Mateus Costa Soares

**Miologia comparada dos arcos maxilar e hioide
em Chondrichthyes e sua relevância nas hipóteses
filogenéticas das espécies viventes**

Comparative myology of the mandibular and hyoid arches in Chondrichthyes and its
relevance for phylogenetic hypotheses of living species

São Paulo

2011

Mateus Costa Soares

**Miologia comparada dos arcos maxilar e hioide
em Chondrichthyes e sua relevância nas hipóteses
filogenéticas das espécies viventes**

Comparative myology of the mandibular and hyoid arches in Chondrichthyes and its
relevance for phylogenetic hypotheses of living species.

Tese apresentada ao Instituto de Biociências da
Universidade de São Paulo, para a obtenção de
Título de Doutor em Ciências Biológicas, na
Área de Zoologia.

Orientador: Marcelo Rodrigues de Carvalho

São Paulo

2011

Soares, Mateus Costa

**Miologia comparada dos arcos maxilar e hioide
em Chondrichthyes e sua relevância nas
hipóteses filogenéticas das espécies viventes**

286 páginas

Tese (Doutorado) - Instituto de Biociências da
Universidade de São Paulo. Departamento de
Zoologia.

1.Chondrichthyes 2. Miologia comparada 3.
Evolução

Universidade de São Paulo.

Instituto de Biociências. Departamento de
Zoologia.

Comissão Julgadora:

Profa. Dra. Monica de Toledo Piza Ragazzo

Prof. Dr. Ulisses Leite Gomes

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof. Dr. Marcelo Rodrigues de Carvalho

Orientador

À minha família.

Agradecimentos

Sem a presença e apoio dos meus pais, aos quais também dedico este trabalho, esta tese não teria o mesmo resultado. Agradeço por estarem ao meu lado em todos os momentos e por não pouparem esforços para me ajudar em meus objetivos. Meus irmãos também sempre deram muita força e sei que sempre pude contar com eles. Meu avô, Antônio Faria, e minha avó, Lúcia, nunca deixaram de apoiar e ajudar. Aos dois, meu muito obrigado.

Sou muito grato ao Prof. Dr. Marcelo Rodrigues de Carvalho que confiou em meu trabalho e aceitou ser meu orientador nesta pesquisa. Apreendi muito com seu vasto conhecimento e grande experiência em Zoologia. Todas nossas conversas, formais ou informais, foram úteis para meu crescimento acadêmico. Seus conselhos sobre boa bibliografia também foram bem aproveitados.

Os amigos que fiz no laboratório ao longo destes quatro anos e quatro meses devem ser lembrados. Inicialmente, agradeço o João Paulo Capretz e o Thiago Loboda por me receberem muito bem no laboratório, pela companhia em coletas, disciplinas, congressos, visitas ao Museu de Zoologia e discussões sobre trabalhos. Agradeço também aos alunos que entraram depois no laboratório, trouxeram novas ideias às conversas e participaram de alguma forma no trabalho: Paula Lemos, Fernanda Porto, João Pedro Fontenelle, Diego Vaz, Maíra Ragno, Sarah Viana e Carolina Laurini.

Wilson Soares teve grande participação no trabalho ao fazer todas as ilustrações e, algumas vezes, suas dúvidas provocaram revisões e novas interpretações nas descrições.

Agradeço a Profa. Dra. Mônica Toledo-Pizza pelas conversas que tivemos ao longo do trabalho, principalmente nas duas semanas da disciplina de Anatomia de

Peixes em São Sebastião e durante minha qualificação. Também sou grato pela oportunidade que tive de trabalhar em seu laboratório com seus alunos. Portanto, agradeço ao George Mattox, a Andréa Paixão, ao André Casas, ao Rodrigo Nakagawa, ao Vítor Giovannetti e ao Kléber Mathubara que me aceitaram como “intruso” no laboratório e colaboraram com opiniões e sugestões ao trabalho e à apresentação. O Dr. Ralf Britz que, juntamente com a Profa. Dra. Mônica, ministrou uma disciplina voltada à anatomia e colaborou imensamente com seu conhecimento no assunto.

Os professores Dr. Luís Fábio e Dr. José Lima Figueiredo contribuíram com sugestões durante a qualificação. Ainda sou grato ao professor José Lima pela paciência durante minhas visitas ao Museu de Zoologia e pelo empréstimo de material para dissecação.

O Prof. Dr. Ulisses Leite Gomes, que foi da minha banca de mestrado, também deve ser lembrado. Agradeço-o por me apresentar ao Professor Marcelo de Carvalho e me receber em visita ao seu laboratório na Universidade do Estado do Rio de Janeiro. O material que analisei e nossas discussões sobre anatomia foram muito importantes.

Muito do material coletado foi proveniente de coletas organizadas pelo Prof. Dr. Fernando Marques. Agradeço muito a ele e seus alunos (Mauro Cardoso Jr., Verônica Mantovani Bueno e Natália Luchetti) pela ajuda e interesse em Chondrichthyes durante esses anos. Também agradeço seu ex-aluno, e hoje professor na UFPA, Dr. Marcus Domingues pelas conversas que tivemos e por abrir portas na UNIFESP – Diadema para que eu pudesse mostrar um pouco do meu trabalho.

Ao longo desses quatro anos, fiz grandes amigos no departamento. Agradeço ao Max Marrona pelas conversas sempre bem-humoradas sobre biologia, música e outros assuntos. Também agradeço a Talita Zuppo, uma grande amiga que me ajudou muito

com traduções de textos e e-mails. Thiago Fernandes, Roberta Figueiredo, Jéssica Gillung, Júlia Beneti também são grandes que levarei daqui pra frente.

Durante minha viagem para visitas de coleções no exterior fui recebido e auxiliado por muitos biólogos. Meus agradecimentos ao Dr. Dave Catania, Mysi Hoang (ambos da California Academy of Sciences, em San Francisco), Dra. Lynne Parenti, Dr. Jeff Willians, Jerry Finnan (os três do National Museum of Natural History em Washington, D.C.) Dr. Mark Sabaj-Pérez, Dr. John Lundberg (ambos da Academy of Natural Sciences of Philadelphia). Também agradeço o Dr. Robert Schelly por me receber em Nova Iorque e me apresentar a coleção ictiológica do American Museum of Natural History. Adela RoaVaron, Juan Daza, Alexandra Martínez e Daniel Lumbantobing tornaram minha vida em Washington mais fácil e divertida.

O Museu Emilio Goeldi em Belém do Pará, através do Dr. Wolmar Wosiack, e a Universidade de Tokai no Japão, através do Dr. Sho Tanaka enviaram material. Muito obrigado.

Índice

1. Introdução	1
1.1.Chondrichthyes: Abordagens filogenéticas	1
1.2.A miologia como ferramenta para interpretações filogenéticas	6
2. Objetivos	11
3. Metodologia	12
3.1.Análise anatômica	12
3.2.Aquisição de material	12
3.3.Lista de espécies analisadas	13
3.4.Abreviações anatômicas	23
4. Resultados	25
4.1.Hexanchiformes	25
4.1.1. Miologia descritiva de representante da família Chlamydoselachidae	25
4.1.2. Miologia descritiva de representante da família Hexanchidae	26
4.2.Echinorhiniformes	27
4.2.1. Miologia descritiva de representante da família Echinorhinidae	27
4.3. Squaliformes	29
4.3.1. Miologia descritiva de representante da família Squalidae	29
4.3.2. Miologia descritiva de representante da família Centrophoridae	30
4.3.3. Miologia descritiva de representante da família Etmopteridae	31
4.3.4. Miologia descritiva de representante da família Somniosidae	32
4.3.5. Miologia descritiva de representante da família Oxynotidae	33
4.3.6. Miologia descritiva de representante da família Dalatiidae	34
4.4.Squatiniformes	36
4.4.1. Miologia descritiva de representante da família Squatinidae	36
4.5. Pristiophoriformes	38
4.5.1. Miologia descritiva de representante da família Pristiophoridae	38
4.6. Pristiformes	39
4.6.1. Miologia descritiva de representante da família Pristidae	39
4.7. Rhinobatiformes	40
4.7.1. Miologia descritiva de representante da família Rhinobatidae	40
4.8. Rajiformes	42

4.8.1. Miologia descritiva de representante da família Arynchobatidae	42
4.8.2. Miologia descritiva de representante da família Rajidae	44
4.8.3. Miologia descritiva de representante da família Anacanthobatidae	46
4.9. Torpediniformes	48
4.9.1. Miologia descritiva de representante da família Narcinidae	48
4.9.2. Miologia descritiva de representante da família Torpedinidae	49
4.10. Myliobatiformes	51
4.10.1. Miologia descritiva de representante da família Urotrygonidae	51
4.10.2. Miologia descritiva de representante da família Urolophidae	52
4.10.3. Miologia descritiva de representante da família Potamotrygonidae	54
4.10.4. Miologia descritiva de representantes dos gêneros <i>Dasyatis</i> , <i>Himantura</i> e <i>Pteroplatytrygon</i> .	57
4.10.5. Miologia descritiva de representante do gênero <i>Himantura</i> “ocidental”.	58
4.10.6. Miologia descritiva de representante do gênero <i>Taeniura</i>	59
4.10.7. Miologia descritiva de representante da família Myliobatidae	61
4.11. Heterodontiformes	62
4.11.1. Miologia descritiva de representante da família Heterodontidae	62
4.12. Orectolobiformes	63
4.12.1. Miologia descritiva de representante da família Hemiscylliidae	63
4.12.2. Miologia descritiva de representante da família Ginglymostomatidae	64
4.12.3. Miologia descritiva de representante da família Stegostomatidae	66
4.13. Lamniformes	67
4.13.1. Miologia descritiva de representante da família Pseudocarchariidae	67
4.13.2. Miologia descritiva de representante da família Alopiidae	68
4.13.3. Miologia descritiva de representante da família Lamnidae	70
4.14. Carcharhiniformes	71
4.14.1. Miologia descritiva de representante da família Scyliorhinidae	71
4.14.2. Miologia descritiva de representante da família Proscylliidae	73

4.14.3. Miologia descritiva de representante da família Triakidae	74
4.14.4. Miologia descritiva de representante da família Carcharhinidae	76
4.14.5. Miologia descritiva de representante da família Sphyrnidae	77
4.15. Chimaeriformes	79
4.15.1. Miologia descritiva de representante da família Callorhynchidae	79
4.15.2. Miologia descritiva de representante da família Rhinochimaeridae	80
4.15.3. Miologia descritiva de representante da família Chimaeridae	81
5. Discussão	83
5.1. Proposta de sinonímias a partir de hipóteses de homologia.	83
5.1.1. Justificativas para as propostas de sinônimos dos músculos	83
5.1.2. Lista de sinônimos para a musculatura maxilar e hioide	86
5.2. Caracteres filogenéticos	94
5.2.1. Complexo labialis	94
5.2.2. Complexo adductor mandibulae	95
5.2.3. Constrictor dorsalis	100
5.2.4. Constrictor hyoideus	103
5.3. Variações miológicas e as interrelações em Galeomorphii	106
5.3.1. Hipóteses filogenéticas anteriores	106
5.3.2. Miologia comparada e discussão de caracteres	108
5.3.2.1. Caracteres miológicos para a discussão do monofiletismo em Galeomorphii	108
5.3.2.2. Caracteres miológicos para a discussão do monofiletismo entre Heterodontiformes e Orectolobiformes	109
5.3.2.3. Miologia comparada em Orectolobiformes	112
5.3.2.4. Miologia comparada em Lamniformes	115
5.3.2.5. Miologia comparada em Carcharhiniformes	117
5.4. A relação entre as famílias Chlamydoselachidae e Hexanchidae	121
5.4.1. Hipóteses filogenéticas propostas	121
5.4.2. Anatomia comparada e discussão de caracteres	122
5.5. A influência da miologia comparada na relação entre Echinorhiniformes e no suposto monofiletismo de Squaliformes	125
5.5.1. Histórico das hipóteses de relações entre os clados	125

5.5.2. Miologia comparada e discussão de caracteres propostos na bibliografia.	127
5.6.O clado Hypnosqualea e as interrelações em Batoidea	131
5.6.1. Hipóteses de relacionamento entre as raias e os tubarões	131
5.6.2. Miologia comparada e caracteres para o clado Hypnosqualea	133
5.6.3. Interrelações em Batoidea e a grande plasticidade do músculo spiracularis	135
5.7.Miologia comparada como fonte de informações para o entendimento das interrelações na família Potamotrygonidae e sua posição na ordem Myliobatiformes	139
5.7.1. Hipóteses sobre o grupo-irmão de Potamotrygonidae e as relações entre os quatro gêneros	139
5.7.2. Anatomia comparada e inferências filogenéticas	141
5.8.Miologia comparada de Holocephali e sua influência na elucidação das relações com os Elasmobranchii.	145
5.8.1. Propostas de interrelações em Holocephali	145
5.8.2. Caracteres miológicos filogeneticamente relevantes em Holocephali	147
6. Resumo	150
7. Abstract	151
8. Bibliografia	152
9. Anexos: figuras	168

1. Introdução

1.1. Chondrichthyes: Abordagens filogenéticas

A vasta radiação dos Chondrichthyes tem cerca de 3000 espécies extintas conhecidas (Compagno, 1999) e certamente é um dos grupos com maior sucesso em termos de resistência histórica, sobrevivendo às extinções em massa que ocorreram nos últimos 400 milhões de anos (Grogan & Lund, 2004) e ocupando ambientes marinhos e de água doce (Compagno, 1990). Registros fósseis de espécies do grupo são conhecidos a partir do final do Ordoviciano (450 milhões de anos atrás) através de dentículos dérmicos (Samson *et al.*, 1996). Desde Bonaparte (1832), a classe é dividida em duas subclasses (na ocasião, o autor usou os termos Selacha e Holocephala) e atualmente, cerca de 1100 espécies de tubarões e raias formam os Elasmobranchii (Ebert & Compagno, 2007) e 33 espécies de quimeras estão unidas dentro de Holocephali (Didier, 1995).

Opiniões contrárias ao monofiletismo do grupo são apresentadas por alguns autores. Jarvik (1960) acreditava no surgimento dos Chondrichthyes a partir de diferentes linhagens de placodermes. Stensiö (1925, 1963, 1969 e 1971) classificou apenas os Holocephali como Placoderma. Patterson (1965, p. 212) segue a mesma ideia e, apesar das evidências de afinidade genética entre quimeras e elasmobrânquios, afirma que Holocephali e Arthrodira compartilhem mais características. Hipóteses sobre a origem das raias a partir de Placodermes são apresentadas por Holmgren (1942), onde as raias são relacionadas aos Petalichthyidae, e Jarvik (1980), que argumenta que as raias derivaram de formas com um exoesqueleto similar aos Rhenanidae ou de uma linhagem de Arthrodira. Jarvik (1977 & 1980) ainda insistiu na proximidade entre Acanthodi e tubarões.

Considera-se, atualmente, que monofiletismo da classe seja sustentado, essencialmente, pela calcificação prismática do esqueleto (Schaeffer & Willians, 1977; Schaeffer, 1981; Maisey, 1984a; Maisey, 1986), pela presença de um órgão copulador, o cláster pélvico, nos machos (Schaeffer & Willians, 1977; Maisey, 1986) e substituição periódica de fileiras dentárias (Maisey, 1986).. Porém, esses caracteres são discutidos por alguns autores. Pradel *et al.* (2009) relatam o descobrimento de um crânio similar a de um elasmobrânquio, mas sem a presença de calcificação prismática. Janvier (1996) questiona a validade da inclusão do cláster como sinapomorfia, alegando a falta de evidência da estrutura em espécies do Devoniano, como o *Cladoselache*. Grogan & Lund (2004) insistem neste caráter, alegando a possibilidade de serem conhecidos apenas registros fósseis de fêmeas. Os trabalhos de Jaekel (1909), que descreve um suposto cláster em *Cladoselache*, e Hussakof & Bryant (1918), que ilustram uma nadadeira pélvica com um prolongamento segmentado de cartilagens na mesma espécie, não foram discutidos por Janvier (1996).

Schaeffer (1967) inclui fósseis em seu estudo sobre evolução em Chondrichthyes e fez uma divisão indicando os níveis de organização dos exemplares e suas fases transicionais. Os níveis “cladodonte”, “hybodont” e “moderno” (que sugere que as raias e os dois grupos de tubarões, pertencentes aos atuais clados Squalomorphii e Galeomorphii, tiveram origem independente a partir de hybodont) são propostos e seguidos por Zangerl (1973) em sua análise das interrelações em Chondrichthyes. Posteriormente, Compagno (1977) considerou como Neoselachii as espécies viventes de tubarões, raias e algumas espécies extintas do Mesozoico, como o *Palaeospinax*, que foi considerado pertencente à linhagem ancestral aos Chondrichthyes atuais (White, 1937; Schaeffer & Willians, 1977; Maisey, 1977).

Müller & Henle (1837) foram os primeiros a abordar os elasmobrânquios viventes de maneira sistemática, dividindo o grupo em famílias e, posteriormente, Owen (1860) criou três divisões maiores (Squalidae, Rajidae e Cestraciontidae). A posição das fendas branquiais (Duméril, 1865), a estrutura das vértebras (Hasse, 1882) e o tipo de articulação maxilar (Gill, 1883) são exemplos de caracteres que foram utilizados isoladamente para tentar elucidar as linhagens dentro de Elasmobranchii. Análises mais amplas foram feitas por Regan (1906) (que coloca as raias, Hypotremata, como grupo-irmão de tubarões, Pleurotremata), Goodrich (1909) (que apresenta Rajiformes e Squaliformes como grupos-irmãos e classificados como subordem, ao lado de Notidani, Heterodonti e Scyllioidei) e White (1937) (raias e *Squatina* formam um grupo-irmão ao clado formado pelos atuais Orectolobiformes e Lamniformes). Compagno (1973) (Figura 1) compila caracteres para propor doze ordens que estão agrupadas em quatro subordens (Squalomorphii, Batoidea, Squatinomorphii e Galeomorphii). As relações entre as subordens são incertas, mas o autor discute associações entre Squalomorphii e Batoidea, Batoidea e Squatinomorphii, e até mesmo a origem independente de cada uma delas formando uma grande politomia. Em seguida (Compagno, 1977), as dúvidas persistiram e diferentes hipóteses sobre as relações entre Squalomorphii, Squatiniformes, Pristioforiformes e Batoidea foram apresentadas. Entre os Galeomorphii, o monofiletismo entre Heterodontiformes e Orectolobiformes também foi proposto como hipótese alternativa.

A hipótese que considera raias como grupo-irmão de tubarões, sugerida por Compagno (1973 & 1977), foi discutida por Maisey (1984b) que uniu o clado Squalomorphii ao gênero *Squatina*, e o manteve na politomia com Galeomorphii e Batoidea (apesar de discutir a ambiguidade dos caracteres utilizados para separar as raias). Para Thies e Reif (1985), o gênero *Chlamydoselachus* e a ordem Hexanchiformes

formavam uma linhagem basal à dicotomia entre Batoidea e os demais tubarões (diferente de outros autores, nesta análise, Heterodontiformes aparece mais relacionado à Pristiophoriformes e Squaliformes, enquanto Squatiniformes à Orectolobiformes). Dingerkus (citado por Seret, 1986) separa *Chlamydoselachus* dos Hexanchiformes e coloca Batoidea dentro de Squalia. Shirai (1992b) levantou 183 caracteres em sua análise que define dois grandes clados. O clado Galeomorphii tem em sua base a ordem Heterodontiformes, seguido pelos Orectolobiformes e, mais derivados, os grupos-irmãos Lamniformes e Carcharhiniformes. O clado Squalia tem o gênero *Chlamydoselachus* como basal e separado da linhagem Hexanchiformes. A ordem Squaliformes é dividida em quatro grupos, sendo considerada parafilética, aparecendo a linhagem do gênero *Echinorhinus* isolada das outras três irradiações. Mais derivados encontram-se a ordem Squatiniformes e os grupos-irmãos Pristiophoriformes e Rajiformes. A proposta de Carvalho (1996) tem a mesma topologia pra Galeomorphii, mas, para Squalia, apresenta a união de *Chlamydoselachus* aos Hexanchiformes e o monofiletismo de Squaliformes (todas estas hipóteses estão expostas na Figura 1). Ressalta-se a posição de Batoidea, em ambas as análises, como grupo mais derivado dentro de Squalia e que, de acordo com Carvalho e Maissey (1996), juntamente com Pristiophoriformes, Squatiniformes e *Protospinax* formam a subordem Hypnosqualia.

Em contrapartida à classificação proposta através do estudo morfológico (Shirai, 1992b; Carvalho, 1996), Douady *et al.* (2003) não chegaram a nenhuma reconstrução filogenética que suporte Batoidea como derivado da linhagem dos tubarões, mas sugere que a separação entre os clados tenha ocorrido antes, consistindo então de dois grupos irmãos. A análise, baseada em uma sequência de DNA mitocondrial, é a primeira a rejeitar a hipótese do grupo Hypnosqualia.

Maisey *et al.* (2004) elaboraram uma abordagem filogenética baseada em caracteres moleculares (figura 2a). Sequências de DNA nuclear (RAG-1) e mitocondrial (ND2) foram analisadas e, apesar da maior velocidade de mutação em ND2, as duas árvores filogenéticas resultantes apresentaram Batoidea como grupo irmão de um clado composto por todos os tubarões, posicionando-se na base da árvore filogenética, e, portanto, não derivado dos tubarões. Maisey *et al.* (2004) ainda analisaram de maneira combinada os dados morfológicos e moleculares e, como esperado, obtiveram árvores filogenéticas com agrupamentos bem similares refletindo as coincidências entre as duas análises, embora a posição de Batoidea seja mais próxima da proposta pela abordagem morfológica. Isto se deve a combinação de dados conflitantes que, ainda segundo Maisey *et al.* (2004) (Figura 2c), compromete a consistência das posições filogenéticas.

Os defensores da ideia de Batoidea ser grupo irmão do clado formado pelos tubarões ainda não podem explicar a discrepância em relação à análise dos dados morfológicos que resultou em dois cladogramas diferentes (Maisey *et al.*, 2004) (Figura 2a-b). Para que estas análises (Douady *et al.*, 2003; Maisey *et al.* 2004) baseadas em caracteres moleculares sejam convincentes, os (50) caracteres considerados por Shirai (1992b), (40) Carvalho (1996) e (48) Carvalho & Maisey (1996) como sinapomorfias para o posicionamento de Batoidea dentro de Squalia, devem ser consideradas como homoplasias, ou seja, resultados de evolução convergente, como sugerido por Maisey *et al.* (2004).

O grande número de homoplasias vai de encontro a uma das ideias centrais da filogenia, que é minimizar a ocorrência de paralelismos (evolução convergente) e maximizar a de sinapomorfias (Amorim, 2002). Portanto, por este motivo e pela dificuldade em se estimar os valores dos dados moleculares e saber como os muitos processos podem estar interferindo negativamente no sinal molecular filogenético, o

apoio molecular utilizado por Maisey *et al.* (2004) não parece ser tão robusto como o indicado (comunicação pessoal entre Gavin J. P. Naylor e Marcelo Rodrigues de Carvalho, julho de 2006). A posição de Batoidea como basal ou derivada, dentro de Elasmobranchii, tem sérias implicações na polarização dos caracteres morfológicos e comportamentais dos elasmobrânquios e significa que muito do que é conhecido sobre o assunto precisa ser reavaliado (Douady *et al.*, 2003).

1.2 A miologia como ferramenta para interpretações filogenéticas

Apesar de ser uma classe com pequeno número de espécies, quando comparada, por exemplo, aos peixes ósseos, os Chondrichthyes são muito diversificados em relação ao comportamento, morfologia e ecologia (Compagno, 1999). Os mecanismos de alimentação, aliados à capacidade motora e sensorial dos elasmobrânquios são, provavelmente, características fundamentais para a sobrevivência do grupo ao longo da evolução (Moss, 1982).

O aparato alimentar dos elasmobrânquios apresenta três características importantes, provenientes de diferentes sistemas: elementos do esqueleto (neurocrânio e esqueleto visceral), musculatura da boca e dentição (Moss, 1982). Pode-se afirmar que o aparato alimentar esquelético é composto por dez elementos cartilagosos: neurocrânio, cartilagem do palatoquadrado (um par), cartilagem mandibular (um par), hiomandíbula (um par) e as cartilagens ceratohial (um par) e basihial (Motta, 2004). O palatoquadrado e a cartilagem mandibular fazem parte do chamado arco maxilar, enquanto as cartilagens hiomandibulares, as cartilagens ceratohiais, o basihial e os faringohiais - observados em quimeras (Dean, 1906; Didier, 1996; Mickoleit, 2004) - formam o arco hioide (Moss, 1977; Compagno, 1999; Compagno, 2003). Ambos os arcos, além dos arcos branquiais, são considerados um exemplo de homologia seriada (Gegenbaur,

1872). Miyake *et al.* (1992) consideram associados ao arco maxilar os músculos do complexo adductor mandibulae (entre eles o levator labii superioris, o adductor mandibulae, que pode apresentar divisões, e o intermandibularis) e do constrictor dorsalis (que em algumas espécies pode estar dividido em levator palatoquadrati, spiracularis e em músculos pós-oculares). No arco hioide, o constrictor hyoideus é dividido em dorsalis (que pode estar diferenciado em levator hyomandibulae e levator rostri) e ventralis (onde se encontram o interhyoideus, o depressor rostri, o depressor mandibulae e o depressor hyomandibulae).

Há um grande interesse no estudo dos músculos cranianos que atuam na apreensão de alimentos dos elasmobrânquios. Este interesse deve-se, provavelmente, ao fato de se tratarem de predadores de topo de cadeia alimentar, além de sua posição filogenética e da suspensão maxilar modificada (Liem & Summers, 1999), que é uma característica notável no mecanismo alimentar dos elasmobrânquios recentes. Esta articulação permite que tubarões e raias movam o palatoquadrado anteroventralmente em relação ao crânio assim que a boca se fecha sobre a presa (Wilga *et al.*, 2001), fazendo com que este movimento de projeção seja parte integrante do comportamento alimentar das espécies do grupo (Wilga, 2002). A projeção permite aos elasmobrânquios explorarem vantagens mecânicas durante a captura da presa como a melhoria na manipulação da presa, o aumento da precisão durante a captura de presas bentônicas através da sucção ou da investida (Moss, 1977) e o impacto simultâneo dos dentes superiores e inferiores com a presa (Frazzetta & Prange, 1987).

Dados sugerem que a projeção do palatoquadrado varie tanto intraespecificamente como interespecificamente (Liem & Summers, 1999). Huxley (1876) identificou três padrões de suspensão mandibular entre os Chondrichthyes, enquanto Gregory (1904) considerava quatro configurações (Batoidea apresentava um

modo singular). Grogan & Lund (2000) consideram que todas as condições são variações de uma condição plesiomórfica autodiastílica, na qual o palatoquadrado não é fusionado ao crânio, mas possui as articulações etmoidal e orbital que estabelecem contato entre as duas estruturas (Janvier, 1996). Maisey (2009) apresenta outra interpretação e, ao discordar da homologia entre as articulações pós-orbitais presentes apenas em Hexanchiformes e fósseis de tubarões paleozoicos (Maisey, 2004 e 2005), reclassificou as suspensões mandibulares. Para o autor, articulação anfistílica é aquela que ocorre na região proximal do processo pós-orbital em Hexanchiformes, enquanto articulação arqueostílica ocorre na superfície ventrolateral da região da comissura craniana dos tubarões do Paleozoico, podendo ser considerada uma sinapomorfia para os Chondrichthyes. Em Holocephali está presente a condição holostílica, com o palatoquadrado fusionado ao crânio (Gregory, 1904; Didier, 1995; Wilga, 2002). A condição orbitostílica, proposta por Maisey (1980), está reservada a alguns representantes do táxon Squalia que possuem o processo orbital articulado a parede orbital. Em Batoidea a única ligação entre o palatoquadrado e o crânio é feita pela hiomandíbula, condição conhecida como euhistílica (Maisey, 1980; Wilga, 1998b). A condição histílica é caracterizada por possuir apenas o ligamento na região etmoide e está presente em todos os representantes de Galeomorphii (Maisey, 1980; Maisey & Carvalho, 1997; Wilga, 2005).

Wilga (2005) afirma que o conhecimento da sequência de modificações no sistema-músculo esquelético ao longo da evolução é o tema central da morfologia funcional e biomecânica. Em elasmobrânquios o mecanismo de projeção das maxilas fornece o sistema ideal para o estudo da evolução do sistema músculo-esquelético por ser o componente principal do mecanismo de alimentação na maioria dos tubarões e raias.

Em Chondrichthyes, apesar do grande interesse dos músculos cefálicos relacionados ao arco mandibular e ao arco hioide, os estudos com abordagem filogenética não são comuns (Miyake *et al.*, 1992). Já para Osteichthyes, encontram-se mais trabalhos aliando miologia à filogenia, como fez Winterbottom (1974), utilizando apenas caracteres miológicos para construir a filogenia de Tetraodontiformes (Teleostei). Vari (1979) levantou caracteres miológicos para as famílias Citharinidae e Distichodontidae e, posteriormente (Vari, 1983), encontrou no complexo adductor mandibulae sinapomorfias que ajudaram a sustentar o clado formado por Curimatidae, Prochilodontidae, Anostomidae e Chilodontidae, além de outros caracteres para suportar dois desses grupos (no caso as famílias Prochilodontidae e Anostomidae). Springer & Johnson (2004) descreveram a musculatura dorsal dos arcos branquiais em Teleostomi e levantaram caracteres para a discussão das interrelações em Actinopterygii, focando em espécies fora e dentro do grupo Acanthomorpha e realizando um trabalho exclusivamente comparativo, sem a apresentação de matriz filogenética ou cladogramas (realizados paralelamente por Springer & Orrell, 2004). Duas famílias de Siluriformes, Nematogenyidae e Trichomycteridae, foram analisadas por Datovo & Bockmann (2010) que reconheceram 36 caracteres e apresentaram uma hipótese de relação entre os integrantes desses clados.

Tiesing (1896) foi um dos pioneiros na descrição de musculatura cefálica de Chondrichthyes. Posteriormente foram publicadas descrições da musculatura associada à mandíbula e faringe (Marion, 1905), ao nervo trigêmeo (Luther, 1909), do *adductor mandibulae* (Lauder, 1980) e também descrições relacionadas a determinadas espécies ou gêneros (Kesteven, 1943; Gilbert, 1986; Miyake, 1988). Estudos mais abrangentes que, em algum momento, enfocaram musculatura cefálica de Chondrichthyes foram feitos por Daniel (1934), Edgeworth (1935) e Walker (1975). A grande relevância do

trabalho de Edgeworth fez com que Miyake *et al.*, (1992) o utilizasse como base em seu estudo sobre os músculos da região ventral do arco branquial em raias. Também já foram realizadas reconstruções miológicas em fósseis por Maisey para *Cladoselache* (1989) e “*Cobelodus*” (2007) e descrições dos músculos para uma análise funcional (Moss, 1977; Moss, 1982; Shirai & Nakaya, 1992; Motta *et al.*, 1997; Motta & Wilga, 2001; Wilga & Motta, 1998a, Wilga & Motta 1998b, Liem & Summers, 1999; Wilga & Motta, 2000; Wilga *et al.*, 2001; Wilga, 2006). Estudos com enfoque filogenético, empregando caracteres provenientes da musculatura, passaram a ser feitos na década passada com ênfase em Myliobatiformes, como os publicados por Nishida (1990), Miyake *et al.* (1992), McEachran *et al.* (1996), Lovejoy (1996), González-Isáis (2004) e, mais recentemente, Carvalho *et al.* (2004). Um amplo estudo sobre o táxon *Squalea* foi feito por Shirai (1992b). Sua análise filogenética contou com 87 espécies de 46 gêneros e utilizou alguns caracteres referentes à musculatura do complexo hio-mandibular. O estudo teve uma análise exclusivamente filogenética, portanto, não há descrições individuais de todas as espécies utilizadas e nem todos os músculos do complexo foram enfocados.

Interpretações filogenéticas a partir de um ponto de vista puramente miológico parecem necessárias para destacar certos fatores que influenciam a evolução dos músculos. A evolução dos mecanismos musculares pode ocorrer através da subdivisão de novas seções dos músculos existentes, redução e perda do músculo, ou mudança na posição das fibras (Winterbottom, 1974).

2. Objetivos

Devido à importância de descrições miológicas bem elaboradas e do pequeno número de caracteres filogenéticos provenientes da musculatura de Chondrichthyes, este trabalho teve como objetivos gerais:

- Descrever e ilustrar a miologia dos arcos mandibular e hioide de representantes das famílias de Chondrichthyes;

- Levantar caracteres miológicos que possam ser filogeneticamente informativos para o esclarecimento das interrelações na classe.

Além disso, análises mais específicas foram feitas em busca de:

- Adotar uma terminologia padrão para os músculos estudados e identificar suas sinonímias;

- Discutir possíveis homologias entre músculos encontrados em Holocephali e Elasmobranchii;

- Descrever variações filogeneticamente informativas dentro da subordem Galeomorphii;

- Discutir as interrelações em Squalomorphii, testando o monofiletismo dos tubarões;

- Levantar novos caracteres para elucidar questões de interrelações na família Potamotrygonidae;

- Descrever os padrões morfológicos do músculo spiracularis.

3. Metodologia

3.1. Análise anatômica

As disseções foram feitas manualmente com bisturi, tesoura de ponta fina e pinça. A pele da região cefálica foi removida total ou parcialmente (de acordo com a disponibilidade do material) e, para uma melhor visualização dos músculos, todo tecido conjuntivo que cobre a musculatura foi retirado. Todo o material analisado foi fotografado. Ilustrações em nanquim da musculatura foram feitas a partir das fotografias ou diretamente dos espécimes.

A análise foi feita com base nos músculos do arco maxilar e do arco hioide. A ocorrência de novos músculos está relatada juntamente com sua descrição. A nomenclatura utilizada seguirá Nishida (1990), Miyake *et al.* (1992) e Shirai (1992b), enquanto que a nomenclatura das regiões cranianas a serem citadas obedeceram as propostas de Compagno (1988) e Shirai (1992b).

As descrições são apresentadas de acordo com as linhagens de desenvolvimento propostas por Miyake *et al.* (1992) a partir de uma compilação de trabalhos anteriores. Considerou-se como origem do músculo, a sua extremidade em um ponto fixo do esqueleto, enquanto inserção é a extremidade ligada à cartilagem que sofre a movimentação (Winterbottom, 1974a).

