBERT (1967), alem de concordar que *S. tiburo* é o mais primitivo Sphyrnidae vivente, como proposto por COMPAGNO (1988). Entretanto, a presente análise é a primeira cujos caracteres foram revisados e testados à luz da sistemática filogenética. Além disso, trata-se da primeira análise envolvendo 3 gêneros de Carcharhinidae no grupo externo em diferentes configurações, de modo a testar as relações internas para a família Sphyrnidae.
- Os cladogramas obtidos também são diferentes daqueles existentes baseados em caracteres moleculares, onde nenhum clado foi semelhante. Além disso, os resultados deste estudo invertem a proposta dos cladogramas moleculares em relação à posição das espécies mais primitivas e mais derivadas.

Tanto as árvores de 4 tipos de consenso (i.e. *Strictus, Semi-strictus, Majority rule* e *Adams*) sustentaram os mesmos clados obtidos nos 3 cladogramas resultantes para cada configuração de grupo externo, com valor de *bootstrap* de 100% em todos os clados.

- Os *Rhizoprionodon acutus* posicionou-se como monofilético em relação aos Sphyrnidae com *C. acronotus* e *C. dussumieri* no grupo externo e com *N. brevirostris* no grupo externo. O gênero *Sphyrna* apresentou-se parafilético em todas as análises. Entre os sub-gêneros propostos por GILBERT (1967), COMPAGNO (1988) e MARTIN (1993), apenas *Sphyrna* manteve-se monofilético.
- A expansão lateral da cabeça para formar o cefalofólio ocorreu gradativamente, da forma menos expandida (*S. tiburo*) para a mais expandida (*E. blochii*). Contudo, o posicionamento de um Sphyrnidae com expansão intermediária do cefalofólio (i.e. *S. tudes*) como grupo-irmão de *E. blochii* sugere que esta expansão pode ter ocorrido duas vezes.
- Espécies de Sphyrnidae com maior porte (i.e. S. lewini, S. zygaena e S. mokarran) formam um clado, e espécies de menor porte (i.e. S. tiburo, S. media, S. tudes e E. blochii) são polifiléticas.

REFERÊNCIAS

ALEEV, Y.G. 1969. Function and gross morphology in fish, Jerusalem, Israel Program for Scientific Translation, 268 p.

ALFRED, E.R. 1961, The Javanese fishes described by Kuhl and van Hasselt. Bulletin of the Singapore National Museum, 30: 80 - 88, Pls. 3 - 8.

ALONCLE, H. 1966. A propos d'un caractère anatomique intéressant dans la détermination des Rajidae. Bulletin de LI`nstitute des Pêches Maritimes du Maroc, 14 : 42-50.

APPLEGATE, S.P. 1968. A survey of shark hard parts. p. 37 – 39. *In*: P.W. Gilbert, R.F. Mathewson, D.P. Rall (eds.). Sharks, Skates and Rays.

ATKINSON, C.J.L.; BOTTARO, M. 2006. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 86: 447 – 448.

BERG, L.S. 1940. Classification of fishes both recent and fossil. Trudy Zoologicheskogo Instituta Akademia Nauk, URSS, 2 (5): 87 – 517.

BININDA-EMONDS, O.R.P. 2004. The evolution of supertrees, Trends in Ecology and Evolution, 19: 315 – 322.

BLEEKER, P. 1863a. Atlas ichthyologique des Indes Orientales Néerlandaises, publié sous les auspices du Gouvernement Colonial Néerlandais. III. Cyprins. Müller, Amsterdam, 150 pp., pls. 102-144.

BLOCH, L. 1785. In: Naturgeschichte der ausländischen Fische. Teil I bis IX, Berlin.

_____. 1801. In: Systema Ichthyologiae. J.C. Schneider (ed.)., 1, p. 131, Berlin.

BUDKER, P. 1938. Les crypts sensorielles et les denticules cutanés des plagiostomes. Annals de LI nstitute Océanographic., 18 : 207 – 288.

CADENAT, J. 1950. Poissons du mer du Sénégal. Initiations Africaines 3, Institute Français D'Afrique Noire Franc. D'Afrique Noire, 345 (3) : 93 – 46.

CADENAT, J.; BLANCHE, J. 1981. Requins de Méditerranée et d'Atlantique (plus particulièrement de la côte occidentale d'Afrique), Faune tropicale, Paris, O.R.S.T.O.M., 21: 330 p.

