NATHALIA SOUZA PAULINO DA SILVA

Anatomia do Bulbo olfatório em *Sphyrna lewini* juvenil (GRIFFITH & SMITH, 1834): (tubarão-martelo) (Elasmobranchii: Carchahinidae)

São Paulo

2018

NATHALIA SOUZA PAULINO DA SILVA

Anatomia do Bulbo olfatório em *Sphyrna lewini* juvenil (GRIFFITH & SMITH, 1834): (tubarão-martelo) (Elasmobranchii: Carchahinidae)

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Anatomia dos Animais Domésticos e Silvestres da Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia da Universidade de São Paulo para a obtenção do título de Mestre em Ciências

Departamento:

Cirurgia

Área de concentração:

Anatomia dos Animais Domésticos e Silvestres

Orientador:

Prof. Dr. José Roberto Kfoury Jr.

São Paulo

2018

Autorizo a reprodução parcial ou total desta obra, para fins acadêmicos, desde que citada a fonte.

DADOS INTERNACIONAIS DE CATALOGAÇÃO NA PUBLICAÇÃO

(Biblioteca Virgínie Buff D'Ápice da Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia da Universidade de São Paulo)

T. 3712
FMVZ

Silva, Nathalia Souza Paulino da
Anatomia do Bulbo olfatório em *Sphyrna lewini* juvenil: (GRIFFITH & SMITH, 1834)
(tubarão-martelo) (Elasmobranchii: Carcharhinidae) / Nathalia Souza Paulino da Silva. –
2018.
50 f. : il.

Dissertação (Mestrado) – Universidade de São Paulo. Faculdade de Medicina
Veterinária e Zootecnia. Departamento de Cirurgia, São Paulo, 2018.

Programa de Pós-Graduação: Anatomia dos Animais Domésticos e Silvestres.

Área de concentração: Anatomia dos Animais Domésticos e Silvestres.

Orientador: Prof. Dr. José Roberto Kfoury Jr..

1. Sphynidae. 2. Tubarão-martelo. 3. Sistema olfatório. 4. Microscopia. I. Título.

Ficha catalográfica elaborada pela bibliotecária Maria Aparecida Laet, CRB 5673-8, da FMVZ/USP.

CERTIFICADO

Certificamos que a proposta intitulada "Anatomia do Bulbo olfatório em *Sphyrna lewini* juvenil (GRIFFITH & SMITH, 1834)", protocolada sob o CEUA nº 1032260816 (ID 002918), sob a responsabilidade de **José Roberto Kfoury Júnior e equipe; NATHALIA SOUZA PAULINO DA SILVA** - que envolve a produção, manutenção e/ou utilização de animais pertencentes ao filo Chordata, subfilo Vertebrata (exceto o homem), para fins de pesquisa científica ou ensino - está de acordo com os preceitos da Lei 11.794 de 8 de outubro de 2008, com o Decreto 6.899 de 15 de julho de 2009, bem como com as normas editadas pelo Conselho Nacional de Controle da Experimentação Animal (CONCEA), e foi **aprovada** pela Comissão de Ética no Uso de Animais da Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia da Universidade de São Paulo (CEUA/FMVZ) na reunião de 23/11/2016.

We certify that the proposal "Anatomy of the Olfactory Bulb in Juvenile *Sphyrna lewini* (GRIFFITH & SMITH, 1834) 834)", utilizing 6 Fishes (6 males), protocol number CEUA 1032260816 (ID 002918), under the responsibility of **José Roberto Kfoury Júnior and team; NATHALIA SOUZA PAULINO DA SILVA** - which involves the production, maintenance and/or use of animals belonging to the phylum Chordata, subphylum Vertebrata (except human beings), for scientific research purposes or teaching - is in accordance with Law 11.794 of October 8, 2008, Decree 6899 of July 15, 2009, as well as with the rules issued by the National Council for Control of Animal Experimentation (CONCEA), and was **approved** by the Ethic Committee on Animal Use of the School of Veterinary Medicine and Animal Science (University of São Paulo) (CEUA/FMVZ) in the meeting of 11/23/2016.

Finalidade da Proposta: [Pesquisa](#)

Vigência da Proposta: de [09/2016](#) a [09/2017](#)

Área: [Anatomia dos Animais Domésticos E Silvestres](#)

Origem: [Animais provenientes de doação espontânea](#)

Espécie: [Peixes](#)

sexo: [Machos](#)

idade: [8 a 26 meses](#)

N: [6](#)

Linhagem: [Sphyrna lewin](#)

Peso: [8 a 12 kg](#)

Local do experimento: FACULDADE DE MEDICINA VETERINÁRIA E ZOOTECNIA USP NO LABORATÓRIO LTIAM

São Paulo, 30 de outubro de 2018

Profa. Dra. Anneliese de Souza Traldi

Presidente da Comissão de Ética no Uso de Animais

Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia da Universidade
de São Paulo

Roseli da Costa Gomes

Secretária

Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia da Universidade
de São Paulo

FOLHA DE AVALIAÇÃO

Autor: PAULINO, Nathalia Souza

Título: **Anatomia do Bulbo olfatório em *Sphyrna lewini* juvenil (GRIFFITH & SMITH, 1834):** (tubarão-martelo) (Elasmobranchii: Carchahinidae)

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Anatomia dos Animais Silvestres e Domésticos da Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia da Universidade de São Paulo para obtenção do título de Mestre em Ciências

Data: ____/____/____

Banca Examinadora

Prof. Dr. _____

Instituição: _____ Julgamento: _____

Prof. Dr. _____

Instituição: _____ Julgamento: _____

Prof. Dr. _____

Instituição: _____ Julgamento: _____

DEDICATÓRIA

À minha vó e à minha mãe, meus amores!

AGRADECIMENTOS

Agradeço à Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia da Universidade de São Paulo pela oportunidade de realização do mestrado.

À CAPES pela concessão de Bolsa de mestrado. O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

Ao meu Orientador Prof. Dr. José Roberto Kfoury Jr. pela oportunidade de entrar em sua equipe e principalmente pela confiança mesmo diante de tantos intempéries ao longo dessa jornada. Muito obrigada, querido professor!

À minha querida mãe que, com sua fé e amor, sempre me acalentou nos momentos mais difíceis e inimagináveis. Mãe, obrigada por nunca ter desistido de mim! Te amo!

À Carolina Reis pela paciência, parceria e principalmente pela força de sempre, independentemente das circunstâncias. Te amo!

À minha madrinha por ter me ajudado em um dos momentos mais críticos da minha vida. Reconheço seu valor e a sua ajuda. Te amo, dinda!

Ao meu amigo do laboratório LTIAM (USP) Túlio Yoshinaga por ter me ajudado com seus conhecimentos apuradíssimos sobre diversas técnicas histológicas. Estamos juntos, Tulião!

Aos demais colegas de departamento, em especial à Daura Vaz querida, pela educação de sempre e também pelo apoio nos tramites ligados à secretaria.

À minha querida e amada amiga Aline Poscai, pela ajuda na idealização desse projeto e pelo suporte racional e emocional. Te amo, chuchu!

Aos queridos amigos Franciliusa Delys e Paulo Ramos, pelos coffee breaks memoráveis.

Ao CADI (Centro Avançado de Diagnóstico por Imagem – FMVZ – USP), pelo apoio prestado.

Ao Ronaldo Agostinho da Silva e à Rose Eli Rici e demais funcionários do departamento.

Aos meus amigos Thierry Salmon e Eduardo Malavasi que me deram a oportunidade de fazer parte desse universo dos elasmobrânquios, e também em

observar e aprender as rotinas pertinentes de seus respectivos trabalhos, fazendo com que eu aprendesse os princípios da anatomia dos tubarões. Obrigada pelas saídas de campo pelo litoral paulista, pelas tardes destinadas à dissecação de material juntos, aos estudos e aos conhecimentos compartilhados. Toda minha gratidão a vocês.

Aos pescadores da praia do Perequê no Guarujá pela colaboração e, em especial, ao pescador Aldo pela doação dos espécimes utilizados neste estudo.

Às meninas do time de futsal da Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia da Universidade de São Paulo, por me receberem no time que vem me auxiliando tanto na prática esportiva, no desenvolvimento do meu senso coletividade.

Obrigada às demais espécies de animais deste planeta pela coexistência. Entendo e respeito nossa interação!

RESUMO

PAULINO, N. S. **Anatomia do Bulbo olfatório em *Sphyrna lewini* juvenil (GRIFFITH & SMITH, 1834) (tubarão-martelo) (Elasmobranchii: Carchahinidae).** [Anatomy of the Olfactory Bulb in Young *Sphyrna lewini* (GRIFFITH & SMITH) (hammerhead-shark) (Elasmobranchii: Carchahinidae)]. 2018. P. 50 Dissertação (Mestrado em Ciências) – Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2018.

O tubarão-martelo *Sphyrna lewini* (GRIFFITH & SMITH, 1834) é uma espécie cosmopolita de hábitos costeiros e oceânicos pertencente a ordem Carcharhiniformes. A cabeça achatada dorso-ventralmente e expandida lateralmente em um cefalofólio os conferem uma peculiaridade morfológica frente às demais espécies, resultando em órgãos olfatórios grandes. Dado a morfologia peculiar da cabeça e o potencial relevante do tubarão-martelo para navegação em dois ambientes marinhos distintos, postulamos que tal peculiaridade poderia ter reflexos na arquitetura do bulbo olfatório e do órgão olfatório periférico (a roseta olfatória) como adaptação olfatória dessa espécie em seu habitat. Assim, este trabalho analisou estas estruturas pela microscopia de luz e microscopia eletrônica de varredura. Os bulbos olfatórios são macroscopicamente longos e coesos, não apresentam turgências ou subdivisões. As análises histológicas mostraram uma camada periférica conjuntiva, uma camada glomerular e uma camada de feixes nervosos suportados por uma extensa massa de células mitrais. As rosetas olfatórias consistem em um número de lamelas (não determinado) cobertas por epitélio olfatório sensorial disposto em coluna, composto por neurônios receptores grandes e alongados que apresentam microvilos na região apical, células basais arredondadas e uma lâmina basal de suporte. Embora as estruturas que compõem o sistema olfatório do tubarão-martelo *Sphyrna lewini* sejam grandes macroscopicamente e com maior área de superfície epitelial sensorial, não há evidência direta correlacionando o tamanho dessas estruturas à sensibilidade olfatória.