3.2. Aquisição de material

Para a obtenção dos espécimes que foram analisados durante o trabalho, foram organizadas coletas, empréstimos e visitas às coleções.

Coletas foram realizadas no Rio Jari, na divisa entre o Pará e o Amapá, visando à captura de espécies de Potamotrygonidae. Uma campanha marinha foi realizada em

Macaé, RJ, onde foram capturadas espécies de Rhinobatidae, Narcinidae, Arhynchobatidae e Rajidae.

Espécimes para dissecação foram emprestados pelas seguintes instituições: Museu Emilio Goeldi, Pará (MPEG), Universidade do Estado do Rio de Janeiro (UERJ, no Rio de Janeiro), Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP, em São Paulo), Núcleo de Estudos e Pesquisas em Chondrichthyes (NUPEC, em Santos), University of Tokai (no Japão), Academy of Natural Sciences of Philadelphia (nos EUA) e Museum of Victoria (na Nova Zelândia).

As coleções ictiológicas que permitiram a visita para a dissecação de espécimes foram: Universidade do Estado do Rio de Janeiro (UERJ), Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP, SP), California Academy of Sciences (CAS, EUA), Academy of Natural Sciences of Philadelphia (ANSP, EUA) e National Museum of Natural History, Smithsonian Institution (USNM, EUA).

3.3. Lista de espécies analisadas

A classificação utilizada para a apresentação dos resultados segue o que foi proposto por Carvalho (1996) e Compagno (2004).

Alguns dos espécimes analisados ainda não foram catalogados pelas instituições (N/C = não catalogado), ou não apresentavam informações disponíveis.

Ordem Hexanchiformes

Família Chlamydoselachidae Garman, 1884

Chlamydoselachus anguineus Garman, 1884

Família Hexanchidae Gray, 1851

Heptranchias perlo (Bonaterre, 1788) MZUSP59426 (♂, C:700mm), MZUSP N/C (♂, C: 821mm).

Hexanchus griseus (Bonaterre, 1788): CAS N/C (♀).

Notorynchus cepedianus (Peron, 1807): CAS 214034.

Ordem Echinorhiniformes

Família Echinorhinidae Gill, 1862

Echinorhinus cookei Pietschmann, 1928: USNM 179805 (♀, 221mm)

Ordem Squaliformes

Família Squalidae Blainville, 1816

Squalus megalops (Macleay, 1881) MZUSP N/C (♀, C: 512 mm)

Família Centrophoridae Bleeker, 1859

Centrophorus granulosus (Bloch & Schneider, 1801): USNM 220217 (♂, C: 447mm).

Deania calcea (Lowe, 1839): USNM 203484 (♀), USNM 203495.

Família Etmopteridae Fowler, 1934

Etmopterus lucifer (Günther, 1880)

Família Somniosidae Jordan, 1888

Centroscymnus coelolepis Bocage & Capello, 1864: USNM 94520 (♀, C: 351 mm).

Família Oxynotidae Gill, 1872

Oxynotus bruniensis (Ogilby, 1893): USNM 320641 (♀, C: 460 mm).

Família Dalatiidae Gray, 1851

Dalatias licha (Bonaterre, 1788): USNM 157844 (♀, 361 mm).

Isistius brasiliensis (Quoy & Gaimard, 1824) MZUSP N/C (♀, C: 479 mm).

Ordem Pristiophoriformes

Família Pristiophoridae Bleeker, 1859

Pristiophorus cirratus (Latham, 1794): USNM 059842 (♀).

Pristiophorus japonicus Günther, 1870 UT24174 (♀).

Ordem Squatiniformes

Família Squatinidae Bonaparte, 1838

Squatina guggenheim Marini, 1936 MZUSP N/C (♂, C: 654 mm)

Squatina oculata Vooren & da Silva, 1991 NUPEC1227 (♂, C: 561mm).

Ordem Pristiformes

Família Pristidae Bonaparte, 1838

Pristis microdon Latham, 1794: ANSP 101398 (♂).

Pristis pristis (Linnaeus, 1758)

Ordem Rhinobatiformes

Família Rhinobatidae Müller & Henle, 1837

Rhinobatos horkelii Müller & Henle, 1841 MZUSP N/C (♂, C: 574mm),
MZUSP N/C (♀, C: 549mm).

Zapteryx brevirostris (Müller & Henle, 1841) MZUSP N/C (♂, C: 468mm).

Ordem Torpediniformes

Família Narcinidae Gill, 1862

Narcine brasiliensis (Olfers, 1831) MZUSP N/C (♂, L: 87mm)

Família Torpedinidae

Tetronarce nobiliana (Bonaparte, 1835): UERJ 0357 (♂, L: 268mm); UERJ
1249 (♀, L: 212mm).

Ordem Rajiformes

Família Arhynchobatidae Fowler, 1934

Atlantoraja castelnaui (Ribeiro, 1907) MZUSP N/C (♂, L: 290mm).

Atlantoraja cyclophora (Regan, 1903) MZUSP N/C (♀, L: 364mm).

Psammobatis bergi Marini, 1932 MZUSP N/C (♀, L: 205mm).

Psammobatis extenta Garman, 1913 (♂, L: 152mm).

Rioraja agassizi (Müller & Henle, 1841) MZUSP N/C (♀, L: 320mm).

Sympterygia acuta Garman, 1877 MZUSP N/C (♀, L: 256mm)

Sympterygia bonapartei Müller & Henle, 1841 MZUSP N/C (♂, L: 260mm).

Família Rajidae Blainville, 1816

Dipturus mennii Gomes & Paragó, 2001

Fenestraja plutonia (Garman, 1881): USNM 222168 (L: 112 mm)

Gurgesiella atlantica (Bigelow & Schroeder, 1962) MZUSP N/C (♂, L: 240mm), MZUSP N/C (♀, L: 210mm).

Leucoraja erinacea (Mitchill, 1825): USNM 395725 (♂, L: 237mm).

Leucoraja leucosticta (Stehmann, 1971)

Rajella sadowskyi (Krefft & Stehmann, 1974) MZUSP N/C (♂, L: 210mm).

Família Anacanthobatidae Von Bonde & Swart, 1924

Anacanthobatis folirostris (Bigelow & Schroeder, 1951): USNM 222428 (♀, 295 mm).

Crurijara rugosa Bigelow & Schroeder, 1958: USNM 222270 (♀, L: 235 mm).

Família Urotrygonidae McEachran, Dunn & Miyake, 1996

Urotrygon microphthalmum Delsman, 1941 UERJ 1495.1 (♂, L: 104 mm).

Família Urolophidae Müller & Henle, 1841

Trygonoptera testacea Banks, in Müller & Henle, 1841 NMVA431 (♂, L: 132mm).

Urolophus paucimaculatus Dixon, 1969 NMVA2199 (♀, L: 164mm).

Família Potamotrygonidae

Heliotrygon rosai de Carvalho & Lovejoy, 2011

Paratrygon aiereba (Müller & Henle, 1841) MZUSP N/C (♀, L: 286 mm), MZUSP N/C (♀, L: 206 mm), MZUSP N/C (♂, L: 212 mm), MZUSP N/C (♂, L: 341 mm), MZUSP N/C (♂, L: 187mm).

Plesiotrygon iwamae Rosa, Castello & Thorson, 1987 MZUSP N/C (♀, L: 345 mm), MZUSP N/C (♀, L: 360 mm).

Potamotrygon falkneri Castex & Maciel, 1963 MZUSP N/C (♀, L: 249 mm), MZUSP N/C (♀, L: 224mm), MZUSP N/C (♂, L: 211mm), MZUSP N/C (♂, L: 265 mm).

Potamotrygon henlei (Castelnau, 1855).

Potamotrygon humerosa Garman, 1913 MZUSP N/C (♀, L: 195mm).

Potamotrygon leopoldi Castex & Castello, 1970 MZUSP N/C (♂, L: 272 mm).

Potamotrygon motoro (Natterer, in Müller & Henle, 1841) MZUSP N/C (♂, L: 261mm), MZUSP N/C (♂, L: 313 mm).

Potamotrygon orbignyi (Castelnau, 1855) MZUSP N/C (♀, L: 240mm).

Potamotrygon schroederi Fernandez Yopez, 1957 MZUSP N/C (♀, L: 158mm).

Potamotrygon scobina Garman, 1913

Potamotrygon sp. “Rio Negro” MZUSP N/C (♀, L: 181mm) MZUSP N/C (♂, L: 195 mm).

Potamotrygon sp. “Rio Tapajós” MZUSP N/C (♂, L: 145mm), MZUSP N/C (♀, L: 262mm).

Família Dasyatidae Jordan 1888

Dasyatis colarensis Santos, Gomes & Charvet-Almeida, 2004

Dasyatis guttata (Bloch & Schneider, 1801) MZUSP N/C(♀, L: 269mm).

Dasyatis hypostigma Santos & de Carvalho, 2004

Dasyatis marianae Gomes, Rosa & Gadig, 2000 MZUSP N/C ((♂, L: 225 mm).

Himantura gerrardi (Gray, 1851): CAS 41679 (♂, L:187mm).

Himantura imbricata (Bloch & Schneider, 1801): CAS 41658 (♂, L: 166mm).

Himantura uarnak (Forsskael, 1775): CAS 41688 (♂, L: 168mm).

Himantura schmardae (Werner, 1904): USNM 361688.

Pteroplatytrygon violacea (Bonaparte, 1832) MZUSP 49061 (♀, L: 122 mm).

Taeniura lymma (Forsskael, 1775) MZUSP N/C (♀).

Família Myliobatidae Bonaparte 1838

Myliobatis australis Macleay, 1881 NMVAA19412 (♀, L: 164mm).

Ordem Heterodontiformes

Família Heterodontidae Gray, 1851

Heterodontus francisci (Girardi, 1854): CAS 19564 (♀, C: 278mm), MZUSP N/C (♀, C: 324 mm).

Ordem Orectolobiformes

Família Hemiscylliidae Gill, 1862

Chiloscyllium plagiosum (Bennett, 1830): ANSP 177595 (♀, C: 151mm).

Família Ginglymostomatidae Gill, 1862

Ginglymostoma cirratum (Bonnaterre, 1788): CAS 8116 (♂, 482mm; ♀, 280mm).

Família Stegostomatidae Gill, 1862

Stegostoma fasciatum Müller & Henle, 1837: CAS 80843 (♀, 349mm)

Ordem Lamniformes

Família Pseudocarchariidae Compagno, 1973

Pseudocarcharias kamoharai (Matsubara, 1936)

Família Alopiidae Bonaparte, 1838

Alopias superciliosus (Lowe, 1839): CAS N/C (♀, 705 mm), UERJ (♂, C: 545 mm).

Família Lamnidae Müller & Henle, 1838

Isurus oxyrinchus Rafinesque, 1810: USNM 201733 (♀, C: 735 mm).

Lamna nasus Hubbs & Follett, 1947: USNM 201730 (♀, C: 760 mm).

Ordem Carcharhiniformes

Família Scyliorhinidae Gill, 1862

Apristurus brunneus (Gilbert, 1892): CAS 15323 (♂, C: 445mm).

Parmaturus xaniurus (Gilbert, 1892): CAS 37513 (♀, C: 395mm), CAS 40003 (♂, C: 109mm)

Schroederichthys saurisqualus Soto, 2001 MZUSP N/C(♂, C: 655mm).

Scyliorhinus besnardi Springer & Sadowsky, 1970 MZUSP N/C (♂, C: 385mm), MZUSP N/C (♀, C: 373 mm).

Família Proscylliidae Fowler, 1941

Eridacnis radcliffei Smith, 1913: CAS 34861 (♀, C: 222mm).

Família Triakidae Gray, 1851

Mustelus californicus Gill, 1864: CAS 19178 (♂, C: 549 mm).

Mustelus henlei (Gill, 1863): CAS 21967 (♂, C: 493 mm), CAS 21970 (♀, C: 352 mm).

Mustelus higmani Springer & Lowe, 1963 MZUSP N/C (♂, C: 515 mm).

Triakis semifasciata Girard, 1854: CAS 25356 (♀, C: 381mm; ♀, C: 358 mm).

Família Carcharinidae Jordan & Evermann, 1896

Carcharhinus galapagensis (Snodgrass & Heller, 1905): CAS N/C (♀, C: 755 mm).

Carcharhinus melanopterus (Quoy & Gaimard, 1824): CAS N/C (♂, C: 451 mm).

Carcharhinus porosus (Ranzani, 1839): CAS 56629 (♀, C: 522 mm).

Galeocerdo cuvier (Peron & Lesueur, in Lesueur, 1822) MZUSP N/C (♀, C: 895 mm).

Prionace glauca (Linnaeus, 1758): CAS 66826 (♂, C: 374 mm).

Scoliodon laticaudus Müller & Henle, 1838: CAS 31381 (♂, C: 521 mm).

Triaenodon obesus (Rüppel, 1837): CAS N/C (♀, C: 745 mm)

Família Sphyrnidae Gill, 1872

Eusphyra blochii (Cuvier, 1817): CAS 58058 (♀, C: 442 mm)

Sphyrna tiburo (Linnaeus, 1758): CAS 56506 (♀, C: 372 mm)

Sphyrna lewini (Griffith & Smith, in Cuvier, Griffith & Smith, 1834)

Sphyrna zygaena (Linnaeus, 1758): CAS 56507 (♂, C: 437 mm).

Ordem Chimaeriformes

Família Callorhynchidae Garman, 1901

Callorhynchus milii Bory de St. Vincent, 1823: ANSP 173776 (♀, C: 495 mm).

Família Rhinochimaeridae Garman, 1901

Harriotta raleighana Goode & Bean, 1895: USNM 306433 (♀, C: 481 mm).

Neoharriotta carri Bullis & Carpenter, 1966: USNM 188893 (♀, C: 560 mm).

Família Chimaeridae Rafinesque, 1815

Chimaera monstrosa Linnaeus, 1759: ANSP 177764 (♀, C: 462 mm).

Hydrolagus colliei (Lay & Bennet, 1839): CAS N/C (♂, 444mm) ANSP 170960
(♀, C: 273 mm)

3.4. Abreviações anatômicas.

adductor mandibulae	am
adductor mandibulae anterioris	ama
adductor mandibulae dorsal	amd
adductor mandibulae lateralis I	amI
adductor mandibulae lateralis II	am2
adductor mandibulae medialis (Batoidea)	amm
adductor mandibulae medialis (Heterodontiformes e Orectolobiformes)	ame
adductor mandibulae posterioris	amp
adductor mandibulae posterodorsal	apd
adductor mandibulae posteroventral	apv
adductor mandibulae superficialis	ams
aponeurose	ap
cartilagem hiomandibular	ch
cartilagem labial	cl
cartilagem mandibular	cm
cartilagem pré-labial	cpl
cartilagem antorbital	can
ceratohial	ce
constrictor dorsalis	cd
constrictor hyoideus dorsalis	chd
constrictor operculi dorsalis	cod
constrictor operculi ventralis	cov
constrictor hyoideus ventralis	chv
crista suborbital	cs
depressor hyomandibulae	dh
depressor mandibulae	dm
depressor palpebrae superioris	ds
depressor rostri	dr
epaxialis	ep
espiráculo	es
hyomandibulomaxillaris	hmm

intermandibularis	im
labialis anterior	lan
levator anguli oris anterior	loa
levator anguli oris anterior pars rostralis	lpr
levator anguli oris posterior	lop
levator anguli rostri	loa
levator hyomandibulae	lh
levator labii superioris	lls
levator mandibulae	lma
levator palatoquadrati	lpr
levator palpebrae nictitantis	ln
levator rostri	lr
ligamento angular	la
palatoquadrado	pq
processo pós-orbital	ppo
processo pré-orbital	ppe
propterígio	pro
retractor palpebrae superioris	rs
spiracularis	spi
spiracularis I	sii
spiracularis II	sII
tendão	te

4. Resultados

4.1. Hexanchiformes

4.1.1. Miologia descritiva de representante da família *Chlamydoselachidae*.

Espécie analisada: *Chlamydoselachus anguineus* (Figuras 3 e 4).

Complexo adductor mandibulae - A porção **levator labii superioris** tem sua origem em tecido tendinoso proveniente da cartilagem antorbital e a inserção ocorre através de fibras que se misturam à porção do adductor mandibulae que ocupa o palatoquadrado. A região medial do músculo é mais volumosa que suas extremidades. As fibras do **adductor mandibulae** convergem para a área de articulação entre o palatoquadrado e a cartilagem mandibular e **porções ventral e dorsal** são bem definidas. Esta divisão é clara posteriormente, onde há uma fina aponeurose que serve de ponto de inserção para as fibras dorsais ventrais. O **adductor mandibulae superficialis**, é formado por um delgado feixe de fibras musculares que tem origem superficialmente ao adductor mandibulae dorsal e inserção, através de um pequeno tendão, no processo pós-orbital.

Intermandibularis – Fibras contínuas entre as cartilagens mandibulares que estão muito associadas ao constrictor hyoideus ventralis, não sendo possível a separação. Está em contato com ramos dos nervos V e VII.

Constrictor dorsalis - O **constrictor dorsalis** tem a origem estendida entre o processo pós-orbital e a cápsula ótica. A área de inserção, no palatoquadrado, é mais extensa que a área de origem. Há fibras que seguem anteriormente, inseridas no palatoquadrado, e terminam na mesma altura que a margem anterior da porção dorsal do adductor mandibulae e do final do tendão do levator labii superioris.

Constrictor hyoideus - A origem do **constrictor hyoideus dorsalis** tem início no final da cápsula ótica e lateralmente ao epaxialis. As fibras seguem ventralmente com uma extensa inserção ao longo da cartilagem hiomandibular e também sobre a hemibrânquia. Há fibras comuns entre o constrictor hyoideus dorsalis e ventralis, formando a parede anterior da câmara branquial.

O **constrictor hyoideus ventralis** é uma lâmina única de fibras musculares com pontos de inserção na cartilagem mandibular e também contínuas com as fibras dorsais. Nenhuma divisão profunda foi observada.

4.1.2. Miologia descritiva de representantes da família Hexanchidae.

Espécies analisadas: *Heptranchias perlo* (Figuras 5, 6 e 7), *Hexanchus griseus* (Figuras 8 e 9) e *Notorynchus cepedianus* (Figuras 10 e 11).

Complexo adductor mandibulae - A porção **levator labii superioris** tem sua origem a partir de um tendão que tem início na cartilagem antorbital e a inserção através de fibras musculares que se misturam ao adductor mandibulae na região do palatoquadrado. Em *Heptranchias perlo*, o feixe muscular é muito delgado e tem as fibras paralelas, enquanto em *Hexanchus griseus* e *Notorynchus cepedianus*, o músculo é mais volumoso na área da inserção. O **adductor mandibulae** não tem nenhum tecido conjuntivo separando o músculo longitudinalmente, mas nota-se que as fibras musculares dorsais e ventrais apresentam uma leve alteração na orientação. A **porção superficialis** é posterior e está situada abaixo da articulação entre o palatoquadrado e a cartilagem mandibular. Este músculo emerge diretamente de fibras do adductor mandibulae e chega até a altura do espiráculo, onde dá lugar a um tendão que segue pelo palatoquadrado e se mistura à espessa camada de tecido conjuntivo, posterior ao globo ocular.

Intermandibularis – Fibras contínuas entre as cartilagens mandibulares, situadas mais próximas à sínfise. A separação entre o músculo e o constrictor hyoideus ventralis não é possível.

Constrictor dorsalis – Indivisível, o **constrictor dorsalis** tem sua origem na câmara ótica e inserção na região média do palatoquadrado. Em *Notorynchus cepedianus*, a fibras mais posteriores tem início sobre o constrictor hyoideus dorsalis e contornam o espiráculo, mas não estão separadas (Figura 11b). Esta especialização do músculo não ocorre nas outras duas espécies observadas.

Constrictor hyoideus - Em *Notorynchus cepedianus* e *Heptanchias perlo*, o **constrictor hyoideus dorsalis** tem as fibras anteriores iniciando na cápsula ótica, enquanto as outras fibras surgem lateralmente ao epaxialis. Em *Hexanchus griseus*, nenhuma fibra aparenta estar em contato com a cápsula ótica e toda origem ocorre sobre o epaxialis. A inserção ocorre no arco maxilar apenas. Entre os constritores hioides dorsais e ventrais há uma curta camada de tecido conjuntivo separando, mas a fusão entre as duas ocorre posteriormente.

O **constrictor hyoideus ventralis** é formado por fibras transversais, paralelas às fibras do intermandibularis, que ligam uma cartilagem mandibular à outra e também se fixam no ceratohial. Após a articulação entre cartilagem mandibular e palatoquadrado, inserem-se em uma curta camada de tecido conjuntivo. Posteriormente, estão fusionadas às fibras dorsais. Uma cama interna de fibras encontra-se bem destacada, o **interhyoideus**, e inserida no ceratohial.

4.2. Echinorhiniformes

4.2.1. Miologia descritiva de representante da família Echinorhinidae.

Espécie analisada: *Echinorhinus cookei* (Figura 12 e, comparação com *Echinorhinus brucus* na Figura 13).

Complexo adductor mandibulae - Apenas três porções foram vistas em embriões de *Echinorhinus cookei*. O **levator labii superioris** é muito delgado e tem origem a partir de um pequeno tendão localizado na cartilagem antorbital. A inserção ocorre através de um pequeno tendão que se mistura à aponeurose que separa longitudinalmente o adductor mandibulae. A separação entre **porções dorsal e ventral do adductor mandibulae** é feita por uma estreita aponeurose que percorre toda a extensão longitudinal do arco maxilar. O adductor mandibulae superficialis não ocorre em *Echinorhinus cookei*.

Intermandibularis – Fibras paralelas e contínuas que unem as duas cartilagens mandibulares na região onde elas se articulam. A separação entre este músculo e o constrictor hyoideus ventralis não é possível.

Constrictor dorsalis – Nenhuma divisão está presente. A origem do **constrictor dorsalis** ocorre na cápsula ótica e as fibras seguem ventralmente para a inserção na margem mais elevada do palatoquadrado.

Constrictor hyoideus - As fibras do **constrictor hyoideus dorsalis** tem origem na cápsula ótica e lateralmente ao epaxialis, cobrindo o início da câmara branquial. As fibras convergem para um único ponto de inserção na cartilagem hiomandibular. O músculo não apresenta divisões.

O **constrictor hyoideus ventralis** é formado por uma lâmina de fibras musculares transversais em relação ao eixo do corpo, com inserção nas cartilagens mandibular e hiomandibular. Anteriormente, as fibras estão fortemente associadas ao intermandibularis, sendo difícil delimitar os músculos.

4.3. Squaliformes

4.3.1. Miologia descritiva de representante da família Squalidae.

Espécie analisada: *Squalus megalops* (Figuras 14 e 15).

Complexo adductor mandibulae - A porção mais anterior encontrada em *Squalus megalops* é o **levator labii superioris**. As fibras tem origem diretamente, sem tendão, na parede orbital e com algumas fibras na parede posterior da cápsula nasal. O músculo segue posteriormente, acompanhando as cartilagens labiais, até a inserção na cartilagem mandibular através de um curto tendão que se mistura ao adductor mandibulae. A grande massa de fibras que forma o **adductor mandibulae** não possui tecido conjuntivo separando em porções dorsal e ventral e ocupa toda a região da articulação do arco maxilar. Posteriormente, um feixe laminar de músculos, o **adductor mandibulae superficialis**, projeta-se anteriormente e possui um longo tendão que se mistura ao tecido conjuntivo que se prende ao neurocrânio.

Intermandibularis – Situado na região da sínfise mandibular. As fibras são paralelas e contínuas, ligando as cartilagens mandibulares e muito associadas ao constrictor hyoideus ventralis.

Constrictor dorsalis - Somente o **constrictor dorsalis** ocorre na espécie analisada. O músculo origina-se na cápsula ótica, logo à frente do constrictor hyoideus dorsalis, e tem as fibras seguindo ventralmente para a sua inserção no palatoquadrado. As fibras posteriores deste músculo formam a parede anterior do espiráculo, mas não estão separadas.

Constrictor hyoideus - Uma única massa de fibras musculares forma o **constrictor hyoideus dorsalis** e tem a origem ocupando desde a crista esfenopterótica à região

lateral do epaxialis sobre a câmara branquial. A inserção ocorre sobre a cartilagem hiomandibular e algumas fibras prolongam-se sobre o adductor mandibulae.

O **constrictor hyoideus ventralis** tem forma laminar situado entre as cartilagens mandibulares. As fibras são transversais em relação ao eixo do corpo e são paralelas às fibras do intermandibularis, sendo difícil separar os dois músculos. Há pontos de inserção nas cartilagens mandibular e hiomandibular. Internamente, um feixe muscular está inserido diretamente no ceratohial, formando o **interhyoideus**.

4.3.2. Miologia descritiva de representante da família Centrophoridae.

Espécies analisadas: *Centrophorus granulosus* e *Deania calcea*.

Complexo adductor mandibulae - A porção **levator labii superioris** tem suas fibras originando-se da parede posterior da cápsula nasal e a inserção ocorre, através de tendão, na cartilagem mandibular. O **adductor mandibulae** é dividido em **dorsal e ventral** por uma estreita aponeurose. Na região posterior, o **adductor mandibulae superficialis** não tem suas fibras destacadas do resto do músculo. As fibras, que estão orientadas para a região anterior, estão inseridas no tecido conjuntivo que recobre o complexo.

Intermandibularis – Muito associado ao constrictor hyoideus ventralis. As fibras são paralelas e estão situadas próximas à sínfise das cartilagens mandibulares.

Constrictor dorsalis - O **constrictor dorsalis** é o único músculo encontrado em *Centrophorus granulosus* e tem origem na cápsula ótica, chegando à crista esfenopterótica. As fibras seguem ventralmente para a inserção no palatoquadrado e as fibras posteriores são mais longas e formam uma grande curvatura, resultando na formação da parede anterior do espiráculo. Em *Deania calcea* o constrictor dorsalis

apresenta fibras dispostas em duas direções, resultando em um **levator palatoquadrati**, com inserção na superfície dorsomedial do palatoquadrado, e um **spiracularis**, que possui as fibras seguindo lateralmente para a extremidade distal do palatoquadrado e forma a parede anterior do espiráculo.

Constrictor hyoideus - A origem do **constrictor hyoideus dorsalis** ocupa a cápsula ótica e a margem lateral do epaxialis em ambas as espécies. As fibras seguem ventralmente com inserções nas cartilagens mandibular e hiomandibular, e em tecido conjuntivo que divide os constritores dorsais dos ventrais.

O **constrictor hyoideus ventralis** é composto por uma lâmina muscular com origem em tecido conjuntivo na região ventromedial. Há uma porção superficial, com inserção da cartilagem mandibular, e uma porção interna, o **interhyoideus**, que está inserido ao ceratohial, mas a separação entre as duas é difícil de ser visualizada.

4.3.3. Miologia descritiva de representante da família Etmopteridae.

Espécie analisada: *Etmopterus cf. lucifer*.

Complexo adductor mandibulae - A origem do **levator labii superioris** ocorre na região etmoide e as fibras seguem contornando o palatoquadrado até a inserção na cartilagem mandibular através de um minúsculo tendão que se prende ao adductor mandibulae. Nenhuma divisão é encontrada no **adductor mandibulae**, que une o palatoquadrado e a cartilagem mandibular, ocupando toda a região da articulação.

Intermandibularis – Fibras paralelas, transversais ao eixo do corpo, unindo as cartilagens mandibulares na região da sínfise forma o **intermandibularis**. A separação entre este músculo e o constrictor hyoideus ventralis não é clara.

Constrictor dorsalis - Duas porções do constrictor dorsalis são definidas e tem origem na cápsula ótica. O **levator palatoquadrati** projeta-se anteriormente para a inserção na superfície dorsal do palatoquadrado, à frente do processo pós-orbital. A segunda porção, o **spiracularis**, é muito delgada e forma a parede anterior do espiráculo com a inserção no palatoquadrado.

Constrictor hyoideus - A origem do **constrictor hyoideus dorsalis** ocupa o final da cápsula ótica e a região lateral ao músculo epaxialis. As fibras convergem para a inserção na cartilagem hiomandibular.

O **constrictor hyoideus ventralis** é uma lâmina de fibras musculares que está situada posteriormente ao intermandibularis e entre as cartilagens mandibulares. Posteriormente, as fibras alcançam a cartilagem hiomandibular. Não foi identificada uma porção profunda.

4.3.4. Miologia descritiva de representante da família Somniosidae.

Espécie analisada: *Centroscymnus coelolepis*.

Complexo adductor mandibulae - Um robusto **levator labii superioris** tem origem na parede posterior das cápsulas nasais e segue até a cartilagem mandibular. Nota-se que um tendão inserindo na cartilagem mandibular e misturando-se às fibras do adductor mandibulae. O **adductor mandibulae** é muito robusto, principalmente na região do palatoquadrado, e segue até a cartilagem mandibular, estando coberta pela porção posterior do suborbitalis, que está restrita à cartilagem mandibular. O **adductor mandibulae superficialis** tem sua origem na região posterior do arco mandibular e está inserido a tecido conjuntivo que recobre o complexo adductor mandibulae. Entre o tecido conjuntivo, notam-se dois tendões bem definidos ligando o músculo ao processo pós-orbital e à cartilagem nasal.

Intermandibularis – Muito associado ao constrictor hyoideus ventralis, sendo difícil delimitar este músculo. Considera-se que o seu limite posterior seja no início da aponeurose ventromedial. As fibras são paralelas e ligam as duas cartilagens mandibulares na região da sínfise.

Constrictor dorsalis - Somente o **constrictor dorsalis** ocorre na espécie analisada. A origem é na cápsula ótica, na altura da crista esfenopterótica, e a inserção no palatoquadrado. As fibras posteriores sofrem uma curvatura e seguem em direção à cartilagem hiomandibular, formando a parede anterior do espiráculo.

Constrictor hyoideus – O **constrictor hyoideus dorsalis** tem fibras com origem no final da crista esfenopterótica e lateralmente ao epaxialis. Há pontos de inserção nas cartilagens mandibular e hiomandibular, e, posteriormente, é contínuo à porção ventral.

O **constrictor hyoideus ventralis** é uma lâmina de músculo com origem em uma camada de tecido conjuntivo na região ventromedial. Insere-se sobre o adductor mandibulae e na extremidade do ceratohial. O **interhyoideus** é formado por um feixe isolado de fibras que está inserido na região média do ceratohial.

4.3.5. Miologia descritiva de representante da família Oxynotidae.

Espécie analisada: *Oxynotus bruniensis* (Figura 16).

Complexo adductor mandibulae - A porção **levator labii superioris** é robusta e liga a parede posterior da cápsula nasal à cartilagem mandibular. Há, em sua região média, uma linha de tecido conjuntivo que separa o músculo em **porções anterior e posterior**. O **adductor mandibulae** apresenta dois conjuntos de fibras com orientações diferentes, mas é indivisível e ocupa toda a região da articulação do arco maxilar. Fibras emergem da porção posterior do adductor mandibulae e formam um feixe laminar, o **adductor**

mandibulae superficialis, que se projeta anteriormente se misturando à uma espessa camada de tecido conjuntivo.

Intermandibularis – Fibras musculares contínuas, paralelas e transversais ao eixo do corpo, fazendo a ligação entre as cartilagens mandibulares. Situa-se na região da sínfise e está muito associado ao constrictor hyoideus ventralis. A separação entre os dois não é clara e considera-se que o limite posterior do intermandibularis seja o início de uma aponeurose ventromedial que interrompe o trajeto transversal das fibras musculares.

Constrictor dorsalis - Duas porções são definidas em *Oxynotus bruniensis*, ambos com origem na altura da crista esfenopterótica. O **levator palatoquadrati** tem inserção na região anterior do palatoquadrado, enquanto o **spiracularis** contorna a parede anterior do espiráculo e está inserido posteriormente no palatoquadrado, próximo a uma projeção dorsal.

Constrictor hyoideus - O **levator hyomandibulae** encontra-se separado do resto do **constrictor hyoideus dorsalis**. A origem ocorre na crista esfenopterótica, atrás do levator palatoquadrati, e a inserção é na cartilagem hiomandibular. As fibras do constrictor hyoideus dorsalis tem origem na lateral do epaxialis e seguem à região ventral, passando sob as fibras do constrictor hyoideus ventralis.

O **constrictor hyoideus ventralis** tem duas porções, superficial e interna. A porção superficial é laminar, tem origem em uma aponeurose ventromedial e a inserção na margem interna das cartilagens mandibulares. A porção interna, o **interhyoideus**, está bem definida e tem fibras paralelas até a inserção ocorre no ceratohial.

4.3.6. Miologia descritiva de representantes da família Dalatiidae.

Espécies analisadas: *Dalatias licha* e *Isistius brasiliensis* (Figuras 17 e 18).

Complexo adductor mandibulae - Na região etmoidal, entre as cápsulas nasais, o músculo **levator labii superioris** tem sua origem. Em *Isistius brasiliensis*, os antímeros estão em contato através de uma camada de tecido conjuntivo (removida na Figura 18) na região de origem, já em *Dalatias licha*, uma projeção da cartilagem impede o encontro. Ambos apresentam um tendão para a inserção na cartilagem mandibular. O **adductor mandibulae** é mais robusto em *Dalatias licha*. Em *Isistius brasiliensis* o músculo é bem desenvolvido no palatoquadrado e a inserção, através de um tendão, ocorre na região mais anterior da cartilagem mandibular. Uma nova porção aparece em *Isistius brasiliensis*, o **levator mandibulae**, e tem orientação dorsoventral, ligando o palatoquadrado à cartilagem mandibular, passando sobre o adductor mandibulae. O **adductor mandibulae superficialis** encontra-se isolado dos outros músculos em *Isistius brasiliensis*, ligando a cartilagem mandibular ao processo pós-orbital. Em *Dalatias licha* o músculo não está isolado, emergindo da porção dorsal do adductor mandibulae e dirigindo-se anteriormente. Em ambos, a inserção ocorre através de tendão, sendo que em *Isistius brasiliensis* o tendão é bem longo.

Intermandibularis – Fibras contínuas e paralelas que unem as cartilagens mandibulares próximo à sínfise.