CAIRA, J.N. 1985. An emendation of the generic diagnosis of *Phoreiobothrium Linton*, 1889 (Tetraphyllidea: Onchobothriidae) with detailed description of bothridia and hooks, Canadian Journal of Zoology, 63: 1199–1206.

CALENDINI, F.; MARTIN, J.-F. 2005. PaupUp v1.0.3.1. A free graphical frontend for Paup* Dos software.

CANTOR, T.E. 1837, Description of a New Species of Zygaena, Calcutta Medical and Physical Society. Quarterly. 1837: 315-320.

CAPETTA, H. 1987. Handbook of Paleoichthyology, Chondrichthyes II. Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii. Gustav Fischer Verlag (ed.), (3B), Stuttgart, Germany.

CAVALCANTI, M.J. 2007. A phylogenetic supertree of the hammerhead sharks (Carcharhiniformes: Sphyrnidae) Zoological Studies, 46(1): 6-11.

CHAPMAN, D.D.; GRUBER, S.H. 2002. A further observation of the prey-handling behavior of the great hammerhead shark Sphyrna mokarran: predation upon the spotted eagle ray *Aetobatus narinari*, Bulletin of Marine Science, 70: 947-952.

CHU, Y.T.; WEN, M.C. 1979. Monograph of fishes of China: a study of the lateral-line canals system and that of Lorenzini ampullae and tubules of elasmobranchiate fishes of China, in: Science and Technology Press, Shanghai, 2: 132 p.

COMPAGNO, L.J.V. 1970. Sharks of the Order Carcharhiniformes, New Jersey, Princeton University Press, 467p.

_____. 1973. Interrelationships of living elasmobranchs. Zoological Journal of the Linnean Society, **53** (1): 15 - 61.

_____. 1977. Phyletic relationships of living sharks and rays. American Zoologist, **17:** 303 – 322.

_____. 1988, Sharks of the order Carcharhiniformes, Princeton, NJ: Princeton University Press.

_____. 1999. Checklist of living elasmobranches. *In*: W.C. Hamlett (Ed.), Sharks, skates, and rays. The biology of elasmobranchs fishes. The John Hopkins University Press, Baltimore: 471 – 498.

CUVIER, G.L.C.F.D. 1817. In La règne animal, distribué après son organisation, pour servir de base à l'histoire naturelle des animaux et d'introduction à l'anatomie comparée. Ed. 1, vol. 2, xviii, 532 pp.

_____. 2001. Sharks of the world: An annotated and illustrated catalogue of sharks species known to date, 2. Order Carcharhiniformes – Ground sharks. *In*: FAO species catalogue for fishery purposes, 2 (2): 538 – 554.

CUVIER, G. ; VALENCIENNES, A. 1833. Histoire naturelle des poissons. Tome neuvième. Suite du livre neuvième. Des Scombéroïdes. Histoire naturelle des poissons. v. 9: i-xxix + 3 pp. + 1-512, Pls. 246-279.

_____. Histoire naturelle des poissons. Tome douzième. Suite du livre quatorzième. Gobioïdes. Livre quinzième. Acanthoptérygiens à pectorales pédiculées. Histoire naturelle des poissons. v. 12: i-xxiv + 1-507 + 1 p., Pls. 344-368, 1837.

DEYNAT, P.P.; SÉRET, B.B. Le revetement cutane des raies (Chondrichthyes, Elasmobranchii, Batoidea), I, Morphologie et arrangement des denticules cutads, Annales des Sciences Naturelles Zoology 17 (2) (1996) 65-83.

DEYNAT, P.P. 1998. Le revetement cutan des raies (Chondrichthyes, Elasmobranchii, Batoidea). II. Morphologie et arrangement des tubercules cutanks. Annales des Sciences Nar'urelles, 3-4: 155 - 172.

_____. 2005a. New data on the systematics and interrelationships of sawfishes (Elasmobranchii, Batoidea, Pristiformes). Journal of Fish Biology, 66: 1447 – 1458.

_____. 2005b. Characteristics of the dermal covering in Platyrhinidae (Chondrichthyes, Rhinobatiformes). Biociências, Porto Alegre, 1 (13): 75 – 84.