Palavras-chave: Sphyrnidae. Tubarão-martelo. Sistema olfatório. Microscopia.

ABSTRACT

PAULINO, N. S. **Anatomy of the Olfactory Bulb in Young *Sphyrna lewini* (GRIFFITH & SMITH, 1834) (hammerhead-shark) (Elasmobranchii: Carchahinidae).** [Anatomia do Bulbo olfatório em *Sphyrna lewini* juvenil (GRIFFITH & SMITH, 1834) (tubarão-martelo) (elasmobranchii: Carchahinidae)]. 2018. P. 50 Dissertação (Mestrado em Ciências) – Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2018.

The hammerhead shark *Sphyrna lewini* (GRIFFITH & SMITH, 1834) is a cosmopolitan species of coastal and oceanic habits belonging to the order Carcharhiniformes. The head, compressed dorso-ventrally and laterally expanded in a cephalofoil, correspond to a morphological peculiarity in relation to the other species, resulting in large olfactory organs. Given the peculiar morphology of the head and the relevant potential of the hammerhead shark for navigation in two distinct marine environments, we postulate that this particularity may be reflected in the architecture of the olfactory bulb and the peripheral olfactory organ (the olfactory rosette) as an olfactory adaptation of this species to its habitat. Therefore, this work examined these structures by light microscopy (LM) and scanning electron microscopy (SEM). The olfactory bulbs are macroscopically long and cohesive, with no swellings or subdivisions. Histological analyzes showed a conjunctive peripheral layer, a glomerular layer and a layer of nerve bundles supported by an extensive mass of mitral cells. Olfactory rosettes consist of a number of lamellae (not determined) covered by sensory olfactory epithelium arranged in a column, composed of large and elongated receptor neurons that present microvilli in the apical region, rounded basal cells and a basal lamina of support. Although the structures that make up the olfactory system of the *Sphyrna lewini* are large macroscopically and with greater sensory epithelial surface area, there is no direct evidence correlating the size of these structures to the olfactory sensitivity.

Keywords: Sphynidae. Hamerhead shark. Olfactory System. Microscopy.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 - Plano dorsal de cefalofólio de <i>S. lewini</i> após dissecação e desenho esquemático representativo	27
Figura 2 - Representação em diagrama de fotografia de Sistema olfatório em <i>S. lewini</i>	28
Figura 3 – Macrografia de órgão olfatório periférico (Roseta) em <i>S. lewini</i>	28
Figura 4 – Fotografia e MEV de abertura de narina em <i>S. lewini</i>	29
Figura 5 – MEV de região ventral de órgão olfatório periférico em <i>S. lewini</i>	30
Figura 6 – Secção histológica de órgão olfatório em <i>S. lewini</i>	32
Figura 7 – tricômio de Masson em epitélio olfatório de <i>S. lewini</i>	33
Figura 8 – Picrosírius e tricrômio de Masson de região epitelial em <i>S. lewini</i>	33
Figura 9 – Diagrama representando olfatório sensorial em <i>S. lewini</i>	34
Figura 10 – MEV de Bulbo olfatório em <i>S. lewini</i>	35
Figura 11 – Secção histológica, coloração H-E de Bulbo olfatório em <i>S. lewini</i>	36

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Comprimento e peso total dos espécimes e arte de pesca	26
---	----

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	15
2	REVISÃO DE LITERATURA	17
2.1	Família Sphynidae	17
2.2	Tubarão-martelo (Sphyrna lewini) (GRIFFITH & SMITH, 1834	19
2.3	Sistema olfatório	21
3	MATERIAIS E MÉTODOS	23
3.1	Microscopia Eletrônica de Luz.....	23
3.1.1	Hematoxilina e eosina.....	24
3.1.2	tricômio de Masson.....	24
3.1.3	Picrosírius Red.....	24
3.2	Microscopia Eletronica de Varredura	25
4	RESULTADOS.....	26
4.1	Número amostral.....	26
4.2	Anatomia macroscópica.....	26
4.3	Anatomia ultraestrutural.....	29
5	DISCUSSÃO	37
6	CONCLUSÕES	42
	REFERÊNCIAS	43

1 INTRODUÇÃO

A classe Chondrichthyes é representada pelos peixes cujo esqueleto é formado por cartilagem fracamente calcificada, revestido por um tecido específico chamado cartilagem prismática (LUND & GROGAN, 2004; NELSO et al., 2016). São divididos por duas Subclasses, Elasmobranchii (tubarões e raiais) e Holocephali (quimeras) (COMPAGNO, 2005; BORNATOWSKI & ABILHOA, 2012; NELSO et al., 2016).

Os tubarões representam um grupo monofilético de peixes que se originou há cerca de 423 milhões de anos atrás, antes de quaisquer outros predadores vertebrados existentes (FERRETTI et al., 2010). Em geral, como estratégia de vida apresentam crescimento lento, maturação sexual tardia, baixa fecundidade e alta longevidade (HOENIG E GRUBER, 1990). Seu papel ecológico contribui para o bom funcionamento e manutenção da diversidade marinha devido à posição apical na cadeia alimentar (YOKOTA, 2005).

O tubarão-martelo *Sphyrna lewini* é considerada a espécie mais abundante do mundo, pertence a ordem Carchahiniforme, com pelo menos 284 espécies. Esta ordem, por sua vez, é considerada a mais abundante em número de indivíduos (COMPAGNO, 1984; WEIGMANN, S., 2016). Esses animais caracterizam-se pela presença de um cefalofólio, ou seja, a cabeça em forma de “martelo”: expandida lateralmente e achatada dorso-ventralmente, o que os tornam morfologicamente únicos frente às demais espécies de tubarões e os fazem conhecidos popularmente como tubarão-martelo (COMPAGNO, 1984).

Acredita-se que os sistemas sensoriais altamente sofisticados, como o sistema mecanossensorial, eletrossensorial, olfatório, gustativo e visual dos tubarões, evoluíram concomitantemente com a adaptação destes, em diferentes tipos de habitats nos quais são encontrados. (HUETER, 2004; COLLIN, 2012).

O Bulbo olfatório (BO) é uma parte do cérebro onde ocorre o primeiro nível de processamento de informação sináptica olfatória (HUETER, et al., 2004). O trato olfatório é organizado em vias paralelas dotadas de diferentes propriedades eletrofisiológicas e histológicas que se projetam de diferentes porções dos bulbos (HAMDANI et al., 2007) e sua função é transmitir a informação odorífera aos hemisférios telencefálicos (RESINK et al. 1987).

Em elasmobrânquios, os bulbos olfatórios são estruturas grandes aplicados ao epitélio olfatório com cito-arquitetura semelhante à de outros vertebrados. (ANDRES, 1970; SMEETS, 1998; HUETER et al., 2004). Os órgãos olfatórios conhecidos como rosetas olfatórias, estão localizados lateralmente em cápsulas cartilaginosas na região rostral cefálica, são compostas pelo epitélio olfatório sensorial e pelo epitélio olfatório não sensorial com a morfologia dessas duas estruturas supracitadas variando entre as espécies. (TESTER, 1963; HUETER, et al., 2004).

Sabe-se as características morfológicas de várias espécies de vertebrados, incluindo as espécies de tubarões, podem ter sido moldadas através da evolução para operar com eficiência nas condições ambientais dos habitats onde ocorrem (COLLIN, 2012; KEMPSTER & COLLIN, 2012).

De acordo com Schuessel (2008), o bulbo olfatório do tubarão-martelo *Sphyrna lewini* é um órgão alongado proporcionalmente à morfologia de sua cabeça, dividido em áreas primárias e secundárias, onde a área primária está ligada às rosetas olfatórias através do nervo olfatório e os tratos olfatórios ligam os bulbos às áreas secundárias dentro do telencéfalo.

Entretanto, segundo Meredith & Kajiura (2010), embora as estruturas do sistema olfatório do tubarões-martelo sejam grandes e com maior área de superfície epitelial, não há evidência direta correlacionando o tamanho deste órgão à sensibilidade olfatória.

Diante da diversidade morfológica e funcional do sistema olfatório frente às variações ecológica e filogenéticas, objetivo deste estudo é a descrição das estruturas morfológicas do sistema olfatório do tubarão-martelo *Sphyrna lewini* juvenil, usando documentação textual e fotográfica de estruturas macroscópicas e métodos de microscopia eletrônica de varredura e de luz levando em consideração que, estudos da anatomia ultraestrutural do sistema olfatório de tubarão-martelo *Sphyrna lewini*, principalmente os correlacionados à ecologia, são praticamente escassos.

2 REVISÃO DE LITERATURA

2.1 Família Sphyrnidae

A família Sphyrnidae (Gill, 1872) pertence a ordem Carchahiniformes, conhecida como a mais abundante em número de indivíduos e espécies de tubarões, uma vez que algumas famílias numerosas e abundantes fazem parte deste grupo (COMPAGNO, 1984; KOTAS, 2004). Tubarões da família Sphyrnidae apresentam a cabeça expandida lateralmente e comprimida dorso-ventralmente em forma de “martelo” chamada cefalofólio, característica única que os distinguem facilmente dos outros grupos de tubarões (COMPAGNO, 1984).

Os tubarões-martelo, distribuem-se globalmente em oceanos tropicais e temperados, habitam a plataforma continental desde a superfície até pelo menos 275m de profundidade (COMPAGNO, 1984). São vivíparos placentários com o número de prole por gestação variando entre as espécies, podendo nascer de cinco (*Sphyrna tudes*) até cinquenta (*Sphyrna zygaena*) filhotes por parto (GADIG, 1994; GOMES et al., 2010). A alimentação é composta principalmente de teleósteos, mas podem apresentar em sua dieta outros elasmobrânquios, crustáceos, moluscos e invertebrados (COMPAGNO, 1984; GADIG, 1994; GOMES et al., 2010). Os indivíduos adultos geralmente ocorrem mais em águas afastadas, porém são mais abundantes nas águas costeiras durante os meses de primavera e verão (SBEEL, 2005). Os neonatos são mais comuns em águas costeiras e, conforme crescem, deslocam-se para águas mais profundas (KOTAS, 2004).