Constrictor dorsalis - A divisão entre **levator palatoquadrati** e **spiracularis** em *Dalatias licha* é feita por uma aponeurose muito fina. Ambos os músculos tem origem na câmara ótica e as inserções ocorrem no palatoquadrado. O levator palatoquadrati está inserido na margem dorsal e mais elevada da cartilagem, enquanto o spiracularis está inserido próximo à articulação com a cartilagem mandibular. O mesmo ocorre em *Isistius brasiliensis*, mas a divisão entre os dois músculos não é clara.

Constrictor hyoideus - O padrão de origem do **constrictor hyoideus dorsalis** no final da cápsula ótica e lateral ao epaxialis repete em ambas as espécies. A inserção ocorre na cartilagem hiomandibular e em tecido conjuntivo posterior ao arco mandibular. As fibras dorsais e ventrais estão unidas na região branquial.

Uma lâmina de fibras musculares contínuas com origem ventromedial forma o **constrictor hyoideus ventralis**. A inserção ocorre na articulação entre as cartilagens hiomandibular e o ceratohial. Fibras profundas, não separadas do músculo, formam o **interhyoideus** e estão inseridas diretamente no ceratohial.

4.4. Squatiniformes

4.4.1. Miologia descritiva de representantes da família Squatinidae.

Espécies analisadas: *Squatina guggenheim* (Figuras 19, 20 e 21) e *Squatina occulta*.

Complexo adductor mandibulae – O levator labii superioris não é encontrado nas espécies desta ordem. Ventralmente o **adductor mandibulae** é indivisível. As fibras tem início na superfície dorsal do palatoquadrado, contornando-o e seguindo ventralmente para a cartilagem mandibular, onde o músculo torna-se mais robusto. Dorsalmente, uma projeção tem origem na região mais posterior do músculo e forma o **adductor mandibulae superficialis**. Esta porção não está destacada, mas apresenta uma forte aponeurose que o conecta a região frontal do crânio, através de tecido conjuntivo lateral e anterior à região orbital.

Intermandibularis – Não é possível separar este músculo do constrictor hyoideus ventralis. A identificação só é possível por se tratarem de fibras contínuas entre as cartilagens mandibulares e anteriores a uma aponeurose que separa os antímeros no constrictor hyoideus ventralis.

Constrictor dorsalis – O **levator palatoquadrati** tem origem na cápsula ótica e orientação lateral, acompanhando face posterior do processo pós-orbital. A inserção ocorre no palatoquadrado, anteriormente à articulação com a cartilagem hiomandibular. O **spiracularis** tem uma origem delgada na cápsula ótica e segue lateralmente, passando a ter formato circular, contornando completamente o espiráculo. Há um **ramo lateral** destacado, que insere sobre tecido conjuntivo na cartilagem mandibular, e outro **ramo posterior** que segue sobre a cartilagem hiomandibular. O feixe principal forma a parede posterior do espiráculo e está inserido próximo a extremidade de origem.

Constrictor hyoideus – O **constrictor hyoideus dorsalis** encontra-se indivisível e tem origem estendendo-se da cápsula ótica do neurocrânio à região superior das brânquias, sobre o epaxialis. As fibras tem orientação lateral e estão inseridas na cartilagem hiomandibular.

O **constrictor hyoideus ventralis** encontra-se dividido em três porções com origem em uma aponeurose ventromedial. A **porção anterior**, que tem início atrás do intermandibularis, tem fibras laterais inseridas na cartilagem mandibular e cobre o coracohyoideus, que está inserido no processo ventral do ceratohial. Posteriormente, o músculo divide-se em porções superficial e profunda. A porção superficial forma o **depressor rostri** e consiste em uma grande lâmina muscular que segue lateralmente e curva-se anteriormente para a inserção em tecido conjuntivo próximo às cartilagens labiais. A porção profunda, o **interhyoideus**, tem as fibras de origem fusionadas às fibras do depressor rostri. O músculo destaca-se e segue posterolateralmente, para a inserção na extremidade do ceratohial, distalmente ao processo ventral e muito próximo à articulação com a cartilagem hiomandibular. Há um curto tecido tendinoso na inserção.

4.5. Pristiophoriformes

4.5.1. Miologia descritiva de representante da família Pristiophoridae

Espécies analisadas: *Pristiophorus cirratus* e *Pristiophorus japonicus* (Figuras 22 e 23).

Complexo adductor mandibulae - Um grande **levator labii superioris** tem origem ao lado do início da projeção rostral e contorna o palatoquadrado em direção à inserção sobre o adductor mandibulae. As fibras dos dois músculos se fundem e a separação não é possível. O **adductor mandibulae** não apresenta divisões ventrais, mas, lateralmente uma projeção se destaca, formando o **adductor mandibulae superficialis**, e está inserida na cartilagem antorbital.

Constrictor dorsalis - Duas porções tem origem na cápsula ótica, logo após o processo pós-orbital. O **spiracularis** é o mais lateral e tem sua inserção estendendo-se pelo palatoquadrado, até a articulação com a cartilagem hiomandibular. O **levator palatoquadrati** dirige-se ventralmente para a inserção no palatoquadrado, anteriormente à área ocupada pelo spiracularis.

Constrictor hyoideus – O **constrictor hyoideus dorsalis** é uma massa de músculo indivisível, com origem entre o final da cápsula ótica e a região branquial, lateralmente ao epaxialis. Todas as fibras convergem para a extremidade da cartilagem hiomandibular, e um estreito feixe posterior é contínuo às fibras ventrais.

Outra camada de fibras musculares forma o **constrictor hyoideus ventralis** e tem origem indivisível na região ventromedial com fibras convergindo lateralmente. A lâmina superficial de fibras musculares está inserida na margem interna da cartilagem mandibular, enquanto as fibras profundas, o **interhyoideus**, estão inseridas no ceratohial.

4.6. Pristiformes

4.6.1. Miologia descritiva de representante da família Pristidae.

Espécies analisadas: *Pristis microdon* e *Pristis pristis* (Figuras 24 e 25).

Complexo adductor mandibulae - O **levator labii superioris** tem origem na região etmoide do crânio, entre as cápsulas nasais, e segue posteriormente, contornando a abertura da boca e inserindo-se na superfície ventral da cartilagem mandibular através de um tendão. O adductor mandibulae medialis tem as fibras emergindo do levator labii superioris e seguindo medialmente pela cartilagem mandibular. O **adductor mandibulae** é reduzido e apresenta as divisões **lateralis I** e **II**. A porção anterior é o **adductor mandibulae superficialis** e está inserida diretamente na cartilagem antorbital.

Constrictor dorsalis - Dois músculos são definidos e tem origem comum na cápsula ótica. O **spiracularis** segue posteriormente para a inserção na extremidade distal da cartilagem hiomandibular. Profundamente, está em contato com a superfície dorsal do palatoquadrado. O **levator palatoquadrati** só é visível lateralmente, após a retirada do spiracularis, e tem a inserção no palatoquadrado.

Constrictor hyoideus – O **constrictor hyoideus dorsalis** tem uma origem que se estende entre a cápsula ótica e a câmara branquial. A inserção ocorre exclusivamente na face dorsal da extremidade distal da cartilagem hiomandibular. O **levator rostri** em *Pristis pristis* tem origem dorsal à câmara branquial e segue até a região distal da cartilagem hiomandibular, de onde parte um tendão para a região rostral. Em *Pristis microdon*, uma lâmina muscular nesta posição foi identificada, mas muito danificada pelo ressecamento, o que impediu a descrição detalhada.

Três porções são visíveis no **constrictor hyoideus ventralis** e todas tem origem em uma área de tecido conjuntivo na região ventral. A porção mais superficial é o **depressor rostri** e tem origem na altura do primeiro arco branquial e segue anteriormente para a inserção na cartilagem antorbital. O **depressor mandibulae** é a porção que fica entre as outras duas e tem a origem na mesma altura que o depressor rostri. A inserção ocorre na margem lateral da cartilagem mandibular. Profundamente, a terceira porção é o **depressor hyomandibulae** e tem as fibras originando entre a região posterior à cartilagem mandibular e o primeiro arco branquial. O feixe muscular converge para a inserção na cartilagem hiomandibular.

4.7. Rhinobatiformes

4.7.1. Miologia descritiva de representantes da família Rhinobatidae.

Espécies analisadas: *Rhinobatos horkelii* (Figura 26) e *Zapteryx brevirostris* (Figuras 27 e 28).

Complexo adductor mandibulae – O **levator labii superioris** tem origem na região etmoide, em contato com região mais interna na parede posterior da cápsula nasal. As fibras seguem posteriormente para a inserção, através de um tendão, na cartilagem mandibular, internamente ao adductor mandibulae lateralis I. O **adductor mandibulae medialis** e o **adductor mandibulae lateralis I** ligam o palatoquadrado à cartilagem mandibular. O primeiro é estreito e contorna a margem interna da abertura oral, ligando o palatoquadrado à cartilagem mandibular. O segundo é bem definido em ambas as espécies e é mais robusto posteriormente. O **adductor mandibulae lateralis II** tem um formato arredondado, dobrando-se sobre si mesmo em ambas as espécies. Em *Zapteryx brevirostris* há uma porção anterior que tem origem no palatoquadrado e curva-se lateroposteriormente, inserindo no propterígio e em uma aponeurose que o liga às

porções posteriores do próprio músculo. A porção posterior tem origem desta aponeurose e curva-se para a inserção nas faces dorsal, lateral, posterior e ventral da cartilagem mandibular. Entre as duas porções, um curto feixe de fibras musculares emerge da porção posterior com direção anterior e forma o **adductor mandibulae superficialis**. As fibras dão lugar a um tendão que segue anteriormente para a região dorsal da cartilagem antorbital. Em *Rhinobatos horkelii* não há nenhuma projeção inserida no propterígio e as fibras formam uma espiral, quando visto dorsalmente. A origem ocorre sobre a articulação maxilar e as fibras seguem anteriormente, cobrindo o palatoquadrado e dobrando-se lateralmente (no caso das fibras mais externas) e ventralmente (no caso das fibras mais internas) em direção à cartilagem mandibular. Toda a região distal da articulação mandibular é ocupada por esta massa muscular que tem inserção lateralmente à origem.

Constrictor dorsalis – Em ambas as espécies o **levator palatoquadrati** tem origem na cápsula ótica e na face ventral do processo pós-orbital. O músculo segue anteriormente e tem inserção na superfície dorsal do palatoquadrado. O **spiracularis II** tem origem na superfície ventral do processo pós-orbital e forma a parede anterior do espiráculo, inserindo na extremidade distal da cartilagem hiomandibular. Apenas em *Zapteryx brevirostris* o **spiracularis I** foi encontrado. O músculo tem origem em uma aponeurose na superfície ventral do spiracularis externos e as fibras dirigem-se para a inserção na cartilagem mandibular.

Constrictor hyoideus – O **levator hyomandibulae** é bem definido e tem origem na cápsula ótica. As fibras seguem lateralmente sobre a cartilagem hiomandibular, onde ocorre a inserção. Em *Zapteryx brevirostris* o músculo bifurca, tendo pontos de inserção nas superfícies anterior e posterior da cartilagem hiomandibular. Em *Rhinobatos horkelii*, essa bifurcação não ocorre. O **levator rostri** tem origem sobre a câmara

branquial, lateralmente ao epaxialis. Na altura do levator hyomandibulae, as fibras dão lugar a um tendão que projeta-se anteriormente para inserção na região lateral do rostro.

O constrictor hyoideus ventralis tem três porções bem definidas com origem em uma região de aponeurose ventromedial. O **depressor rostri** tem origem na região hipobranquial e projeta-se anteriormente até a margem posterior da cartilagem mandibular, onde um tendão surge para a inserção na região lateral do rostro. O **depressor mandibulae** tem origem lateralmente ao coracomandibularis e tem orientação oblíqua ao eixo do corpo. A inserção ocorre na cartilagem mandibular, internamente a inserção do adductor mandibulae lateralis I. A porção mais profunda, o **depressor hyomandibulae**, tem origem ao longo da lateral do coracomandibulae. O músculo segue lateralmente, convergindo para a inserção direta das fibras na cartilagem hiomandibular.

4.8. Rajiformes

4.8.1. Miologia descritiva de representantes da família *Arhynchobatidae*.

Espécies analisadas: *Atlantoraja castelnaui*, *Atlantoraja cyclophora* (Figuras 29 e 30), *Psammobatis bergi*, *Psammobatis extenta*, *Sympterygia acuta* e *Sympterygia bonapartei*.

Complexo adductor mandibulae – A origem do **levator labii superioris** é comum em todas as espécies, ocorrendo na parede posterior da cápsula nasal. A inserção na cartilagem mandibular ocorre através de um tendão que passa entre o adductor mandibulae lateralis I e o laterali II. O **adductor mandibulae medialis** é formado por uma projeção de fibras musculares provenientes da margem interior do adductor mandibulae lateralis I. Nos gêneros *Atlantoraja*, *Rioraja* e *Psammobatis*, nota-se uma

pequena aponeurose separando os músculos, enquanto em *Sympteria* as fibras emergem diretamente. O feixe segue transversalmente à cartilagem mandibular, posteriormente à placa dentária e a inserção ocorre antes da sínfise.

O **adductor mandibulae lateralis I** tem origem no palatoquadrado e segue posteriormente, tornando-se mais robusto, até a inserção na cartilagem mandibular. O **adductor mandibulae lateralis II** está situado na extremidade distal da articulação mandibular, dobrando-se sobre si para envolver o palatoquadrado e a cartilagem mandibular dorsalmente. Portanto, em vista ventral é visível uma porção dobrada anteriormente, sobre o palatoquadrado, uma porção lateral, sobre a articulação maxilar, e uma porção posterior, sobre a cartilagem mandibular.

Constrictor dorsalis – O **levator palatoquadrati** tem origem na cápsula ótica, a frente do spiracularis, e projeta-se anteriormente para a inserção no palatoquadrado. Os antímeros não se aproximam na área de inserção. O **spiracularis II** também tem origem na cápsula ótica e segue lateralmente, formando a parede anterior do espiráculo, até a inserção na extremidade da cartilagem hiomandibular. O **spiracularis I** tem dois pontos de origem: a cápsula ótica e em uma aponeurose ventral do spiracularis externus, próximo à extremidade distal da cartilagem hiomandibular. As fibras mais internas provenientes da cápsula ótica seguem diretamente para o palatoquadrado, enquanto as mais externas direcionam-se lateralmente para a aponeurose.

Constrictor hyoideus – O **levator hyomandibulae** tem origem na cápsula ótica e as fibras convergem lateralmente sobre a cartilagem mandibular, onde ocorre a inserção. Dorsalmente a musculatura dos arcos branquiais, um delgado feixe muscular forma o **levator rostri**. O músculo termina na altura do primeiro par de arcos e dá lugar a um tendão que segue à região lateral da cápsula nasal. A parede anterior da câmara

branquial é formada por fibras do **constrictor hyoideus dorsalis** e do **constrictor hyoideus ventralis**.

Ventralmente, três músculos de formato laminar tem origem em uma região de aponeurose ventromedial. O mais superficial deles, o **depressor rostri**, tem origem no final da região hipobranquial e segue até a cartilagem mandibular, quando dá lugar a um longo tendão que vai pra região da cápsula nasal. O **depressor mandibulae** e o **depressor hyomandibulae** tem algumas fibras entrelaçadas, dificultando a separação. O primeiro está inserido na cartilagem mandibular, enquanto o segundo converge lateralmente para a inserção na cartilagem hiomandibular.

4.8.2. Miologia descritiva de representantes da família Rajidae.

Espécies analisadas: *Dipturus mennii*, *Fenestraja plutonia*, *Gurgesiella atlantica*, *Leucoraja leucosticta*, *Leucoraja erinacea* (Figura 31) e *Rajella sadowskyii*.

Complexo adductor mandibulae – As fibras que formam o **levator labii superioris** e o **adductor mandibulae medialis** estão misturadas às fibras do adductor mandibulae lateralis I. O primeiro possui, em todas as espécies, um tendão em sua área de inserção e tem a origem na parede posterior da cápsula nasal. O segundo tem as fibras iniciais pouco destacadas e segue posteriormente, sem curvas, passando sobre o palatoquadrado e chegando à cartilagem mandibular, onde sofre um abrupto desvio para a região medial antes da inserção. O **adductor mandibulae lateralis I** liga o palatoquadrado à cartilagem mandibular, onde é mais robusto, e a inserção ocorre entre as inserções do adductor mandibulae lateralis II e do depressor mandibulae.

No gênero *Leucoraja*, o **adductor mandibulae lateralis II** tem formato arredondado e quatro porções muito associadas são visíveis. Ventralmente uma fina aponeurose divide transversalmente o músculo. Posterior à aponeurose, uma camada de

fibras contorna a cartilagem mandibular chegando à face dorsal, onde está inserida próxima à articulação com a cartilagem hiomandibular. Uma aponeurose lateral define uma porção de fibras que segue para a região dorsal da articulação maxilar. Anteriormente, duas porções são visíveis, uma mais interna que liga o palatoquadrado à cartilagem mandibular e uma porção externa, que forma o **adductor mandibulae superficialis** e projeta-se anteriormente para a inserção na parede posterior da cápsula nasal. Em *Fenestraraja plutonia*, somente três camadas de músculos são visíveis, pois as porções posterior e lateral parecem estar unidas. Tanto *Rajella sadowskyi* quanto *Gurgesiella atlantica* apresentam apenas duas porções definidas do adductor mandibulae lateralis II. O **adductor mandibulae superficialis** não se encontra separado do músculo e a inserção na cápsula nasal ocorre por tecido conjuntivo.

Constrictor dorsalis – A origem dos três músculos ocorre na cápsula ótica, sob o processo pós-orbital. O **spiracularis II** tem inserção na extremidade distal da cartilagem hiomandibular, enquanto o **spiracularis I** está inserido na articulação entre os arcos mandibular e hioide, através de uma aponeurose lateral, e no palatoquadrado. O **levator palatoquadrati** é um músculo que tem as fibras paralelas em direção ao palatoquadrado.

Constrictor hyoideus – O **levator hyomandibulae** tem início na região superior da cápsula ótica e converge sobre a cartilagem mandibular. O **levator rostri** foi visualizado apenas em *Leucoraja erinacea*, com origem sobre a região branquial e com as fibras sendo substituídas por um tendão na altura da cartilagem hiomandibular. O **constrictor hyoideus dorsalis** forma a parede anterior da câmara branquial juntamente com as fibras do **constrictor hyoideus ventralis**.

Com origem em uma aponeurose ventromedial, três músculos hioides tem orientação para a região anterior do crânio. O **depressor rostri** é o mais superficial e sua origem ocorre sob os músculos branquiais. Na altura da cartilagem mandibular os feixes dão lugar a um tendão que está preso a região anterior do crânio, lateralmente à cápsula nasal. O **depressor mandibulae** é o mais delgado dos três e tem inserção na cartilagem mandibular, internamente ao adductor mandibulae lateralis I. O **depressor hyomandibulae** tem as fibras convergindo para a cartilagem hiomandibular.

4.8.3. Miologia descritiva de representantes da família Anacanthobatidae.

Espécies analisadas: *Anacanthobatis folirostris* e *Cruriraja rugosa*.

Complexo adductor mandibulae – O **levator labii superioris** parte da parede posterior da cápsula nasal para a inserção entre as fibras do adductor mandibulae. Em *Anacanthobatis folirostris*, um tendão é visível na região de origem, atravessando o adductor mandibulae lateralis I e chegam à superfície ventral da cartilagem mandibular. O **adductor mandibulae medialis** tem duas porções. A **porção anterior** liga a região ventral do neurocrânio à cartilagem mandibular. A **porção posterior**, mais parecida com o músculo nas outras espécies, tem origem no palatoquadrado e segue posteriormente, sofrendo um desvio para a região medial assim que chega à cartilagem mandibular, onde está inserida. O **adductor mandibulae lateralis I** é simples e liga o palatoquadrado à cartilagem mandibular.

O **adductor mandibulae lateralis II** está situado na extremidade distal do arco mandibular, próximo ao ponto de articulação com a cartilagem hiomandibular. O músculo é grande e forma três divisões dorsais em ambas as espécies, mas não foi possível definir o adductor mandibulae superficialis.

Constrictor dorsalis – O **levator palatoquadrati** tem origem no neurocrânio, abaixo do processo pós-orbital, e inserção no palatoquadrado. Os antímeros não se aproximam. A origem das duas porções do **spiracularis** é a mesma do levator palatoquadrati, mas o **spiracularis I** tem a origem prolongando-se na margem anterior do externus, através de uma aponeurose. As fibras convergem anteriormente e a inserção ocorre no palatoquadrado. A inserção do **spiracularis II** é na extremidade distal da cartilagem hiomandibular.

Constrictor hyoideus dorsalis – O **levator hyomandibulae** é bem definido e tem origem na região dorsal da câmara ótica. O músculo segue pela cartilagem hiomandibular, onde está inserido. O **constrictor hyoideus dorsalis** tem origem na margem lateral do epaxialis e forma a parede anterior da câmara branquial. O **levator rostri**, visto apenas em *Cruriraja rugosa*, tem origem sobre a câmara branquial e projeta-se anteriormente. Na altura do levator hyomandibulae as fibras musculares dão lugar a um tendão que se mistura ao tecido conjuntivo e chega até a região anterior do crânio. O levator rostri só foi visualizado em *Cruriraja rugosa*, com origem dorsal à câmara branquial e com fibras dando lugar a um tendão na região da cartilagem hiomandibular.

O **constrictor hyoideus ventralis** apresenta três porções bem definidas com origem em uma aponeurose ventromedial. O **depressor rostri** é o mais superficial e tem a origem prolongando longitudinalmente à margem lateral do coracomandibulae. O músculo segue anteriormente, tendo orientação oblíqua, e, na altura do adductor mandibulae, dá lugar a um tendão que estará inserido à região anterior do crânio. O **depressor mandibulae** é curto. Em *Anacanthobatis folirostris* a origem ocorre sobre o depressor hyomandibulae e em *Cruriraja rugosa* sobre a margem lateral do coracomandibularis. A inserção ocorre na cartilagem mandibular, internamente à

inserção do adductor mandibulae lateralis I. O **depressor hyomandibulae** também tem origem estendendo-se longitudinalmente ao coracomandibulae. As fibras convergem para a inserção próxima à extremidade distal da cartilagem hiomandibular.

4.9. Torpediniformes

4.9.1. Miologia descritiva de representante da família Narcinidae

Espécie analisada: *Narcine brasiliensis* (Figuras 32 e 33).

Complexo adductor mandibulae – O **levator labii superioris** tem origem e inserção através de tendões. A origem ocorre na parede da câmara orbital e as fibras seguem lateralmente, sofrendo um desvio para a região ventral, contornando anteriormente ao palatoquadrado, para a inserção na cartilagem mandibular. O **adductor mandibulae medialis** contorna a abertura oral, situando-se lateralmente às cartilagens labiais e ocupando tanto o palatoquadrado quanto a cartilagem mandibular.

O **adductor mandibulae** tem formato arredondado e liga o palatoquadrado à cartilagem mandibular em suas extremidades distais, chegando a estar em contato com a cartilagem hiomandibular. O **adductor mandibulae superficialis** origina-se em uma região de tecido conjuntivo sobre o adductor mandibulae. O músculo é robusto e prolonga-se anterolateralmente sobre a região rostral do disco.

Constrictor dorsalis – O **levator palatoquadrati** tem origem na cápsula ótica, sobre o levator hyomandibulae. O feixe muscular projeta-se anteriormente e está inserido na face anterior do palatoquadrado. O **spiracularis II** tem origem na cápsula ótica, dorsalmente à articulação entre a cartilagem hiomandibular e o neurocrânio. O músculo curva-se lateralmente, formando a parede anterior do espiráculo e tem as fibras inseridas na extremidade distal da cartilagem hiomandibular. A porção **spiracularis I** tem origem

na região ventrolateral do externus e segue ventralmente, onde está inserido em uma região de tecido conjuntivo sobre a cartilagem mandibular.

Constrictor hyoideus – O **levator hyomandibulae** tem origem restrita à cápsula ótica do neurocrânio, ocupando a região abaixo e posterior à origem do levator palatoquadrati. As fibras convergem lateralmente sobre a cartilagem mandibular, onde ocorre a inserção. O **levator rostri** tem uma origem ampla distribuída entre a área mais dorsal da cápsula ótica e a área dorsal da câmara branquial. As fibras convergem anteriormente e, na altura do spiracularis II, um tendão surge e segue para a inserção na região anterior do disco, lateralmente à inserção do adductor mandibulae superficialis.

O **constrictor hyoideus ventralis** apresenta quatro divisões. O **depressor rostri** é a porção superficial e tem origem longitudinal em uma região de aponeurose ventromedial. O músculo se projeta anteriormente e está inserido na margem ventral da região anterior do disco por um forte tendão. Uma região de aponeurose posteriormente à cartilagem mandibular serve de origem para o **depressor mandibular** e o **músculo “x”**. Ambos estão localizados na superfície ventral da cartilagem mandibular, mas o músculo “x” apresenta um tendão que está inserido na extremidade distal da cartilagem hiomandibular. Imediatamente atrás das cartilagens mandibulares, o **depressor hyomandibulae** tem origem em uma estreita aponeurose que o liga ao seu antímero. O feixe muscular se projeta lateralmente a inserção ocorre na cartilagem hiomandibular.

4.9.2. Miologia descritiva de representante da família Torpedinidae.

Espécie analisada: *Tetronarce cf. nobiliana* (Figuras 34 e 35).

Complexo adductor mandibulae – As fibras do **levator labialis superioris** tem origem na parede posterior da cápsula nasal e no neurocrânio. A inserção acontece através de um tendão que está fixo à cartilagem mandibular, entre os adductor

mandibulae lateralis I e II. O **adductor mandibulae** é claramente dividido em duas porções que ligam o palatoquadrado à cartilagem mandibular. Considerando o tendão do suborbitalis como referência, o **lateralis I** é encontrado medialmente e o **lateralis II** lateralmente, na extremidade da articulação maxilar. O adductor mandibulae medialis é composto por um delgado feixe de fibras musculares que contorna a margem interna da abertura oral. O músculo liga a superfícies dorsal do palatoquadrado à superfície ventral da cartilagem mandibular. Dorsalmente, com origem em uma aponeurose localizada medialmente ao adductor mandibulae lateralis II e muito próxima da cartilagem hiomandibular, um feixe muscular que forma o **adductor mandibulae superficialis** projeta-se anteriormente para a inserção na cartilagem antorbital, externamente ao processo posterior.

Constrictor dorsalis – O **levator palatoquadrati** tem a origem ocupando a superfície dorsal e parte da superfície lateral da cápsula ótica. As fibras estão direcionadas anteriormente e sofrem um desvio para a região ventral na altura do espiráculo, passando sob a cápsula orbital e os músculos extra-oculares. A inserção ocorre no palatoquadrado, em contato com a origem do adductor mandibulae medialis. O **spiracularis II** tem origem na parede lateral da cápsula ótica e projeta-se em direção à extremidade da cartilagem hiomandibular. Uma curvatura muito acentuada que forma a parede anterior do espiráculo é característica desta espécie. O **spiracularis I** tem suas fibras partindo de uma aponeurose localizada ventralmente ao spiracularis externus. O direcionamento das fibras é ventral, passando por trás da cartilagem mandibular e inserindo em tecido conjuntivo, dorsalmente ao coracohyomandibulae.

Constrictor hyoideus – O **levator hyomandibulae** é bem definido e tem fibras originando na cápsula ótica, ventralmente e posteriormente ao levator palatoquadrati. O feixe muscular está inserido em uma concavidade dorsal na cartilagem hiomandibular.

O **levator rostri** tem origem em uma fina aponeurose na extremidade anterior do epaxialis. O músculo está direcionado para a região anterior e, na altura da cápsula orbital, dá lugar a um tendão que está inserido distalmente na cartilagem antorbital.

Duas porções do **constrictor hyoideus ventralis** são bem definidas e tem origem longitudinal em uma área de tecido conjuntivo ventromedial. A porção mais robusta é o **depressor rostri**, que tem suas fibras originando na região hipobranquial e seguindo anteriormente, com as fibras prolongando-se além do palatoquadrado, até a inserção na região ventral das ramificações da cartilagem antorbital. O **depressor hyomandibulae** tem origem ventral ao coracomandibulae e converge lateralmente para a inserção direta na cartilagem hiomandibular. As fibras mais anteriores deste músculo estão em contato com a cartilagem mandibular, mas não apresentam qualquer tipo de separação.

4.10. Myliobatiformes

4.10.1. Miologia descritiva de representante da família Urotrygonidae.

Espécie analisada: *Urotrygon microphthalmum* (Figuras 36 e 37).

Complexo adductor mandibulae – O **levator labii superioris** tem origem na parede posterior da cápsula nasal e segue sob o palatoquadrado para a inserção, através de um tendão, na cartilagem mandibular, atravessando o adductor mandibulae. As três porções ventrais do adductor mandibulae ligam o palatoquadrado à cartilagem mandibular. O **adductor mandibulae medialis** é o músculo mais delgado do complexo e faz o contorno lateral da abertura oral. O **adductor mandibulae lateralis I** não apresenta divisões e é mais volumoso posteriormente. O **adductor mandibulae lateralis II** apresenta uma projeção na sua região anterior, que está inserida à cartilagem antorbital. O resto do músculo está situado na região distal da articulação do arco mandibular.

Dorsalmente, o **adductor mandibulae superficialis** segue anteriormente para a inserção sob o processo pré-orbital.

Constrictor dorsalis – Apresenta três músculos com origem abaixo do processo pós-orbital. O **levator palatoquadrati** segue anteriormente para a inserção na face superior do palatoquadrado. O **spiracularis II** tem inserção na extremidade distal da cartilagem hiomandibular, enquanto o **spiracularis I** sofre um desvio para a região ventral, inserindo-se na cartilagem mandibular.

Constrictor hyoideus – O **levator hyomandibulae** tem origem na região da cápsula ótica e as fibras acompanham a cartilagem hiomandibular, onde estão fixadas. O **constrictor hyoideus dorsalis** e o **constrictor hyoideus ventralis** formam a parede anterior da câmara branquial. Ventralmente, os três músculos presentes tem origem em uma aponeurose medial. O **depressor rostri** tem origem na altura do segundo par de arcos branquiais e segue anteriormente até o **adductor mandibulae**, quando se prende ao tecido conjuntivo que ocupa a região anterior do neurocrânio. O **depressor mandibulae** tem origem próxima à base dos primeiro par de arcos branquiais. A inserção ocorre na cartilagem mandibular. O **depressor hyomandibulae** tem algumas fibras misturadas ao antímero. As fibras convergem lateralmente e estão fusionadas na cartilagem hiomandibular através de um tendão.

4.10.2. Miologia descritiva de representantes da família Urolophidae.

Espécies analisadas: *Trygonoptera testacea* (Figuras 38 e 39) e *Urolophus paucimaculatus* (Figura 40).

Complexo adductor mandibulae – O **levator labii superioris** tem origem na parede orbital e contorna a região anterior do palatoquadrado para seguir em direção à cartilagem mandibular onde ocorre a inserção através de um tendão. O **adductor**

mandibulae medialis contorna a margem interna da abertura oral e os pontos de origem, no palatoquadrado, e inserção, na cartilagem mandibular, estão situadas na mesma altura. O **adductor mandibulae lateralis I** também apresenta os mesmos pontos de origem e inserção, sendo a região posterior mais robusta. O **adductor mandibulae lateralis II** apresenta um feixe anterior que tem as fibras direcionadas lateralmente para a inserção no propterígio. A porção posterior do músculo apresenta-se dobrada, envolvendo a extremidade da articulação maxilar e dando a impressão de que haja duas porções, mas, internamente, as fibras são únicas. Dorsalmente a esta porção, um curto feixe muscular forma o **adductor mandibulae superficialis**, que se projeta para frente e está em contato com a região anterior do crânio através de um tendão que se mistura à tecido conjuntivo.

Constrictor dorsalis – O **levator palatoquadrati** tem origem na cápsula ótica e segue anteriormente, sobre o spiracularis internus, e insere no palatoquadrado. Os músculos **spiracularis** tem origem na cápsula ótica, abaixo do processo pós-orbital. Juntos, seguem anteriormente até a altura da extremidade distal da cartilagem hiomandibular, onde ocorre a inserção apenas do **spiracularis II**. O **spiracularis I** continua e sofre um desvio para a região ventral para se inserir na cartilagem mandibular.

Constrictor hyoideus - O **levator hyomandibulae** começa sobre a cápsula ótica e percorre a superfície dorsal da cartilagem hiomandibular, onde está inserido.

Três porções são identificadas com origem em uma aponeurose ventromedial. O **depressor rostri** tem início entre o primeiro e segundo arcos branquiais. Segue ventralmente e na altura do complexo adductor mandibulae parte um tendão delgado que insere na região distal da cápsula nasal. Um estreito feixe muscular forma o **depressor mandibulae**. A origem ocorre na base do primeiro arco branquial e as fibras

estão orientadas em direção à articulação maxilar, sendo a inserção na cartilagem mandibular. O **depressor hyomandibulae** é o mais profundo dos três e tem origem longitudinal na região ventromedial. As fibras seguem lateralmente, convergindo para a inserção na região medial da cartilagem hiomandibular.

4.10.3. Miologia descritiva de representantes da família Potamotrygonidae.

Espécies analisadas: *Heliotrygon rosai* (Figuras 41 e 42), *Paratrygon aiereba* (Figuras 43 e 44), *Plesiotrygon iwamae* (Figuras 45 e 46), *Potamotrygon falkneri*, *Potamotrygon henlei*, *Potamotrygon humerosa*, *Potamotrygon leopoldi*, *Potamotrygon motoro*, *Potamotrygon orbignyi*, *Potamotrygon schroederi*, *Potamotrygon scobina*, *Potamotrygon* sp. “Rio Negro” (Figuras 47 e 48), *Potamotrygon* sp. “Rio Tapajós”.

Complexo adductor mandibulae – A origem do **levator labii superioris** ocupa a parede posterior da cápsula nasal e o músculo segue posteriormente, passando pelo palatoquadrado e inserindo, através de tendão que atravessa o adductor mandibulae lateral I, na cartilagem mandibular. O **adductor mandibulae medialis** contorna a margem lateral da abertura da boca, ligando o palatoquadrado à cartilagem mandibular. O **adductor mandibulae lateralis I** é mais robusto na região posterior, onde ocorre a inserção na cartilagem mandibular, do que na origem, no palatoquadrado. Em *Potamotrygon* e *Plesiotrygon iwamae*, as fibras tem o mesmo padrão de orientação. Em *Heliotrygon gomesi* e *Paratrygon aiereba*, podem ser identificadas divisões superficiais neste músculo.