DINGERKUS, G. 1986. Interrelationships of orectolobiform sharks (Chondrichthyes: Selachii). In: T. Uyeno, R. Arai, T. Taniuchi, K. Matsuura, eds. Indo-Pacific fish biology. Proceedings of the Second International Conference on Indo-Pacific Fishes. Tokyo: Ichthyological Society of Japan: 227-245.

DONOGHUE, P.C.J. 2002. Evolution of development of the vertebrate dermal and oral skeletons: unraveling concepts, regulatory theories and homologies. Paleontology, 28: 474 – 507.

DOSAY-AKBULUT, M. 2008. The phylogenetic relationship within the genus *Carcharhinus*, Comptes Rendus de l'Academie de Sciences, Biologies, 331: 500 – 509.

DOTTERWEICH, H. 1931. Bau und Funktion der Lorenzinischen Ampullen. Zool. Jhb. Abt. Alg. Zool. Physiol. Tiere, 50: 348 – 418.

DUNCAN, K.M.; MARTIN, A.P.; BOWEN, B.W.; DE COUET, H.G. 2006. Global phylogeography of the scalloped hammerhead shark (*Sphyrna lewini*). Molecular Ecology, 15: 2239 – 2251.

ESCHMEYER, W.N.; FRICKE, R. (Eds.), Catalog of Fishes electronic version (15th January-2010), http://research.calacademy.org/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp.

FISHELSON, L.; BARANES, A. 1998. Distribution, morphology and cytology pf Ampullae of Lorenzini in the Oman shark, *Iago omanensis* (Triakidae, from the Gulf of Aqaba, Red Sea. The Anatomical Record, 251: 417 – 430.

FRASER-BRUNNER, A. 1950. A synopsis of the hammerhead sharks (*Sphyrna*), with description of a new species. Records of the Australian Museum, 3(22): 213 - 219.

FRAZZETTA, T.H.; PRANGE, C.D. 1987. Movements of cephalic components during feeding in some requiem sharks (Carcharhiniformes: Carcharhinidae). Copeia, 4: 979-993.

FREITAS, R.; ZHANG, G.J.; ALBERT, J.S.; EVANS, D.H.; COHN, M.J., 2006. Developmental origin of shark electrosensory organs, Evolution and Development, 8(1): 74–80.

GARMAN, S. 1913. The Plagiostomi (sharks, skates and rays). Memoirs of the Museum of Comparative Zoology, 36: 1-578, 77 pl.

GILBERT, C.R. 1967. A revision of the hammerhead sharks (family Sphyrnidae), Proceedings of the United States National Museum, 119 (3539): 1–88.

GILL, T.N. 1862. Analytical synopsis of the order Squali, and revision of the nomenclature of the genera. Annals of the Lyceum of Natural History of New York, 7: pp. 367-413.

_____. 1872. Arrangement of the families of fishes, or classes pisces, Marsipobranchii, and Leptocardii. Smithsonian Miscellaneous Collections, 247: 1-49 + i-xlvi.

GOMES, U.L. ; PARAGÓ, C. 2005; A utilização da distribuição dos poros de canais de muco e da coloração ventral como caracteres taxonômicos em Riorajini (Chondrichthyes, Batoidea, Rajidae), Biociências, Porto Alegre, 13 (1): 55-62.

GRAVENDEEL, R., NEER W.V., BRINKHUIZEN, D. 2002. An identification key for dermal denticles of Rajidae from the North Sea. International Journal of Osteoarchaeology, 12: 420-441.

GRIFFITH, E., SMITH, C.H., 1834, The class Pisces, arranged by the Baron Cuvier, with supplementary additions, by Edward Griffith. *In*: Cuvier, Animal Kingdom, 10: 640, pl. 50.

HASLER, A.D. 1957. The sense organs: olfactory and gustatory senses of fishes. *In*: M.F.Brown (Ed.), The physiology of fishes, 2, New York, Academic Press: 187-209.

HEILIGENBERG, W. 1993. Electrosensation. *In*: D.H. Evans (ed.). The physiology of fishes. CRC Press, Boca Raton, pp. 137 – 160.

HENNIG, W., 1966. Phylogenetic Systematics. University of Illinois Press. Urbana, Illinois, 263 pp.

HUMAN, B.A.; OWEN, E.P.; COMPAGNO, L.J.V.; HARLEY, E.H. 2006. Molecular Phylogenetics and Evolution, 39: 384 – 391.