Atualmente são conhecidas nove espécies da família Sphyrnidae divididas em dois gêneros: *Eusphyra* e *Sphyrna* (COMPAGNO, 1984; QUATTRO et al., 2013). O gênero *Eusphyra* é representado por uma única espécie, a *Eusphyra blochii* (Cuvier, 1816). Enquanto oito espécies representam gênero *Sphyrna*: *S. zygaena* (Linnaeus, 1758), *S. tiburo* (Linnaeus, 1758), *S. tudes* (Valenciennes, 1822), *S. mokarran* (Rüppell, 1837), *S. lewini* (Griffith & Smith, 1834), *S. corona* (Springer, 1940), *S. media* (Springer, 1940) e *S. gilberti* sp. nov., descrita por Quattro et al. (2013) que diferencia-se da *S. lewini* apenas pelo número de vértebras pré-caudais. (GILBERT, 1967; QUATTRO et al. 2006). Devido à raridade dos espécimes e ao

comportamento altamente migratório da maioria dos Sphyrnides, a variedade dos espécimes de *S. gilberti* sp. nov. é desconhecida (QUATTRO et al., 2013).

Normalmente o comprimento dos indivíduos variam entre 1,3 e 6 m (GADIG, 1994). No Brasil, seis espécies do gênero *Sphyrna* foram registradas (*S. tiburo*, *S. tudes*, *S. media*, *S. zygaena*, *S. mokarran* e *S. lewini*) das quais três são consideradas de pequeno porte, cujo o crescimento não ultrapassa mais de 1,5m de comprimento (*S. tiburo*, *S. tudes*, *S. media*) e as demais consideradas de grande porte, ou seja, o crescimento pode ultrapassar 3m de comprimento (*S. zygaena*, *S. mokarran* e *S. lewini*). Na região Norte e Nordeste, hoje, observa-se com mais frequência as espécies de pequeno porte, porém já foram observadas em toda costa brasileira. As espécies de grande porte ocorrem em toda a costa, mas vale ressaltar que a espécie *S. mokarran* ocorre mais nas regiões Norte e Nordeste (GADIG, 1994; GADIG, 2001; SOTO, 2001; GOMES et al. 2010).

Várias espécies de tubarões estão ameaçadas de extinção e compõem a lista vermelha da International Union for Conservation of Nature (IUCN). Alguns estudos apontam a falta de informação sobre a importância das espécies e os impactos causados pela captura através da pesca artesanal e industrial, como causa principal da diminuição da biodiversidade dos elasmobrânquios (STEVENS, et al., 200; LESSA et al., 1999; ROSA et al., 2004; MOTTA et al., 2005).

Segundo Stevens et al. (2000), características como crescimento lento, maturação sexual tardia, vida longa, baixa fecundidade e baixa mortalidade natural, contribuem para a diminuição da biodiversidade dos elasmobrânquios frente à pesca indiscriminada, pois são comumente capturados em várias artes de pescarias, como nos arrastos de fundo, nos espinhéis e nas redes de emalhe, intencionalmente ou como fauna acompanhante (COSTA & CHAVES, 2006).

Além disso, devido ao comércio das barbatanas não tratadas, que têm alto valor econômico mundial, o tubarão-martelo *Sphyrna lewini*, foi considerada a espécie mais criticamente ameaçada dentre os tubarões capturados, e isso acaba por diminuir ainda mais os indivíduos (KOTAS, 2004).

De acordo com a Lista Nacional Oficial de Espécies da Fauna Ameaçadas de Extinção do Ministério do Meio Ambiente (2014), as espécies *S. lewini* e *S. tiburo* encontram-se classificadas como criticamente ameaçadas (CR), enquanto *S. mokarran* encontra-se classificada como em perigo (EN). Segundo a classificação da Lista Vermelha da União Internacional para a Conservação da Natureza e dos

Recursos Naturais - IUCN (2018), as duas primeiras encontram-se em perigo (EN), e a terceira, em situação de pouca preocupação (LC).

2.2 Tubarão-martelo (*Sphyrna lewini*) (GRIFFITH & SMITH, 1834)

Sphyrna lewini é a espécie de tubarão-martelo mais abundante do mundo, pertence a ordem de tubarões Carchahiniformes, com pelo menos 284 espécies (COMPAGNO, 1984; WEIGMANN, S., 2016). Os indivíduos distribuem-se globalmente em águas marinhas tropicais, subtropicais e temperadas. Trata-se de uma espécie costeira-oceânica pelágica que pode alcançar desde as plataformas continentais e insulares até águas mais profundas, variando desde a superfície até pelo menos 275m de profundidade (COMPAGNO, 1984; GOMES et al., 2010; GADIG, 2001).

É uma espécie com alta mobilidade que se organiza em grandes grupos, em parte migratório, de pequenos indivíduos, embora ocorram indivíduos solitários tanto jovens quanto adultos, considerando que adultos machos e fêmeas podem segregar do grupo durante certas fases do seu ciclo de vida (COMPAGNO, 1984). No geral, os adultos são predominantes no nicho oceânico-pelágico. Porém, durante os meses de primavera e verão, as fêmeas segregam-se em águas mais costeiras para darem a luz. Os neonatos conforme crescem deslocam-se para águas mais profundas (KOTAS, 2004; HORN, 2014). No Brasil, o padrão de distribuição dessa espécie não foge à regra, adultos ocorrem tanto nas regiões oceânicas como sobre a plataforma continental. Neonatos e jovens predominam na faixa costeira durante o verão (GADIG, 2001).

São tubarões de grande porte que podem alcançar mais de 3m de comprimento (COMPAGNO, 1984). O tamanho dos neonatos varia entre 45 e 55 cm (COMPAGNO, 1984; VOOREN et al., 2005). Os machos maturam sexualmente entre 1,4m e 1,6m enquanto as fêmeas a partir de 2m de comprimento (COMPAGNO, 1984; GOMES et al., 2010). Esses comprimentos são alcançados próximos aos 20 anos de idade caracterizando uma maturidade sexual tardia para ambos os sexos (VOOREN et al., 2005; KOTAS, 2011; HORN, 2014).

A reprodução ocorre uma vez ao ano, é vivípara placentária, com o tempo de gestação variando de 9 a 10 meses (VOOREN et al., 2005; GOMES et al., 2010). O número de prole varia de 21 e 38 filhotes por fêmea (COMPAGNO, 1984; HAMLETT,

2005; VOOREN et al., 2005), porém no nordeste do Brasil, já foram encontradas fêmeas com dois embriões, sugerido aborto por trauma na captura (GADIG, 2001). Kotas & Petrere, (2011), apontam uma estimativa de longevidade para machos e fêmeas de 55 anos, sendo assim, considerada uma espécie com estimativa de vida longa. Alimentam-se principalmente de teleósteos, mas também apresentam na sua dieta outros elasmobrânquios de pequeno porte, crustáceos, moluscos e invertebrados (GADIG, 1994; GADIG, 2001; GOMES, 2010).

Estudos na costa sudeste e sul do Brasil, principalmente nos estados de Santa Catarina e Rio Grande de Sul, veem discutido os impactos dos diferentes tipos de pescas (artesanal costeira, arrasto costeiro, emalhe-de-fundo e espinhel-de-superfície) frente a dinâmica de população do tubarão-martelo *Sphyrna lewini* (KOTAS 2004; KOTAS 2005; VOOREN & KLIPPEL 2005; GALINA & VOOREN, 2005; KOTAS et al., 2008).

Segundo Kotas et al., (2008), em função do elevado valor das barbatanas desta espécie no mercado asiático devido a prática do “finning”, a pesca de emalhe-de-superfície nos anos 90 foi inicialmente direcionada para a população adulta, com grandes quantidades de neonatos e juvenis também capturados. Porém, com a queda nos rendimentos dos tubarões-martelo de grande porte, atualmente observa-se um direcionamento maior por parte do emalhe-de-superfície à captura de juvenis em águas mais rasas, motivado pela boa aceitação da carne de tubarões-martelo pequenos no mercado consumidor doméstico.

A pesca artesanal costeira vem capturando neonatos no verão e a pesca amadora durante a primavera-verão em grandes quantidades, comprometendo seriamente o recrutamento desta espécie (VOOREN & KLIPPEL 2005).

Kotas et al., (2008) sugere uma ação de proteção no caso dos neonatos com a criação de áreas de exclusão à pesca nos berçários costeiros de *S. lewini* (< 20 m de profundidade), bem como um defeso para a pesca de emalhe-de-superfície entre os meses de novembro e março com o objetivo de preservar as fases críticas no ciclo de vida da espécie, ou seja, o parto, a cópula e o recrutamento, uma vez que, as áreas mais criticamente afetadas por esse tipo de pesca atualmente, são as zonas de berçários costeiros ao longo da plataforma sul (20 m de profundidade) onde se distribuem os neonatos e a zona de talude onde ocorrem agregações dos adultos para a cópula.

Alguns estudos têm sugerido medidas importantes de mitigação frente às atividades pesqueiras indiscriminadas para a espécie *Sphyrna lewini* (KOTAS 2004; KOTAS 2005), pois, de acordo com a classificação da Lista Vermelha da União Internacional para a Conservação da Natureza e dos Recursos Naturais - IUCN (2018), esta espécie encontra-se em perigo de extinção (EN).

2.3 Sistema olfatório

Elasmobrânquios são bem conhecidos pelo seu reputado senso olfatório altamente desenvolvido e sensível (THEISEN & BREUCKER, 1986). Acredita-se que a sensibilidade olfatória pode ser justificada pelo tamanho das estruturas olfatórias, incluindo a área de superfície epitelial e o volume do bulbo olfatório (SCHLUESSEL et al., 2008). Entretanto, não há evidências diretas que correlacionam o tamanho do órgão olfatório com a sensibilidade olfatória (MEREDITH & KAJIURA, 2010).

A morfologia e a ultraestrutura do sistema olfatório elasmobrânquios tem sido bem descritas: (SCHLUESSEL et al., 2008; TESTER, 1963; THEISEN & BREUCKER 1986; FERRANDO et al, 2017; FERRANDO et al, 2017).