O **adductor mandibulae lateralis II** aparece na extremidade distal da articulação entre o palatoquadrado e a cartilagem mandibular. Ventralmente, as fibras desta porção tem a mesma orientação do adductor mandibulae lateralis I. Dentro do gênero

Potamotrygon, nota-se uma variação do tamanho desta porção. Em *Potamotrygon orbignyi*, *Potamotrygon humerosa* e *Potamotrygon schroederi* o músculo é pequeno, não envolve toda a cartilagem angular e não chega ao propterígio (Figura 49a). Nas outras espécies do gênero, o músculo é bem robusto, cobrindo toda a cartilagem angular e avançando dorsalmente sobre o propterígio (Figura 49b).

Potamotrygon falkneri, *Potamotrygon henlei*, *Potamotrygon scobina* e *Potamotrygon* sp. “rio Negro” apresentam um adductor mandibulae lateralis II simples. *Potamotrygon motoro*, *Potamotrygon leopoldi* e *Potamotrygon* sp. “rio Tapajós” possuem, a partir de fibras que emergem anteriormente do adductor mandibulae lateralis II, uma projeção lateral com inserção entre a cartilagem antorbital e o propterígio.

Dorsalmente ao adductor mandibulae lateralis II, fibras se projetam anteriormente, formando o **adductor mandibulae superficialis**. A inserção ocorre entre a parede posterior da cápsula nasal e o processo pré-orbital. Em *Paratrygon aiereba* e *Heliotrygon gomesi*, a inserção ocupa totalmente esta área. Em *Potamotrygon orbignyi*, *Potamotrygon humerosa* e *Potamotrygon schroederi*, a projeção está inserida mais abaixo, próximo à cápsula nasal, enquanto as outras espécies de *Potamotrygon* a inserção ocorre mais acima, próxima ao processo pré-orbital.

Constrictor dorsalis – Três porções são definidas e tem origem na cápsula ótica. O **levator palatoquadrati** mantém contato com a face ventral do processo pós-orbital. A inserção ocorre na superfície dorsal do palatoquadrado. Os antímeros estão unidos na área de inserção no gênero *Potamotrygon*. O **spiracularis I** segue anteriormente e sofre um desvio para a região ventral na altura da cartilagem mandibular. Em *Heliotrygon gomesi* e *Paratrygon aiereba*, o músculo fica inserido nesta cartilagem. Em *Plesiotrygon iwamae* e em todas as espécies de *Potamotrygon*, o músculo segue, agora

com orientação posterior, e tem suas fibras misturadas ao depressor hyomandibulae. O **spiracularis II** também está em contato com o processo pós-orbital e a inserção ocorre na extremidade distal da cartilagem hiomandibular. O formato do músculo varia entre as espécies. Em *Paratrygon aiereba* e *Heliotrygon gomesi*, o músculo tem orientação lateral, formando a parede anterior do espiráculo, e sofre um desvio para trás para a inserção na cartilagem hiomandibular. Em *Potamotrygon orbignyii* e *Potamotrygon humerosa*, o músculo também sofre um desvio para trás, mas inicialmente tem orientação anterior. Em *Plesiotrygon iwamae* e nas outras espécies de *Potamotrygon*, o músculo segue anteriormente e sofre um desvio lateral para alcançar a cartilagem hiomandibular.

Constrictor hyoideus – O **levator hyomandibulae** tem origem na superfície lateral, com algumas fibras na superfície dorsal, da cápsula ótica. As fibras ficam sobre a cartilagem hiomandibular, onde ocorre a inserção na região dorsal. Posteriormente, as fibras dorsais e ventrais do **constrictor hyoideus** estão unidas e cobrindo a parede anterior da câmara branquial.

Ventralmente, três porções do constrictor hyoideus ventralis estão bem definidas e tem origens em uma grande camada de aponeurose na região hipobranquial. O **depressor rostri** é a porção mais superficial e tem início entre o primeiro e o segundo pares de arcos branquiais. O músculo está direcionado para a região rostral, mas as fibras são bem curtas e se prende através de um tendão às cápsulas nasais. O **depressor mandibulae** está quase todo encoberto (em vista ventral) pelo depressor rostri. A inserção ocorre na cartilagem mandibular, próximo à inserção do adductor mandibulae lateral II. O mais profundo dos três é o **depressor hyomandibulae** que tem uma origem ampla longitudinalmente à região ventromedial. As fibras convergem lateralmente para a inserção na face inferior da cartilagem hiomandibular. Em *Paratrygon aiereba* e

Heliotrygon gomesi, esses músculos estão confinados a um espaço reduzido entre as cartilagens mandibulares e a câmara branquial.

4.10.4. Miologia descritiva de representantes dos gêneros *Dasyatis*, *Himantura* e *Pteroplatytrygon*.

Espécies analisadas: *Dasyatis colarensis*, *Dasyatis guttata* (Figuras 50 e 51), *Himantura gerrardi*, *Himantura imbricata* (Figuras 52 e 53), *Himantura uarnak* (Figura 54) e *Pteroplatytrygon violacea*.

Complexo adductor mandibulae – O **levator labii superioris** tem origem na parede orbital e contorna o palatoquadrado anteriormente para que a inserção ocorra na cartilagem mandibular. Os outros músculos do complexo adductor mandibulae ligam o palatoquadrado à cartilagem mandibular. O **adductor mandibulae medialis** é a menor das três porções e está situado internamente, formando a margem lateral da abertura oral. O **adductor mandibulae lateralis I** é mais volumoso posteriormente e só é visível ventralmente. O **adductor mandibulae lateralis II** ocupa a região da articulação entre as cartilagens do arco mandibular e alcança a cartilagem hiomandibular. Dorsalmente, o músculo está em contato com o propterígio. O **adductor mandibulae superficialis** é encontrado sobre a porção lateralis II e liga os músculos mandibulares à região anterior do crânio, entre o processo pré-orbital e a cápsula nasal.

Constrictor dorsalis: O **levator palatoquadrati** tem origem no neurocrânio, abaixo do processo pós-orbital, e inserção na cartilagem mandibular, encontrando o antúmero na região da sínfise no gênero *Himantura*, mas sem que o contato ocorra em *Pteroplatytrygon* e *Dasyatis*. Os spiracularis tem origem posterior, sob o levator hyomandibulae. O **spiracularis II** segue anteriormente até sofrer um desvio lateral para a inserção na extremidade distal da cartilagem hiomandibular. O **spiracularis I** também

segue anteriormente, mas sofre um desvio ventral para a inserção no ligamento entre as cartilagens mandibular e hiomandibular em *Himantura* ou diretamente na articulação entre a cartilagem mandibular e o palatoquadrado como em *Dasyatis* e *Pteroplatytrygon*.

Constrictor hyoideus – O **levator hyomandibulae** tem origem no alto da cápsula ótica e segue sobre a cartilagem hiomandibular, onde ocorre a inserção. O **constrictor hyoideus dorsalis** e o **constrictor hyoideus ventralis** formam a parede anterior da câmara branquial. Ventralmente, três porções tem origem em uma aponeurose ventromedial. O **depressor rostri** segue até o adductor mandibulae, onde as fibras musculares dão lugar a um tendão que está preso à margem lateral da cápsula nasal. O **depressor mandibulae** converge até a inserção na cartilagem mandibular, posteriormente ao adductor mandibulae lateralis II. O **depressor hyomandibulae** tem as fibras convergindo lateralmente até a inserção na cartilagem hiomandibular.

4.10.5. Miologia descritiva de representante do gênero *Himantura*. “ocidental”.

Espécie analisada: *Himantura schmardae* (Figura 55).

Complexo adductor mandibulae – O **levator labii superioris** tem origem na parede da câmara orbital e contorna anteriormente o palatoquadrado. A inserção ocorre na cartilagem mandibular, atravessando o adductor mandibulae lateral I. O **adductor mandibulae medialis** e o **adductor mandibulae lateralis I** tem origem no palatoquadrado e inserção na cartilagem mandibular. Ambos são mais longos e robustos posteriormente. O **adductor mandibulae lateralis II** ocupa a região distal da articulação entre as maxilas e também está em contato com a cartilagem hiomandibular. Dorsalmente ao adductor mandibulae lateralis II, a porção **superficialis** projeta-se

anteriormente para a inserção na parede da cápsula nasal, abaixo do processo pré-orbital.

Constrictor dorsalis – Três porções são definidas a partir da origem na face ventral do processo pós-orbital. O **levator palatoquadrati** segue anteriormente para a inserção no palatoquadrado, mas não foi possível definir se os antímeros se aproximam.

Os **spiracularis I e II** são definidos apenas pela diferença na orientação das fibras. Não há tecido conjuntivo separando as duas porções. O II segue lateralmente para a inserção na extremidade distal da cartilagem hiomandibular, enquanto o I projeta-se ventralmente, por trás da cartilagem mandibular, e tem as fibras misturadas ao do depressor hyomandibulae.

Constrictor hyoideus – O **levator hyomandibulae** é bem separado do constrictor hyoideus dorsalis e sua origem ocorre, exclusivamente, na cápsula ótica. As fibras seguem sobre a cartilagem hiomandibular, onde estão inseridas. O **constrictor hyoideus dorsalis** tem origem posterior ao levator hyomandibulae, lateralmente ao epaxialis e formando a parede anterior da câmara branquial.

O **constrictor hyoideus ventralis** tem origem em uma aponeurose ventromedial e é encontrado em 3 porções. O **depressor rostri** é o mais superficial e começa na altura da base do primeiro par de arcos branquiais. O **depressor mandibulae** tem o início junto ao depressor rostri e inserção na cartilagem mandibular, próximo à separação entre os adductor mandibulae lateralis I e II. O **depressor hyomandibulae** tem origem longitudinal, cobrindo a margem lateral do coracomandibulae, e as fibras convergem lateralmente para a inserção na cartilagem hiomandibular. As fibras anteriores recebem as fibras provenientes do spiracularis internus.

4.10.6. Miologia descritiva de representante do gênero *Taeniura*.

Espécie analisada: *Taeniura lymma* (Figuras 56 e 57).

Complexo adductor mandibulae - O **levator labii superioris** tem início na margem inferior da câmara orbital e contorna o palatoquadrado para a inserção na cartilagem mandibular. O **adductor mandibulae medialis** é delgado e liga o palatoquadrado à cartilagem mandibular, compondo a margem da abertura oral. Os **adductor mandibulae lateralis I e II** também unem as duas cartilagens mandibulares. O primeiro é mais robusto, enquanto o segundo é reduzido e não alcança a articulação com a cartilagem hiomandibular. Dorsalmente, uma pequena projeção do lateralis II forma o **adductor mandibulae superficialis**, que está ligado à região ventral ao processo pré-orbital por um delicado tendão.

Constrictor dorsalis - Origem ventralmente ao processo pós-orbital. O **levator palatoquadrati** está inserido na face superior do palatoquadrado e os antímeros estão em contato. O **spiracularis II** forma a parede anterior do espiráculo e a inserção ocorre na extremidade distal da cartilagem hiomandibular. O **spiracularis I** segue anteriormente até sofrer um desvio para a região ventral. O feixe muscular passa atrás da cartilagem mandibular e suas fibras estão direcionadas para a região ventromedial, onde um antímero está inserido no outro, dorsalmente ao coracomandibularis.

Constrictor hyoideus - O **levator hyomandibulae** tem origem na cápsula ótica e as fibras seguem sobre a cartilagem hiomandibular, onde ocorre a inserção. O **constrictor hyoideus dorsalis** forma com o **constrictor hyoideus ventralis** a parede anterior da câmara branquial. Ventralmente, com origem comum em uma aponeurose ventromedial, ainda são vistos o **depressor rostri** e **depressor mandibulae** muito associados. O primeiro está ligado ao tecido conjuntivo que ocupa a região anterior do neurocrânio e o

segundo está preso na cartilagem mandibular. O **depressor hyomandibulae** tem as fibras convergindo para a inserção na cartilagem hiomandibular.

4.10.7. Miologia descritiva de representante da família Myliobatidae.

Espécies analisadas: *Myliobatis australis* e *Myliobatis freminvillii*.

Complexo adductor mandibulae – O **levator labii superioris** tem origem na parede posterior da cápsula nasal e contorna o palatoquadrado até alcançar a cartilagem mandibular, onde ocorre a inserção auxiliada por um tendão. O **adductor mandibulae medialis** contorna a margem lateral da abertura oral e tem a região de inserção na cartilagem mandibular é mais interna que a origem do palatoquadrado. O **adductor mandibulae lateralis I** é muito desenvolvido e ocupa grande parte da cartilagem mandibular, chegando a alcançar seu antímero na margem posterior. O **adductor mandibulae lateralis II** encontra-se reduzido e posicionado dorsalmente ao adductor mandibulae lateralis I. Mantém contato com a região distal da cartilagem hiomandibular e está misturado a uma aponeurose que o liga à região pré-orbital.

Constrictor dorsalis - O **levator palatoquadrati** tem origem na região ótica e segue anteriormente, passando sob o processo pós-orbital e chegando à superfície dorsal do palatoquadrado, onde ocorre a inserção. Os músculos spiracularis encontram-se muito associados e a separação não é clara. Assume-se como **spiracularis II** o grupo de fibras com inserção na região distal da cartilagem hiomandibular, enquanto as fibras do **spiracularis I** tem inserção no palatoquadrado.

Constrictor hyoideus – O **levator hyomandibulae** tem origem na cápsula ótica e as fibras convergem sobre a cartilagem hiomandibular. As fibras do constrictor hyoideus dorsalis e do constrictor hyoideus ventralis formam a parede anterior da câmara branquial.

O **depressor rostri** é o mais superficial deles. Com formato laminar, as fibras tem início na região hipobranquial e seguem anteriormente, misturando-se a uma aponeurose que ocupa a região anterior do crânio. O **depressor mandibulae** é um músculo bem delgado e que tem início na altura do primeiro par de arcos branquiais e inserção na cartilagem mandibular. O **depressor hyomandibulae** está situado entre a cartilagem mandibular e a câmara branquial. As fibras convergem lateralmente para a inserção na cartilagem hiomandibular.

4.11. Heterodontiformes

4.11.1. Miologia descritiva de representante da família Heterodontidae.

Espécie analisada: *Heterodontus francisci* (Figuras 58 e 59).

Complexo adductor mandibulae - A porção **levator labii superioris** ocupa uma grande área superficial deste complexo. Ventralmente, só o levator labii superioris é visível e suas fibras tem origem entre a região posterior da cápsula nasal e a superfície ventral do processo pré-orbital. Não há um ponto de inserção definido, pois as fibras se misturam à porção anterior do adductor mandibulae.

Na região da articulação entre o palatoquadrado e a cartilagem mandibular, três porções são visíveis: (1) **anterior** que apresenta fibras oblíquas e que se misturam às fibras do suborbitalis em sua região inferior; (2) a porção **média** também apresenta fibras oblíquas, mas em direção contrária a da porção anterior; (3) porção posterior, o **hyomandibulomaxillaris**, que cobre lateralmente e posteriormente a articulação e apresenta uma projeção dorsal de tecido conjuntivo que insere na cartilagem hiomandibular e no neurocrânio, entre o levator palatoquadrati e o levator hyomandibulae.

Intermandibulares - Feixe estreito de fibras contínuas e transversais entre as cartilagens mandibulares.

Constrictor dorsalis - Indivisível. O **constrictor dorsalis** tem origem na superfície ventral do processo pós-orbital com fibras seguindo anteroventralmente para a inserção no palatoquadrado. Forma a parede anterior do espiráculo.

Constrictor hyoideus - Apresenta um **levator hyomandibulae** destacado das outras fibras do **constrictor hyoideus dorsalis** que cobrem a parede branquial anterior e se misturam às fibras ventrais. O levator hyomandibulae apresenta fibras que seguem ventralmente pela cartilagem hiomandibular, até a altura do nervo VII.

O **constrictor hyoideus ventralis** é uma lâmina muscular com origem na região ventromedial que se estende da região da sínfise das cartilagens mandibulares até o coracóide. As fibras são contínuas na região da sínfise e do coracóide, sendo interrompidas por tecido conjuntivo na região média. Há pontos de inserção na cartilagem mandibular, no ceratohyal e na região branquial.

4.12. Orectolobiformes

4.12.1. Miologia descritiva de representante da família Hemiscylliidae.

Espécie analisada: *Chiloscyllium plagiosum*.

Complexo adductor mandibulae - A porção **levator labii superioris** inicia na região superior do crânio e segue ventralmente para inserção na cartilagem mandibular. O **adductor mandibulae** é dividido em quatro porções que ligam o palatoquadrado à cartilagem mandibular: (1) **porção anterior** – fibras com orientação vertical, sendo que, dorsalmente, é bem destacado dos outros músculos, mas mistura-se à porção média ventralmente; (2) **porção média** – fibras com orientação vertical que se misturam às

fibras das outras duas porções posteriormente; (3) **porção posterodorsal** – fibras de orientação oblíqua que emergem da porção média e estão inseridas na cartilagem mandibular na altura da articulação entre o palatoquadrado e a cartilagem mandibular; (4) **porção posteroventral** – também emerge de fibras da porção média.

Intermandibularis - Feixe estreito de fibras contínuas e transversais entre as cartilagens mandibulares.

Constrictor dorsalis - **Levator palatoquadrati** com origem na face ventral do processo pós-orbital e inserção no palatoquadrado. O **spiracularis** tem a mesma origem, situando-se lateralmente ao levator palatoquadrati, e a inserção ocorre na articulação entre a cartilagem mandibular e a cartilagem hiomandibular.

Constrictor hyoideus dorsalis - Duas divisões são claras em *Chiloscyllium plagiosum*. Anteriormente, um **levator hyomandibulae** é bem definido e segue da região superior do crânio, lateralmente ao epaxialis, por toda a cartilagem hiomandibular, onde ocorre a inserção. A porção posterior do **constrictor hyoideus dorsalis** contorna o limite anterior da câmara branquial.

O **constrictor hyoideus ventralis** é uma lâmina muscular ventral que apresenta fibras convergindo para cartilagem mandibular e, as fibras posteriores, para a cartilagem hiomandibular. Internamente, o **interhyoideus** é bem definido e está inserido no ceratohial.

4.12.2. Miologia descritiva de representante da família **Ginglymostomatidae.**

Espécie analisada: *Ginglymostoma cirratum* (Figuras 60 e 61b).

Complexo adductor mandibulae - Uma grande porção **levator labii superioris** é visível em *Ginglymostoma cirratum*. A origem é estreita na região da cartilagem mandibular e o músculo ganha e expande-se conforme segue dorsalmente. A inserção ocupa a parede posterior da cápsula nasal até a superfície do crânio, alcançando a extremidade do epaxialis. Em vista dorsal, os antímeros estão muito próximos, mas não estão conectados.

Outras quatro porções são visíveis superficialmente: (1) **porção anterior** que liga o palatoquadrado à cartilagem mandibular internamente à articulação; (2) **porção média** que apresenta somente uma pequena parte no palatoquadrado, enquanto a maior parte está inserida na cartilagem mandibular; (3) **porção posterodorsal** que se situa na área interna da articulação; (4) **porção posteroventral** que se estende posteriormente e chega à articulação entre as cartilagens hiomandibular e ceratohial.

Intermandibularis - Feixe estreito de fibras contínuas e transversais entre as cartilagens mandibulares.

Constrictor dorsalis - Dois músculos **levator palatoquadrati** são visíveis, ambos com fibras quase longitudinais, dispostos lado a lado e com origem atrás do processo pós-orbital. Algumas fibras são encobertas pelo levator hyomandibulae. As inserções também são comuns, ocorrendo no palatoquadrado, uma ao lado da outra.

Constrictor hyoideus - Um conjunto robusto de fibras destaca-se formando o **levator hyomandibulae** e inserindo-se na extremidade da cartilagem hiomandibular. As outras fibras do **constrictor hyoideus dorsalis** formam a parede da câmara branquial, sendo contínuas às fibras ventrais.

O **constrictor hyoideus ventralis** é uma lâmina de feixes musculares, dividida medialmente por tecido conjuntivo que surge após o intermandibularis, cobre

praticamente toda a região ventral entre os arcos mandibular, hioide e branquiais. As fibras mais anteriores estão dispostas transversalmente entre as cartilagens mandibulares. As fibras mediais estão inseridas na extremidade do ceratohyal, chegando à articulação com a cartilagem hiomandibular, enquanto as fibras posteriores cobrem a região branquial. A remoção deste conjunto de feixes evidencia a presença de um músculo **interhyoideus** profundo que insere fortemente no ceratohial.

4.12.3. Miologia descritiva de representante da família Stegostomatidae.

Espécie analisada: *Stegostoma fasciatum* (Figuras 62 e 63).

Complexo adductor mandibulae - Destaca-se, novamente, a presença de uma grande porção **levator labii superioris** nesta espécie. As fibras tem início na superfície dorsal do crânio, ocupando praticamente toda a área superior e tendo contato com o epaxialis. Os antímeros estão muito próximos, mas não se encostam. As fibras partem ventralmente para a inserção cartilagem mandibular.

Na região da articulação entre o palatoquadrado e a cartilagem mandibular, quatro subdivisões superficiais do músculo são visíveis: (1) porção **anterior** – tem orientação vertical e apresenta a região superior bem destacada, mas a região inferior mistura-se à porção média; (2) porção **média** – também tem orientação vertical e, posteriormente, apresenta fibras em comum às porções posterodorsal e posteroventral; (3) porção **posterodorsal** – apresenta fibras com orientação oblíqua que emergem da porção média e seguem para a cartilagem mandibular; (4) porção **posteroventral** – apresenta fibras levemente oblíquas que chegam à margem inferior da cartilagem mandibular.

Intermandibularis - Feixe estreito de fibras contínuas e transversais entre as cartilagens mandibulares. Localiza-se entre a sínfise mandibular e a aponeurose ventromedial.

Constrictor dorsalis - Duas porções bem separadas, ambos com origem ao lado da câmara ótica. O **levator palatoquadrati** está situado mais internamente e insere no palatoquadrado. O **spiracularis** está inserido na extremidade do palatoquadrado e, através de tecido conjuntivo, mantém contato com a cartilagem hiomandibular.

Constrictor hyoideus dorsalis - Apresenta uma clara divisão entre duas porções. O **levator hyomandibulae** segue da câmara ótica até a inserção na cartilagem hiomandibular na altura em que o nervo VII se projeta para a região branquial. Um pequeno feixe de fibras musculares emerge da região de origem para se misturar às fibras musculares do **constrictor hyoideus dorsalis** que cobrem os arcos branquiais.

Uma grande lâmina de fibras musculares forma o **constrictor hyoideus ventralis** e tem origem em tecido conjuntivo na região ventromedial. As fibras convergem lateralmente e, apesar de divisões na origem do músculo não serem claras, quatro áreas de inserções são observáveis: (1) conjunto de fibras que emergem na altura da metade do coracomandibularis e seguem para a inserção na cartilagem mandibular; (2) conjunto de fibras profundas, que compõem o interhyoideus, que seguem para a articulação do arco hioide; (3) fibras da região medial que convergem lateralmente para a inserção na superfície ventral do ceratohial e sua articulação com a cartilagem hiomandibular; (4) fibras superficiais posteriores que cobrem a região branquial.

4.13. Lamniformes

4.13.1. Miologia descritiva de representante da família

Pseudocarchariidae.

Espécie analisada: *Pseudocarcharias kamoharai* (Figuras 64 e 65).

Complexo adductor mandibulae – O **levator labii superioris** tem origem na região etmoide, na parede posterior da cápsula nasal. As fibras seguem posteriormente e se misturam às fibras do adductor mandibulae. Uma fina aponeurose divide o **adductor mandibulae** em porções **dorsal** e **ventral**. O ramo mandibular do nervo V passa pela porção dorsal.

Intermandibularis – Fibras contínuas, mas não totalmente separadas do constrictor hyoideus ventralis, que liga as cartilagens mandibulares na região da sínfise.

Constrictor dorsalis – Só uma porção está presente. O **constrictor dorsalis** tem fibras originando posteriormente ao processo pós-orbital, na cápsula ótica, e seguindo ventralmente até o palatoquadrado. O ligamento pós-orbital fica encoberto por este músculo.

Constrictor hyoideus – O **constrictor hyoideus dorsalis** é uma lâmina de músculos indivisível. As fibras mais anteriores tem origem na cápsula ótica do neurocrânio, enquanto as posteriores iniciam-se lateralmente ao epaxialis. O músculo segue ventralmente e há pontos de inserção no palatoquadrado e na cartilagem hiomandibular. Após a cartilagem hiomandibular, as fibras são contínuas e seguem para a região ventral.

O **constrictor hyoideus ventralis** é uma lâmina muscular indivisível com origem ventromedial. As inserções ocorrem na cartilagem mandibular e na articulação do arco hioide.

4.13.2. Miologia descritiva de representante da família Alopiidae.

Espécie analisada: *Alopias superciliosus* (Figuras 66 e 67).

Complexo adductor mandibulae - Anteriormente ao ramo mandibular do nervo V duas projeções anteriores de fibras musculares são visíveis. A projeção ventral é mais longa e forma o **levator labii superioris**. Tem origem na parede posterior da cápsula nasal. A projeção dorsal ao levator labii superioris, uma nova divisão do adductor mandibulae, é curta e tem origem na superfície dorsal do palatoquadrado. Ambas as porções seguem posteriormente para se misturarem às fibras do adductor mandibulae. As fibras do **adductor mandibulae** são contínuas sobre a articulação entre o palatoquadrado e a cartilagem mandibular. Algumas fibras **ventrais** e **dorsais** são interrompidas na região interna da articulação, para onde convergem.

Intermandibularis - Feixe estreito de fibras contínuas e transversais entre as cartilagens mandibulares.

Constrictor dorsalis - O **constrictor dorsalis** tem origem logo após o processo pós-orbital, sob o constrictor hyoideus dorsalis. Segue ventralmente para inserir na parte posterior do palatoquadrado. Forma a parede anterior do espiráculo.

Constrictor hyoideus - Uma grande massa indivisível de fibras musculares forma o **constrictor hyoideus dorsalis** e tem origem entre a região posterior ao processo pós-orbital e a região branquial, seguindo sobre a margem lateral do epaxialis. Há inserção na cartilagem hiomandibular e algumas fibras chegam a se projetar sobre o adductor mandibulae no palatoquadrado. As fibras posteriores são contínuas com as fibras ventrais na região das brânquias.

O **constrictor hyoideus ventralis** é uma lâmina muscular contínua situada atrás do intermandibularis e que está prolongada até o coracoide. As fibras são transversais e apresentam pontos de inserção na cartilagem mandibular, ceratohial e região branquial, onde estão unidas às fibras dorsais. Fortemente associada a esta lâmina muscular, um

grupo de feixes musculares que forma o **interhyoideus** se separa por uma camada muito delgada de tecido conjuntivo e converge para o arco hioide.

4.13.3. Miologia descritiva de representante da família Lamnidae.

Espécies analisadas: *Isurus oxyrinchus* e *Lamna nasus* (Figura 68).

Complexo adductor mandibulae - As divisões do complexo em *Isurus oxyrinchus* e *Lamna nasus* não são claras. O **levator labii superioris** só é definido pela presença do ramo mandibular do nervo trigêmeo. A origem ocorre, através de tendão, na cápsula nasal, e as fibras se misturam ao adductor mandibulae, sendo impossível definir um ponto de inserção. Em *Isurus oxyrinchus* **adductor mandibulae** não apresenta divisão entre o palatoquadrado e da cartilagem mandibular. Somente as fibras que se projetam à frente da abertura da boca que convergem para a região de articulação e não são contínuas. Em *Lamna nasus* há uma linha de tecido conjuntivo que separa parcialmente as porções dorsal e ventral.

Intermandibularis - Há fibras contínuas, mas não paralelas, entre as cartilagens mandibulares próximas à sínfise, formando o **intermandibularis** em *Isurus oxyrinchus*. Em *Lamna nasus* as fibras são paralelas.

Constrictor dorsalis – Indivisível. O **constrictor dorsalis** tem origem na cápsula ótica e converge até o palatoquadrado. Prolonga-se anteriormente, chegando ao ramo mandibular do nervo trigêmeo em *Lamna nasus* e passando sob mesmo nervo em *Isurus oxyrinchus*.

Constrictor hyoideus – O **constrictor hyoideus dorsalis** não apresenta divisões. A origem é lateral ao epaxialis, logo após o neurocrânio. As fibras superficiais estão associadas ao palatoquadrado e as mais internas estão inseridas na cartilagem

hiomandibular. A separação entre o constrictor hyoideus dorsalis e o ventralis é notável pela diferença da orientação das fibras. Em *Isurus oxyrinchus* as fibras posteriores das porções dorsal e ventral não parecem fusionadas, enquanto em *Lamna nasus* é notável a presença de fibras contínuas.

O **constrictor hyoideus ventralis** tem os antímeros unidos ventralmente e as fibras são contínuas. Há inserções na cartilagem mandibular e também próxima à articulação entre as cartilagens hiomandibular e ceratohial. Um feixe de músculos interno está inserido exclusivamente na cartilagem ceratohial, formando o **interhyoideus**.

4.14. Carcharhiniformes

4.14.1. Miologia descritiva de representante da família Scyliorhinidae

Espécies analisadas: *Apristurus brunneus*, *Parmaturus xaniurus* (Figura 69), *Schroederichthys saurisqualus* (Figura 70) e *Scyliorhinus* cf. *besnardi* (Figura 71).

Complexo adductor mandibulae – O ramo mandibular do nervo V pode servir como referência para a localização da porção **levator labii superioris** nesta família. As fibras desta porção se projetam a partir da cápsula nasal, sendo que em *Apristurus brunneus*, as fibras podem ocupar superfície ventral do processo pré-orbital. A inserção ocorre sobre o adductor mandibulae.

Porções ventral e dorsal do adductor mandibulae são visíveis na área de articulação entre o palatoquadrado e a cartilagem mandibular. Uma delgada camada de tecido conjuntivo separa as porções. Posteriormente, há fibras contínuas fazendo a ligação na articulação.

Intermandibularis - Na região do **intermandibularis** as fibras são contínuas ligando as cartilagens mandibulares.

Constrictor dorsalis – Origem do **levator palatoquadrati** ocorre na superfície ventral do processo pós-orbital. As fibras dirigem-se ventralmente, com um leve desvio posterior, para a inserção na região posterior do palatoquadrato.

O **levator palpebrae nictitantis** tem origem na câmara ótica, entre o levator palatoquadrati e o constrictor hyoideus dorsalis. A inserção ocorre na dobra cutânea inferior do olho. Conjunto de fibras musculares que tem sua origem acima da abertura do espiráculo. As fibras seguem anteriormente e bifurcam em duas porções: (1) **depressor palpebrae superioris**, interno, e (2) **retractor palpebrae superioris**, externo. Ambas envolvem o levator palpebrae. A inserção ocorre em tecido conjuntivo na região da dobra cutânea superior do olho.

Constrictor hyoideus – As fibras do **constrictor hyoideus dorsalis** estão projetadas ventralmente da margem lateral do epaxialis até a inserção na cartilagem hiomandibular e em sua articulação com o ceratohial. As fibras posteriores, sobre a região branquial, seguem continuamente com as fibras ventrais. A área de origem ocupa da câmara ótica até a área dos arcos branquiais.

Posteriormente ao intermandibularis, uma camada de tecido conjuntivo na região medial interrompe a continuidade das fibras do **constrictor hyoideus ventralis**. Estas fibras convergem para a articulação entre as cartilagens hiomandibular e ceratohial e há uma camada muito fina de tecido conjuntivo que as separam das fibras do intermandibularis. Após a região hioide, as fibras tem orientação transversal e segue continuamente às fibras dorsais. Uma camada delgada de feixes musculares está

destacada mais profundamente, o **interhyoideus**, e segue para a articulação do arco hioide.

4.14.2. Miologia descritiva de representante da família Proscylliidae

Espécies analisadas: *Eridacnis radcliffei* (Figura 72).

Complexo adductor mandibulae – A porção **levator labii superioris** surge na parede posterior da cápsula nasal e se mistura às fibras do adductor mandibulae dorsal. Porções dorsal e ventral são visíveis no **adductor mandibulae**. A porção **dorsal** cobre o palatoquadrado e insere em uma fina camada de tecido conjuntivo, onde também está inserida a porção **ventral** que ocupa a cartilagem mandibular.

Constrictor dorsalis – O **levator palatoquadrati** tem origem na superfície ventral do processo pós-orbital e direciona-se ventralmente para a inserção na região posterior do palatoquadrado. O músculo forma a parede anterior do espiráculo.

Com origem sobre o constrictor hyoideus dorsalis, três músculos pequenos, relacionados às pálpebras, são visíveis. O **levator palpebrae nictitantis** segue para a inserção na dobra cutânea inferior do olho e está situado entre dois músculos que seguem dorsalmente. O mais longo dos dois, o **retractor palpebrae superioris**, é o mais externo e está inserido na dobra cutânea superior do olho. A porção interna, o **depressor palpebrae superioris**, é curto e apresenta as extremidades das fibras fusionadas ao levator palpebrae nictitantis.

Constrictor hyoideus dorsalis – Apesar da origem única, nota-se que um feixe de fibras destaca-se, formando o **levator hyomandibulae**, que converge para a extremidade distal da cartilagem hiomandibular. Nota-se que, ao final do feixe muscular, uma pequena camada de tecido conjuntivo está ligada a um curto feixe de

fibras que insere no palatoquadrado. As fibras posteriores do **constrictor hyoideus dorsalis** tem pontos de inserção na articulação entre o palatoquadrado e a cartilagem mandibular e podem seguir contínuas às fibras ventrais.

As fibras musculares do **constrictor hyoideus ventralis** são transversais e contínuas entre as cartilagens mandibulares. Posteriormente, há fibras convergindo para a articulação do arco hioide e sobre a câmara branquial.

4.14.3. Miologia descritiva de representante da família Triakidae

Espécies analisadas: *Mustelus californicus*, *Mustelus canis* (Figura 73) *Mustelus henlei*, *Triakis semifasciata*.

Complexo adductor mandibulae - A origem do **levator labii superioris** ocupa o processo pré-orbital e a parede posterior da cápsula nasal. As fibras seguem posteriormente e a inserção ocorre entre as fibras do adductor mandibulae. Em *Mustelus californicus*, há um tendão na região ventral do músculo que o liga à cartilagem mandibular.