IGLÉSIAS, S.P.; LECOINTRE, G.; SELLOS, D.Y. 2005. Extensive paraphylies within sharks of the order Carcharhiniformes inferred from nuclear and mitochondrial genes. Molecular Phylogenetics and Evolution, 34: 569–583.

JOHANSON, Z.; SMITH, M.S.; JOSS, J.M.P. 2007. Early scale development in Heterodontus (Heterodontiformes; Chondrichthyes): a novel chondrichthyan scale pattern. Acta Zoologica (Stockholm), 88: 249 – 256.

JOHNSEN, S.; LOHMANN, K.J. 2005. The physics and neurobiology of magnetoreception, Nature Reviews, 6: 703 - 712.

JORDAN, F.R. 1923. A classification of fishes, including families and genera as far as known. Stanford University Publications Biological Sciences, 2 (3): 77 - 243 + i-x.

KAJIURA, S.M. 2001. Head morphology and electrosensory pore distribution of carcharhinid and sphyrnid sharks, Environmental Biology of Fishes, 61: 125–133.

KAJIURA, S.M.; HOLLAND, K.N. 2002. Electroreception in juvenile scalloped hammerhead and sandbar sharks, The Journal of Experimental Biology, 205: 3609–3621.

KAJIURA, S.M.; TYMINSKI, J.P.; FORNI, J.B.; SUMMERS, A.P. 2005. The sexually dimorphic cephalophoil of bonnethead sharks, Sphyrna tiburo, Biological Bulletin, 209: 1–5.

KALJMIN, A.J. 1966. Electro-perception in sharks and rays. Nature, 212: 1232 - 1233.

KENT, G.C., 1992. p. 599, *In*: Comparative anatomy of the vertebrates. St. Louis: Mosby Year Book.

KESSING, B.K.; MARTIN, A.P.; CROOM, H.; McMILLAN, W.O.; ROMANO, S. 1991. The Simple Fool's Guide to PCR. University of Hawaii Special Publication.

KOTTELAT, M. 1986. Nomenclatural status of the fish names created by J.C. van Hasselt (1823) and some Cobitoid genera. Japanese Journal of Ichthyology, 4 (33): 368 – 375.

KYLE, H.M. 1926. The biology of fishes. London: Sidgwick and Jackson (eds.).

LACEPÈDE, B. G. E. 1798. Histoire naturelle des poissons. v. 1: 1-8 + i-cxlvii + 1-532, Pls. 1-25, 1 table. [Publication date: Hureau & Monod 1973, v. 2:323

LANG, A.W.; MOTTA, P.; HIDALGO, P.; WESTCOTT. 2008. Bristled shark skin: a microgeometry for boundary layer control?. Bioinspiration & Biomimetics, 3: 1-9.

LAVERY, S. 1992. Electrophoretic analysis of phylogenetic relationships among Australian carcharhinid sharks, Australian Journal of Marine and Freshwater Research, 43: 97 – 108.

LEIDNER, A.; THIES, D. 1999. Placoid scales and oral teeth of Late Jurassic elasmobranchs from Europe. *In*: Mesozoic Fishes 2: Systematics and fossil record. G. Arratia; H.-P. Schultze (eds.). Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, Germany: pp. 29 – 40.

LIM, D.D.; MOTTA, P.; MARA, K.; MARTIN, A.P. 2010. Phylogeny of hammerhead sharks (Family Sphyrnidae) inferred from mitochondrial and nuclear genes. Molecular Phylogenetics and Evolution, 55: 572-579.

LINNAEUS, C., 1758, Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Tomus I. Editio decima, reformata. Holmiae. Systema Naturae, 1, Ed. X: 234 p.

LÓPEZ, J.A.; RYBURN, J.A.; FEDRIGO, O.; NAYLOR, G.J.P. 2006. Phylogeny of sharks of the family Triakidae (Carcharhiniformes) and its implications for the evolution of carcharhiniform placental viviparity, Molecular Phylogenetics and Evolution, 40: 50 – 60.

MARTIN, A.P., 1992. PhD Dissertation. University of Hawaii, Honolulu, HI.

MARTIN, A.P., NAYLOR, G.J.P., PALUMBI, S.R., 1992. Rates of mitochondrial DNA evolution in sharks are slow compared with mammals. Nature, 357: 153-155.