A morfologia da cabeça dos tubarões-martelo (Carcharhiniformes, Sphyrnidae) comprimida dorso-ventralmente e expandida lateralmente, resultou em grandes cápsulas nasais que contêm órgãos nasais alongados (Compagno 1984, 1988) com uma população correspondentemente grande de células receptoras QUIMIOSENSÍVEIS (KAJIURA, 2001, KAJIURA & HOLLAND, 2002; KAJIURA, & SUMMERS, 2005)

Os órgãos olfatórios em elasmobrânquios compreendem as grandes rosetas olfatórias (FERRANDO et al., 2010, 2017) que estão localizadas nas cavidades olfatórias bilaterais na superfície ventral do focinho (ZEISKE et al., 1987) e compostas por numerosas lamelas separadas por uma rafe central e cobertas com um epitélio olfatório povoado com neurônios receptores olfatórios (COX, 2013)

Em tubarões, os bulbos olfatórios são estruturas aplicadas ao epitélio olfatório (HUETER et al., 2004) e estão intimamente associados às rosetas olfatórias (SCHLUESSEL, 2008). Segundo Hueter et al., (2004), diferentemente de outros vertebrados, elasmobrânquios apresentam bulbos olfatórios compartimentado em uma série de turgescências independentes, cada uma recebendo exclusivamente a entrada do epitélio olfatório adjacente.

A arquitetura celular é similar à de outros vertebrados, em sua composição exibem fibras nervosas desde a camada superficial até a profunda; uma camada glomerular; uma camada de grandes células mitrais, neurônios funcionando como via de saída através tratos olfatórios; e uma camada de células granulares. (HUETER et al., 2004; SCHUESSEL, 2008; FERRANDO et al., 2010, 2017).

De acordo com Hamdani et al (2007), o sistema olfatório de peixes está organizado em três vias paralelas dotadas de diferentes propriedades eletrofisiológicas e histológicas que se projetam de diferentes porções dos bulbos olfatórios para então se conectarem ao telencéfalo. Em outras palavras, o trato olfatório é dividido em região medial e lateral e sua função é transmitir a informação odorífera aos hemisférios telencefálicos (RESINK et al. 1987)

Embora haja variações entre espécies de peixes, em geral, as projeções do trato olfatório lateral se comunicam com a região dorsal posterior do telencéfalo e o trato olfatório medial possui duas ramificações importantes: a dorsolateral que inerva várias áreas da região dorsal e ventral do telencéfalo, como a área pré-óptica e diencéfalo, e ventromedial que inerva a região ventral do cérebro, a área pré-óptica e o diencéfalo (RESINK et al. 1987).

Os estudos de Hamdani et al., (2000, 2001 e 2002) com carpa cruciana (*Carassius carassius*), indicam que o trato olfatório lateral é responsável pela mediação do comportamento de alimentação e a porção medial do trato olfatório medial encadeia reações de alarme realizada por neurônios com dendritos longos. Outras mediações podem ser explicadas através de células que expressam receptores olfatórios específicos para cada tipo de comportamento (HAMDANI et al., 2007).

Segundo Hamdani et al., (2000), a forma como a informação é apresentada ao telencéfalo pelos tratos olfatórios aparenta ser semelhante entre várias ordens de peixes.

3 MATERIAIS E MÉTODOS

Os espécimes foram obtidos da pesca artesanal de pequeno porte na cidade de Guarujá, São Paulo, durante o período de fevereiro de 2017 a fevereiro de 2018, totalizando quatro cabeças de juvenis (sem comprimento total). Esse material foi doado ao Programa de Pós-Graduação em Anatomia dos Domésticos e Silvestres da Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia da Universidade de São Paulo (USP).

Os demais espécimes foram obtidos através Acervo Zoológico da Universidade Santa Cecília, localizado na Rua Oswaldo Cruz, 266, bairro Boqueirão, município de Santos, São Paulo. Bloco B - 3º andar. Totalizando seis espécimes, sendo quatro fêmeas (CT = 66,5 – 107,1 cm) e dois machos (CT = 73,1 – 75, 5 cm). Esse material também foi doado ao Programa de Pós-Graduação em Anatomia dos Domésticos e Silvestres da Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia da Universidade de São Paulo (USP).

A coleta desses animais tem a aprovação da Comissão de Ética em Uso Animal da Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia da Universidade de São Paulo (CEUA – FMVZ- USP) sob o número 1032260816 e pelo Ministério do Meio Ambiente (Sistema de Autorização e Informação em Biodiversidade), n. 48348-7.

Parte dos animais foram fixados em solução aquosa de formaldeído 10% e parte em solução aquosa de formaldeído 20% e posteriormente mantidos em álcool 70º até o processamento histológico.

3.1 Microscopia de Luz

Foram coletados pequenos fragmentos feitos em cortes transversais ao longo do aparelho olfatório de maneira que o bulbo olfatório e a roseta olfatória não fossem dissociados para uma melhor observação dos componentes celulares dessas duas estruturas. Por tanto, as amostras foram incluídas na parafina histológica em posição ventral tanto para cortes transversais quanto para cortes longitudinais em 5 µm (micrômetros) de espessura.

3.1.1 Hematoxilina e eosina

Para este processo, as amostras foram fixadas em solução de formaldeído a 20% e armazenadas em álcool 70° *overnight*, desidratadas em série de etanóis em concentrações crescentes (70° a 100° GL) e diafanizadas em xilol (I, II e III). Posteriormente, foram inclusas na parafina histológica na posição ventral. Os Blocos foram cortados em micrótomo (Leica, German), com espessura de 5 µm (micrômetros). As lâminas foram coradas com Hematoxilina-Eosina e fotografadas com microscópio E-800 (Nikon, North America).

3.1.2 tricrômio de Masson

Para este processo, as amostras foram fixadas em solução aquosa saturada, constituída por uma mistura de 30 volumes ácido pícrico, 10 volumes de formol a 40% e 2 volumes de ácido acético (BOUIN).

Os cortes foram inclusos na parafina histológica em posição ventral e os blocos foram cortados em micrótomo (Leica, German), com espessura de 5 µm (micrômetros). Para coloração das laminas com tricrômio de Masson, as amostras foram diafanizadas em xilol I e II, hidratadas em série de etanóis em concentrações decrescentes (100° - 70° GL). Posteriormente foram imersas nas soluções A (Biebrich's Fucsin acid-Scarlet), B (Acid-phosphomolybdic phosphotungstic) acid e C (Aniline blue), desidratadas em série de etanóis em concentrações crescentes (90° - 100° GL) e diafanizadas em xilol I e II, respectivamente. As lâminas foram fotografadas com microscópio E-800 (Nikon, North America).

3.1.3 Picrosirius Red

Para este processo, as amostras foram fixadas em solução aquosa saturada, constituída por uma mistura de 30 volumes ácido pícrico, 10 volumes de formol a 40% e 2 volumes de ácido acético (BOUIN).

Os cortes foram inclusos na parafina histológica em posição ventral e os blocos foram cortados em micrótomo (Leica, German), com espessura de 5 µm (micrômetros). Para coloração das laminas com Picrosirius Red, as amostras foram diafanizadas em xilol I e II, hidratadas em série de etanóis em concentrações

decrecentes (100° - 70° GL). Posteriormente foram imersas nas soluções Picrosirius Red Stain por 45 minutos a 60°C (solução já em 60° C em estufa) e Gill's Hematoxylin por 5 minutos, desidratadas em série de etanóis em concentrações crescentes (90° - 100° GL) e diafanizadas em xilol I e II, respectivamente. As lâminas foram fotografadas com microscópio de luz polarizada, modelo Axio Imager A1 (Carl Zeiss, Alemanha), do setor de histologia do Departamento de Anatomia do Instituto de ciências biomédicas (ICB) da Universidade de São Paulo (USP).

3.2 Microscopia Eletrônica de Varredura

Com o objetivo de caracterizar as estruturas superficiais das regiões estudadas, foi realizada a análise por Microscopia Eletrônica de Varredura.

Para realização desta técnica, as amostras coletadas foram fixadas em solução de formaldeído a 10% e depois desidratadas em série de etanóis em concentrações crescentes (30° - 100° GL). Após a desidratação, as amostras foram secas em um dispositivo de ponto crítico Balzers CPD 020 montado em talões de metal com adesivo de carbono e pulverizado com ouro em um aparelho de pulverização Spray Emitech K550 (Ashfort, Kent, UK). As amostras foram fotografadas com um microscópio eletrônico de varredura Zeiss - LEO 435-VP (North Carolina, USA).

4 RESULTADOS

4.1 Número amostral

A quantidade amostral dos espécimes capturados, sexo, comprimento total (cm), peso total (g) e arte de pesca utilizada, encontram-se descritas na tabela 1.

Os espécimes de *Sphyrna lewini* avaliados neste trabalho, foram capturados em Santos e em Guarujá – São Paulo pela pesca artesanal de pequena escala, por rede de espinhel.

Tabela 1 – Comprimento e peso total dos espécimes e arte de pesca

Espécie	Sexo	Comprimento Total	Peso total	Arte de pesca
<i>Sphyrna lewini</i>	Fêmea	107,1cm	6013,2 g	Espinhel
	Fêmea	75,5 cm	2070,3 g	
	Macho	73,1 cm	1993,3 g	
	Macho	74,2 cm	1985,2 g	

Legenda: Dados dos espécimes, comprimento total (cm), peso total (g) e arte de pesca utilizado na captura.

4.2 Anatomia macroscópica

O exame macroscópico dos exemplares juvenis de *Sphyrna lewini* foi realizado para avaliar a organização da região cefálica e das principais estruturas olfatórias, objetivo central deste estudo.

Em juvenis de *S. lewini*, as estruturas olfatórias seguem o padrão anatômico de sua cabeça dorso-achatada e lateralmente expandida. Por tanto, observa-se órgãos olfatórios mais alongados e expandidos bilateralmente. Para melhor visualização, as estruturas cefálicas foram acessadas a partir da dissecação de toda região dorsal do cefalofólio, incluindo a remoção dos tecidos cartilagosos e da musculatura (Figura 1A).

O encéfalo em sua visão dorsal, divide-se em três principais estruturas aparentes: Telencéfalo, Cerebelo e Medula Oblonga. O sistema olfatório é dividido em três principais estruturas dispostas em pares tais como os tratos olfatórios, os Bulbos olfatórios e as Rosetas olfatórias (órgãos olfatórios periféricos) (Figura 1A-B).

Os bulbos olfatórios e as Rosetas olfatórias estão alojados em cápsulas nasais cartilaginosas associados às aberturas das narinas localizadas nas extremidades distais na superfície ventral do focinho (Fig. 1A-B).