Posteriormente ao levator labii superioris, duas porções do **adductor mandibulae** são delimitadas por uma delgada camada de tecido conjuntivo, separando as fibras **dorsais** das **ventrais**. Em *Mustelus californicus* esta separação é curta, sendo as outras fibras contínuas. Em *Mustelus henlei* e *Triakis semifasciata* a separação ocorre ao longo de praticamente todo o músculo, sendo somente as últimas fibras sem divisão.

Constrictor dorsalis – O **levator palatoquadrati** tem origem na superfície ventral do processo pós-orbital. Direciona-se ventralmente para inserir na região posterior do palatoquadrado.

O músculo **levator palpebrae nictitantis** tem origem na câmara ótica, entre o levator palatoquadrati e o constrictor hyoideus dorsalis e insere na dobra cutânea inferior do olho. Outros dois músculos com origem sobre o constrictor hyoideus dorsalis, acima do espiráculo, envolvem o levator palpebrae nictitantis. O **retractor palpebrae superioris** é o mais externo e o **depressor palpebrae superioris** o interno. A inserção ocorre em tecido conjuntivo da dobra cutânea superior do olho. No gênero *Mustelus* o ramo externo é bem curto, terminando sobre o levator palpebrae nictitantis, enquanto em *Triakis semifasciata* os ramos possuem o mesmo comprimento.

Constrictor hyoideus – O **constrictor hyoideus dorsalis** tem uma origem que estende pela margem lateral do epaxialis desde a câmara ótica, exatamente depois do processo pós-orbital, até a região branquial. Projeta-se ventralmente, estando as fibras anteriores inseridas na cartilagem mandibular e as posteriores contínuas às ventrais.

O **constrictor hyoideus ventralis** é formado por uma grande lâmina muscular que possui origem na região ventromedial. Na região anterior, próximo à sínfise das cartilagens mandibulares, as fibras são contínuas, formando o intermandibularis. Medialmente as fibras convergem para a inserção na articulação entre as cartilagens hiomandibular e ceratohial. Em *Triakis semifasciata*, a região distal do feixe superficial que vai para a região do arco hioide se destaca do resto das fibras. Nas espécies do gênero *Mustelus*, as fibras são indivisíveis. Em todas as espécies, as fibras posteriores são contínuas às dorsais e, em dissecção profunda, nota-se uma camada fina de feixes musculares que se separa da lâmina muscular principal e segue para a articulação do arco hioide.

4.14.4. Miologia descritiva de representante da família Carcharhinidae

Espécies analisadas: *Carcharhinus galapagensis* (Figura 74), *Carcharhinus melanopterus* (Figura 75), *Carcharhinus porosus* (Figura 76), *Galeocerdo cuvier* (Figura 77), *Prionace glauca*, *Scoliodon laticaudus* (Figura 78) e *Triaenodon obesus* (Figura 79).

Complexo adductor mandibulae - Dois robustos feixes de fibras musculares se inserem no adductor mandibulae, anteriormente ao ramo maxilar do ramo V, e formam a porção **levator labii superioris**. O feixe **dorsal** tem origem no palatoquadrado e a porção **ventral** tem a origem ocupando a parede posterior da cápsula nasal e o processo pré-orbital. Nota-se que a parte dorsal da porção anterior projeta-se lateralmente ao processo orbital do palatoquadrado para alcançar o processo pré-orbital. Um tendão que segue do suborbital anterior ao adductor mandibulae é visto em *Prionace glauca* e *Carcharhinus porosus*.

Posteriormente ao ramo maxilar do nervo V, encontram-se as porções **dorsal** e **ventral** do **adductor mandibular**. A divisão entre eles é feita por uma camada muito delgada de tecido conjuntivo, sendo que em *Carcharhinus galapagensis* esta divisão só é definida posteriormente por uma diferença na disposição entre os feixes musculares.

Intermandibularis - Apenas *Carcharhinus porosus* e *Scoliodon laticaudus* apresentam feixes paralelos e contínuos, que formam o **intermandibularis**, próximos à sínfise das cartilagens mandibulares. Nas outras espécies, há uma divisão na região medial.

Constrictor dorsalis - O **levator palatoquadrati** apresenta sua área de origem estendendo-se entre os processos pré e pós-orbital, acima do olho. As fibras se deslocam posteriormente, passando sob o processo pós-orbital e a inserção ocorre no palatoquadrado.

O músculo **levator palpebrae nictitantis** origina-se na câmara ótica e acompanha a margem posterior de todo o processo pós-orbital. Ao final da cartilagem, as fibras sofrem um desvio para a região anterior e inserem na membrana nictitante.

Galeocerdo cuvier é a única espécie a apresentar o músculo **spiracularis**. Este músculo tem a mesma origem do levator palatoquadrati e está situado atrás do levator palpebrae nictitantis. A inserção ocorre superficialmente ao adductor mandibulae.

Constrictor hyoideus - A ampla área de origem do **constrictor hyoideus dorsalis** ocupa da câmara ótica à câmara branquial. As fibras seguem ventralmente e as anteriores inserem-se na cartilagem hiomandibular, enquanto as posteriores seguem ventralmente, formando a parede dorsal da câmara branquial. Em *Triaenodon obesus*, há uma fina camada de tecido conjuntivo separando as fibras dorsais das fibras ventrais.

O **constrictor hyoideus ventralis** é uma lâmina de feixes musculares que origina em uma aponeurose na região ventromedial. As fibras tem disposição transversal e inserem-se na cartilagem mandibular e algumas chegam à articulação entre as cartilagens hiomandibular e ceratohial, internamente à cartilagem mandibular. Um grupo de fibras musculares profundo apresenta-se totalmente inserido no ceratohial, formando o **interhyoideus**.

4.14.5. Miologia descritiva de representantes da família Sphyrnidae.

Espécies analisadas: *Eusphyra blochii*, *Sphyrna lewini*, *Sphyrna tiburo* (Figura 80) e *Sphyrna zygaena*.

Complexo adductor mandibulae – A porção **levator labii superioris** é dividida em ventral e dorsal. A **porção ventral** tem origem na região etmoide, ao lado do ligamento. A **porção dorsal** tem a origem no palatoquadrado e é facilmente distinguível por estar a

frente do ramo mandibular do nervo trigêmeo. Ambas as porções tem as fibras fusionadas às fibras do **adductor mandibulae**. Uma fina aponeurose divide o adductor mandibulae em **porções dorsal e ventral**.

Intermandibularis – Ventralmente o intermandibularis é formado por fibras situadas entre sínfise das cartilagens mandibulares e a aponeurose ventromedial. As fibras são paralelas e muito associadas ao constrictor hyoideus ventralis, sendo difícil a separação.

Constrictor dorsalis – Duas porções são bem definidas. O **levator palatoquadrati** tem origem na cápsula ótica e sobre o início da projeção cefálica lateral. Está situado dorsalmente ao levator labii superioris e tem as fibras orientadas posteriormente para a inserção no palatoquadrado. O **levator palpebrae nictitantis** em *Sphyrna zygaena* tem origem na cápsula ótica entre o levator palatoquadrati e o levator labii superioris, percorre toda a expansão lateral do crânio até contornar o processo pós-orbital e inserir na membrana nictitante. Nas outras três espécies, o músculo tem origem no processo pós-orbital, realizando o contorno para a inserção na membrana. Em *Sphyrna lewini* e *Sphyrna tiburo*, a origem do músculo é na face posterior do processo pós-orbital, enquanto em *Eusphyra blochii* a origem é ventral.

Constrictor hyoideus – O **constrictor hyoideus dorsalis** tem origem que ocupa a cápsula ótica e a região anterior da câmara branquial, lateralmente ao epaxialis. A inserção das fibras anteriores ocorre na cartilagem hiomandibular, enquanto as fibras posteriores são contínuas às fibras ventrais e formam a parede anterior da câmara branquial.

O **constrictor hyoideus ventralis** tem origem em uma aponeurose na região ventromedial. Há fibras inserindo na cartilagem hiomandibular e no palatoquadrado, sobre o adductor mandibulae.

4.15. Chimaeriformes

4.15.1. Miologia descritiva de representantes da família *Callorhynchidae*.

Espécies analisadas: *Callorhynchus callorynchus* (Figura 81) e *Callorhynchus milii*.

Complexo adductor mandibulae – Há três porções de músculos ligados à cartilagem maxilar superior. O **labialis anterior** é o menor e tem disposição horizontal. Liga a cartilagem pré-labial à cartilagem maxilar superior. O **levator anguli oris anterior** tem origem em uma aponeurose anterior ao processo antorbital. O músculo segue ventralmente e bifurca-se, com a porção anterior seguindo pra base das cartilagens rostrais, formando o **levator anguli oris anterior pars rostralis**, e a porção posterior também inserida na face externa da cartilagem maxilar superior. O **levator anguli oris posterior** tem origem na região distal do processo antorbital e também segue ventralmente, com inserção na face interna da cartilagem maxilar superior.

O **adductor mandibulae** é formado por duas porções anteriores à câmara orbital. A porção **anterior** é maior e sua origem estende lateralmente pela região pré-orbital, cobrindo o processo etmoide. As fibras seguem ventralmente e estão inseridas na cartilagem mandibular através de uma aponeurose. O **adductor mandibulae posterior** tem origem nas faces anterior e ventral do processo antorbital seguindo pela parede anterior da câmara orbital e crista suborbital. As fibras seguem ventralmente para a inserção na cartilagem mandibular.

Intermandibularis – Músculo que tem origem nas cartilagens maxilares superiores e contorna ventralmente a cartilagem mandibular.

Constrictor hyoideus – O **constrictor hyoideus dorsalis** é uma grande massa muscular que ocupa a região dorsal da câmara branquial e tem origem logo abaixo do

cucullaris superficialis. A inserção ocorre em tecido conjuntivo lateral à câmara branquial. A **porção anterior** é mais longa e acompanha a crista suborbital, onde está inserida através de um tendão. Internamente, sob o neurocrânio parte o **levator hyoideus** (não ilustrado) que está inserido na cartilagem epihyal.

O **constrictor hyoideus ventralis** tem origem em uma aponeurose ventromedial e três porções são vistas. A porção anterior segue para a região rostral, acabando sobre a cartilagem maxilar superior e misturando-se ao tecido conjuntivo. A porção posterior está ligada à aponeurose lateral da câmara branquial. Internamente, um feixe muscular forma o **interhyoideus** e tem origem sobre a cartilagem mandibular e inserção da cartilagem ceratohial.

4.15.2. Miologia descritiva de representantes da família **Rhinochimaeridae.**

Espécies analisadas: *Harriotta raleighana* (Figura 82) e *Neoharriotta carri*.

Complexo adductor mandibulae – O **labialis anterior** tem origem na face lateral da cartilagem maxilar superior e as fibras seguem anteriormente para a inserção na cartilagem pré-labial. Somente uma porção do **levator anguli oris** foi identificada. O músculo é laminar e recobre o adductor mandibulae. A origem ocorre em uma aponeurose pré-orbital e abaixo da câmara orbital. As fibras estão dispostas verticalmente e a inserção ocorre na cartilagem maxilar superior. Em *Neoharriotta carri*, esta porção encontra-se bifurcada na região da inserção, fixando-se na cartilagem pré-labial e na cartilagem maxilar superior.

O **adductor mandibulae anterior** é caracterizado pela presença de um ramo do nervo trigêmeo. As fibras tem origem na região pré-orbital e formam a parede anterior da câmara orbital. Há um feixe de fibras anterior, que contorna o forame anterior e

converge para a inserção, através de tendão, na cartilagem mandibular. Posteriormente, há outra convergência de fibras inserida na cartilagem mandibular. Esta inserção ocorre através de um pequeno tendão em *Harriotta raleighana* e diretamente através das fibras musculares em *Neoharriotta carri*. O **adductor mandibulae posterior** tem origem na crista suborbital e as fibras convergem para a cartilagem mandibular. Em ambas as espécies a inserção desta porção ocorre por meio de tendão.

Intermandibularis – Identificado somente em *Neoharriotta carri*. Feixe delgado de fibras que liga as faces internas das cartilagens maxilares superiores.

Constrictor hyoideus – As fibras do **constrictor hyoideus dorsalis** estão situadas abaixo do cucullaris e cobrem a região superior da câmara branquial. A inserção ocorre em uma grande lâmina de tecido conjuntivo que também serve para a inserção do constrictor hyoideus ventralis, que tem origem ventromedial. Ambos os músculos tem fibras contínuas posteriormente a esta lâmina de tecido conjuntivo. Internamente, o **levator hyoideus** tem origem na face ventral da crista suborbital e a inserção ocorre na cartilagem epihyal. O **interhyoideus** tem origem na face dorsal da cartilagem mandibular e projeta-se posteriormente para a inserção no ceratohial. Há um feixe de fibras musculares que se projeta da região ventral para a região rostral, prendendo-se a tecido conjuntivo.

4.15.3. Miologia descritiva de representantes da família Chimaeridae.

Espécies analisadas: *Chimaera monstrosa* e *Hydrolagus coliei* (Figura 83).

Complexo adductor mandibulae – O **labialis anterior** tem origem na cartilagem maxilar superior e inserção na cartilagem rostral, anterior à cápsula nasal. O **levator anguli oris anterior** tem origem que ocupa a face ventral do processo antorbital e a parede anterior da câmara orbital em *Hydrolagus coliei*. Em *Chimaera monstrosa* a

origem ocorre em uma aponeurose pré-orbital, abaixo do processo antorbital. Em ambas as espécies as fibras tem orientação ventral e convergem para inserir na cartilagem maxilar superior, posteriormente à inserção do labialis anterior. O labialis anguli oris posterior não foi identificado.

O **adductor mandibulae** é encontrado em duas porções em *Chimaera monstrosa* e três porções em *Hydrolagus coliei*. O **adductor mandibulae anterior** tem origem à frente do processo antorbital e os antímeros estão em contato anteriormente até a altura do forame rostral. Na altura da cápsula nasal, as fibras musculares estão conectadas a um tendão que está inserido na cartilagem mandibular. O **adductor mandibulae posterior** tem origem ventralmente ao processo antorbital e na parede anterior da câmara orbital, formada por tecido conjuntivo. O músculo é quase todo coberto pela porção anterior e a inserção ocorre através de aponeurose na cartilagem mandibular. Em *Hydrolagus coliei*, uma **segunda porção do adductor mandibulae posterior** é visível, mesmo estando coberto pela porção principal do músculo. Esta porção tem origem na crista suborbital e a inserção, também através de tendão, ocorre na cartilagem mandibular.

Intermandibularis – Feixe de fibras musculares que liga as cartilagens maxilares inferiores. Melhor visualizado em *Chimaera monstrosa*.

Constrictor hyoideus – O **constrictor hyoideus dorsalis** tem origem no processo ótico e na crista supraóptica. As fibras tem orientação ventral e estão inseridas em uma grande fáscia lateral à câmara branquial. Internamente, com origem na face ventral do processo ótico, o **levator hyoideus** segue ventralmente para a inserção na cartilagem epihyal. Em *Hydrolagus coliei*, algumas fibras também estão inseridas no primeiro epibranquial.

O **constrictor hyoideus ventralis** tem origem em aponeurose ventromedial e segue lateralmente para a camada de tecido conjuntivo lateral à câmara branquial. Em *Hydrolagus colliei*, as fibras mais posteriores das porções dorsal e ventral são fusionadas. Já em *Chimaera monstrosa*, há um feixe de fibras destacado ventralmente com orientação anterior e inserido em tecido conjuntivo na região pré-orbital. O **interhyoideus** tem origem na face ventral da cartilagem mandibular e projeta-se lateralmente para o ceratohial. Em *Hydrolagus colliei* a origem ocorre próximo à sínfise das cartilagens mandibulares e tecido conjuntivo estabelece contato entre os antímeros.

5. Discussão

5.1. Proposta de sinonímias a partir de hipóteses de homologia.

5.1.1. Justificativas para as propostas de sinônimos dos músculos.

Winterbottom (1974) afirmou que a grande diversidade de tamanho, forma, habitats, hábitos e dieta dos peixes Tetraodontiformes seja reflexo de variações anatômicas, particularmente miológicas. Entender essas variações dos padrões musculares torna-se difícil sem uma padronização dos nomes de cada estrutura. Para o mesmo músculo, Winterbottom (1974b) cita a existência de até 30 sinônimos em Teleostei.

O mesmo problema é encontrado em Chondrichthyes. Compagno (1999) também cita a grande gama de padrões comportamentais, ecológicos e morfológicos para a classe, e trabalhos anatômicos descrevem as variações nos músculos sem usar uma nomenclatura uniforme. Este problema vem desde o século XIX, quando Vetter (1874) nomeava os músculos de acordo com sua topologia e função, enquanto Tiesing (1895) sugeria uma nomenclatura baseada na inervação. Luther (1909a), Edgeworth (1935) e Didier (1996) compilaram listas de sinônimos para os músculos, mas novas

estruturas foram descritas (*e.g.* depressor labialis em *Squatina* e levator labialis em *Isistius brasiliensis* descritos por Shirai, 1992b) e hipóteses de homologia precisam ser discutidas. A nomenclatura deve ser, inevitavelmente, um reflexo das hipóteses de homologia (Winterbottom, 1974b).

Em estudos miológicos, a forma, os pontos de origem e inserção, a função e a inervação são algumas das referências utilizadas para se sugerir uma homologia (Vetter, 1874; Tiesing, 1895; Marion, 1905; Luther, 1909; Edgeworth, 1934; Kesteven, 1945; Compagno, 1988; Miyake, 1988; Miyake *et al.*, 1992; Shirai, 1992b; Lima *et al.*, 1997) antes de testá-la filogeneticamente.

A relação entre inervação e musculatura foi considerada constante por Furbringer e serviu como principal referência para indicação de músculos homólogos. Edgeworth (1935) é contrário a esta ideia, afirmando que músculos homólogos podem ter inervações diferentes, relatando ainda que ramos nervosos podem ser perdidos ou adicionados. Winterbottom (1974b) é cauteloso em relação a esta constância na relação nervo-músculo e cita que a inervação de um conjunto de músculo pode ser alterada. As dissecções realizadas também permitiram observar algo semelhante. O intermandibularis (considerado um músculo mandibular por Miyake *et al.*, 1992, portanto, em contato com o nervo V) em *Chlamydoselachus anguineus* está em contato com ramos dos nervos V e VII, conforme foi visto nas dissecções e já era relatado por Edgeworth (1935). A localização do ramo mandíbular do nervo V pode servir como referência para a localização do levator labii superioris em Carcharhiniformes, mas nos outros grupos, esta referência é inválida já que este ramo nervoso está associado exclusivamente ao adductor mandibulae.

Hennig (1966) define caracteres homólogos como estágios de transformação a partir de um caráter original, conseqüentemente, servindo como sinapomorfia para um determinado clado, conforme amplamente defendido por Patterson (1982). Portanto, ao comparar duas propostas filogenéticas, não se discute a topologia das árvores, mas sim a hipótese de homologia dos caracteres (Nelson, 1994). Patterson (1982) ainda compara o reconhecimento de uma homologia à descoberta de uma espécie, já que servirá de suporte a um grupo monofilético.

Tanto Hennig (1966) quanto Wiley (1981) citam os critérios propostos por Remane (1956), a partir da observação de variações morfológicas, para sugerir uma hipótese de homologia: (1) topografia, (2) ontogenia e (3) ocorrência de formas intermediárias. Patterson (1982) também sugere três maneiras para o teste. A primeira delas, a conjunção, ocorre quando duas estruturas consideradas homólogas ocorrem juntas no mesmo organismo, logo descartando a homologia. Por exemplo, Miyake *et al.* (1992) sugerem que o músculo spiracularis encontre-se diferenciado em músculos da pálpebra (levator palpebrae nictitantis) em Scyliorhinidae e Carcharhinidae (p. 244). As dissecções em *Galeocerdo cuvier* (que apresenta membrana nictitante e um espiráculo resquicial) evidenciaram a ocorrência dos dois músculos (levator palpebrae nictitantis e spiracularis), refutando esta hipótese. A segunda maneira proposta para testar é baseada na similaridade. Didier (1995) utiliza os nomes constrictor operculi dorsalis e constrictor operculi ventralis para designar os músculos hioides que recebem o nervo VII e envolvem a câmara branquial das quimeras. Em Elasmobranchii, os músculos que ocupam a região inicial da câmara branquial e recebem o nervo VII são chamados por Edgeworth (1935) de constrictor hyoideus dorsalis e constrictor hyoideus ventralis. Esta similaridade já havia sido notado por Didier (1995) que mesmo assim optou por uma nomenclatura diferente. Portanto, levando em consideração a localização, inervação,

formato e a já referência em trabalhos anteriores (Edgeworth, 1935), considera-se aqui a homologia destes músculos para Chondrichthyes. A terceira maneira de testar homologias proposta por Patterson (1982), e considerada a mais importante, é baseada na congruência de homologias, ou seja, duas ou mais homologias são utilizadas para testar o monofiletismo de um clado e caso haja conflitos (*i.e.* estruturas supostamente homólogas não apareçam definindo clados) a hipótese deve ser revista (para definir uma homologia ou assumir uma instância de homoplasia). Isto naturalmente será o próximo estágio deste trabalho. Os caracteres provenientes de miologia aqui levantados serão agregados a uma matriz pré-existente (Carvalho, 1996) que possua outras fontes de caracteres (*e.g.* dentículos dérmicos e esqueleto), para que a relevância dos dados aqui apresentados seja testada.

5.1.2. Lista de sinônimos para a musculatura maxilar e hioide.

De acordo com os padrões morfológicos observados durante as dissecções e comparados às informações compiladas da bibliografia existente, uma lista de sinônimos para os músculos foi preparada levando em consideração as possíveis homologias. A nomenclatura utilizada segue as divisões sugeridas por Miyake *et al.* (1992: complexo adductor mandibulae, constrictor dorsalis e constrictor hyoideus) e aparece em negrito. Os sinônimos seguem listados logo abaixo do nome de cada músculo.

Complexo adductor mandibulae

Levator labii superioris:

M. levator labii superioris (Tiesing, 1896; Marion, 1905: *Squalus acanthias*; Allis, 1923; Daniel, 1934: *Squalus acanthias*)

M. praeorbitalis (Luther, 1909)

Levator labii superioris I (Marion, 1905: *Leucoraja erinacea*; Daniel, 1934: *Notorynchus cepedianus*)

Suborbitalis (Edgeworth, 1935; Shirai, 1992b)

Pterygoideus anterior e posterior (Kesteven, 1942)

Preorbitalis (Moss, 1977; Miyake, 1988; Wilga, 2005)

Adductor mandibulae:

Adductor mandibularis (Marion, 1905)

M. adductor mandibulae (Luther, 1909; Allis, 1923; Daniel, 1934, Edgeworth, 1935; Miyake *et al.*, 1992; Shirai, 1992b)

Quadratomandibularis (Daniel, 1934; Wilga, 2005)

Adductor mandibulae medialis:

M. adductor mandibulae medialis (Tiesing, 1896; Marion, 1905; Luther, 1909; Miyake, 1988; Miyake *et al.*, 1992; Shirai, 1992b)

Adductor mandibulae lateralis I:

M. adductor mandibulae lateralis I (Tiesing, 1896; Marion, 1905; Luther, 1909; Shirai, 1992b)

Adductor mandibularis 4 (Miyake, 1988)

Adductor mandibulae lateralis II:

M. adductor mandibulae lateralis II (Tiesing, 1896; Marion, 1905; Luther, 1909; Shirai, 1992b)

Adductor mandibularis 1, 2 e 3 (Miyake, 1988)

Adductor mandibulae dorsal:

Quadratomandibularis dorsal superficial, medial e profundo (Wilga, 2005)

Adductor mandibulae ventral:

Quadratomandibularis ventral (Kesteven, 1942; Wilga, 2005)

Adductor mandibulae anterior:

Quadratomandibularis anterior (Moss, 1977: *Ginglymostoma cirratum*)

Adductor mandibulae anterior* (Didier, 1995)

Adductor mandibulae posterior:

Adductor mandibulae posterior* (Didier: Holocephali)

Adductor mandibulae medial (Heterodontiformes e Orectolobiformes)

Quadratomandibularis anterointermediate (Moss, 1977: *Ginglymostoma cirratum*)

Adductor mandibulae posterodorsal

Quadratomandibularis posterior (Moss, 1977: *Ginglymostoma cirratum*)

Adductor mandibulae posteroventral

Quadratomandibularis ventrointermediate (Moss, 1977: *Ginglymostoma cirratum*)

Adductor mandibulae superficialis:

M. levator labii superiores II (Tiesing, 1896)

Levator labii superioris II e levator labii superioris 5 (Marion, 1905: *Leucoraja erinacea*)

M. adductor γ (Marion, 1905: *Squalus acanthias*; Luther, 1909)

Levator labii superioris 5 (Daniel, 1934)

M. adductor mandibulae superficialis (Edgeworth, 1935; Shirai, 1992b)

Quadratomandibularis “s” (Kesteven, 1942: *Squalus acanthias*, Fig. 7, p.26)

Quadratomandibularis medialis (Kesteven, 1942: *Squalus acanthias*, descrição p.26, e *Dasyatis brevicaudatus*, Fig.15, p.40)

Levator labii superioris (Miyake, 1988)

Hyomandibulomaxillaris:

Hyomandibulomaxillaris (Luther, 1909a)

Hyomandibularis superior (Shirai, 1992b)

Craniomandibularis (Compagno, 1973)

Levator anguli oris anterior:

Levator anguli oris anterior* (Didier, 1995: Holocephali)

Levator anguli oris anterior pars rostralis:

Levator anguli oris anterior pars rostralis* (Didier, 1995: Holocephali)

Levator anguli oris posterior:

Levator anguli oris posterior* (Didier, 1995: Holocephali)

Levator mandibulae:

Levator labialis (Shirai, 1992b: *Isistius brasiliensis*)

Levator labialis:

Levator labialis* (Didier, 1995)

Intermandibularis:

Constrictor superioris ventralis (Marion, 1905)

Intermandibularis (Allis, 1923; Edgeworth, 1935; Kesteven, 1942; Miyake *et al.*, 1992; Shirai, 1992b; Wilga, 2005)

Intermandibularis I* (Didier, 1995)

Constrictor dorsalis**Levator palatoquadrati:**

M. levator maxillae superioris (Tiesing, 1896; Marion, 1905; Allis, 1923)

M. levator palatoquadrati (Luther, 1909; Edgeworth, 1935; Moss, 1977; Miyake *et al.*, 1992; Shirai, 1992b; Wilga, 2005)

Levator maxillae (Daniel, 1934)

Spiracularis:

M. constrictor superficialis dorsalis 1 (Tiesing, 1896)

M. spiracularis (Luther, 1909; Edgeworth, 1935; Miyake *et al.*, 1992; Shirai, 1992b)

Constrictor mandibular dorsal 1 (Kesteven, 1942: *Squalus acanthias*)

Spiracularis I:

Levator maxillae interioris (Marion, 1905: *Leucoraja erinacea*)

M. spiracularis profundus (Luther, 1909: *Torpedo*)

M. levator palatini (Kesteven, 1942: *Dasyatis brevicaudatus*)

Spiracularis I (Shirai, 1992b)

Spiracularis internus (Miyake *et al.*, 1992)

Spiracularis II:

Constrictor superior dorsalis I (Marion, 1905)

M. spiracularis superficialis (Luther, 1909: *Torpedo*)

M. levator hyomandibulae (Kesteven, 1942: *Dasyatis brevicaudatus*)

Spiracularis II (Shirai, 1992b)

Spiracularis externus (Miyake *et al.*, 1992)

Levator palpebrae nictitantis:

M. constrictor superficialis dorsalis 1 α (Tiesing, 1896)

M. levator palpebrae nictitantis (Luther, 1909; Edgeworth, 1935; Miyake *et al.*, 1992)

Retractor palpebrae superioris:

M. constrictor superficialis dorsalis 1 γ (Tiesing, 1896)

M. retractor palpebrae superioris (Luther, 1909; Miyake *et al.*, 1992)

Retractor palpebrae nictitantis (Edgeworth, 1935)

Depressor palpebrae superioris:

M. constrictor superficialis dorsalis 1 β (Tiesing, 1896)

M. depressor palpebrae superioris (Luther, 1909; Miyake *et al.*, 1992)

Constrictor hyoideus**Constrictor hyoideus dorsalis:**

M. constrictor superficialis dorsalis II (Tiesing, 1896; Marion, 1905; Daniel, 1934)

Constrictor hyoideus profundo e superficial (Kesteven, 1942)

Constrictor hyoideus dorsalis (Miyake *et al.*, 1992; Shirai, 1992b)

Constrictor opercula dorsalis* (Didier, 1995)

Levator hyomandibulae:

M. levator hyomandibularis (Tiesing, 1896; Marion, 1905; Allis, 1923; Daniel, 1934; Miyake, 1988; Wilga, 2005)

Levator hyomandibulae (Edgeworth, 1935; Miyake *et al.*, 1992)

M. levator hyoidei (Kesteven, 1942)

Levator hyoideus (Moss, 1977)

Levator hyoideus

Levator hyoideus (Didier, 1995: Holocephali)

Levator rostri:

M. levator rostri (Tiesing, 1896; Marion, 1905; Daniel, 1934; Edgeworth, 1935; Miyake *et al.*, 1992; Shirai, 1992b)

Constrictor hyoideus ventralis:

M. constrictor superficialis ventralis II (Tiesing, 1896; Daniel, 1934)

Constrictor superioris ventralis I (Marion, 1905)

Constrictor hyoideus ventralis (Edgeworth, 1935; Miyake, 1988; Miyake *et al.*, 1992; Shirai, 1992b)

Constrictor operculi ventralis* (Didier, 1995)

Depressor rostri:

M. depressor rostri (Tiesing, 1896; Marion, 1905; Daniel, 1934; Edgeworth, 1935; Miyake, 1988; Miyake *et al.*, 1992; Shirai, 1992b: Batoidea)

Depressor labialis (Shirai, 1992b: *Squatina* sp.)

Superficialis:

Superficialis* (Didier, 1995)

Depressor mandibulae:

M. depressor mandibularis (Tiesing, 1896; Marion, 1905; Daniel, 1934; Shirai, 1992b)

Depressor mandibulae (Edgeworth, 1935; Miyake *et al.*, 1992)

Depressor hyomandibulae:

M. depressor hyomandibularis (Tiesing, 1896; Marion, 1905; Daniel, 1934; Miyake, 1988)

Depressor hyomandibulae (Edgeworth, 1935; Miyake *et al.*, 1992)

Interhyoideus:

Constrictor superioris ventralis II (Marion, 1905: *Squalus acanthias*)

*Lista detalhada de sinônimos para Holocephali foi apresentada por Didier (1995).

5.2. Caracteres filogenéticos

A partir das diferenças morfológicas encontradas na musculatura das espécies analisadas e nas informações encontradas na bibliografia foi possível elaborar uma lista de variações que devem ser testadas como caracteres filogenéticos.

5.2.1. Complexo labialis.

Levator labialis oris:

Caráter 1 – ausência (0) ou presença (1).

Complexo muscular que foi avaliado e utilizado por Didier (1995) para entender as relações dentro de Holocephali. Ausente em Elasmobranchii e presente em todos os Holocephali (Figuras 81, 82 e 83).

Levator labialis oris pars rostralis:

Caráter 2 – ausência (0) ou presença (1).

Caráter utilizado apenas para Holocephali (Didier, 1995), já que Elasmobranchii não possui nenhum músculo levator labialis oris. Presente em Callorhynchidae (Figura 81) e ausente nas demais quimeras (Figuras 82 e 83).

5.2.2. Complexo adductor mandibulae:

Levator labii superioris:

Caráter 3 – ausência (0) ou presença (1).

Caráter já utilizado por Shirai (1992b) que notou a ausência do músculo em *Trigonognathus* e *Squatina*. Presente em todos os outros Elasmobranchii.

Caráter 4 – origem através de um tendão (0) ou origem sem tendão (1) (Figura 84).

A origem do levator labii superioris através de um tendão ocorre nos Squalomorphii basais (*Chlamydoselachus*, Hexanchidae e *Echinorhinus*) (0), enquanto a origem com as fibras em contato direto com o neurocrânio ocorre em Galeomorphii (1), exceto em Lamnidae (provavelmente como resultado de evolução independente). Como o músculo não está presente entre os Holocephali, identificar o estado plesiomórfico não é possível.

Caráter 5 – fibras com origem na região pré-orbital (0), com fibras ocupando a região pré-orbital e dorsal do neurocrânio (1) ou origem exclusivamente na região etmoide (2) (Figura 85).

Caráter utilizado apenas em Galeomorphii que pode separar Heterodontiformes (0) e Orectolobiformes (1) de Lamniformes e Carcharhiniformes (2) (Figura 4). Compagno (1973, 1977 e 1988) discute esta variação.

Caráter 6 – músculo simples (0), músculo dividido em porções dorsal e ventral (1) (Figura 86).

Em Squalomorphii e na maioria dos Galeomorphii, apenas um feixe muscular é visível (0). Em *Alopias*, Carcharhinidae e Sphyrnidae, duas porções do músculo são observadas (1). Variação relatada por Compagno (1988).

Caráter 7 – Inserção no adductor mandibulae (0) ou inserção na cartilagem mandibular (Figura 87).

As fibras musculares misturam-se as fibras do adductor mandibulae em todos os Galeomorphii, *Chlamydoselachus*, Hexanchidae, *Echinorhinus* (0). A inserção também pode ocorrer diretamente na cartilagem mandibular (1) como em *Pristiophorus* e Batoidea.

Adductor mandibulae superficialis:

Caráter 8 – com fibras musculares (0) ou substituído totalmente por tendão (1).

Válido apenas para discussão dentro de Squalomorphii, já que sua presença ou ausência em Galeomorphii ainda precisa ser analisada em outras espécies de Heterodontiformes e Orectolobiformes (ver tópico 5.3.2.1). Em Squalomorphii foi constatada a ocorrência deste músculo, antes desconhecida, em *Chlamydoselachus anguineus*, e a ausência apenas em *Echinorhinus* pode ser considerada uma variação secundária dentro do clado (0). Em Rhinobatiformes e Rajiformes, o músculo é substituído por um longo tendão (1).