MARTIN, A. 1993. Hammerhead shark origins, Nature, 364: 494.

MARUSKA, K.P. 2001. Morphology of the mechanosensory lateral line system in elasmobranch fishes: ecological and behavioral considerations, Environmental Biology of Fishes, 60: 47 - 75.

McEACHRAN, J.D.; SÉRET, B. 1987. Allocation of the name *Sphyrna tudes* (Valenciennes, 1822) and the status of the nominal species *Sphyrna couardi* Cadenat, 1951 (Chondrichthyes, Sphyrnidae). Cybium, 1 (11): 39 – 46.

MELLO, W.C. 2009. The electrosensorial pore system of the cephalofoil in the four most common species of hammerhead shark (Elasmobranchii: Sphyrnidae) from the Southwestern Atlantic. Comptes Rendus Biologies, 332 (4): 404 - 412.

MUSICK, J.A.; HARBIN, M.M.; COMPAGNO, L.J.V. 2004. Historical zoogeography of the Selachii: Biology of sharks and their relatives. *In*: CRC Press LLC.

NAKAYA, K. 1995. Hydrodinamic function of the head in the hammerhead sharks (Elasmobranchii: Sphyrnidae), Copeia, 2: 330–336.
NAYLOR, G.J.P. 1992. The phylogenetic relationships among requiem and hammerhead sharks: inferring phylogeny when thousands of equally most parsimonious trees result, Cladistics, 8: 295–318.

NAYLOR, G.J.P.; RYBURN, J.A.; FEDRIGO, O.; LOPEZ, A. 2005. Phylogenetic relationships among the major lineages of modern elasmobranchs. *In*: Reproductive biology and phylogeny of Chondrichthyes.

NICKEL, E.; FUCHS, S. 1974. Organization and ultrastructure of mechanoreceptors (Savi vesicles) in the elasmobranch *Torpedo*. Journal of Neurocitology. 3: 161 – 177.

PAEPKE, H.J. & SCHMIDT, K. 1988. *In: Kritischer Katalog der Typen der Fischsammlung des Zoologischen Museums Berlin*. Teil 2: Agnatha, Chondrichthyes. Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum. Berlin, 64 (1): pp. 155-189.

PAGE, R.D.M. 2001. NDE: NEXUS data editor for Windows. http://taxonomy.zoology.gla.ac.uk/rod/NDE/nde.html.

PANK, M.; STANHOPE, M.; NATANSON, L.; KOHLER, N.,; SHIVJI, M. 2001. Rapid and simultaneous identification of body parts from the morphologically similar sharks Carcharhinus obscurus and Carcharhinus plumbeus (Carcharhinidae) using multiplex PCR. Marine Biotechnology, 3 (3), 231–240.

PEACH, M.B. 2003a. Inter- and intraspecific variation in the distribution and number of pit organs (free neuromasts) of sharks and rays. Journal of Morphology, 256: 89 – 102.

PEACH, M.B.; MARSHALL, N.J. 2009. The comparative morphology of pit organs in Elasmobranchs. Journal of Morphology, 270: 688 – 701.

QUATTRO, J.M.; DRIGGERS, W.B. Driggers *et al.* 2005. Evidence of cryptic speciation within hammerhead sharks (genus *Sphyrna*), Marine Biology, 148: 1143 – 1155.

RAFINESQUE, C.S. 1810, Indice d'ittiologia siciliana: ossia, catalogo metodico dei nomi latini, italiani, e siciliani dei pesci, che si rinvengono in Sicilia disposti secondo un metodo naturale e seguito da un appendice che contiene la descrizione de alcuni nuovi pesci sicilian, 70pp., 2 pls.

RASCHI, W. 1978. Notes on the gross functional morphology of the ampullary system in two similar species of skates, *Raja erinacea* e *R. ocellata*. Copeia, New York, 1: 48 - 53.

_____. 1986. A morphological analysis of the ampullae of Lorenzini in selected skates (Pisces, Rajoidei). Journal of Morphology, 189: 225 – 247.

RASCHI, W.; TABIT, C. 1992. Trunk neural crest has skeletogenic potential. Current Biology, 12: 767 – 771.

REGAN, C.T. 1906. A classification of the Selachian fishes. Proceedings of the Zoological Society of London, 1906 : 722 – 758.