Os bulbos estão associados às rosetas através da parte dorsal, não apresentaram turgências ou subdivisões visíveis com tratos olfatórios longos os conectando aos hemisférios laterais telencefálicos (Fig. 1A-B; 2A-B).

Figura 1 – Plano dorsal de cefalofólio de *S. lewini* após dissecação e desenho esquemático representativo

Fonte: (PAULINO. N.S, 2018)

Legenda: (A) fotografia do cefalofólio (CT = 17,5 cm) de *S. lewini* após sua dissecação em plano dorsal, com exposição do encéfalo e suas partes constituintes aparentes, tais como o telencéfalo e o cerebelo, bem como das estruturas que compõem o sistema olfatório: Tratos olfatórios, bulbos olfatórios e as rosetas olfatórias. (B): Desenho esquemático das estruturas reveladas em (A). T: telencéfalo, C: cerebelo.

As Rosetas que são formadas por um amplo número de dobras membranasas chamadas lamelas olfatórias que estão separadas longitudinalmente por uma rafe central em uma fila dorsal e outra ventral (2A-B e 3A-B).

Figura 2 – Representação em diagrama de fotografia de Sistema olfatório em *S. lewini*.

Fonte: (PAULINO. N.S, 2018)

Legenda: (A) Fotografia do plano ventral de órgão olfatório em *S. lewini* (CT= 4,5 cm). (B) Diagrama esquemático da fotografia em (A), sinalizando estruturas olfatórias como: Trato olfatório (To) em conexão com o bulbo olfatório (Bo) e R: rafe longitudinal separando as lamelas olfatórias dorsais (Ld) e ventrais (Lv) de roseta olfatória.

Figura 3 – Macrografias de órgão olfatório periférico (Roseta) *S. lewini*.

Fonte: (PAULINO. N.S, 2018)

Legenda: (A) parte ventral de órgão olfatório em *S. lewini* demonstrando as lamelas dorsais (Ld) e ventrais (Lv) dispostas longitudinalmente e separadas por um rafe central (seta amarela). (B) conjunto de lamelas olfatórias (Lo's). (Barras = 500 µm).

4.3 Anatomia ultraestrutural

Os aspectos ultraestruturais das amostras estudadas foram descritos pelas microscopia eletrônica de varredura (MEV) e microscopia de luz em coloração Hematoxilina-Eosina (H&E), tricrômio de Masson e Picrosirius

Observou-se pela microscopia eletrônica de varredura (MEV) que cada narina possui duas aberturas: uma abertura com entrada vestibular espaçosa (incorrente) por onde água entra, com posição anterolateral em relação à segunda abertura que possui uma forma mais fendada (excorrente) por onde a água sai, com posição posterolateral em relação à primeira abertura (Figuras 4A e 5A). Nas superfícies das paredes internas das câmaras olfatórias observou-se dentículos dérmicos sobrepostos em forma oval com demarcações longitudinais e ornamentação hexagonal (Figura 4 A-B).

Figura 4 – Fotografia e MEV de abertura de narina em *S. lewini*.

Fonte: (PAULINO. N.S, 2018)

Legenda: (A) fotografia de narina direita com abertura para o órgão olfatório (RO) e trato olfatório (TO) com origem no hemisfério lateral anterior direito; estruturas do cefálicas em *S. lewini*: cerebelo (C) e telencéfalo (T). (B) MEV (1 mm) das aberturas incorrente (Ni) e excorrente (Ne) sendo esta última, revestida por dentículos dérmicos (seta amarela).

(C) Dentículos dérmicos (dd) sobrepostos em forma oval com ornamentações hexagonais (oh) e demarcações longitudinais (seta vermelha); (Barras = 100 μ m)

Na microscopia eletrônica de varredura (MEV) observou-se as divisões incorrente e excorrente nas câmaras internas de narinas em juvenis de *S. lewini* com dentículos dérmicos dispostos através das superfícies (Figura 5A). As lamelas se organizam paralelamente em filas dorsais e ventrais (5A-D) e cada uma contém seu próprio núcleo central (Figura 5E-F).

Figura 5 – MEV de região ventral de órgãos olfatórios periférico em *S. lewini*.

Fonte: (PAULINO. N.S, 2018)

Legenda: (A) MEV de abertura incorrente (Ni) e excorrente (Ne) de narina em *S. lewini* com dentículos dérmicos (seta vermelha) associados à superfície; (1. mm). (B) filas de lamelas dorsais (Ld) e ventrais (Lv). (C) conjunto de lamelas formando uma fila lamelar; (300 μ m). (D) superfície das “abas” de um conjunto de lamelas (1-4); (100 μ m). (E-D) as setas amarelas sinalizam o núcleo central epitelial de algumas lamelas após corte transversal; (100 μ m).

Pela microscopia de luz, os órgãos olfatórios periféricos (rosetas olfatórias) em *S. lewini* juvenil associam-se aos Bulbos olfatórios por uma extensa rede de fibras nervosas que juntas formam feixes nervosos do trato olfatório (Figuras 6A-D). Possuem inúmeras lamelas olfatórias revestidas por epitélio olfatório sensorial povoadas por neurônios receptores olfatórios com microvilos na região apical (7A-B). O tecido conjuntivo é rico em fibras de colágenos dispostas em feixes que não apresentam orientação fixa, caracterizando um tecido frouxo não modelado (Figura 6E; 8A-B).

A lâmina basal do epitélio olfatório serve como apoio para as células do epitélio (Figura 7A-B). Os axônios dos neurônios receptores olfatórios, atravessam as lamelas olfatórias primárias, constituindo uma rede de fibras nervosas que inerva todo o epitélio olfatório (nervos olfatórios) (Figuras 6A-D). Os tratos olfatórios são um grande feixe nervoso em si, pois são formados por várias fibras nervosas agrupadas paralelamente. Cada feixe nervoso está envolvido por uma bainha de tecido conjuntivo constituída por fibras de colágeno (Figura 6E-F).

Figura 6 – Secção histológica de órgãos olfatórios em *S. lewini*.

Fonte: (PAULINO. N.S, 2018)

Legenda: (A-B) H&E. Bulbo olfatório (Bo) associado à roseta (Ro) através dos nervos olfatórios (No); (Barras = 50 µm; 500 µm). (C) H&E. Feixes de fibras nervosas (setas) em comunicação com o epitélio olfatório (Eo); (Barras = 100 µm). (D) tricrômio de Masson. Lamelas olfatórias (Lo) com sua lamina própria (Lp) (Barras = 50 µm). (E) tricrômio de Masson. Tecido conjuntivo fibroso não modelado reunindo fibras nervosas em feixes (1-3); (Barras = 50 µm). (F) tricrômio de Masson. Trato olfatório (To) envolvido por uma bainha de tecido conjuntivo (Tc); (Barras = 100 µm).

Figura 7 – tricrômio de Masson em epitélio olfatórios de *S. lewini*.

Fonte: (PAULINO. N.S, 2018)

Legenda: (A) Epitélio olfatório de uma lamela olfatória; (Barra = 50 µm). (B) Lâmina basal do epitélio olfatório, Neurônios receptores olfatórios (NRO) e células de suporte basais com microvilos na região apical (seta azul); seta vermelha indica a presença de cromatóforo e seta preta indica fibras de colágenos na lamina basal (Barra = 10 µm)

Figura 8 – Picosirius e tricrômio de Masson de região epitelial em *S. lewini*.

Fonte: (PAULINO. N.S, 2018)

Legenda: (A) Fibras de colágenos tipo I. evidenciada pela coloração Picosirius Red (100 µm). (B) Observa-se o tecido conjuntivo denso não modelado rico em fibras de colágeno em coloração azul modelando e sustentando o epitélio nervoso (200 µm). Os asteriscos amarelos representam uma pequena rede de tecido nervoso em comunicação como epitélio olfatório. As setas vermelhas indicam a presença de pequenos vasos sanguíneos.

Para melhor entendimento, em complemento à análise ultraestrutural, foi feito um diagrama representativo com os principais componentes celulares envolvidos no nível do processamento olfatório em juvenis de *S. lewini*:

Figura 9 – Diagrama representando epitélio olfatório sensorial em *S. lewini*.

Fonte: (PAULINO. N.S, 2018)

Legenda: Neurônios receptores olfatórios presentes no epitélio olfatório com microvilos na região apical em direção a mucosa reagindo aos estímulos externos e posteriormente levando sinais para os glomérulos no bulbo olfatório. As unidades de células mitrales (neurônios) recebem o sinal olfativo através das suas projeções dendríticas primárias e seus axônios formam as vias paralelas do trato olfatório, envolvido tanto na alimentação positiva, quanto no retorno negativo dos impulsos.

Em microscopia eletrônica de varredura (MEV), foi possível observar a superfície da região ventral após secção transversal de amostras do sistema olfatório *S. Lewini* juvenil. Permitindo a observação de tecido conjuntivo formando uma cápsula envoltória as estruturas unidas (8A-D).

O bulbo olfatório, em sua região mais ventral anterior ao órgão olfatório, apresenta um grande feixe que indica possíveis projeções do trato olfatório em diferentes porções do bulbo (8A-B). Na região posterior lateral ao bulbo e ao invólucro de tecido conjuntivo, observa-se a presença de um lúmen em forma de fenda na região lamelar (8B).

No geral, o Bulbo em *S. lewini* juvenil apresenta-se com uma área de superfície extensa, com componentes neuronais e inúmeras projeções

dendríticas, envolto por uma espessa camada de tecido conjuntivo e com inervações interagindo com o epitélio olfatório (8A-F)

Figura 10 – MEV de Bulbo olfatório em *S. lewini*.

Fonte: (PAULINO. N.S, 2018)

Legenda: (A) principais estruturas olfatórias: Bulbo olfatório, Trato olfatório projetando-se da região mais ventral do bulbo anterior à Roseta olfatória (Ro); (1mm). (B) bulbo envolto por uma camada de tecido conjuntivo, trato olfatório projetando-se da região ventral do bulbo e na região posterior lateral à camada de tecido conjuntivo, nota-se a presença de um grande lúmen em forma de fenda; (100 μ m). (C) região distal lateral do bulbo mostrando a sua superfície com inúmeros feixes e camada periférica de tecido conjuntivo o envolvendo (100 μ m). (D) demonstra o tecido conjuntivo espesso e denso; (3 μ m). (E) maior aumento de uma porção distal lateral do bulbo indicando grandes bandas de feixes nervosos (*); (10 μ m). (F) indica inúmeras projeções dendríticas no bulbo (seta amarela); (30 μ m). Bo: Bulbo olfatório; Ro: Roseta olfatória; To: Trato olfatório; Tc: Tecido conjuntivo.