Caráter 9 – Origem a partir de fibras que emergem do adductor mandibulae (0), origem sobre o adductor mandibulae (1) ou origem direta da cartilagem mandibular (2) (Figura 88).

A origem do músculo pode ocorrer através de fibras posteriores do complexo adductor mandibulae, como em todas as espécies (0), exceto *Chlamydoselachus anguineus*, quando o músculo tem origem sobre o adductor mandibulae (1), e *Isistius brasiliensis*, com origem direta na cartilagem mandibular (2).

Adductor mandibulae medialis:

Caráter 10 – ausente (0) ou presente (1) (Figura 89).

Ausente em todos os tubarões (0) e presente nas raias (1). Originalmente proposto por Shirai (1992b).

Adductor mandibulae:

Caráter 11 – fibras anteriores do adductor mandibulae não são contínuas e seguem em direção ao ângulo de abertura da boca (0) ou com fibras contínuas, limitando a abertura oral e com divisões transversais (1) (Figura 90).

Conforme proposto por Compagno (1973, 1977), todos os tubarões dos clados Squalomorpii, Lamniformes e Carcharhiniformes apresentam as fibras anteriores do adductor mandibulae que ocupam a porção anterior do palatoquadrado e da cartilagem mandibular convergindo para o ponto mais posterior da abertura da boca (0). Em Heterodontiformes e Orectolobiformes, as fibras são contínuas, e diminuem o ângulo de abertura entre as maxilas (Figura 90).

Caráter 12 – divisão em lateralis I e II ausente (0) ou presente (1).

Ausente em todos os tubarões (0) e presente em todas as raia (1). Originalmente proposto por Shirai (1992b) para Pristiophoriformes e Batoidea, mas não foi identificado nas duas espécies de *Pristiophorus* analisadas.

Adductor mandibulae lateralis I:

Caráter 13 – músculo sem divisão (0) ou com a presença de divisões superficiais (1) (Figura 91).

Dentro de Batoidea, nota-se a ocorrência de um adductor mandibulae lateralis I simples, sem qualquer tipo de divisão. Em duas espécies de raia de água-doce, *Heliotrygon rosai* e *Paratrygon aiereba*, essas divisões superficiais existem, mas as fibras estão misturadas internamente.

Adductor mandibulae lateralis II:

Caráter 14 – pequeno e sem contato com o propterígio em vista dorsal (0) ou robusto, sobrepondo o propterígio em vista dorsal (1).

Caráter útil para discussão de relações entre espécies de *Potamotrygon*. As espécies *P. orbignyi*, *P. humerosa* e *P. schroederi* apresentam um músculo pequeno, que não chega a cobrir a cartilagem angular e não alcança o propterígio (0). Nas outras espécies do gênero, o músculo é robusto e cobre parcialmente ou totalmente o propterígio em vista dorsal (1). Em *Plesiotrygon*, *Paratrygon* e *Heliotrygon*, o músculo também tem o padrão robusto (1).

Caráter 15 – ausência de projeção anterior (0) ou presença de projeção anterior (1).

Entre as espécies de *Potamotrygon* que apresentam o adductor mandibulae robusto (caráter 14, estado 1), *P. motoro* (Figura 96), *P. leopoldi* e *Potamotrygon* sp.

“rio Tapajós” possuem um feixe muscular com orientação lateral que emerge das fibras anteriores e estão inseridas entre a cartilagem antorbital e o propterígio (1). Esta projeção não é vista nas outras espécies (0).

Caráter 16 – ausência de um tendão entre adductor mandibulae lateralis II e constrictor hyoideus ventralis (0) ou presença de um tendão entre os dois músculos (1).

Autapomorfia de *Plesiotrygon iwamae*. Nesta espécie há um tendão que parte da região posterior do adductor mandibulae lateralis II para a inserção no constrictor hyoideus ventralis (Figura 46).

Hyomandibulomaxillaris:

Caráter 17 - ausente (0) ou presente (1).

Provável modificação do adductor mandibulae. Ausente em todas as espécies (0), exceto as do gênero *Heterodontus* (1) (Figura 58). Relatado por Luther (1909b) e Compagno (1977: músculo craniomandibular).

Adductor mandibulae posteroventral:

Caráter 18 – ausente (0), presente (1) ou presente e inserido na cartilagem ceratohial (2).

Modificação do adductor mandibulae presente em Orectolobiformes (1) (Figuras 62 e 63). Uma projeção posterior do músculo, que alcança o ceratohial, é uma autapomorfia de *Ginglymostoma cirratum* (2) (Figuras 60 e 61).

Levator mandibulae:

Caráter 19 – ausente (0) ou presente (1).

Shirai (1992b) já considerava a presença deste músculo uma autapomorfia para *Isistius brasiliensis* (1) Figura (17).

5.2.3. Constrictor dorsalis.

Levator palatoquadrati:

Caráter 20 – Origem restrita à cápsula ótica (0) ou origem ocupando a órbita (1).

Caráter discutido por Nakaya (1975) e Compagno (1988). A origem do levator palatoquadrati ocorre na região ótica em todos os Elasmobranchii (0), exceto em Carcharhinidae, onde a origem está situada entre os processos pré-orbital e pós-orbital (Figura 92).

Spiracularis:

Caráter 21 – ausente (0) ou presente (1) (Figura 93).

Dentro de Galeomorphii, Heterodontiformes, Lamniformes e Carcharhiniformes (exceto *Galeocerdo cuvier*) não apresentam músculo separado para fechar o espiráculo (0). Em Orectolobiformes, nota-se que o spiracularis é bem desenvolvido em *Stegostoma fasciatum* e *Chiloscyllium punctatum* (1). Em *Ginglymostoma cirratum* o spiracularis forma um segundo levator palatoquadrati (1). Considera-se precipitado usar este caráter em Squalomorphii, pois a definição do músculo entre as espécies, principalmente de Squaliformes, nem sempre é clara e pode ser resultante de variação individual. Em *Hypnosqualea* a separação do spiracularis é evidente (1).

Caráter 22 – fibras dispostas mais externamente com inserção no palatoquadrado (0) ou na cartilagem hiomandibular (1).

Independe da divisão do músculo em levator palatoquadrati e spiracularis (formado pelas fibras mais externas). Em todos os Galeomorphii (mesmo os que possuem o spiracularis bem definido) e Squalomorphii (exceto Hypnosqualea) a inserção deste feixe ocorre exclusivamente no palatoquadrado (0). Em Hypnosqualea, as fibras do spiracularis estão em contato parcial ou total com a cartilagem hiomandibular (1) (Figura 94).

Caráter 23 – único (0) ou dividido em spiracularis I e II (1).

Dentro de Hypnosqualea o spiracularis é simples em Squatiniformes, Pristiophoriformes, Pristiformes e *Rhinobatos horkelii* (0). Em todas as outras espécies é visível a presença de uma divisão em spiracularis I e II (1) (Figura 95).

Spiracularis I:

Caráter 24 – inserção no palatoquadrado (0), palatoquadrado e cartilagem hiomandibular através de uma aponeurose lateral (1), tecido conjuntivo sobre a cartilagem mandibular e os músculos hióides (2), cartilagem mandibular (3), cartilagem mandibular e ligamento angular (4), fusionado ao antímero na região ventromedial (5) ou fusionado ao depressor hyomandibulae (6).

Em *Zapteryx brevirostris* (Figura 27) o músculo tem inserção no palatoquadrado (0). A inserção no palatoquadrado também ocorre em Anacanthobatidae, Rajidae (Figura 31a) e Arhynchobathidae (Figura 29), sendo que nessas famílias há uma aponeurose lateral ao spiracularis I que promove uma inserção secundária na cartilagem hiomandibular (1). Nas raias-elétricas da ordem Torpediniformes (Figuras 32 e 34), o músculo segue ventralmente para a inserção em tecido conjuntivo que cobre a cartilagem mandibular e os músculos hióides (2). Em Urotrygonidae (Figura 36), Urolophidae (Figuras 38 e 49), *Dasyatis* (Figura 51), *Pteroplatytrygon*, *Myliobatis*,

Paratrygon (Figura 43) e *Heliotrygon* (Figura 42) a inserção ocorre na cartilagem mandibular (3). Em *Himantura* (Figura 52) (exceto *Himantura schmardae*) o músculo ocupa a cartilagem mandibular e o ligamento angular (4). Em *Taeniura lymma* (Figura 57) o feixe muscular está projetado ventralmente, passando por trás da cartilagem mandibular e inserido no próprio antímero, dorsalmente ao coracomandibularis (5). Em *Himantura schmardae*, *Plesiotrygon iwamae* e nas espécies do gênero *Potamotrygon*, o músculo projeta-se ventralmente, por trás da cartilagem mandibular, para se fundir ao depressor hyomandibulae (6) (Figura 97).

Retractor palpebrae superioris:

Caráter 25: ausente (0) ou presente (1).

Ausente em espécies de Squalomorphii, Heterodontiformes, Orectolobiformes, e Lamniformes, Carcharhiniformes e Sphyrnidae (0). Presente em Proscylliidae, Scyliorhinidae (Figura 98) e Triakidae (1). Compagno (1988) considera presente em Carcharhiniformes, mas a informação não foi corroborada.

Depressor palpebrae superioris:

Caráter 26: ausente (0) ou presente (1).

Ausente em espécies de Squalomorphii, Heterodontiformes, Orectolobiformes, e Lamniformes, Carcharhiniformes e Sphyrnidae (0). Presente em Proscylliidae, Scyliorhinidae (Figura 98) e Triakidae (1). Compagno (1988) considera presente em Carcharhiniformes, mas a informação não foi corroborada.

Levator palpebrae nictitantis:

Caráter 27: ausente (0) ou presente (1).

Ausente em todas as espécies de Squalomorphii, Heterodontiformes, Orectolobiformes, Lamniformes (0). Presente em todos os Carcharhiniformes, seja na dobra cutânea inferior (Figura 98) ao olho ou na própria membrana nictitante (Figura 77), quando presente (1). Usado por Compagno (1973, 1977 e 1988) para diagnosticar Carcharhiniformes.

Caráter 28 – origem na cápsula ótica (0), na margem posterior do processo pós-orbital (1) ou na superfície ventral do processo pós-orbital (2).

O levator palpebrae nictitantis tem origem sobre a cápsula ótica em todos os Carcharhiniformes, incluindo *Sphyrna zygaena* (0). As exceções são *Sphyrna lewini* e *Sphyrna tiburo*, onde a inserção ocorre na margem posterior do processo pós-orbital (1) e em *Eusphyra blochii*, que possui a inserção na superfície ventral do processo pós-orbital (2).

5.2.4. Constrictor hyoideus.

Constrictor operculi dorsalis:

Caráter 29 – fibras de tamanho uniforme (0), fibras anteriores mais longas, ocupando a crista suborbital (1).

Caráter utilizado apenas para relações em Holocephali. Presente em Callorhynchidae e ausente nas demais quimeras.

Constrictor hyoideus dorsalis:

Caráter 30 – inserção no palatoquadrado (0), na cartilagem hiomandibular (1) ou inserção tanto no palatoquadrado quanto na cartilagem hiomandibular (2)

Caráter utilizado por Carvalho (1996) como sinapomorfia para Squaliformes. Nessas espécies, o músculo tem fibras inseridas em ambas as cartilagens (2). Em *Chlamydoselachus*, *Echinorhinus* e *Hypnosqualea* a inserção ocorre apenas na cartilagem hiomandibular (1). Em Hexanchidae a inserção ocorre apenas no palatoquadrado (0). Entre os Galeomorphii, o músculo só alcança o arco maxilar em espécies de Lamniformes.

Levator hyomandibulae:

Caráter 31: ausente (0) ou presente (1).

Entre os tubarões do clado Squalomorphii (exceto *Oxynotus*) e *Pristis* o constrictor dorsalis não apresenta o levator hyomandibulae separado (0). O músculo encontra-se bem definido em *Oxynotus* e nos outros Batoidea (1). Em Galeomorphii, Heterodontiformes e Orectolobiformes possuem o levator hyomandibulae (1), enquanto Lamniformes e Carcharhiniformes tem o constrictor hyoideus dorsalis indivisível (0).

Constrictor operculi ventralis:

Caráter 32: músculo simples, com todas as fibras paralelas (0) ou músculo que apresenta fibras que se projetam anteriormente, para a região rostral (1).

O músculo apresenta fibras paralelas, com inserção única na camada de tecido conjuntivo lateral à câmara branquial em Rhinochimaeridae e Chimaeridae (0) (Figuras 82 e 83). Em Callorhinchidae, além das fibras paralelas que seguem para a camada de tecido conjuntivo, há fibras que estão projetadas anteriormente e se prendem a tecido conjuntivo na região rostral (1) (Figura 81).

Depressor rostri:

Caráter 33 – ausente (0) ou presente (1).

Ausente em todos os tubarões externos ao grupo Hypnosqualea (0). Shirai (1992b) identifica o depressor labialis em *Squatina*, que aqui foi considerado homólogo ao depressor rostri e passa a ser uma sinapomorfia para Hypnosqualea (1). Assumindo esta hipótese de homologia, considera-se a reversão deste caráter no gênero *Pristiophorus*. A evolução independente deste caráter é igualmente parcimoniosa, e testar esta hipótese em uma matriz pode ajudar a elucidar esta relação de homologia .

Depressor hyomandibulae:

Caráter 34: ausente (0) ou presente (1).

Todos os tubarões apresentam o interhyoideus ligado ao ceratohial e somente as raias possuem o músculo depressor hyomandibulae inserido diretamente na cartilagem hiomandibular. Shirai (1992b) já utilizou este caráter como sinapomórfico apenas para Batoidea.

Levator rostri:

Caráter 35: ausente (0) ou presente (1).

Presente em todas as raias (1), exceto Myliobatidae (0). O estado em Myliobatidae deve ser considerado uma reversão. Já usado por Nishida (1990) e Shirai (1992b).

5.3. Variações miológicas e as interrelações em Galeomorphii.

5.3.1. Hipóteses filogenéticas anteriores.

Atualmente as ordens Heterodontiformes, Orectolobiformes, Lamniformes e Carcharhiniformes estão abrigadas dentro do clado Galeomorphii, como proposto por Compagno (1973), mas a formalização deste clado já passou por mudanças. Regan (1906) (Figura 100) propôs três divisões entre os tubarões e acreditava que os Cestraciontidae (atuais Heterodontidae) não estivessem juntos aos outros Galeomorphii. Garman (1913) (Figura 101) separou o clado em cinco grupos distintos, chegando a unir Orectolobidae a Pseudotriakidae e Catulidae (= Scyliorhinidae) em uma delas. Posteriormente, White (1937) (Figura 102), baseada em morfologia externa, dentículos dérmicos e esqueleto, sugeriu que todos os tubarões estivessem dentro do clado Antaceae, separando os atuais Galeomorphii em dois clados: Galea e Heterodonteae.

A classificação proposta por Compagno (1973) tem o agrupamento destas quatro ordens, como já havia sido sugerido por Müller & Henle (1838-1841). O trabalho de Compagno (1973) apresenta caracteres relacionados ao neurocrânio para separar Galeomorphii de Squalomorphii (e.g., diferenças no rosto, ausência de articulação pós-orbital entre o palatoquadrado e o neurocrânio), mas, posteriormente, apesar de Compagno (1977) voltar a citar a hipótese de monofiletismo dos Galeomorphii, ele afirma não estar convicto desta ideia. Como alternativa, foram propostos dois clados com origem independente, um com Heterodontiformes e Orectolobiformes e outro com Lamniformes e Carcharhiniformes. Nenhuma das hipóteses utiliza caracteres provenientes da musculatura.

Compagno (1973 e 1977) ainda discute as relações internas no grupo. Caracteres relacionados à origem do levator labii superioris e à segmentação longitudinal do

adductor mandibulae e sua projeção anterior são utilizados, entre outros caracteres esqueléticos, para a sugestão do clado monofilético formado por Heterodontiformes e Orectolobiformes. Esta topologia foi o resultado mais parcimonioso também no trabalho de 1988 (Figura 103), quando Compagno apresenta cinco alternativas às interrelações em Galeomorphii (as outras quatro hipóteses são chamadas pelo autor de “Galeoid hypotheses” ao mostrarem os Heterodontiformes como grupo-irmão das outras três ordens). Para sustentar o clado formado por Heterodontiformes e Orectolobiformes, Compagno (1988) chega a utilizar três caracteres provenientes da musculatura: (1) fibras musculares do levator labii superioris dispostas verticalmente, (2) adductor mandibulae contínuo e (3) redução do levator palatoquadrati. Para a relação entre Lamniformes e Carcharhiniformes, nenhum caráter miológico é apresentado pelo autor, que ainda descarta (Compagno, 1988) nove caracteres levantados por Maisey (1984b), entre eles a utilização do caráter relacionado a uma concavidade na articulação das maxilas para a fixação do adductor mandibulae.

Shirai (1992b) apresenta uma topologia para Galeomorphii que não sustenta o clado Heterodontiformes e Orectolobiformes. Nenhum caráter miológico é utilizado pelo autor para a resolução das interrelações em Galeomorphii, mas Carvalho (1996) aproveita dois dos caracteres miológicos propostos por Shirai (1992b) para sustentar o monofiletismo da superordem. Os dois caracteres estão relacionados à origem na região superior da parede pré-orbital do levator labii superioris e a inserção deste músculo na cartilagem mandibular sem a presença de tendão. Carvalho & Maisey (1996), que não tinham o grupo como foco no trabalho, utilizam dois caracteres (provenientes da cintura peitoral e linha lateral) para sustentar o clado. A ausência do adductor mandibulae superficialis é usada para sustentar o clado Orectolobiformes, Lamniformes e Carcharhiniformes (Carvalho, 1996).

5.3.2. Miologia comparada e discussão de caracteres.

5.3.2.1. Caracteres miológicos para a discussão do monofiletismo em Galeomorphii.

Não foi registrada a ocorrência de algum músculo exclusivo aos Galeomorphii. Luther (1909a) ilustra a presença de um adductor mandibulae superficialis em *Heterodontus phillippii* (= *Heterodontus portusjacksoni*), mas isto não foi confirmado durante as dissecções para nenhuma espécie da superordem e nem citado na maior parte dos trabalhos que abordam miologia do grupo (Luther, 1909b, Daniel, 1934, Edgeworth, 1935, Kesteven, 1942; Moss, 1977). Shirai (1992b) discute a presença do músculo hyomandibulomaxillaris como sendo uma variação do adductor mandibulae superficialis em *Heterodontus zebra*. Esta hipótese foi descartada neste estudo porque Luther (1909a) relata na mesma espécie a ocorrência do adductor mandibulae superficialis e do hyomandibulomaxillaris, ocasionando em uma conjunção e refutando a homologia. Infelizmente, não houve acesso à espécie *Heterodontus portusjacksoni* para elucidar a questão. Huber *et al.* (2005) descrevem a presença do adductor mandibulae superficialis em *Heterodontus francisci*, mas as dissecções feitas nesta espécie não permitem chegar a mesma conclusão. O que foi identificado como adductor mandibulae superficialis parece ser, na verdade, um conjunto de fibras do levator labii superioris com origem posterior à cápsula nasal.

Além desta dúvida, Compagno (1988) e Goto (2001) relatam a presença do músculo rostromandibularis em Parascylliidae. Os trabalhos descrevem um músculo superficial ao adductor mandibulae, tendo origem na altura da articulação maxilar e inserção através de tendão na região lateral do rostro. Embora a descrição seja semelhante a do adductor mandibulae superficialis em Squalomorphii, Goto (2001) não faz qualquer comparação entre os dois. Para este autor, o adductor mandibulae

posteroventral é o homólogo do adductor mandibulae superficialis (p. 41). Ressalta-se que a descrição feita por Goto (2001), sobre o adductor mandibulae posteroventral em Orectolobiformes reflete as observações feitas aqui apenas em *Ginglymostoma cirratum*, e nenhuma semelhança com o adductor mandibulae superficialis foi notada.

Portanto, assumir o adductor mandibulae superficialis no estado “ausente” para todos os Galeomorphii, sem excluir Heterodontidae como sugerido por Carvalho (1996), ou inferir sua presença em Orectolobiformes (Goto, 2001) pode ser precipitado, mas deve ser testado.

5.3.2.2. Caracteres miológicos para a discussão do monofiletismo entre Heterodontiformes e Orectolobiformes.

Espécies basais de Galeomorphii apresentam um levator labii superioris muito característico. Como já relatado e utilizado por Compagno (1973, 1977 e 1988), as dissecções evidenciaram a origem deste músculo dorsalmente ao palatoquadrado e inserção na cartilagem mandibular, com as fibras possuindo orientação dorsoventral. Em Heterodontiformes a origem ocorre na área pré-orbital, enquanto em Orectolobiformes a origem ocupa a superfície dorsal do crânio, chegando a se projetar posteriormente e ter contato com o epaxialis. Nos Squaliformes basais a origem é lateral, a partir de um tendão na cartilagem antorbital, e as fibras tem orientação anteroposterior, seguindo em direção ao adductor mandibulae. Compagno (1973) descreve o levator labii superioris em *Heterodontus francisci* com duas porções de fibras musculares, uma com fibras totalmente verticais e mais internas e outra com fibras oblíquas e superficiais. As fibras oblíquas foram consideradas por Huber *et al.* (2005) como sendo o adductor mandibulae superficialis (Figura 59). Este padrão não é o mesmo do que foi encontrado nos espécimes de *Heterodontus francisci* analisados. O

músculo observado apresenta um conjunto de fibras uniforme, sem divisões, coincidindo com as descrições de Luther para *Heterodontus phillippii* (= *Heterodontus portusjacksoni*), *Chiloscyllium punctatum* (1909a) e *Stegostoma fasciatum* (1909b), Moss (1977 e 1981) para *Ginglymostoma cirratum* e Shirai (1992b) para *Heterodontus zebra* e *Orectolobus japonicus*. Denison (1937) descreve o mesmo padrão topológico para o tubarão-baleia *Rhincodon typus* (Figura 104a).

Entre Lamniformes e Carcharhiniformes, a origem do levator labii superioris em posição dorsal, quando presente, deve ser discutida. Luther (1909a) apresenta um *Mitsukurina owstoni* em dissecação lateral e é possível ver o levator labii superioris com origem estreita entre o processo pré-orbital e a região rostral, mas Wilga (2005) descreve este músculo nesta espécie com origem na região posteroventral da cápsula nasal (Figura 105). Nakaya *et al.* (2008) relatam a origem do levator labii superioris na superfície ventral do processo pré-orbital (Figura 104b) em *Megachasma pelagios*, o que pode ser uma homoplasia relacionada ao hábito filtrador, como em *Rhincodon typus* (Denison, 1937). Não há descrições de musculatura feitas para *Cetorhinus maximus* para discutir esta hipótese. Em alguns Carcharhiniformes (e.g. *Apristurus brunneus*) o músculo pode ter a origem alcançando o processo pré-orbital, mas está situado dentro da órbita.

Assume-se que a origem anterior ao processo pré-orbital e posterior à cápsula nasal seja um caráter exclusivo destas duas ordens porque só nelas a morfologia do crânio apresenta a cápsula nasal tão distante do processo pré-orbital, o que possibilitaria a fixação do músculo. Em Lamniformes (exceto *Megachasma pelagios*) (Wilga, 2005), Carcharhiniformes (Compagno, 1988), Squalia (Shirai, 1992b) e espécies fósseis como *Egertonodus basanus* (Maisey, 1983), *Hamiltonichthys mapesi* (Maisey, 1989) e

Tribodus limai (Maisey & Carvalho, 1997) o espaço entre a cápsula nasal e o processo pré-orbital é reduzido, impossibilitando o desenvolvimento do músculo nesta área.

Compagno (1973) também utiliza o desenvolvimento anterior do adductor mandibulae com fibras contínuas entre o palatoquadrado e a cartilagem mandibular, limitando a abertura oral dos Heterodontiformes e Orectolobiformes. Nos demais Galeomorphii e em Squalomorphii o músculo apresenta uma bifurcação, desenvolvendo-se sobre o palatoquadrado e a cartilagem mandibular, mas com as fibras convergindo posteriormente para um ponto comum, próximo à inserção do levator labii superioris. Além disso, ainda segundo Compagno (1973), as divisões transversais do adductor mandibulae são comuns nas duas ordens. A primeira divisão, feita por uma aponeurose, é incompleta (separando a porção anterior da porção média, na região mais superior) e a segunda divide completamente a porção média da porção posterior (Hyomandibulomaxillaris em *Heterodontus*. Posterodorsal e posteroventral em Orectolobiformes).

O terceiro caráter a se discutir é a redução do levator palatoquadrati, músculo derivado do constrictor dorsalis. Considera-se inviável a utilização deste caráter. Isto é justificado, pois em Heterodontiformes o constrictor dorsalis encontra-se indivisível, enquanto Hemiscylliidae e Stegostomatidae apresentam levator palatoquadrati e spiracularis bem definidos e Ginglymostomatidae possui dois levator palatoquadrati.

No arco hioide nota-se que o levator hyomandibulae encontra-se totalmente separado do resto do constrictor hyoideus dorsalis em todas as espécies analisadas de Heterodontiformes e Orectolobiformes. Isto não ocorre em Lamniformes e Carcharhiniformes e, dentro de Squalomorphii, ocorre em *Oxynotus bruniensis* e Batoidea (exceto Pristidae), certamente uma homoplasia. Ventralmente, como em

Chlamydoselachidae, *Heterodontus francisci* não apresenta um músculo profundo ligado ao ceratohial. Esta ligação ocorre através de fibras do constrictor hyoideus ventralis, diferentemente de Orectolobiformes e do resto dos tubarões, onde um feixe encontra-se totalmente destacado.

Portanto, os caracteres levantados por Compagno (1977 e 1988) relacionados à posição de origem do levator labii superioris (caráter 5) e ao desenvolvimento anterior do adductor mandibulae com divisões transversais (caráter 11) são informativos e consistentes. Além deles, a divisão do constrictor hyoideus dorsalis em levator hyomandibulae e spiracularis (caráter 31) também pode ser um caráter filogenético útil na tentativa de elucidar as questões que envolvem as relações entre Heterodontiformes e Orectolobiformes.

5.3.2.3. Miologia comparada em Orectolobiformes.

Das sete famílias pertencentes à ordem Orectolobiformes (Compagno *et al.*, 2005), três tiveram exemplares disponíveis para as dissecções: *Chiloscyllium punctatum*, *Ginglymostoma cirratum* e *Stegostoma fasciatum*. Segundo Goto (2001) (Figura 106), há uma politomia na base da ordem formada por quatro gêneros isolados e pelo clado composto por Parascylliidae, Ginglymostomatidae, Stegostomatidae e Rhincodontidae. Infelizmente, as espécies analisadas estão encontradas entre as mais derivadas e discussões sobre as relações basais são inviáveis.

A família Parascylliidae foi alvo de muita especulação em relação à sua relação com alguns Carcharhiniformes. Compagno (1988) faz uma longa discussão a este respeito e descreve a ocorrência de um músculo com função similar ao depressor palpebrae superioris, mas claramente derivado do levator labii superioris.

Luther (1909a e 1909b), Kesteven (1943), Compagno (1973, 1977, 1988), Moss (1977), Motta & Wilga (1999) e Goto (2001) abordam a musculatura desta ordem. As dissecções realizadas confirmam muito do que já foi descrito e não relatam grandes diferenças entre as três espécies.

Dentro de Orectolobiformes, nenhuma variação na musculatura foi utilizada para corroborar o monofiletismo da ordem até o momento. As dissecções das três espécies e os dados encontrados na bibliografia (Denison, 1937; Compagno 1973; 1977 e 1988) permitem que se considere a origem do levator labii superioris, na superfície dorsal do crânio, uma sinapomorfia para Orectolobiformes. Kesteven (1943) descreve a divisão em porções anterior e posterior no gênero *Chiloscyllium punctatum*, e Goto (2001) também relata uma segunda porção deste músculo em *Ginglymostoma cirratum*, mas a descrição não deixa clara a posição de inserção das fibras. As dissecções realizadas evidenciaram a presença de um único músculo, sem divisões, nas três espécies analisadas, corroborando os dados encontrados na bibliografia (Luther, 1909b; Moss, 1977; Motta & Wilga, 1999) e discordando de Kesteven (1943) e Goto (2001). Além disto, ressalta-se que, dentro de Parascylliidae, Compagno (1988) e Goto (2001) relatam uma divisão associada à pálpebra superior.

Os três gêneros também apresentaram um complexo adductor mandibulae com as mesmas divisões longitudinais (anterior, medial, posterodorsal e posteroventral) e apenas *Ginglymostoma cirratum* apresenta algumas diferenças sutis. Como já discutido anteriormente, a porção posteroventral encontra-se inserida no ceratohial, enquanto nas outras duas espécies o músculo está presente apenas nas cartilagens do arco mandibular. Goto (2001) sugere que esta porção seja homóloga ao adductor mandibulae superficialis (seguindo a nomenclatura de Luther, 1909b), mas não apresenta evidências e nem discute este fato. Como já discutido acima (ver seção 5.3.2.1.) a descrição feita para o

músculo rostromandibularis, desconhecido para as espécies analisadas e presente em Parascylliidae, apresenta mais semelhanças ao adductor mandibulae superficialis. *Ginglymostoma cirratum* também apresenta as porções anterior e média totalmente separadas, enquanto nas outras duas as porções se misturam apenas ventralmente. Apesar de evidente, esta característica precisa ser melhor observada para se ter certeza de que não varie dentro da mesma espécie.

O constrictor dorsalis é dividido em levator palatoquadrati e spiracularis em *Chiloscyllium punctatum* e *Stegostoma fasciatum*. A inserção do spiracularis ocorre na cartilagem hiomandibular, próximo à articulação com o arco mandibular, e não tem divisão, como apontado por Goto (2001) para *Chiloscyllium*. Em *Ginglymostoma cirratum*, o constrictor dorsalis é dividido em duas porções de tamanhos iguais e inseridas no palatoquadrado. Moss (1977) ilustra este músculo sobre os olhos nesta espécie, o que provavelmente foi um erro, já que ambas as porções do levator palatoquadrati estão sob os olhos.

Como em Heterodontiformes, o constrictor hyoideus dorsalis apresenta um levator hyomandibulae bem definido. Ventralmente, *Ginglymostoma cirratum* e *Chiloscyllium punctatum* apresentam um feixe muscular associado ao ceratohial e totalmente separado na região de origem. Em *Stegostoma fasciatum*, a origem não parece definida e mais espécimes devem passar por dissecação para que esta dúvida seja esclarecida.

Inferências filogenéticas a respeito das variações seriam precipitadas por não terem sido realizadas disseções em espécies basais. A partir do conhecimento da miologia dessas espécies, hipóteses podem ser formuladas sobre o spiracularis (provavelmente não homólogo ao de Squalomorphii), sobre o segundo levator

palatoquadrati de *Ginglymostoma cirratum* (para testar sua homologia com o spiracularis) e sobre a presença de um músculo derivado do constrictor hyoideus ventralis inserido ao ceratohial. Além da origem na superfície dorsal do neurocrânio que pode ser uma sinapomorfia para Orectolobiforme (caráter 5, estado 1), o único outro caráter que parece ser consistente está relacionado à inserção do adductor mandibulae posteroventral, presente apenas nesta ordem (caráter 18), na cartilagem ceratohial em *Ginglymostoma cirratum* (caráter 18, estado 2). Além disso, uma investigação em Parascylliidae parece ser interessante, já que foram relatados músculos que parecem ser exclusivos para a família.

5.3.2.4. Miologia comparada em Lamniformes.

Nenhuma das variações encontradas na musculatura parecem ser sinapomorfias para o clado formado por Lamniformes e Carcharhiniformes. Compagno (1973) utiliza dados miológicos para diagnosticar as ordens, mas, posteriormente (Compagno, 1977), não utiliza a mesma informação com finalidade filogenética. Maisey (1984b) levanta caracteres para suportar o monofiletismo deste clado. Estes resultados foram discutidos por Compagno (1988) que, mesmo propondo o monofiletismo entre os dois clados em dois dos cinco cladogramas que produziu, julgou “totalmente inviável” esta hipótese de relação entre as duas ordens, a partir do que foi sugerido por Maisey (1984b).

A ordem Lamniformes também não apresenta sinapomorfias baseadas em musculatura maxilar ou hioide. Luther (1909a) ao trabalhar com nervo trigêmeo detalhou os músculos mandibulares de *Alopias vulpes* (= *Alopias vulpinus*), *Lamna glauca* (= *Isurus oxyrinchus*), *Mitsukurina owstoni* e *Odontaspis americanus* (= *Carcharias taurus*) e serviu como referência para as discussões de Edgeworth (1935). Depois disso, Wilga (2005) trabalhou com Lamniformes ao fazer dissecções em seis

espécies para descrição de musculatura, neurocrânio e arcos maxilar e hioide a fim de fazer inferências evolutivas sobre a capacidade de projeção das maxilas em elasmobrânquios. Casas *et al.* (2005) fizeram a descrição dos músculos maxilares em *Carcharias taurus* para um estudo que também focou o nervo trigêmeo. Nakaya *et al.* (2008) descreveram a musculatura de uma fêmea de *Megachasma pelagios* a fim de entender aspectos do comportamento alimentar da espécie.

Hipóteses sobre as relações entre Lamniformes foram apresentadas por Compagno (1990b), Martin (1995) que usou dados moleculares, Shirai (1996) com dados morfológicos, e Goto (2001) (Figura 106) que abordou o clado como grupo-externo em seu estudo sobre Orectolobiformes. Todos eles possuem topologia semelhante, exceto por Goto (2001) que coloca *Pseudocarcharias kamoharai* como grupo-irmão de *Lamna*. Wilga (2005), através de uma compilação das topologias propostas por Martin (1995) e Shirai (1996), discutiu as variações da suspensão maxilar em Lamniformes, abordando musculatura mandibular e hioide.