REIF, W.-E. 1980a. Development of dentition and dermal skeleton in embryonic *Scyliorhinus canicula*. Journal of Morphology, 166: 275 – 288.

_____. 1980b. A model of morphogenic processes in the dermal skeleton of elasmobranchs. Neues Fahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen, 159: 339 – 359.

RISSO, A. 1810. Ichthyologie de Nice, ou histoire naturelle des Alpes Maritimes. Paris, xvii, 388pp., 16 pls.

RÜPPEL, W.P.E.S., 1835, Neue Wirbelthiere zu der Fauna von Abyssinien gehörig. Fische des Rothen Meeres. Frankfurt-am-Main, 1-148, Pls. 1-28.

RUSSEL, P. 1823. Descriptions and figures of 200 fishes collected in Vizagapatam on the coast of Coromandel, 1, p. 8, pl. XII, Londres.

SADOWSKY, V. 1965. The hammerhead sharks of the Littoral Zone of São Paulo, Brazil, with description of a new species, Bulletin of Marine Science., 15(1): 1–12.

SANDERSON, M.J.; PURVIS, A.; HENZE, C. 1998. Phylogenetic supertrees: assembling the trees of life, Trends in Ecology and Evolution, 13: 105 – 109.

SAYLES, L.P.; HERSHKOWITZ, S.G. 1937. Placoid scale types and their distribution in *Squalus acanthias*. Biological Bulletin, 1, 51-66.

SAVI, P. 1844. Etudes anatomiques sur le systeme nerveux et l'organe electrique de la *Torpedille*. Pp. 272 – 348. *In* : C. Matteicci (ed.). Traite des phenomenes electrophysiologiques des animaux, chez L. Mechelsen, Paris.

SCHELLART, N.A., WUBBELS, R.J. 1998. The auditory and mechanosensory lateral line system, in: D.H. Evans (Ed.), The Physiology of Fishes, CRC Press, Boca Raton: 283 – 312.

SERENO, P. 2007. Logical basis for morphological characters in phylogenetics. Cladistics, 23: 565–587.

SÉRET, B.; MCEACHRAN, J. D. 1986. Catalogue critique des types de Poissons du Muséum national d'Histoire naturelle. (Suite) Poissons Batoïdes (Chondrichthyes, Elasmobranchii, Batoidea). Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle, Ser. 4, Section A: Zoologie Biologie et Ecologie Animales, 4 (8) Suppl.: 3 - 50.

SHIMADA, K. 2002. Dental homologies in lamniform sharks (Chondrichthyes: Elasmobranchii). Journal of Morphology, 251: 38 – 72.

SHIMADA, K. 2005. Phylogeny of lamniform sharks (Chondrichthyes: Elasmobranchii) and the contribution of dental characters to lamniform systematics. Paleontological Research, 1 (9): 55 - 72.

SHIRAI, S. 1996. Phylogenetic interrelationships of Neoselachian (Chondrichthyes: Euselachii). *In*: M.L.J. Stiassny, L.R. Parenti, G.D. Johnson, eds, Interrelationships of fishes, New York: Academic Press: 9 – 34.

SPRINGER, S. 1940a, Three new sharks of the genus Sphyrna from the Pacific coast of tropical America, Stanford Ichthyological Bulletin, 1 (5): 161-169.

_____. 1941, A new species of hammerhead shark of the genus Sphyrna, Proceedings of the Florida Academy of Sciences, 5: 46-52, 6 figs., 1pl.

_____. 1944. *Sphyrna bigelowi*, a new hammerhead shark from off the Atlantic coast of South America, with notes on *Sphyrna mokarran* from New South Wales. Journ. Washington Acad. Sci., 34: 274 – 276.

_____. 1964. A revision of the carcharhinid shark genera *Scoliodon*, *Loxodon* and *Rhizoprionodon*. Proceedings of the United States National Museum, 3493 (115): 559 – 632.

SPRINGER, V.G.; GARRICK, J.A.F. 1964. A survey of vertebral numbers in sharks. Proceedings of the United States National Museum, 3496 (116): 73 – 96.

STOCK, D.W. 2005. The Dlx gene complement of the leopard shark, Triakis semifasciata, resembles that of mammals: implications for genomic and morphological evolution of jawed vertebrates. Genetics, 169 (2): 807–817.