O bulbo olfatório em *S. lewini* juvenil é um gânglio nervoso de dimensões consideráveis, envolto por um tecido conjuntivo periférico denominado epineuro. O bulbo é formado por uma camada de células epidimárias; uma camada de células glomerular, composta por neurônios do tipo bipolar cujos axônios se estendem por camada; e um extrato nervoso composto por uma rede de feixes nervoso.

Figura 11 – Secção histológica, coloração H-E de bulbo olfatório em *S. lewini*

(A) Corte transversal; Bulbo olfatório envolto por tecido conjuntivo (1) e respectivamente composto por uma camada de células epidimárias (2), um estrato glomerular (3) e um estrato nervoso (4); (Barra = 200 µm). (B) Corte transversal; porção lateral distal do bulbo indicando neurônios bipolares (seta vermelha) na camada glomerular; (1) representam tecido conjuntivo e (2) camada de células epidimárias; (Barra = 50 µm). (C) Corte transversal; na porção medial proximal, é possível observar a alguns vasos sanguíneos (Vs), feixes nervosos preenchendo essa região e parte da camada de tecido conjuntivo (1) do bulbo; (Barras = 200 µm) (D) Corte longitudinal de bulbo indicando as seguintes camadas: Trato nervoso (To); Estrato glomerular; Estrato nervoso (Barras = 100 µm)

5 DISCUSSÃO

Neste estudo foi possível identificar o arranjo ultraestrutural dos principais componentes do sistema olfatório como o bulbo olfatório e os órgãos olfatórios (rosetas olfatórias) em juvenis de *S. lewini*, o que permitiu discutir, a partir das descrições de suas estruturas, possíveis inferências de condições ambientais sobre tais características e funções.

Os aspectos anatômicos e ultraestruturais das narinas em espécimes juvenis de *S. lewini* permitem que seja inferido que as mesmas possuam essa conformação para facilitar um desempenho olfativo aprimorado, já que as câmaras olfatórias localizadas nas extremidades distais do cefalofólio são amplamente espaçadas, contendo os órgãos olfatórios periféricos, conhecidos como rosetas olfatórias que são compostas por numerosas lamelas com uma grande área de superfície epitelial sensorial as cobrindo.

RYGG et. al., (2013) investigaram a hidrodinâmica do olfato em *Sphyrna tudes*, e conseqüentemente, o tubarão-martelo parece utilizar mecanismos de regulação de fluxo externos e interno para limitar o fluxo de água entre as lamelas olfatórias, protegendo assim essas estruturas delicadas das altas taxas de fluxo. Por pertencer à mesma família, a espécie *Sphyrna lewini*, poderia estar incluída nessa observação, devido à peculiaridade no formato da cabeça dos Sphyrnidae. Porém são necessários mais estudos aplicados afim de analisar esse contexto.

Além disso, supõem-se que a função dos dentículos dérmicos identificados por este estudo, na superfície interna e externa das câmaras olfatórias em *S. lewini*, pode estar associada com o redirecionamento de fluxo hidrodinâmico em contracorrente, limitando assim a quantidade de fluído que entra na câmara olfatória.

As características morfológicas dos dentículos dérmicos observados nas câmaras olfatórias das narinas em *S. lewini*, são as mesmas observadas nos dentículos dérmicos de membranas nictitantes das espécies de tubarões descritas por Poscai, et al., (2017) reforçando portanto a suposição de que a função dos dentículos dérmicos está associada a uma rápida e eficiente proteção contra atrito, promovendo uma melhora biomecânica do fluxo hidrodinâmico em contracorrente.

Segundo van der Bruggen & Janvier, (1993) e Purnell, (2001), assim como nos peixes thelodontes, caracterizados por serem pequenos e sem mandíbulas, os elasmobrânquios possuem dentículos dérmicos no seio paranasal e na abertura nasal incorrente, derivados da ectoderme. Embora não seja pacífico na literatura a qual grupo de peixes os thelodontes estão inseridos (monofilético, ágnatos e gnatostomados) (TURNER & TARLING 1982; TURNER, 1999; BERG; 2008), sabe-se que os thelodontes e os elasmobrânquios são dois grupos de peixes de origens diferentes que apresentam uma característica morfológica semelhante sugerindo convergência evolutiva, ou seja, quando seres vivos desenvolvem características semelhantes de origens distintas (RIDLEY, 2009), ainda que a nível microscópico.

Não há estudos que descrevam o formato dos dentículos dérmicos bem como a função que podem exercer nas cavidades nasais. Sendo assim, este estudo postula que os dentículos dérmicos observados pela microscopia eletrônica de varredura nas divisões nasais incorrente e excorrente em *S. lewini*, são mais uma característica morfológica que evoluiu de acordo com a demanda por navegação promovendo à espécie um mecanismo hidrodinâmico nas câmaras olfatórias altamente especializado principalmente por serem nadadores ativos com hábitos migratórios (KLIMLEY, 1993; KAJIURA, 2010). Desta forma, os dentículos dérmicos teriam a mesma função dos “flaps” nos aviões.

Os órgãos olfatórios periféricos em juvenis de *S. lewini* compreendem grandes rosetas olfatórias compostas por inúmeras lamelas dorsais e ventrais separadas longitudinalmente por uma rafe ou crista central de tecido fibroso. As lamelas são revestidas por epitélio olfatório sensorial que contém neurônios receptores bipolares dispostos em colunas com microvilos em sua região apical, formando uma espécie de “tufo” ciliar.

Este tipo de neurônio receptor parece ser comum entre os peixes elasmobrânquios, pois foram previamente descrito em outros estudos (ZEISKE et al., 1987; HUETER et al., 2004; SCHUESSEL, 2008; FERRANDO et al., 2017) e diferem dos tipos de neurônios presentes em epitélio olfatório de peixes ósseos que podem ou não apresentar cílios apicais ou microvilosidades (HUETER, et al., 2004; DØVING, 2007; BONE & MOORE, 2008), sugerindo uma correlação com tamanho dos animais, já que no geral, peixes elasmobrânquios são maiores que peixes ósseos, por tanto, apresentam maior área de superfície epitelial demandando tipos celulares específicos.

A área de superfície epitelial olfatória em *S. lewini* corresponde ao tamanho das rosetas olfatórias com uma população correspondentemente grande de células receptoras quimiossensíveis (MEREDITH & KAJIURA, 2010; 2013). No entanto, embora os tubarões da família Sphyrnidae possuam órgãos olfatórios grandes e com maior área de superfície epitelial, não há evidência direta correlacionando o tamanho deste órgão à sensibilidade olfatória (MEREDITH & KAJIURA, 2010).

Se creditarmos que as microvilosidades observadas por toda a extensão da superfície apical do epitélio olfatório em *S. lewini* aumentam a eficiência para as trocas com o meio intra- e extracelular, podemos dizer que esta é uma espécie altamente especializada quanto ao processamento da informação olfativa.

As técnicas histológicas apontam associação dos bulbos olfatórios em *S. lewini* às lamelas olfatórias através de inervações que surgem destes e projetam-se em direção ao epitélio olfatório.

Dryer & Graziadei, (1993) apontam diferenciações morfológicas nos bulbos olfatórios entre duas espécies de tubarão: *S. tiburo* e *Rhizoprionodon terranova*, ambos pertencentes a mesma ordem (Carcharhiniformes). Respectivamente, nessas duas espécies os bulbos apresentam turgências e subdivisões medial e lateral.

Os resultados obtidos pela microscopia de luz apontam que os bulbos olfatórios em juvenis de *S. lewini* não apresentam subdivisões em nível macroscópico e histológico, confrontam a hipótese sugerida por Ferrando et al., (2017) onde os bulbos olfatórios em *S. lewini* seriam divididos em vários “sub-bulbos” devido à similaridade com a espécie *S. tiburo* descrita por Dryer & Graziadei, (1993).

Embora a espécie *S. tiburo* e *S. lewini* pertençam a mesma família, existem diferenciações morfológica dos bulbos olfatórios que podem ser justificadas pela análise ultraestrutural realizada por este estudo e pela variação do tamanho e formato da cabeça dos tubarões sphyrnidae, uma vez que a espécie *S. tiburo* possui o menor cefalofólio de todos os representantes do gênero *Sphyrna* (COMPAGNO, 1984). De qualquer forma, sugere-se um estudo comparativo entre os espécimes juvenis e adultos nesse contexto, pois a morfologia pode variar de acordo com os estágios de crescimento dependendo da espécie.

As análises histológicas do bulbo olfatório em juvenis de *S. lewini* foram comparadas com àquelas descritas na literatura como por exemplo em *Chimaera*

monstrosa (Chimaeridae), *Sphyrna tiburo* (sphyrnidae), *Rhizoprionodon terranova* (Carcharhinidae), *Scyliorhinus canícula* (Scyliorhinidae), *Somniosus microcephalus* (Dalatiidae) (THEISEN & BREUCKE 1986; RESINK, et al., 1987; DRYER & GRAZIADEI, 1993; FERRANDO et al., 2010; FERRANDO et al., 2017), sugerindo que o mecanismo do processamento da informação odorífera em *S. lewini*, assim como em outros vertebrados, funcionam de forma homóloga (RESINK et al. 1987; HUETER, et al., 2004).

Ao longo dos anos, várias hipóteses foram levantadas para tentar explicar a função da cabeça dos tubarões-martelo com destaque para a hipótese de acuidade olfatória bidirecional, os permitindo distinguir qual narina foi atingida primeiro pelo odor dando-lhes a direção que devem seguir para chegar à fonte do cheiro, bem como o formato hidrodinâmico do cefalofólio, os conferindo maior velocidade nas manobras e estabilidades no nado (COMPAGNO, 1984; ABEL et al., 2009).