Wilga (2005) identifica duas porções do levator labii superioris em *Alopias vulpinus*, *Lamna nasus* e *Isurus oxyrinchus*. Casas *et al.* (2005) também citam a ocorrência de duas porções em *Carcharias taurus*. Luther (1909a) descreve apenas uma porção deste músculo nas três espécies que analisou (incluindo *Isurus oxyrinchus* e *Carcharias taurus*) e, dentro das espécies utilizadas neste trabalho, apenas *Alopias superciliosus* apresenta o músculo dividido em porções ventral e dorsal. Em *Pseudocarcharias kamoharai*, *Isurus oxyrhincus* e *Lamna nasus*, um músculo sem divisões foi encontrado. A origem ocorre na parede posterior da cápsula nasal. Um feixe muscular que pode ser interpretado como porção dorsal está presente em *Alopias superciliosus* e tem origem na margem superior do palatoquadrado. Esta porção parece ser melhor interpretada como uma nova divisão do adductor mandibulae, por não ter

origem no neurocrânio e estar associado ao ramo mandibular do nervo V, do que como divisão do levator labii superioris. A origem no neurocrânio é comum a todos os Lamniformes, mas apenas Lamnidae apresenta um tendão entre a cápsula nasal e as fibras musculares, o que pode ser considerado uma nova sinapomorfia para a família (caráter 4).

A maior porção do adductor mandibulae ocupa tanto o palatoquadrado quanto a cartilagem mandibular, projetando-se anteriormente sobre essas estruturas. Em *Pseudocarcharias kamoharai* e *Lamna nasus* o músculo encontra-se parcialmente dividido em porções ventral e dorsal por uma fina aponeurose. Em *Isurus oxyrinchus* e *Alopias superciliosus* as fibras são contínuas. A divisão longitudinal também foi relatada por Casas *et al.* (2005). Wilga (2005) chega a descrever quatro divisões do adductor mandibulae em Lamniformes, o que não foi observado durante as dissecções.

O constrictor dorsalis e o constrictor hyoideus dorsalis não apresentam divisões em nenhuma das espécies e tem topologia similar. O intermandibularis também é semelhante (exceto em *Isurus oxyrinchus* que não apresenta as fibras paralelas) e muito associado ao constrictor hyoideus ventralis. Em Alopiidae e Lamnidae, o interhyoideus está totalmente separado do constrictor hyoideus ventralis e inserido no ceratohial, mas esta variação precisa ser revista em *Pseudocarcharias*.

5.3.2.5.Miologia comparada em Carcharhiniformes.

White (1936a, 1936b e 1937) utiliza variações da válvula espiral, do centro vertebral e a presença de uma dobra ou membrana nictitante para separar os Carcharhiniformes (que foram classificados como subordem Carcharinida) dos outros tubarões. Duas superfamílias para este clado foram sugeridas (Catuloidea e Carcharinoidea) considerando *Triakis scyllium* como um “estágio transicional” por reter

caracteres primitivos e possuir uma estrutura “carcharinoide”. Ainda segundo a autora, foi possível realocar Orectolobidae, antes considerado um Carcharinida, na subordem Isurida. Compagno (1973), sem utilizar uma abordagem cladística, listou uma série de características diagnósticas, entre elas a presença de um levator labii superioris relativamente pequeno e com origem na cápsula nasal e um adductor mandibulae não dividido. Este autor discorda da dicotomia proposta por White (1936a, 1936b e 1937) e sugere desconsiderar as superfamílias que foram propostas anteriormente. Posteriormente, um caráter relacionado ao processo pré-orbital e a presença de musculatura pós-orbital associada às dobras cutâneas ao redor do olho e a membrana nictitante foram usados como caracteres para agrupar os Carcharhiniformes (Compagno, 1977).

Uma análise das interrelações em Carcharhiniformes (Compagno, 1988) resultou em cinco hipóteses filogenéticas (Figura 107). Todas elas apresentam a presença de musculatura pós-orbital e a ocorrência de uma divisão dorsal do levator labii superioris como sinapomorfias para o clado. Bigelow & Schroeder (1948) e Nakaya (1975) acreditam que Scyliorhinidae seja a linhagem mais basal dentro do clado e Compagno (1988) chega a conclusões similares. Em suas análises, Scyliorhinidae aparece como grupo basal, ora isolado, ora associado ao Proscylliinae (que inclui o gênero *Eridacnis*), mas sem que caracteres miológicos sejam relevantes nos resultados. Dentre os mais derivados, as famílias Hemigaleidae, Carcharhinidae e Sphyrnidae formam um clado sustentado, entre outros caracteres, pela extensão da origem do levator palatoquadrati na câmara orbital. O clado dos tubarões-martelo tem como autapomorfia a extensa projeção do levator palpebrae nictitantis ao longo do processo pós-orbital.

A presença de músculos pós-orbitais foi confirmada durante as dissecções realizadas. O levator palpebrae nictitantis, retractor palpebrae superioris e o depressor

palpebrae superioris foram identificados em Scyliorhinidae, Proscylliidae e Triakidae. Em Carcharhinidae e Sphyrnidae, apenas o levator palpebrae nictitantis está presente, sendo este dado discordante ao apresentado por Compagno (1988), que descreve os outros dois músculos superiores em *Galeocерdo cuvier* e *Prionace glauca*. O constrictor dorsalis apresenta um spiracularis definido apenas em *Galeocерdo cuvier*, sendo a parede anterior do espiráculo formada pelo levator palatoquadrati (e.g. Scyliorhinidae). Luther (1909a) ilustra o spiracularis dorsoposteriormente ao espiráculo em *Pristiurus xaniurus* (= *Parmaturus xaniurus*) e ventralmente em *Mustelus vulgaris* (= *Mustelus* sp.). A descrição em *Parmaturus xaniurus* deixa claro que o que foi identificado como spiracularis é a projeção posterior do retractor palpebrae superioris. Já em *Mustelus californicus* e *Mustelus henlei*, o músculo não foi encontrado. Variações no levator palpebrae nictitantis são encontradas em Sphyrnidae. Em *Sphyrna zygaena* a origem das fibras ocorre na cápsula ótica, ventral ao levator palatoquadrati e dorsal ao levator labii superioris. Em *Sphyrna lewini*, *Sphyrna tiburo* a origem está na margem posterior do processo pós-orbital, podendo ser uma sinapomorfia que corrobore a relação mais estreita entre as duas espécies, conforme proposto por Naylor (1992), se o mesmo padrão for confirmado em *Sphyrna tudes* (outra espécie do clado que seria grupo-irmão de *Sphyrna zygaena* + *Sphyrna mokarran*). Em *Eusphyra blochii*, os feixes tem início na superfície ventral deste processo.

A divisão em porções ventral e dorsal do levator labii superioris utilizada como sinapomorfia para a ordem (Compagno, 1988) não foi confirmada. Apenas Carcharhinidae e Sphyrnidae apresentam esta configuração do músculo, enquanto Triakidae, Proscylliidae e Scyliorhinidae possuem apenas um. As observações corroboram o que foi descrito por Luther (1909a) e confirmado por Edgeworth (1935) para *Parmaturus xaniurus*, *Mustelus* sp., um “suposto” *Scoliodon*, e *Sphyrna malleus* (=

Sphyrna zygaena). A porção dorsal está situada entre a porção ventral e o ramo mandibular do nervo trigêmeo e parece ser uma divisão do adductor mandibulae e não do levator labii superioris. A origem ocorre no palatoquadrado e não na região da cápsula nasal. Esta discussão é necessária, pois, fibras musculares com a mesma topologia são encontradas em todas as outras espécies e estão misturadas ao adductor mandibulae.

A projeção da origem do levator palatoquadrati pela região orbital é vista em Carcharhinidae, conforme já descrito por Nakaya (1975) e Compagno (1973 e 1988). Em Carcharhinidae o músculo está situado entre os processos pré e pós-orbitais, enquanto em Sphyrnidae a projeção do músculo se dá ao longo do extenso processo pós-orbital.

O adductor mandibulae é encontrado parcialmente dividido em Scyliorhinidae. Uma fina aponeurosa separa as fibras musculares na margem da abertura oral, mas posteriormente as fibras são contínuas. Em todos os outros grupos a divisão é completa, seja pela presença de aponeurose, seja por diferenciação na orientação das fibras (e.g. *Carcharhinus galapagensis*), corroborando o que Compagno (1988) descreveu para Carcharhiniformes e Moss (1970) para Carcharhinidae.

Portanto, os caracteres propostos por Compagno (1977) relacionados ao levator palpebrae nictitantis (caráter 27), retractor palpebrae superioris (caráter 25) e depressor palpebrae superioris (caráter 26) foram corroborados, mas não sustentam (com exceção da presença levator palpebrae nictitantis) o monofiletismo da ordem e podem ajudar a entender as interrelações em Carcharhiniformes (retractor palpebrae superioris e depressor palpebrae superioris estão presentes apenas em Scyliorhinidae, Proscyllidae e Triakidae). Compagno (1973, 1977 e 1988) e Nakaya (1975) já apontavam a variação

na região de origem do levator palatoquadrati como sinapomorfia da família Carcharhinidae, e as dissecções confirmaram essa interpretação (caráter 19). Variações no levator palpebrae nictitantes em Sphyrnidae (caráter 28) e a presença de um músculo spiracularis em *Galeocерdo cuvier* (caráter 20) são novos caracteres propostos para a ordem.

5.4. A relação entre as famílias Chlamydoselachidae e Hexanchidae.

5.4.1. Hipóteses filogenéticas propostas.

Atualmente são conhecidas duas espécies da família Chlamydoselachidae e quatro de Hexanchidae (Compagno, 2005; Ebert & Compagno, 2009) e diferentes hipóteses discutem o monofiletismo entre elas. Compagno (1973 e 1977) propôs o clado monofilético Hexanchiformes, que inclui as duas famílias, ao lado de Squaliformes e Pristiophoriformes, formando uma politomia. Pfeil (1983) e Maisey (1984b) não encontraram caracteres que sustentassem a origem comum das famílias. O mesmo ocorreu com Shirai (1992b) e Carvalho & Maisey (1996), que colocam o gênero *Chlamydoselachus* como linhagem basal dentro de Squalomorphii. Thies (1987), baseado em morfologia externa, esqueleto e dentição chega a propor a ordem Chlamydoselachiformes para abrigar *Chlamydoselachus anguineus*, a única espécie do gênero conhecida na época. Maisey (2008) também separa os grupos ao discutir a articulação pós-orbital do palatoquadrado com o neurocrânio presente apenas em Hexanchidae. Mesmo com ideias opostas sobre outros clados, Carvalho (1996), a partir de dados morfológicos, e Maisey *et al.* (2004), a partir de dados moleculares, voltam a apresentar caracteres que sustentem o monofiletismo de Hexanchiformes. A combinação entre dados morfológicos e moleculares (Maisey *et al.*, 2004) corrobora novamente esta hipótese, mas coloca o clado como basal à todos os elasmobrânquios vivos.

Para análises filogenéticas, Shirai (1992b e 1996), Carvalho (1996) e Carvalho & Maisey (1996) utilizaram caracteres provenientes da musculatura dos arcos viscerais. Todos os caracteres relevantes para o grupo estão relacionados à presença ou ausência do adductor mandibulae superficialis, a variações do levator labii superioris e no constrictor hyoideus dorsalis.

Apesar da utilização da musculatura dos arcos mandibular e hioide ser recente, trabalhos enfocando a descrição miológica em exemplares de *Chlamydoselachus* e Hexanchidae são conhecidos desde, pelo menos, o início século XX. Luther (1909) descreve os músculos mandibulares associados ao nervo trigêmeo em *Chlamydoselache anguinea* (= *Chlamydoselachus anguineus*), *Heptanchus cinereus* (= *Notorynchus cepedianus*) e *Hexanchus griseus*. Allis (1923) fez uma descrição detalhada da musculatura em *Chlamydoselachus anguineus* ao estudar toda a anatomia do neurocrânio desta espécie. Daniel (1934) fez a descrição de *Heptanchus maculatus* (= *Notorynchus cepedianus*) e comparou com outras espécies da classe. Posteriormente a isso, apenas Shirai (1992b) fez dissecções a fim de listar caracteres, sem detalhar a descrição da musculatura, e a partir dos dados gerados, as análises seguintes foram feitas. Portanto, uma descrição detalhada de todos os músculos dos arcos mandibular e hioide e a avaliação das variações como caracteres filogenéticos é necessária para levantar novas informações acerca da validade do clado “Hexanchiformes”.

5.4.2. Anatomia comparada e discussão de caracteres.

O levator labii superioris tem origem através de um tendão na cartilagem antorbital (exclusiva de “Hexanchiformes” e Echinorhiniformes) e inserção no adductor mandibulae. Quando comparados, tanto o tendão quanto o músculo em *Chlamydoselachus anguineus* é mais robusto, sendo a região média mais espessa que a

origem e a inserção. Em Hexanchidae, o músculo é mais estreito e os tendões parecem mais frágeis, principalmente em *Heptanchias perlo*.

O adductor mandibulae ocupa toda a concavidade apresentada pelo palatoquadrado e pela cartilagem mandibular. Apenas em *Chlamydoselachus* as porções dorsal e ventral deste músculo são bem definidas pela presença de uma estreita aponeurose. A similaridade entre as estruturas esqueléticas do arco mandibular fez com que Schaeffer (1967), a partir das descrições de Luther (1909a), inferisse sobre a origem do músculo em espécies pertencentes, como denominado pelo autor, ao nível cladodonte.

A presença de um adductor mandibulae superficialis em Hexanchidae é unanimidade entre os autores (Luther, 1909a; Allis, 1923; Daniel 1934; Edgeworth, 1935; Shirai, 1992b). O músculo se origina de fibras que emergem posteriormente no adductor mandibulae (principalmente provenientes da porção ventral) e chega até a altura do espiráculo, dando lugar a um tendão que está misturado à espessa camada de tecido conjuntivo que cobre região do arco mandibular. Shirai (1992b, 1996), Carvalho (1996) e Carvalho & Maisey (1996) usam como caráter a ocorrência de dois tendões, provenientes deste músculo, com inserções na cartilagem antorbital e em tecido conjuntivo posterior ao olho. Durante as dissecções notou-se apenas um tendão saindo diretamente do músculo em direção ao olho. Uma espessa camada de tecido, que não tem origem no músculo, forma um ligamento entre a articulação do arco mandibular e a cartilagem antorbital e pode ter sido confundida como um segundo tendão.

Em *Chlamydoselachus anguineus* o músculo adductor mandibulae superficialis sempre esteve ausente nas descrições. A única referência era um tendão (chamado de “y”) entre a cartilagem hiomandibular e o levator palatoquadrati, que Allis (1923)

considerava homólogo ao músculo. O exemplar analisado possui um pequeno feixe de fibras musculares com origem sobre o adductor mandibulae, situado anteriormente ao espiráculo, e com inserção através de tendão no processo pós-orbital. Considera-se aqui a hipótese de que a condição plesiomórfica do adductor mandibulae superficialis seria a de um músculo mais longo e com inserção tendinosa no processo pós-orbital, curiosamente, como especulado por Maisey (2007) para “*Cobelodus*”. Assim, dois estados de caráter podem ser sugeridos: (1) redução das fibras musculares (tendo o espiráculo como referência topológica) e tendão misturado ao tecido conjuntivo, em Hexanchidae; (2) perda da área de origem do músculo, com origem superficial ao adductor mandibulae dorsal e sem fibras contínuas, em Chlamydoselachidae. Desta forma, a presença de um adductor mandibulae superficialis seria mais um caráter a corroborar a inclusão de Chlamydoselachidae e Hexanchidae em Squalea (como proposto por Maisey, 1984; Shirai, 1992b; Carvalho, 1996; Carvalho & Maisey, 1996), contrariando Thies & Reif (1985), Dingerkus (citado por Séret, 1986) e Maisey *et al.* (2004: proposta através da combinação entre dados morfológicos e moleculares). Assume-se isto considerando a ausência do músculo em Heterodontiformes (ver discussão no tópico 5.3.2.1), mas, caso a presença seja confirmada no grupo mais basal de Galeomorphii, este caráter não seria relevante para discutir a posição de *Chlamydoselachus* (*i.e.* se o caráter estiver presente na linhagem basal dos dois clados, espera-se encontrar uma estrutura homóloga em espécies do grupo-externo).

Na região do constrictor dorsalis, apenas *Notorynchus cepedianus* apresenta fibras modificadas, não separadas, contornando o espiráculo. Nas outras espécies, as fibras seguem sem sofrer qualquer tipo de desvio. Edgeworth (1935) sugere que fibras modificadas ao redor do espiráculo ocorram somente em espécimes adultos.

Entre os músculos constrictor hyoideus, Shirai (1992b, 1996), Carvalho (1996) e Carvalho & Maisey (1996) descrevem, em Hexanchidae, a inserção do constrictor hyoideus dorsalis exclusivamente no palatoquadrado. As dissecções realizadas corroboram esta observação. Em *Chlamydoselachus*, a inserção ocorre completamente na cartilagem hiomandibular. Nenhum caráter está relacionado ao constrictor hyoideus ventralis, mas o interhyoideus, inserido diretamente no ceratohial e presente em Hexanchidae, não foi encontrada em *Chlamydoselachus* e precisa ser melhor investigado.

Portanto, a confirmação da presença de um adductor mandibulae superficialis (caráter 8) deve ser testada como caráter sinapomórfico de Squalomorpii. Nenhuma sinapomorfia foi encontrada para sustentar a ordem “Hexanchiformes”, e a posição de origem do adductor mandibulae superficialis é comum aos Hexanchidae e demais Squalomorpii, diferentemente do que foi encontrado em *Chlamydoselachus* (caráter 9). A inserção do constrictor hyoideus dorsalis exclusivamente no palatoquadrado é uma sinapomorfia de Hexanchidae (caráter 30).

5.5. A influência da miologia comparada na relação entre Echinorhiniformes e no suposto monofiletismo de Squaliformes.

5.5.1. Histórico das hipóteses de relações entre os clados.

Garman (1913) propôs três famílias para a subordem Squaloidea: Squalidae (para os tubarões com espinhos nas nadadeiras dorsais), Scymnorhinidae e Echinorhinidae (separados por variações nos dentes). Bigelow & Schroeder (1947) reconhecem esta divisão para a subordem Squaloidea, somente alterando, devido à sinonímia entre os gêneros-tipos, o nome Scymnorhinidae por Dalatiidae e fazendo uma ressalva ao gênero *Oxynotus*, possivelmente uma família à parte. Posteriormente, em um

trabalho somente sobre Squaloidea, Bigelow & Schroeder (1957) assumiram que as semelhanças entre Squalidae, Dalatiidae e Echinorhinidae são maiores entre si do que com *Oxynotus*. Consequentemente, foram propostas a criação da família Oxynotidae e a união das antigas três famílias como subfamílias dentro de Squalidae (Squalinae, Dalatiinae e Echinorhininae). Após avaliar características do neurocrânio, dentição e nadadeiras peitorais, Compagno (1973 e 1977) sugere que o gênero *Echinorhinus* possa ser colocado em uma família própria dentro da ordem Squaliformes. Pfeil (1983) discorda desta classificação e considera as características morfológicas dos dentes de *Echinorhinus* tão contrastantes ao ponto de sugerir a ordem Echinorhiniformes. Os canais abertos na linha lateral e ausência de fenestras subnasais fizeram com que o gênero *Echinorhinus* aparecesse na base do clado formado pelos outros Squaliformes, Squatiniformes, Pristiophoriformes e Rajiformes, como proposto por Shirai (1992b). Esta mesma topologia foi resultado dos estudos de Shirai (1996) e Carvalho (1996) que formalizou a ordem Echinorhiniformes. Além da discordância em relação ao *Echinorhinus*, somente Carvalho (1996) apresenta caracteres que suportam o monofiletismo de Squaliformes. Compagno (1999 e 2005) e Compagno *et al.* (2005) não aceitaram esta separação e, mesmo sem discutir os caracteres que levaram a tal separação, mantiveram o gênero em uma família exclusiva dentro de Squaliformes ao lado de Squalidae, Centrophoridae, Etmopteridae, Somniosidae, Oxynotidae e Dalatiidae.

Dos caracteres miológicos levantados por Shirai (1992b) apenas a inserção do adductor mandibulae superficialis na cartilagem mandibular e a inserção da porção anterior do constrictor hyoideus dorsalis no palatoquadrado (que também ocorre em *Squatina* e Batoidea) podem separar *Echinorhinus* dos outros “Squaliformes”. Os outros

caracteres aparecem como exclusivos de grupos menores, impossibilitando grandes discussões acerca das relações entre famílias.

Luther (1909a) fez a descrição dos músculos mandibulares em *Echinorhinus brucus*, *Centrophorus granulosus*, *Centroscymnus* sp., *Scymnorhinus lichia* (= *Dalatias lichia*), *Squalus acanthias*, *Etmopterus lucifer*, *Etmopterus spinax*, *Somniosus microcephalus* e *Centrina centrina* (= *Oxynotus centrina*). Compagno (1977) ilustra, mas não descreve ou faz comparações sobre a musculatura mandibular e hioide nos gêneros *Aculeola* e *Isistius*, mostrando a existência de um músculo que foi chamado de mandibulocutaneous. Posteriormente, Shirai (1992b) analisou esta musculatura com enfoque filogenético, não fornecendo descrições detalhadas para as espécies. Wilga & Motta (1998) descreveram a musculatura de *Squalus acanthias* para então fazer inferências sobre morfologia funcional sobre a espécie.

5.5.2. Miologia comparada e discussão de caracteres propostos na bibliografia.

Conforme já relatado por Shirai (1992b, 1996) Carvalho (1996) e Carvalho & Maisey (1996), nenhum caráter suporta a ordem Squaliforme conforme foi proposta originalmente por Compagno (1973). O gênero *Echinorhinus* foi separado dos outros Squaliformes com base em cinco caracteres, sendo um deles o adductor mandibulae superficialis reduzido inserido na cartilagem mandibular, que Shirai (1992b) codificou para as duas espécies conhecidas. Durante as dissecções feitas, não foi constatada a presença do adductor mandibulae superficialis em um embrião de *Echinorhinus cookei*. Luther (1909a) também não faz menção ao músculo em *Echinorhinus brucus*. Como o músculo pode ser uma sinapomorfia para Squalomorphii (ver tópico 5.3.2.1), considera-

se sua redução total como caráter exclusivo do gênero *Echinorhinus*, mas que não o exclui da ordem.

O adductor mandibulae superficialis tem origem a partir de fibras que emergem da região posterior do adductor mandibulae, normalmente de fibras presentes na cartilagem mandibular. Em *Isistius brasiliensis*, como ilustrado por Compagno (1977: sob o nome de mandibulocutaneous) e já relatado por Shirai (1992b), foi confirmado durante as dissecções a ocorrência de fibras com origem direta na cartilagem mandibular, não associadas ao adductor mandibulae, e inserção no processo pós-orbital através de um tendão. O mesmo padrão não é observado em outro representante da família, representando uma autapomorfia para *Isistius brasiliensis*. Em *Dalatias licha* as fibras emergem do adductor mandibulae e a inserção não ocorre diretamente no processo pós-orbital. O tendão presente encontra-se misturado ao tecido conjuntivo da região posterior ao olho e não diretamente no neurocrânio. Uma segunda porção do músculo, o adductor mandibulae superficialis β foi descrita em algumas espécies do gênero *Etmopterus* (Shirai, 1992b), mas não identificada na espécie analisada, *Etmopterus lucifer*.

Na família Hexanchidae e nos gêneros *Chlamydoselachus* e *Echinorhinus*, o levator labii superioris possui origem na cartilagem antorbital, contrariando o que foi observado nos outros Squalomorphii. Shirai (1992b) descreveu este caráter baseado na origem do músculo na parede interorbital, o que serviu como sinapomorfia para a subordem Dalatioidei proposta por Carvalho (1996). Nas espécies examinadas, o contato entre a origem do levator labii superioris com a parede orbital só ocorre parcialmente em *Squalus megalops*. Tanto nesta espécie quanto nas outras, a origem ocorre na parede posterior da cápsula nasal, às vezes situada mais internamente na região etmoide, com os antímeros situados próximos entre si. Em *Oxynotus bruniensis*,

o músculo aparece dividido em porções anterior e posterior por uma aponeurose e a inserção ocorre diretamente pelas fibras na cartilagem mandibular, mas não é descartada a hipótese de que a porção posterior seja uma modificação do adductor mandibulae. Nas outras espécies a inserção ocorre através de um tendão que se fixa na cartilagem mandibular. Em *Centroscymnus coelolepis* e *Dalatias licha*, o tendão está inserido na cartilagem mandibular e em fibras do adductor mandibulae que apresentam uma orientação contínua a do levator labii superioris. Este padrão de inserção através de tendão confirma o caráter proposto por Shirai (1992b), no qual apenas *Oxynotus*, *Euprotomicrus* e *Squaliolus* apresentam inserção direta dos feixes musculares na cartilagem mandibular.

O constrictor dorsalis apresenta as fibras posteriores curvas, formando a parede anterior do espiráculo em *Squalus megalops*, *Centrophorus granulosus*, *Centroscymnus coelolepis* e *Isistius brasiliensis*. Nas outras espécies a divisão do constrictor dorsalis em levator palatoquadrati e spiracularis é bastante evidente pela orientação das fibras e presença de tecido conjuntivo entre os dois feixes. Separadas ou não, as fibras que fazem a função do spiracularis estão inseridas no palatoquadrado, sem qualquer contato com a cartilagem hiomandibular, diferentemente do que ocorre em *Hypnosqualea*.

Fibras mais longas da porção anterior do constrictor hyoideus dorsalis alcançando o adductor mandibulae foram vistas em *Squalus megalops* e fibras um pouco mais curtas alcançam apenas a cartilagem mandibular estão presentes em todas as outras espécies analisadas, exceto *Dalatias licha* e *Oxynotus bruniensis*. Shirai (1992b) usa a inserção parcial na cartilagem mandibular como autapomorfia para *Isistius brasiliensis*, o que não foi corroborado com as observações. A melhor interpretação para esta variação foi proposta por Carvalho (1996). Nos exemplares de *Chlamydoselachus* e *Echinorhinus*, *Squatina*, *Pristiophorus* e *Batoidea* analisados, a inserção deste músculo

ocorre exclusivamente na cartilagem hiomandibular, enquanto em Hexanchidae a inserção ocorre somente no palatoquadrado. Portanto, como sugerido por Carvalho (1996), a inserção do constrictor hyoideus dorsalis ocupando o palatoquadrado e a cartilagem mandibular pode ser uma sinapomorfia para um clado composto por Squalidae, Centrophoridae, Somniosidae, Etmopteridae e, assumindo uma reversão do caráter, Oxynotidae. Este clado também é proposto por Maisey *et al.* (2004) como resultado da análise molecular e da análise que combinou dados moleculares com dados morfológicos.

O exemplar analisado de *Oxynotus bruniensis* foi a única espécie do clado a apresentar um levator hyomandibulae bem definido e totalmente separado do constrictor hyoideus dorsalis, como também visto por Luther (1909a: *Oxynotus centrina*, chamado pelo autor de *Centrina centrina*), mas não usado como caráter por Shirai (1992b). O músculo acompanha a cartilagem hiomandibular, onde ocorre a inserção, da mesma maneira que em Batoidea.

O gênero *Trigonognathus*, conforme descrito por Shirai (1992b) não apresenta o levator labii superioris. Além disto, uma suposta parte posterior do intermandibularis está inserida no ceratohyal e há uma variação na origem do constrictor dorsalis. Infelizmente nenhum exemplar do gênero foi analisado para comparações e teste dessas autapomorfias.

Notou-se uma grande plasticidade na musculatura entre as espécies analisadas que, aliada a variação nos caracteres provenientes de outras estruturas morfológicas, resulta no baixo número de caracteres que sustentem relações entre os táxons. Shirai (1992 e 1996) e Carvalho & Maisey (1996) dividem os Squaliformes em quatro clados parafiléticos e apenas Carvalho (1996) apresentou caracteres para sustentar a

superordem Squaloidea (composta pelos Squaliformes, exceto *Echinorhinus*, conforme proposto por Compagno em 1973 e 1977 e corroborado aqui pelo caráter que descreve a inserção do constrictor hyoideus dorsalis) que inclui a inserção do constrictor hyoideus no palatoquadrado e na cartilagem mandibular (caráter 30). Os outros caracteres levantados servem como autapomorfias para *Isistius brasiliensis* (caracteres 9 e 18) e *Oxynotus* (caráter 31). Essas discrepâncias nas topologias podem ser resultantes de variações individuais interpretadas como caracteres filogenéticos consistentes, comprometendo a análise. Compreender variações individuais exige uma grande amostragem dentro de cada espécie, o que não foi possível tanto neste trabalho quanto no realizado por Shirai (1992b).

5.6. O clado Hypnosqualea e as interrelações em Batoidea.

5.6.1. Hipóteses de relacionamento entre as raias e os tubarões.

Trabalhos recentes relacionados à posição de Batoidea entre os Chondrichthyes tem apresentado resultados divergentes (Figura 108). As pesquisas baseadas em dados moleculares estão fornecendo hipóteses alternativas às propostas feitas por autores que fizeram uso da anatomia comparada. Dunn & Morrissey (1995), Douady *et al.* (2003) e Maisey *et al.* (2004) apresentam dados que mostram os tubarões dentro de um grupo monofilético, enquanto as raias tem origem independente. Esta mesma resolução também foi apresentada, entre as décadas de 70 e 80, por autores que levantaram dados anatômicos, como Compagno (1973 e 1977), que não fez uso da metodologia cladística, e Maisey (1984b).

Shirai (1992a e 1992b) fez um extenso levantamento de dados morfológicos que resultou na hipótese de que Batoidea são tubarões derivados pertencentes ao clado Squalomorpii. O autor cria um clado que, sustentado por dez sinapomorfias, agrupa

Squatiniformes, Pristiophoriformes e Batoidea. Carvalho & Maisey (1996) formalizam este clado como superordem Hypnosqualea, que também inclui o fóssil jurássico *Protospinax*. Carvalho (1996) corrobora esta topologia suportado por sete sinapomorfias, sendo três provenientes da musculatura. Esses trabalhos apresentam diferenças nas relações entre os Squalomorphii basais, mas estão de acordo sobre a posição de Batoidea. Maisey *et al.* (2004) fizeram uma análise combinada dos dados moleculares com os dados morfológicos de Shirai (1992b) (Figura 2), e também chegaram ao clado Hypnosqualea, mas argumentam que caracteres morfológicos e moleculares podem apresentar sinais conflitantes, comprometendo o resultado da hipótese filogenética.

Dentro de Hypnosqualea, o clado Batoidea é o mais diversificado entre os Chondrichthyes, com cerca de 574 espécies (Ebert & Compagno, 2007). Os trabalhos que abordaram as relações entre Chondrichthyes não discutiram as relações entre as ordens de raias. McEachran *et al.* (1996) fizeram uma análise específica sobre Batoidea, utilizando *Squatina* e *Pristiophorus* como grupos-externos, e tiveram como resultado a presença das raias-elétricas da ordem Torpediniformes como grupo-irmão de Pristidae e demais raias. Os monofiletismos das ordens Rhinobatiformes e Rajiformes não foram corroborados e, por exemplo, *Rhinobatos* e *Zapteryx* aparecem compartilhando mais sinapomorfias com Rajidae do que com *Rhina* e *Rhincobathus*, contrariando o que foi apresentado por McEachran & Dunn (1998) e sendo corroborado por McEachran & Aschliman (2004) (Figura 109). A ordem Myliobatiformes, mais amplamente estudada, tem seu monofiletismo em consenso entre os autores (*e.g.* Miyake, 1988; Nishida, 1990; McEachran *et al.*, 1996; Carvalho *et al.*, 2004).

Para o suporte do clado Hypnosqualea, Shirai (1992b) usou quatro caracteres provenientes da musculatura mandibular e hioide, sendo três deles associados a

variações na origem do levator labii superioris. Carvalho (1996) também usa variações do levator labii superioris em sua análise, mas em apenas dois caracteres. Carvalho & Maisey (1996) utilizam cinco caracteres provenientes de variações do levator labii superioris, constrictor hyoideus dorsalis e adductor mandibulae superficialis.

O monofiletismo de Batoidea encontrou suporte nas presenças dos músculos levator rostri, depressor rostri, depressor hyomandibulae, spiracularis (I e II) e levator hyomandibulae. Além disso, Shirai (199b) ainda identificou variações nas inserções do adductor mandibulae superficialis e do constrictor hyoideus dorsalis como exclusivas para o clado. McEachran *et al.* (1996) e McEachran & Aschliman (2004) apresentaram apenas três caracteres provenientes da musculatura mandibular. Entre os estudos de cladogramas mais derivados, McEachran & Martin (1978) não levantaram caracteres para estudar as relações dentro de Rajidae. Miyake (1988) faz comparações entre os músculos de Batoidea ao tentar elucidar as relações entre as espécies de Urolophidae. Nishida (1990) utilizou variações no intermandibularis e no depressor rostri em sua filogenia dos Myliobatidoidei. Lovejoy (1996) e Carvalho *et al.* (2004) notaram variações consistentes no complexo adductor mandibulae, spiracularis e depressor rostri.

5.6.2. Miologia comparada e caracteres para o clado Hypnosqualea.

Dentre as sinapomorfias apresentadas para o clado Hypnosqualea, nenhum dos autores propõe algum caráter proveniente da musculatura maxilar e hioide (Shirai, 1992a, 1992b e 1996; Carvalho, 1996; Carvalho & Maisey, 1996). Shirai (1992b) relata a ocorrência de um depressor labialis em *Squatina* e usa o depressor rostri como sinapomorfia para Batoidea. A análise comparada permite sugerir uma hipótese de homologia entre esses dois músculos. Ambos são músculos hioides que recebem o

nervo VII, tem origem em uma aponeurose medioventral, são derivados de fibras do constrictor hyoideus ventralis, e possuem inserção na região anterior do crânio através de um tendão e uma grande camada de tecido conjuntivo. No caso de *Squatina*, este tendão é curto e está inserido em tecido conjuntivo na região anterior do crânio, próximo às cartilagens labiais. Nas raias, que possuem o arco mandibular ventral e não frontal como *Squatina*, a inserção ocorre ao lado da cápsula nasal.

Outro caráter que pode ser útil para corroborar o clado está relacionado ao constrictor dorsalis. Notou-se que em *Chlamydoselachus*, Hexanchidae, *Echinorhinus* e nos “Squaloides” o constrictor dorsalis, dividido ou não em levator palatoquadrati e spiracularis, tem sua inserção apenas no palatoquadrado. Em *Squatina*, *Pristiophorus* e Batoidea, fibras do spiracularis alcançam a cartilagem hiomandibular.

Carvalho (1996) relata que o constrictor hyoideus dorsalis está inserido exclusivamente na cartilagem hiomandibular em Hypnosqualea. Nos Squalomorphii externos ao grupo, há fibras do constrictor hyoideus dorsalis tanto na cartilagem hiomandibular quanto no arco mandibular. O uso desta variação como caráter foi corroborado com as observações feitas para este estudo.