STRONG JR., W.R.; SNELSON JR., F.F; GRUBER, S.H. 1990. Hammerhead shark predation on stingrays: an observation of prey handling by Sphyrna mokarran, Copeia, 3: 836 - 840.

SWAINSON, W. 1838, 1839. The natural history and classification of fishes, amphibians and reptiles or monocardian animals, 1838 (2): 1-452, 135 figs.

SWOFFORD, D.L. 2000. PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and other methods). Version 4. Sinauer Associates, Sinderland, Massachusetts.

TALWAR, P.K.; JHINGRAN, A.G. 1991. *In*: Inland fishes of India and adjacent countries, Oxford & IBH Publishing Co., New Delhi, Bombay, Calcutta, 1.

TESTER, A.L. 1963. Olfaction, gustation and the common chemical sense in shark. *In*: P.W. Gilbert (Ed.), Sharks and survival, Boston, D.C. Health and Company, 255p.

TESTER, A.L.; NELSON, G.J., 1967. Free neuromasts (pit organs) in sharks. *In*: P.W. Gilbert, R.F. Mathewson, D.P. Randall (eds.). Sharks, Skates and Rays, Baltimore: The John Hopkins Press: 503 – 531.

TORTONESE, E. 1949. Studi Sui Plagiostomi: I – Allune considerazioni biomorfologiche sulla famiglia Sphyrnidae, Bolletino dell'Instituto e Museo di Zoologia dell'Università di Torino, 2 (2): 1-39.

TRICAS, T. 2001. The neuroecology pf the elasmobranch electrosensory world: why peripheral morphology shapes behavior. Environmental Biology of fishes, 60: 77-92.

TRONSON, K.S.; SIMANEK, D.E. 1977. Body form and locomotion in sharks, American Zoologist, 17: 343 – 354.

VALENCIENNES, A. 1822, Sur le sous-genre marteau, *Zygaena. In* : Mémoires du Muséum d'Histoire Naturelle, 9, pp. 222-228, 2pls.

VAN HASSELT, J.C. 1823a. Uittreksel uit een' brief van der Heen J.C. van Hasselt, aan der Heer C.J. Temminck, geschreven uit Tjecande, Residentie Bantam, den 29sten December 1822. Algemeene Konst- en Letter-Bode, voor het jaar 1823, 1 (20): 315 – 317.

VETH, H.J., 1879. Overzicht van hetgeen, in het bijzonder door Nederland, gedaan is voor de kennis der fauna van Nederlandsch Indië. Thesis, Leiden: viii, 1-204.

VON BONDE, C. 1933. Contributions to the morphology of Elasmobranchii, I: The craniology and neurology of a hammerhead shark Sphyrna (Cestracion) zygaena (Linnaeus), Journal of Comparative Neurology, 58 (2): 377-403.

VON DER EMDE, G. 1992. Electroreception, in: D.H. Evans (Ed.), The Physiology of Fishes, CRC Press, Boca Raton: 313–343.

WHITE, E.G., 1937. Interrelationships of the Elasmobranchs with a key to the Order Gálea. Bulletin of the American Museum of Natural History, 74 (art. 2): 25 - 138.

WINCHELL, C.J.; MARTIN, A.P.; MALLATT, J. 2004. Phylogeny of elasmobranchs based on LSU and SSU ribosomal RNA genes. Molecular Phylogenetics and Evolution, 31: 214–224.

WUERINGER, B.E.; TIBBETTS, I.R. 2008. Comparison of the lateral line and ampullary systems of two species of shovelnose ray. Reviews in Fish Biology and Fisheries, 18: 47 - 64.

YOUNG, J.Z. 1962. The life of vertebrates, ed. 2 (15), 80xford University Press. 20pp

ANEXO 1: RADIOGRAFIAS



Figura 78: Radiografia do cefalofólio de *Sphyrna zygaena*, DBAV.UERJ 909, juvenil do Rio de Janeiro (Brasil), sexo indeterminado.



Figura 79: Radiografia do cefalofólio de Sphyrna lewini, USNM 207004, juvenil fêmea.



Figura 80: Radiografia do cefalofólio de *Sphyrna lewini*, USNM 203101, juvenil macho de Madagascar.



Figura 81: Radiografia do cefalofólio de *Sphyrna lewini*, USNM 170557, juvenil macho das Filipinas.