Estudos mais recentes levantaram algumas hipóteses para tentar entender a real função do olfato em tubarões. Por exemplo, Jacobs et al., (2012) sugeriram que a principal função do olfato em tubarões está relacionada com a decodificação e o mapeamento de odores para efeitos de navegação e, independentemente da filogenia, a dimensão do bulbo olfatório estaria relacionada com a demanda de navegação; Yopak et al., (2015) demonstraram que os maiores bulbos olfatórios foram encontrados em espécies migratórias do litoral-pelágico, como o tubarão branco (*Carcharodon carcharias*), tubarão-tigre (*Galeocerdo cuvier*) e tubarão azul (*Prionace glauca*); Nosal et. al., (2016), sugerem que o olfato contribui para a navegação pelágica de tubarões costeiros, provavelmente mediada por gradientes químicos como a hipótese de aves.

Zeiske, (1987) citou que os elasmobrânquios são bem conhecidos pelo seu reputado senso olfatório altamente desenvolvido. Estudos mais contemporâneos, como por exemplo o de Schluessel et al., (2008), atribuem à sensibilidade olfatória dos tubarões ao tamanho das estruturas olfatórias, incluindo a área de superfície epitelial e o volume do bulbo olfatório.

Pela observação microscópica, o tamanho do bulbo olfatório e as compartimentações celulares apresentadas sugerem um sistema quimiorreceptor altamente desenvolvido que pode ser usado para estimar as capacidades comportamentais quanto ao habitat e estilo de vida de *S. lewini*, como por exemplo a demanda por navegação já que trata-se de uma espécie migratória com hábito

costeiro-oceânico. Tais sugestões foram baseadas em estudos como Smeets et al., (1987); Demski & Northcutt, (1996); Yopak et al., (2007); Schluessel et al., (2008), Meredith & Kajiura, (2010), Jacobs et al., (2012); Yopak et al., (2015); Nosal et. al., (2016).

A anatomia do bulbo olfatório, bem como as influências desse órgão frente ao comportamento das espécies em seu ambiente comum, vem sendo significativamente discutida nos últimos anos (ZEISKE et al., 1987; SCHUESSEL, 2008; HUETER et al., 2004; BONE e MOORE, 2008; FERRANDO et al., 2010; FERRANDO et al., 2017).

Sendo assim, faz-se necessário mais investigações, pois assim como este estudo, outros sugerem que sistema quimiorreceptor (olfato) é a principal via de tomada para a navegação em diferentes ambientes marinhos e não o sistema eletrossensorial em si.

Embora as estruturas que compõem o sistema olfatório do tubarão-martelo *Sphyrna lewini* sejam grandes macroscopicamente e com maior área de superfície epitelial sensorial, não há evidência direta correlacionando o tamanho dessas estruturas à sensibilidade olfatória.

6 CONCLUSÕES

A anatomia macroscópica e a histologia das rosetas olfatórias em tubarão-martelo *Sphyrna lewini* (GRIFFITH & SMITH, 1834) juvenil, sugerem uma capacidade olfativa bem desenvolvida para esta espécie de hábito costeiro-oceânico devido ao tamanho da área de superfície sensorial.

No presente trabalho, as observações sobre a roseta olfatória foram relatadas juntamente com a morfologia e histologia do bulbo olfatório em que as análises histológicas revelaram algumas características peculiares.

O bulbo olfatório não possui divisões em nível macroscópico. A anatomia ultraestrutural revelou divisões em camadas de células epidimárias, células glomerulares, composta por neurônios do tipo bipolar, e extrato nervoso composto por uma rede de feixes nervoso envoltas por tecido conjuntivo fibroso não modelado com presença de fibras de colágeno demonstrando que o bulbo olfatório em *S. lewini* juvenil é um gânglio nervoso de dimensões consideráveis.

Além disso, o epitélio olfatório apresentou característica celular semelhante aos demais grupos de vertebrados, principalmente com outros elasmobrânquios, onde os neurônios receptores estão disposto em coluna com microvilos na região apical, bem como células redondas basais próximo a lamina basal servindo de apoio para estas células.

O sistema hidromecânico nas câmaras olfatórias sugere ser altamente desenvolvido para manter a integridade dos tecidos através dos dentículos dérmicos funcionando como “flaps” dos aviões devido as suas características morfológicas já conhecidos por exercer a função de revestimento da epiderme dos tubarões ajudando na hidrodinâmica.

Todas as questões apresentadas neste estudo devem ser prosseguidas para obter uma compreensão mais profunda da biologia quimiosensorial dos tubarão-martelo *Sphyrna lewini* e dos elasmobrânquios em geral.

REFERÊNCIAS

- ABEL, Richard L. et al. Functional morphology of the nasal region of a hammerhead shark. **Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology**, v. 155, n. 4, p. 464-475, 2010.
- ANDRES, K. H. Anatomy and Ultkastkuctuke of the Olfactory Bulb in Fish, Amphibia, Reptiles, Birds and Mammals. In: **Ciba Foundation Symposium-Internal Secretions of the Pancreas (Colloquia on Endocrinology)**. Chichester, UK: John Wiley & Sons, Ltd., 1970. p. 177-196.
- ARIF, S. W. Sexual dimorphism and asymmetry in the olfactory organs and brain structure of the catshark, *Scyliorhinus canicula*. **Unpubl. M. Phil. thesis, University of Portsmouth, UK**, 2011.
- BEZERRA, Natalia Priscila Alves et al. Deslocamentos verticais e horizontais do tubarão martelo (*Sphyrna lewini*, Griffith & Smith, 1834) monitorados a partir do arquipélago de São Pedro e São Paulo, Brasil. 2013.
- BONE, Quentin; MOORE, Richard. **Biology of fishes**. Taylor & Francis, 2008
- BORNATOWSKI, H.; ABILHOA, V. Tubarões e raias capturados pela pesca artesanal no Paraná: guia de identificação. Hori Cadernos Técnicos, n. 4, 2012.
- Carcharhinidae and Sphyrnidae sharks: a preliminary study. **Zoomorphology**, p. 1-6, 2017.
- COLLIN, Shaun P. The neuroecology of cartilaginous fishes: sensory strategies for survival. **Brain, behavior and evolution**, v. 80, n. 2, p. 80-96, 2012.
- COMPAGNO, L. J. V.; DANDO, M.; FOWLER, S. **Sharks of the world**, 368 pp. 2005.

COMPAGNO, Leonard JV et al. FAO species catalogue. v. 4: (2) **Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date**, pt. 2: Carcharhiniformes. 1984.

COSTA, Luciano; CHAVES, Paulo de Tarso da Cunha. Elasmobrânquios capturados pela pesca artesanal na costa sul do Paraná e norte de Santa Catarina, Brasil. **Biota Neotropica**, v. 6, n. 3, 2006.

COX, Jonathan PL. Ciliary function in the olfactory organs of sharks and rays. **Fish and Fisheries**, v. 14, n. 3, p. 364-390, 2013.

DEMSKI, L. S.; NORTHCUTT, R. G. The brain and cranial nerves of the white shark: an evolutionary perspective. **Great white sharks: the biology of Carcharodon carcharias**, Academic Press, San Diego, p. 121-130, 1996

DØVING, Kjell B. et al. The functional organization of the fish olfactory system. **Progress in neurobiology**, v. 82, n. 2, p. 80-86, 2007.

DRYER, Laurence; GRAZIADEI, Pasquale PC. A pilot study on morphological compartmentalization and heterogeneity in the elasmobranch olfactory bulb. **Anatomy and embryology**, v. 188, n. 1, p. 41-51, 1993.

EBERT, David A.; STEHMANN, Matthias FW. **Sharks, batoids and chimaeras of the North Atlantic**. FAO, Roma (Italia). 2013.

FERRANDO, S. et al. Anatomy of the olfactory bulb in Greenland shark *Somniosus microcephalus* (Bloch & Schneider, 1801). **Journal of Applied Ichthyology**, v. 33, n. 2, p. 263-269, 2017.

FERRANDO, Sara et al. G protein alpha subunits in the olfactory epithelium of the holocephalan fish *Chimaera monstrosa*. **Neuroscience letters**, v. 472, n. 1, p. 65-67, 2010.

FERRETTI, Francesco et al. Patterns and ecosystem consequences of shark declines in the ocean. **Ecology letters**, v. 13, n. 8, p. 1055-1071, 2010.

GADIG, Otto Bismarck Fazzano. **Tubarões da costa brasileira**. 2001. Tese de Doutorado. Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho".

GALINA, A. B.; VOOREN, C. M. Captura de fêmeas grávidas de *Sphyrna lewini* (Griffith & Smith, 1834) com rede de emalhe na costa do Rio Grande do Sul, durante o verão de 2004/2005. In: **II Congresso Brasileiro de Oceanografia**. 2005. p. 9-12.

GOMES, U. L. et al. Guia para identificação de tubarões e raias do Rio de Janeiro. **Technical Books, Rio de Janeiro**, 2010.

GOMES, U. L. et al. Guia para identificação de tubarões e raias do Rio de Janeiro. 2010

HAMDANI, El Hassan et al. Seasonal variations in olfactory sensory neurons—fish sensitivity to sex pheromones explained? **Chemical senses**, v. 33, n. 2, p. 119-123, 2007.

HAMDANI, El Hassan; ALEXANDER, George; DØVING, Kjell B. Projection of sensory neurons with microvilli to the lateral olfactory tract indicates their participation in feeding behaviour in crucian carp. **Chemical senses**, v. 26, n. 9, p. 1139-1144, 2001.

HAMDANI, El Hassan; DØVING, Kjell B. The alarm reaction in crucian carp is mediated by olfactory neurons with long dendrites. **Chemical senses**, v. 27, n. 4, p. 395-398, 2002.

HAMLETT, William C. et al. Chondrichthyan parity, lecithotrophy and matrotrophy. **Reproductive Biology and Phylogeny of Chondrichthyes: sharks, batoids and chimaeras**, v. 3, p. 395-434, 2005.

HAZIN, Fabio; FISCHER, Alessandra; BROADHURST, Matt. Aspects of reproductive biology of the scalloped hammerhead shark, *Sphyrna lewini*, off northeastern Brazil. **Environmental Biology of Fishes**, v. 61, n. 2, p. 151-159, 2001.

HOENIG, John M. Life-history patterns in the elasmobranchs: implications for fisheries management. " **Elasmobranchs as living resources: advances in the biology, ecology, systematics, and the status of the fisheries**", p. 1-16, 1990.

HORN, Tomaz Stumpf. Aspectos biológicos de *Sphyrna lewini* (Griffith & Smith, 1834) no Litoral Norte do Rio Grande do Sul: subsídios para a identificação dos seus berçários. 2014.