Figura 82: Radiografia do cefalofólio de *Sphyrna lewini*, USNM 108452, macho adulto da Flórida. Parátipo de *Sphyrna diplana* (sinônimo de *S. lewini*).



Figura 83: Radiografia do cefalofólio de *Sphyrna mokarran*, USNM 206424, juvenil fêmea do Sri Lanka. Identificado erroneamente como *S. lewini*.



Figura 84: Radiografia do cefalofólio de *Sphyrna lewini*, USNM 207004, juvenil macho da Etiópia.



Figura 85: Radiografia do cefalofólio de *Sphyrna mokarran*, USNM 394494, juvenil macho da Flórida (Estados Unidos).



Figura 86: Radiografia do cefalofólio de *Sphyrna couardi*, USNM 205855, adulto de Guiné, sexo indeterminado.



Figura 87: Radiografia do cefalofólio de *Sphyrna tiburo*, USNM 147793, juvenil fêmea do Mississipi (Estados Unidos).



Figura 88: Radiografia do cefalofólio de Sphyrna tiburo, USNM 222035, juvenil fêmea da

Colômbia.



Figura 89: Radiografia do cefalofólio de *Sphyrna tiburo*, USNM 222050, juvenil macho da Colômbia.



Figura 90: Radiografia do cefalofólio de *Sphyrna tiburo*, USNM 395407, juvenil macho do Alabama (Estados Unidos).



Figura 91: Radiografia do cefalofólio de *Sphyrna media*, SU11583, holótipo, juvenil de Sinaloa (México), sexo indeterminado.



Figura 92: Radiografia do cefalofólio de *Sphyrna lewini*, USNM 28160, parátipo, juvenil macho de Sinaloa (México).



Figura 93: Radiografia do cefalofólio de *Sphyrna lewini*, USNM 207004, juvenil fêmea da Etiópia.



Figura 94: Radiografia do cefalofólio de *Sphyrna media*, USNM 190593, juvenis fêmeas do Panamá (oceano Pacífico).



Figura 95: Radiografia do cefalofólio de *Sphyrna media*, USNM 79284, juvenil fêmea de Colon Province (Panamá, oceano Pacífico).



Figura 96: Radiografia do cefalofólio de *Sphyrna zygaena*, DBAV.UERJ 856, juvenil do Brasil, sexo indeterminado.



Figura 97: Radiografia do cefalofólio de *Sphyrna lewini*, USNM 197431, juvenil fêmea do Japão.



Figura 98: Radiografia do cefalofólio de *Sphyrna tudes*, MNHN 0000-1049, macho juvenil macho do Brasil.



Figura 99: Radiografia do cefalofólio de *Sphyrna corona*, USNM 206819, juvenil macho da Colombia.



Figura 100: Radiografia do cefalofólio de *Sphyrna bigelowi*, MNHN 87682, holótipo macho juvenil do Uruguai.



Figura 101: Radiografia do cefalofólio de *Eusphyra blochii*, USNM 195846, fêmea juvenil de Bombay (India).



Figura 102: Radiografia do cefalofólio de *Eusphyra blochii*, USNM 205342, macho juvenil de Jaffna District, Chetkulam (Sri Lanka).

ANEXO 2: MATRIZ DE CARACTERES

	1-10	11-20	21-30	31-40	41-43
Eusphyra blochii	010?11001?	1101111110	1001011111	2111110110	000
Sphyrna lewini	011?111101	1010100010	001111????	?110110110	000
Sphyrna mokarran	100111001	0-10102010	1011010110	1110010110	010
Sphyrna zygaena	00-011110?	0-10100010	0011011110	?010110110	000
Sphyrna tudes	1101110000	1010101101	0010111111	2110?10110	001
Sphyrna media	1101110000	1010001010	1011?111??	2000010110	000
Sphyrna tiburo	1100110000	1010001000	1111011110	2000011111	001
Negaprion brevirostris	0000-0	0-1-1010	1010-	?00??00100	?11
Carcharhinus dussumieri	0010-01?	0-1-00-0	1110-	200??0100?	11?
Carcharhinus acronotus	1-000011	0-1-00-0	1100-	000??0100?	1??
Rhizoprionodon acutus	1-0010-011	0-1-00-0	111110	200??0111?	01?