HUETER, Robert E. *et al.* Sensory biology of elasmobranchs. **Biology of sharks and their relatives**. CRC Press, Boca Raton, p. 325-368, 2004.

JACOBS, Lucia F. From chemotaxis to the cognitive map: the function of olfaction. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 109, n. Supplement 1, p. 10693-10700, 2012.

JOHNSEN, Peter B.; TEETER, John H. Behavioral responses of bonnethead sharks (*Sphyrna tiburo*) to controlled olfactory stimulation. **Marine & Freshwater Behaviour & Phy**, v. 11, n. 4, p. 283-291, 1985.

KAJIURA, Stephen M. Head morphology and electrosensory pore distribution of carcharhinid and sphyrnid sharks. **Environmental Biology of Fishes**, v. 61, n. 2, p. 125-133, 2001.

KAJIURA, Stephen M.; FORNI, Jesica B.; SUMMERS, Adam P. Olfactory morphology of carcharhinid and sphyrnid sharks: does the cephalofoil confer a sensory advantage? **Journal of Morphology**, v. 264, n. 3, p. 253-263, 2005.

KAJIURA, Stephen M.; HOLLAND, Kim N. Electoreception in juvenile scalloped hammerhead and sandbar sharks. **Journal of Experimental Biology**, v. 205, n. 23, p. 3609-3621, 2002.

KEMPSTER, R. M.; MCCARTHY, I. D.; COLLIN, S. P. Phylogenetic and ecological factors influencing the number and distribution of electroreceptors in elasmobranchs. **Journal of Fish Biology**, v. 80, n. 5, p. 2055-2088, 2012.

KLIMLEY, A. P. Highly directional swimming by scalloped hammerhead sharks, *Sphyrna lewini*, and subsurface irradiance, temperature, bathymetry, and geomagnetic field. **Marine Biology**, v. 117, n. 1, p. 1-22, 1993.

KOTAS, Jorge Eduardo et al. **A pesca de emalhe e de espinhel-de-superfície na Região Sudeste-Sul do Brasil**. São Paulo: Instituto Oceanográfico-USP, 2005.

KOTAS, Jorge Eduardo. **Dinâmica de populações e pesca do tubarão-martelo *Sphyrna lewini* (Griffith & Smith, 1834), capturado no mar territorial e zona econômica exclusiva do sudeste-sul do Brasil**. 2004. Tese de Doutorado. PhD Thesis. São Paulo University–USP.

KOTAS, Jorge Eduardo; MASTROCHIRICO, Vito; PETRERE JUNIOR, M. Age and growth of the Scalloped Hammerhead shark, *Sphyrna lewini* (Griffith and Smith, 1834), from the southern Brazilian coast. **Brazilian Journal of Biology**, v. 71, n. 3, p. 755-761, 2011.

LESSA, R. et al. Biodiversidade de Elasmobrânquios do Brasil, Projeto de Conservação e Utilização Sustentável da Diversidade Biológica Brasileira. **Ministério do Meio Ambiente (MMA), Recife, PE, Brazil**, 1999.

LISNEY, T. J.; COLLIN, S. P. Brain morphology in large pelagic fishes: a comparison between sharks and teleosts. **Journal of Fish Biology**, v. 68, n. 2, p. 532-554, 2006.

LUND, Richard; GROGAN, Eileen D. The origin and relationships of early Chondrichthyes. In: **Biology of sharks and their relatives**. CRC press, 2004. p. 22-61.

MEREDITH, Tricia L.; KAJIURA, Stephen M. Olfactory morphology and physiology of elasmobranchs. **Journal of Experimental Biology**, v. 213, n. 20, p. 3449-3456, 2010.

MEREDITH, Tricia L.; KAJIURA, Stephen M.; HANSEN, Anne. The somatotopic organization of the olfactory bulb in elasmobranchs. **Journal of morphology**, v. 274, n. 4, p. 447-455, 2013.

MINISTÉRIO DO MEIO AMBIENTE (MMA). Lista Nacional Oficial de espécies da fauna ameaçadas de extinção. **Diário Oficial da União**, 2014.

MOTTA, Fabio S. et al. Size and sex compositions, length–weight relationship, and occurrence of the Brazilian sharpnose shark, *Rhizoprionodon landii*, caught by artisanal fishery from southeastern Brazil. **Fisheries Research**, v. 74, n. 1-3, p. 116-126, 2005.

NAKAYA, Kazuhiro. Hydrodynamic function of the head in the hammerhead sharks (Elasmobranchii: Sphyrnidae). **Copeia**, p. 330-336, 1995.

NELSON, Gareth J. Phylogenetic relationship and classification. **Systematic Zoology**, v. 21, n. 2, p. 227-231, 1972.

NIEUWENHUYS, Rudolf. Comparative anatomy of olfactory centres and tracts. In: **Progress in brain research**. Elsevier, 1966. p. 1-64.

NOSAL, Andrew P. et al. Olfaction Contributes to Pelagic Navigation in a Coastal Shark. **PloS one**, v. 11, n. 1, p. e0143758, 2016.

POSCAI, Aline Nayara et al. Microscopic aspects of the nictitating membrane in

PURNELL, Mark A. Scenarios, selection, and the ecology of early vertebrates. **Major events in early vertebrate evolution**, p. 188-208, 2001.

QUATTRO, J. M. et al. Genetic evidence of cryptic speciation within hammerhead sharks (Genus *Sphyrna*). **Marine Biology**, v. 148, n. 5, p. 1143-1155, 2006.

QUATTRO, Joseph M. et al. *Sphyrna gilbert* sp. Nov., a new hammerhead shark (Carcharhiniformes, Sphyrnidae) from the western Atlantic Ocean. **Zootaxa**, v. 3702, n. 2, p. 159-178, 2013.

RESINK, J. W. et al. Steroid glucuronides as sex attracting pheromones in the African catfish, *Clarias gariepinus*. In: **Third International Symposium on Reproductive Physiology of Fish, St. John's, Newfoundland, Canada** (DR Idler, LW Crim, and JM Walsh, Eds.). 1987. p. 163.

RYGG, Alex D. et al. A computational study of the hydrodynamics in the nasal region of a hammerhead shark (*Sphyrna tiburo*): implications for olfaction. **PloS one**, v. 8, n. 3, p. e59783, 2013.

SCHLUESSEL, Vera et al. Morphometric and ultrastructural comparison of the olfactory system in elasmobranchs: the significance of structure–function relationships based on phylogeny and ecology. **Journal of Morphology**, v. 269, n. 11, p. 1365-1386, 2008.

SMEETS, W. J. A. J. Cartilaginous fishes. In: **The central nervous system of vertebrates**. Springer, Berlin, Heidelberg, 1998. p. 551-654.

SMEETS, Wilhelmus JAJ; NORTHCUTT, R. Glenn. At least one thalamotelencephalic pathway in cartilaginous fishes projects to the medial pallidum. **Neuroscience letters**, v. 78, n. 3, p. 277-282, 1987.

SOCIEDADE BRASILEIRA PARA O ESTUDO DE ELASMOBRÂNQUIOS – SBEEL, Plano Nacional de Ação para a Conservação e o Manejo dos estoques de Peixes Elasmobrânquios no Brasil. Recife (2005) www.sbeel.org.br/downloads/plano.pdf

SOTO, J. M. R. Annotated systematic checklist and bibliography of the coastal and oceanic fauna of Brazil. **Mare Magnum**. 1 (1). 51-120, v. 51, p. 120, 2001.

STEVENS, J. D. et al. The effects of fishing on sharks, rays, and chimaeras (chondrichthyans), and the implications for marine ecosystems. **ICES Journal of Marine Science**, v. 57, n. 3, p. 476-494, 2000.

TESTER, Albert L. The role of olfaction in shark predation. 1963.

The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2016-1. Disponível em: www.iucnredlist.org. Acesso em: 09 August 2018

THEISEN, Birgit; ZEISKE, Eckart; BREUCKER, Haide. Functional morphology of the olfactory organs in the spiny dogfish (*Squalus acanthias* L.) and the small-spotted catshark (*Scyliorhinus canicula* (L.)). **Acta Zoologica**, v. 67, n. 2, p. 73-86, 1986.

TURNER, S. Early Silurian to Early Devonian thelodont assemblages and their possible ecological significance. **WORLD AND REGIONAL GEOLOGY**, p. 42-78, 1999.

TURNER, S.; TARLING, D. H. Thelodont and other agnathan distributions as tests of lower Palaeozoic continental reconstructions. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 39, n. 3-4, p. 295-311, 1982.

VAN DER BRUGGHEN, Wim; JANVIER, Philippe. Denticles in thelodonts. **Nature**, v. 364, n. 6433, p. 107, 1993.

VOOREN, Carolus Maria; KLIPPEL, Sandro (Ed.). **Ações para a conservação de tubarões e raias no sul do Brasil**. Sandro Klippel, 2005.

WEIGMANN, S. Annotated checklist of the living sharks, batoids and chimaeras (Chondrichthyes) of the world, with a focus on biogeographical diversity. **Journal of Fish Biology**, v. 88, n. 3, p. 837-1037, 2016.

YOKOTA, Leandro. Caiçara do Norte (RN): um berçário de tubarões e raias. 2005.

YOPAK, Kara E. et al. Variation in brain organization and cerebellar foliation in chondrichthyans: sharks and holocephalans. **Brain, behavior and evolution**, v. 69, n. 4, p. 280-300, 2007.

YOPAK, Kara E.; LISNEY, Thomas J.; COLLIN, Shaun P. Not all sharks are “swimming noses”: variation in olfactory bulb size in cartilaginous fishes. **Brain Structure and Function**, v. 220, n. 2, p. 1127-1143, 2015.

ZEISKE, E.; CAPRIO, J.; GRUBER, S. H. Morphological and electrophysiological studies on the olfactory organ of the lemon shark, *Negaprion brevirostris* (Poey). In: **Indo-Pacific Fish Biology: Proceedings of the Second International Conference on Indo-Pacific Fishes**. Ichthyological Society of Japan, Tokyo, 1986. p. 381-391.

ZEISKE, Eckart; THEISEN, Birgit; GRUBER, Samuel H. Functional morphology of the olfactory organ of two carcharhinid shark species. **Canadian Journal of Zoology**, v. 65, n. 10, p. 2406-2412, 1987.