Os Squatiniformes são caracterizados pela ausência do levator labii superioris. Nas espécies analisadas, o spiracularis tem formato arredondado, mas apresenta projeções na região da curvatura lateral. Este padrão não foi observado em outras espécies.

Apesar dos padrões das fibras do adductor mandibulae em *Pristiophorus* serem similares aos vistos em Batoidea, não foi possível definir a divisão em adductor mandibulae lateralis I e II, conforme proposto por Shirai (1992b) como caráter que sustentasse a relação monofilética entre os dois clados. Um robusto levator labii

superioris, com origem na região lateral da base do rostro é muito similar entre as espécies de *Pristiophorus* e *Pristis* analisadas. Em ambos os gêneros, o adductor mandibulae superficialis está inserido na cartilagem antorbital, diferente do encontrado nas outras espécies, onde a inserção ocorre na região etmoide (na parede posterior da cápsula nasal).

Portanto, o monofiletismo de Hypnosqualea pode ser discutido a partir da presença do músculo depressor rostri (caráter 33), o posicionamento do spiracularis sobre a cartilagem hiomandibular (caráter 22) e a inserção do constrictor hyoideus dorsalis (ou seu derivado, no caso o levator hyomandibulae) apenas na cartilagem hiomandibular (caráter 30). A ausência do levator labii superioris é uma autapomorfia de Squatiniformes (caráter 3). Os Batoidea apresentam como sinapomorfia o adductor mandibulae medialis (caráter 10), uma divisão no spiracularis (caráter 22), presença do levator rostri (caráter 35) e o levator hyomandibulae (caráter 31) bem definido e derivado do constrictor hyoideus dorsalis o depressor hyomandibulae (caráter 34) derivado do constrictor hyoideus ventralis. Alguns desses caracteres sofrem regressões dentro de Batoidea e outros podem aparecer, como resultado de evolução convergente, nos demais elasmobrânquios.

5.6.3. Interrelações em Batoidea e a grande plasticidade do músculo spiracularis.

Poucos caracteres miológicos foram levantados na tentativa de esclarecer as relações dos grandes grupos de Batoidea (McEachran *et al.*, 1996; McEachran & Aschliman, 2004). O mesmo ocorreu em estudos de clados mais derivados (Miyake, 1988; Nishida, 1990; Lovejoy, 1996; Carvalho *et al.*, 2004). Em praticamente todos os

trabalhos, as variações no músculo spiracularis são utilizadas na tentativa de formar grupos monofiléticos.

A origem do músculo spiracularis na região da cápsula ótica é comum a todos os Batoidea, mas sua divisão em duas porções não ocorre em todas as espécies (caráter 22), como nos gêneros *Squatina*, *Pristiophorus*, *Pristis* e *Rhinobatos*. Em *Squatina* o músculo apresenta formato circular com projeções na curvatura distal, mas nenhuma divisão é definida. Em *Pristiophorus* e *Pristis* o músculo se dirige posteriormente, e em *Rhinobatos horkelii* o feixe tem orientação lateral. Nos três casos a inserção ocorre em contato com a cartilagem hiomandibular.

A divisão do spiracularis pode ser vista em *Zapteryx*. Nesta espécie o músculo mais externo, o spiracularis II, está inserido na cartilagem hiomandibular, enquanto o a divisão interna, o spiracularis I, tem fibras direcionadas lateralmente, mas inseridas exclusivamente no palatoquadrado (caráter 24, estado 0). As três famílias de Rajiformes são caracterizadas pela presença de um spiracularis I com fibras direcionadas anteriormente para o palatoquadrado. Na margem lateral do feixe muscular há uma aponeurose que liga o spiracularis I à articulação entre os arcos maxilar e hioide (caráter 24, estado 1). Esta inserção “secundária” provoca uma deformação na região medial do feixe, fazendo com que as fibras tenham um trajeto em “curva” e não com as fibras paralelas até o palatoquadrado. McEachran *et al.* (1996) considera Rajidae uma família única, com duas subfamílias (Rajinae e Arhynchobathinae), diferente do que é proposto por Compagno (2005) (três famílias: Anacanthobatidae, Arhynchobathidae e Rajidae). As dissecções realizadas mostraram que apenas *Anacanthobatis folirostris* e *Cruriraja rugosa* (exemplares de Anacanthobatidae) apresentam o adductor mandibulae medialis dividido em porções anterior e posterior (caráter 10), diferentemente dos outros Rajiformes.

O clado das raias-elétricas, Torpediniformes, também possui dois spiracularis. O padrão do spiracularis II é o mesmo dos outros Batoidea. O spiracularis I tem origem sobre a margem ventral do feixe de fibras do spiracularis II. As fibras tem orientação dorsoventral e a inserção ocorre sobre tecido conjuntivo que cobre dorsalmente o arco mandibular (*Narcine*) ou os músculos hioides (*Tetronarce*) (caráter 24, estado 2). Essas raias também possuem os músculos levator rostri muito robusto e com tendões mais espessos inseridos nas projeções da cartilagem antorbital. Diferente dos outros clados, em Torpediniformes o levator rostri chega a cobrir o levator hyomandibulae e ter contato com o levator palatoquadrati. Em *Tetronarce*, o depressor rostri é longo, seguindo até a altura da cápsula nasal, onde as fibras são substituídas por um curto tendão que efetua a inserção também nas projeções da cartilagem antorbital. A presença do músculo “x” nesta ordem só foi confirmada em *Narcine brasiliensis*, conforme já descrito por Miyake (1992) e Dean & Motta (2004). Em *Tetronarce* só foram identificados o depressor rostri e o depressor hyomandibulae. Miyake *et al.* (1992) descrevem o músculo “x” como um delgado feixe muscular associado à margem posterior da cartilagem mandibular. Este feixe muscular foi identificado, mas é formado por uma dobra do depressor hyomandibulae e não um músculo separado. A presença deste músculo deve ser revisada nas demais famílias da ordem.

As observações confirmaram a ausência do levator rostri, tratada como sinapomorfia para a ordem Myliobatiformes dentro do clado Batoidea (Nishida, 1990; Shirai, 1992b). Em todas as espécies o spiracularis I tem orientação dorsoventral e a inserção ocorre na superfície dorsal da cartilagem mandibular em Urolophidae, Urotrygonidae, *Dasyatis*, *Pteroplatytrygon*, *Myliobatis* e nas raias-de-água doce *Paratrygon* e *Heliotrygon* (caráter 24, estado 3). Em alguns espécimes de *Paratrygon aiereba*, algumas fibras do músculo estão projetadas além da cartilagem mandibular,

chegando aos músculos hioides, mas sem inserção. Como não ocorreu em todos os exemplares analisados, considera-se que isto seja uma variação individual dentro da espécie, ou mesmo que seja resultado do ressecamento das fibras durante o processo de fixação e preservação dos exemplares. E *Himantura gerrardi*, *Himantura imbricata*, *Himantura uarnak*, o músculo está inserido na cartilagem mandibular e no ligamento angular (caráter 24, estado 4).

As variações mais extremas do spiracularis I ocorrem em *Taeniura*, *Himantura schmardae*, *Plesiotrygon* e *Potamotrygon*. Estas variações já foram amplamente discutidas por Lovejoy (1996) e Carvalho *et al.* (2004). Em *Taeniura lymma* o spiracularis I segue de sua origem na cápsula ótica para a região ventral, projetando-se posteriormente às cartilagens mandibulares e sofrendo um desvio para a região medioventral, onde ocorre a inserção em uma aponeurose comum a do antímero (caráter 24, estado 5). Nesta espécie o músculo não está associado a nenhum outro músculo além do antímero e está situado dorsalmente ao coracomandibularis. A dissecação em *Himantura schmardae* mostra o spiracularis I idêntico ao encontrado em *Potamotrygon* e *Plesiotrygon iwamae*. Este músculo segue o mesmo padrão de estender-se posteriormente às cartilagens mandibulares, como em *Taeniura lymma*. A diferença ocorre na inserção, quando as fibras fusionam com as fibras do depressor hyomandibulae e não estão associadas ao antímero ou a alguma estrutura esquelética (caráter 24, estado 6). Lovejoy (1996) faz uma descrição similar para *Himantura pacifica*. Cogitou-se a hipótese (antes da análise de *Himantura schmardae*) de que a extensão ventral do músculo estivesse relacionada à tolerância às baixas salinidades. *Dasyatis colarensis*, que é uma espécie eurihalina, foi analisada e o que se encontrou foi o mesmo padrão das outras *Dasyatis* e de *Pteroplatytrygon*, refutando esta hipótese.

5.7. Miologia comparada como fonte de informações para o entendimento das interações na família Potamotrygonidae e sua posição na ordem Myliobatiformes.

5.7.1. Hipóteses sobre o grupo-irmão de Potamotrygonidae e as relações entre os quatro gêneros.

Descrita por Garman (1877), a família Potamotrygonidae agrupa os gêneros *Paratrygon*, *Heliotrygon*, *Plesiotrygon* e *Potamotrygon* (Carvalho *et al.*, 2003; Carvalho & Lovejoy, 2011) todos restritos a ambientes de água doce na América do Sul. Apenas *Paratrygon* é monoespecífica (Carvalho *et al.*, 2003), enquanto *Heliotrygon* e *Plesiotrygon* tem duas espécies (Carvalho & Lovejoy, 2011; Carvalho & Ragno, 2011) e *Potamotrygon*, a mais diversa, em torno de 22 espécies válidas (Carvalho *et al.*, 2003; Rosa *et al.*, 2008; Carvalho *et al.*, 2011).

O monofiletismo da família é sustentado pela presença de um longo processo mediano pré-pélvico (Garman, 1877 e 1913; Bigelow & Schroeder, 1953, Rosa *et al.*, 1987; Carvalho *et al.*, 2004), excreção de ureia e ausência de glândula retal (Rosa *et al.*, 1987; Carvalho *et al.*, 2004). Ainda existe uma discussão sobre o posicionamento da família na ordem Myliobatiformes. Brooks *et al.* (1981), baseados no estudo de parasitas comuns a raias de água doce e marinhas, assumiram o gênero *Urobatis* como grupo-irmão de Potamotrygonidae. Rosa (1985) foi o primeiro a levantar dados morfológicos para tentar elucidar a questão e, sustentado pela presença de cartilagens radiais suportando a nadadeira caudal, propôs o clado formado por *Hexatrygon*, Urolophidae e Potamotrygonidae. Miyake (1988) discorda desta hipótese e, baseado na presença da cartilagem angular e em uma projeção do spiracularis, sugere que as raias de água doce sejam próximas do gênero *Taeniura* e de *Dasyatis brevicaudata*. Lovejoy (1996) revê essas análises e propõe uma hipótese mais parcimoniosa, aceitando

Himantura pacifica e *Himantura schmardae* como grupo-irmão de Potamotrygonidae, e tendo o gênero *Taeniura* na base deste clado. Entre os caracteres que suportam esta hipótese, ressalta-se a presença de uma extensão ventral do músculo spiracularis, que se situa dorsalmente ao músculo coracomandibularis em *Taeniura* e ventralmente nas outras espécies desta linhagem. McEachran *et al.* (1996) seguem a proposta de Lovejoy (1996) e colocam *Taeniura* e as duas espécies de *Himantura* dentro da família Potamotrygonidae. Marques (2000) concorda com a relação entre as duas espécies de *Himantura* e Potamotrygonidae, mas não encontrou dados moleculares que suportem a proximidade com *Taeniura*. Em sua análise, *Taeniura* compõe, ao lado de *Dasyatis kuhlii*, *Dasyatis longus* e Urotrygonidae, um clado que aparece como grupo-irmão ao formado por *Himantura* e Potamotrygonidae. McEachran & Aschliman (2004) tiveram uma amostragem menor entre as raia de água doce, mas também chegaram a um clado formado por *Himantura schmardae* e *Potamotrygon magdalenae*. Carvalho *et al.* (2004) concordam com a separação de *Himantura pacifica* e *Himantura schmardae* das outras espécies do gênero, mas não sustentam sua relação com Potamotrygonidae. Baseado em caracteres provenientes das variações encontradas na linha lateral, Potamotrygonidae está situada como grupo-irmão do clado formado por Dasyatidae, Gymnuridae, Myliobatidae, Rhinopteridae e Mobulidae. As outras famílias relacionadas às raia de água doce também sofrem modificações com a nova topologia. Urotrygonidae aparece basalmente a estes dois clados e ao gênero fóssil *Heliobatis*, enquanto *Hexatrygon* é o representando mais basal dentro de Myliobatiformes.

As relações entre os gêneros da família Potamotrygonidae começaram a ser discutidas quando Rosa *et al.* (1987) descreveram o gênero *Plesiotrygon* e o consideraram o mais basal na família. Os caracteres que suportam a relação entre *Paratrygon* e *Potamotrygon* apontadas por Rosa (1985) e Rosa *et al.* (1987) foram

consideradas problemáticas (Lovejoy, 1996) e novas propostas, unindo *Plesiotrygon* a *Potamotrygon*, foram lançadas por Lovejoy (1996 e 1997), Lovejoy *et al.* (1998) e Carvalho *et al.* (2004). Para sustentar essas ideias, apenas Lovejoy (1996) e Carvalho *et al.* (2004) fizeram uso de informações adquiridas a partir da descrição e comparação de músculos dos arcos maxilar e hioide.

O único gênero com mais de duas espécies tem apenas dois trabalhos visando às relações entre as espécies. Em ambos, o gênero *Plesiotrygon* aparece entre as espécies de *Potamotrygon*, formando grupo-irmão com *Potamotrygon orbignyi* (Lovejoy *et al.*, 1998) ou com *Potamotrygon* sp. “Rio Negro” (Marques, 2000). A ocorrência de *Potamotrygon yepezi* como espécie basal a este clado é constante nos dois trabalhos. A outra comparação possível entre esses dois trabalhos é sobre a posição de *Potamotrygon motoro*, ora associada à *Potamotrygon castexi* (= *Potamotrygon falkneri*, segundo Silva & Carvalho, 2011), ora presente em uma tricotomia com *Potamotrygon henlei* e *Potamotrygon orbignyi* (Marques, 2000). Carvalho & Ragno (2011) corroboram a monofilia do gênero *Potamotrygon* a partir de caracteres esqueléticos e da linha lateral.

5.7.2. Anatomia comparada e inferências filogenéticas.

Miyake (1988), Nishida (1990), Lovejoy (1996), McEachran *et al.* (1996) e Carvalho *et al.* (2004) abordaram musculatura dos arcos mandibular e hioide em seus estudos que envolveram raias de água doce, mas abordaram diferentes espécies de Myliobatiformes para comparações. Variações no levator labii superioris, adductor mandibulae, spiracularis, depressor rostri, depressor mandibulae são usadas para comparações dentro da ordem e aceitas como caracteres para o estudo filogenético.

O levator labii superioris tem origem na parede posterior da cápsula nasal em todas as espécies de Potamotrygonidae, *Urotrygon microphthalmum* e Myliobatidae,

confirmando o que foi descrito por Nishida (1990). Em Urolophidae, “Dasyatidae”, *Himantura schmardae* a origem ocorre na parede orbital. A inserção deste músculo ocorre na cartilagem mandibular através de um tendão que atravessa o adductor mandibulae lateralis I. A presença do tendão e sua inserção na cartilagem mandibular através do adductor mandibulae lateralis I são constantes em todos os Myliobatiformes, apesar do comprimento do tendão variar entre as espécies. Nishida (1990) descreve que em *Hexatrygon* o levator labii superioris não está associado ao adductor mandibulae lateralis I, utilizando esta informação como caráter para agrupar todos os outros Myliobatiformes.

Paratrygon aiereba e *Heliotrygon rosai* apresentam o adductor mandibulae lateralis I com divisões longitudinais superficiais. Em todas as outras espécies, o músculo tem as fibras bem associadas, dando um aspecto uniforme à massa muscular. Em Myliobatidae, o músculo projeta-se medialmente e insere no próprio antímero.

O adductor mandibulae lateralis II apresenta variações no tamanho. Em *Potamotrygon orbignyi*, *Potamotrygon humerosa* e *Potamotrygon schroederi*, o músculo é reduzido, não envolvendo a cartilagem angular e não alcançando o propterígio, da mesma forma que em *Urotrygon microphthalmum*, *Trygonoptera paucimaculatus* e *Taeniura lymma*. Consequentemente, o adductor mandibulae superficialis, que deriva das fibras do adductor mandibulae lateralis II, só alcança a cápsula nasal através de um tendão. Nas outras espécies o músculo é mais robusto, cobrindo a cartilagem angular e a superfície dorsal do propterígio. *Paratrygon aiereba* e *Heliotrygon rosai* apresentam o adductor mandibulae superficialis inserido em toda a região entre a cápsula nasal e o processo pé-orbital. Nas outras espécies de *Potamotrygon* e em *Plesiotrygon iwamae*, a inserção ocorre próxima ao processo pré-orbital.

Em *Potamotrygon motoro*, *Potamotrygon leopoldi*, *Potamotrygon* sp. (Rio Tapajós), *Urotrygon microphthalmum* e Urolophidae, uma porção anterior do adductor mandibulae lateralis II está destacada e suas fibras seguem lateralmente para a inserção entre a cartilagem antorbital e o propterígio. *Plesiotrygon iwamae* é a única espécie a apresentar um tendão que liga o adductor mandibulae lateralis II ao constrictor hyoideus ventralis.

A origem do constrictor dorsalis é comum em todos os Myliobatiformes, mas os pontos de inserção dos seus derivados, o levator palatoquadrati e o spiracularis internus, variam. Nas espécies analisadas do gênero *Potamotrygon*, em *Plesiotrygon iwamae*, espécies Indo-Pacíficas de *Himantura* e em *Taeniura*, os antímeros do levator palatoquadrati se encontram sobre o palatoquadrado. Infelizmente, esta informação não pode ser avaliada em todas as espécies disponíveis.

A inserção do spiracularis internus, conforme alertado por Miyake (1988), é bastante informativa. Em todas as espécies de *Potamotrygon* estudadas, em *Plesiotrygon iwamae* e *Himantura schmardae*, o músculo está projetado ventralmente, passando atrás da cartilagem mandibular e chegando a face dorsal do depressor hyomandibulae onde ocorre uma fusão entre as fibras. Esta projeção ocorre também em *Taeniura lymma*, mas, sem que as fibras se misturem aos outros músculos, o feixe segue para a região ventromedial, sobre o coracomandibularis, e está inserido no próprio antímero. *Paratrygon aiereba*, *Heliotrygon rosai*, *Urotrygon microphthalmum*, as duas espécies de Urolophidae, *Himantura gerrardi*, *Himantura imbricata*, *Himantura uarnak* tem a inserção na cartilagem mandibular. Nas espécies do gênero *Dasyatis* e *Pteroplatytrygon*, o músculo está inserido na articulação do arco mandibular, e em Myliobatidae o feixe muscular está inserido no palatoquadrado.

As observações feitas sobre o spiracularis estão em discordância com a relação entre Dasyatidae e Potamotrygonidae sugerida por Miyake (1988). Em contrapartida, o que foi visto corrobora, de maneira geral, o que foi descrito por Lovejoy (1996). A única diferença está relacionada à fusão das fibras do spiracularis internus ao depressor hyomandibulae, até agora não registrada em nenhum trabalho. Kesteven (1943) alega ter visto uma projeção ventral do spiracularis internus em *Dasyatis brevicaudatus*, sugerindo que outras espécies do gênero fossem analisadas. As dissecções feitas em *Dasyatis colarensis*, *Dasyatis guttata*, *Dasyatis marianae* e *Pteroplatytrygon violacea* mostraram o músculo inserido na cartilagem mandibular, concordando com Lovejoy (1996), que analisou *Dasyatis longus*, *Dasyatis brevis*, *Dasyatis sabina* e *Dasyatis say*. A presença da extensão do spiracularis em *Dasyatis colarensis*, que tolera baixas concentrações salinas, poderia sugerir alguma hipótese de convergência adaptativa para o tipo de ambiente de água doce, o que não ocorreu.

Com exceção das divisões longitudinais no adductor mandibulae lateralis I em *Paratrygon aiereba* e *Heliotrygon rosai* e do ligamento entre o adductor mandibulae lateralis II e o constrictor hyoideus ventralis em *Plesiotrygon iwamae*, nenhuma outra variação é exclusiva de espécies de Potamotrygonidae. Portanto, as variações aqui descritas devem ser testadas como caracteres filogenéticos em uma matriz que contenha caracteres provenientes de outras fontes. Assim será possível avaliar se essas variações realmente são caracteres homólogos ou homoplásticos.

As análises das relações entre espécies de *Potamotrygon* feitas anteriormente mostram que *Plesiotrygon* pode ter mais semelhanças com algumas espécies de *Potamotrygon* do que com outras (Lovejoy, *et al.*, 1998; Marques, 2000; Toffoli *et al.*, 2008; Carvalho & Ragno, 2011). Em ambos os trabalhos, independente do grupo-irmão de *Plesiotrygon*, *Potamotrygon yepezi* sempre é o clado basal. Infelizmente esta espécie

não pode ser analisada para comparação. Mas não foram encontradas sinapomorfias que sustentem *Plesiotrygon iwamae* como grupo-irmão de *Potamotrygon orbignyi* (Lovejoy *et al.*, 1998) ou *Potamotrygon* sp. “Rio Negro” (Marques, 2000).

A partir as variações observadas durante as dissecções de espécies de Potamotrygonidae, é possível discutir o clado formado por *Paratrygon* e *Heliotrygon* baseadp na inserção do spiracularis na cartilagem mandibular (caráter 24) e nas divisões longitudinais no adductor mandibulae lateralis I (caráter 13). Entre *Potamotrygon* e *Plesiotrygon* a expansão do spiracularis é um caráter consistente e já analisado em trabalhos anteriores (Lovejoy, 1996; Carvalho *et al.*, 2004) (caráter 24). *Plesiotrygon* apresenta um caráter autapomórfico (ligamento entre adductor mandibulae e constrictor hyoideus ventralis) (caráter 16). A variação do tamanho do adductor mandibulae lateralis II (caráter 14) e a presença de uma projeção inserida entre a cartilagem antorbital e o propterígio (caráter 15) podem auxiliar a elucidar questões sobre as relações internas no gênero *Potamotrygon*.

5.8. Miologia comparada de Holocephali e sua influência na elucidação das relações com os Elasmobranchii.

5.8.1. Propostas de interrelações em Holocephali.

O monofiletismo entre Holocephali e Elasmobranchii é tema de grandes discussões encontradas na bibliografia. Dean (1906) acreditava que as quimeras tinham a mesma origem que os tubarões e raias, ou mesmo terem derivado a partir de uma linhagem de Heterodontiformes do Paleozoico. Jarvik (1960, 1980) sugeriu que os Chondrichthyes não formavam um clado monofilético e que os grupos atuais surgiram independentemente de linhagens de Placoderma. As quimeras também foram classificadas como placodermes por Stensiö (1925, 1963; 1969-1971) e Patterson

(1965), que relaciona o grupo aos Arthrodira. Maisey (1984a), ancorado na metodologia cladística, defende o monofiletismo da classe baseado em quatro caracteres relacionados ao esqueleto, dentículos dérmicos e dentição. Ao considerar apenas as espécies atuais, Maisey (1984a) ainda registra dois caracteres do esqueleto apendicular e um caráter proveniente de tecido mole, impossível de se avaliar em espécies fósseis e, potencialmente, uma sinapomorfia para todo o clado (metamerização do paragânglio suprarrenal).

A hipótese de Maisey (1984a) deixa clara a presença de linhagens de espécies fósseis intermediárias aos Holocephali e Elasmobranchii (Figura 110). Janvier (1996) compilou informações provenientes da bibliografia em duas hipóteses de interrelações em Chondrichthyes e em uma para interrelações em Holocephali (Figura 111), empregando bradiodontes do Devoniano Superior como grupo basal às espécies atuais. Lund & Grogan (1997), baseados na morfologia do neurocrânio, criam a subclasse Euchondrocephali para abrigar Holocephali e outras espécies fósseis que foram dominantes no Paleozoico, como o *Deeberius ellefseni* (Grogan & Lund, 2000) (Figura 112). Maisey (2008) corrobora o clado Euchondrocephali, baseado na perda da articulação pós-orbital lateral à comissura do neurocrânio. Pradel *et al.* (2011) fizeram uma nova análise que teve como resultado o suporte o clado formado Neoselachii e Holocephali como grupo-irmão do clado composto por espécies paleozoicas.

Dentre os Holocephali atuais, 34 espécies (Didier, 1995 e 2004; Luchetti *et al.*, 2011) estão divididas em 3 famílias (Garman, 1904): Callorhynchidae, Rhinochimaeridae e Chimaeridae. Garman (1911) fez a primeira revisão do grupo, ainda sob o nome Chismopnea, e apresentou uma chave de identificação para as espécies até então conhecidas. Após isto, somente Didier (1995) focou exclusivamente nas interrelações entre os grupos atuais, concluindo que Callorhynchidae é a família

mais basal. A análise proposta por Didier (1995) contou com 54 caracteres, sendo que alguns (os que sustentam o monofiletismo das três famílias atuais) foram levantados por Maisey (1986).

Apesar de Didier (1995) descrever e ilustrar a musculatura dos arcos mandibular e hioide das quimeras, apenas um caráter foi utilizado. A origem do levator hyoideus, ventralmente à crista suborbital e anteriormente à cápsula ótica, pode ser considerada uma sinapomorfia para Holocephali se realmente estiver associada ao estilo de suspensão mandibular. Como esta informação não pode ser testada em espécies fósseis, o caráter sustenta apenas as três famílias atuais.

5.8.2. Caracteres miológicos filogeneticamente relevantes em Holocephali

Referências bibliográficas sobre miologia em Holocephali são escassas. Luther (1909b) descreveu os músculos de *Chimaera monstrosa* e *Callorhynchus callorhynchus* e Huber *et al.* (2011) apresentaram uma breve descrição em *Hydrolagus colliei*. Somente Didier (1995) teve acesso a uma amostragem maior para dissecção e buscou na miologia uma fonte de caracteres filogenéticos. O presente estudo teve seis espécies de Holocephali pertencentes às três famílias atuais disponíveis para dissecção. O baixo número de referências para comparação e o baixo número de espécimes disponibilizados impediram uma maior compreensão das variações encontradas, tornando arriscado fazer inferências filogenéticas dentro do grupo. Mesmo assim, nota-se que Callorhynchidae possui algumas características que podem separá-la do clado Rhinochimaeridae e Chimaeridae. Semelhanças morfológicas entre os músculos dos arcos maxilar e hioide de Holocephali e Elasmobranchii foram descritas e hipóteses de homologia discutidas.

Considera-se que conjunto de músculos relacionados às cartilagens labiais (composto pelos labialis anterior, levator anguli oris anterior e posterior) seja exclusivo de Holocephali, já que não foi encontrado entre os Elasmobranchii. O músculo labialis anterior liga a cartilagem maxilar superior à cartilagem pré-labial. Em Chimaeridae, o feixe muscular é mais longo anteriormente, chegando à cartilagem rostral. Didier (1995) também relata o maior comprimento deste músculo, apesar de não descrever o contato com a cartilagem rostral.

Apenas Callorhynchidae apresenta os levator anguli oris anterior pars bem definido. Em Chimaeridae e Rhinochimaeridae não foi possível identificar esta divisão e em Rhinochimaeridae foi notado que apesar da origem comum, o músculo apresenta uma separação na região da inserção na cartilagem maxilar superior, resultando em porções anterior e posterior.

O adductor mandibulae apresenta divisões transversais em Holocephali como visto em Heterodontiformes e Orectolobiformes. Os três grupos apresentam a abertura oral reduzida e hábitos predominantemente durofágicos, e esta morfologia similar pode ser tratada como resultante de evolução convergente. Callorhynchidae apresenta apenas duas porções do adductor mandibulae, enquanto as outras duas famílias tem a porção anterior claramente dividida em duas partes.

As subdivisões do constrictor operculi dorsalis (o levator hyoideus e o interhyoideus) dos Holocephali apresentam diferenças topológicas em relação ao levator hyomandibulae e ao interhyoideus dos Elasmobranchii, e uma proposta de homologia seria precipitada. Em contrapartida, o constrictor operculi dorsalis e ventralis apresentam topologia e inervação similar aos constrictor hyoideus em Elasmobranchii. Ambos cobrem a região anterior do primeiro arco branquial, em tubarões e raia o

músculo termina na primeira abertura branquial, mas em quimeras ele se estende até a abertura opercular. Portanto, testar a homologia desses dois músculos seria importante para, posteriormente, entender a diferenciação dos músculos hioides.

Uma projeção anterior do constrictor operculi ventralis ocorre nas três famílias (exceto em *Hydrolagus colliei*). Didier (1995), apesar de ilustrar este músculo em Rhinochimaeridae, não dá maiores informações, deixando apenas como uma projeção, sem identificação, do constrictor hyoideus ventralis. A origem e a inserção coincidem com o depressor rostri de Hypnosqualea (Squatiniformes, Pristiophoriformes e Batoidea).

A partir das observações realizadas, pode-se dizer que o conjunto de músculos relacionados às cartilagens labiais é uma sinapomorfia dos atuais Holocephali (caráter 1). A presença de um levator anguli oris pars rostralis (caráter 2) e um prolongamento do constrictor operculi dorsalis sobre a crista suborbital (caráter 29) talvez sejam sinapomorfias da família Callorhynchidae. *Hydrolagus colliei* é a única espécie a não apresentar uma projeção anterior do constrictor operculi ventralis (caráter 36). Mais espécies e mais exemplares desta subclasse devem ser analisados para avaliar a consistência das outras variações descritas.

6. Resumo

Miologia comparada dos arcos maxilar e hióide em Chondrichthyes e sua relevância nas hipóteses filogenéticas das espécies viventes.

A classe Chondrichthyes compreende cerca de 1100 espécies divididas em duas subordens, Holocephali (quimeras) e Elasmobranchii (tubarões e raias). O monofiletismo da classe é sustentado pela calcificação prismática do esqueleto, presença de cláster pélvico, substituição periódica das fileiras dentárias. Porém, as interrelações em Elasmobranchii não estão claras. Duas hipóteses estão em discussão atualmente. A primeira delas, baseada em dados morfológicos, apresenta dois grandes grupos de tubarões, Galeomorphii e Squalomorphii, sendo que as raias (Batoidea) aparecem como espécies derivadas no segundo grupo. A segunda hipótese, baseada em dados moleculares, sugere que Galeomorphii e Squalomorphii forme um clado monofilético e que seja grupo-irmão de Batoidea. Portanto, a dúvida sobre o monofiletismo dos tubarões ainda persiste. Para tentar elucidar esta questão, este trabalho abordou a anatomia comparada dos músculos dos arcos maxilar e hióide de 98 espécies, pertencentes a 37 famílias, de tubarões, raias e quimeras. A musculatura de todas as espécies foi descrita, servindo de base para comparações entre as famílias. No total 35 caracteres são propostos, a partir de informações revisadas da bibliografia e das muitas observações, e devem ser testados em uma matriz de dados já existente. Os caracteres foram discutidos de acordo com questões filogenéticas dentro da subclasse Elasmobranchii, abordando problemas como a relação entre Orectolobiformes e Heterodontiformes, a relação entre *Chlamydoselachus* e Hexanchidae, o monofiletismo em Squaliformes, as discussões sobre o grupo Hypnosqualea e as relações entre Potamotrygonidae e as demais raias.

7. Abstract

Comparative myology of the mandibular and hyoid arches in Chondrichthyes and its relevance for phylogenetic hypotheses of living species.

The class Chondrichthyes comprises about 1110 species in two subclasses, Holocephali (chimaeras) and Elasmobranchii (sharks and rays). The monophyly of this class is supported by prismatic calcification of the skeleton, presence of pelvic claspers, substitution of teeth in dental rows. However, interrelationships within Elasmobranchii are not clear, with two principal hypotheses discussed. The first one, based on morphological data, presents two groups of sharks, Galeomorphii and Squalomorphii, and rays (Batoidea) are considered to have derived within the second group. The second hypotheses, based on molecular data, suggest Galeomorphii and Squalomorphii as a monophyletic clade, sister-group to Batoidea. Therefore, the question about the monophyly of sharks persists. To try to elucidate this issue, the present work examined the comparative anatomy of muscles of jaws and hyoid arches of 97 species, belonging to 37 families of sharks, rays and chimaeras. The musculature of all species was described, serving as a basis for comparisons among the families. A summary of 35 myological characters are proposed, based on information acquired from the literature and on personal observations, and should be tested in the context of a character matrix analyzed in a phylogenetic parsimony analysis. The characters described were discussed addressing the main phylogenetic questions within the subclass Elasmobranchii, regarding, for example, the relationship between Heterodontiformes and Orectolobiformes, the relationship between *Chlamydoselachus* and Hexanchidae, the monophyly of Squaliformes, the monophyly of Hypnosqualea, and the intrarelationships of potamotrygonid stingrays.

8. Bibliografia

- Allis, E.P. 1923. The cranial anatomy of *Chlamydoselachus anguineus*. Acta. Zool. 4: 123-221.
- Amorim, D.S. 2002. Fundamentos de sistemática filogenética. Holos Editora, Ribeirão Preto. 153 pp.
- Bigelow, H.B. & W.C. Schroeder. 1948. Sharks. IN: Fishes of the Western North Atlantic, Vol. I. Memoir Sears For Marine Research: 55-546 pp.
- Bigelow, H.B. & W.C. Schroeder. 1953. Sawfishes, guitarfishes, skates and rays. In: Fishes of the Western North Atlantic, Vol. II. Memoir Sears For Marine Research: 1-514 pp.
- Bigelow, H.B. & W.C. Schroeder. 1957. A study of the sharks of the suborder Squaloidea. Bull. Mus. Com. Zool. 117: 1-150.
- Bonaparte, C.L. 1836 Ichonographica della fauna italic. III.
- Brooks, D.R.; Mayes, M.A. & T.B. Thorson. 1981. Systematic review of cestodes infecting freshwater stingrays (Chondrichthyes: Potamotrygonidae) including four new species from Venezuela. Proc. Helminthol. Soc. Wash. 48: 43-64.
- Carvalho, M.R. de. 1996. Higher-level elasmobranch phylogeny, basal squalians, and paraphyly. IN: Stiassny, M. L. J.; Parenti, L. R.; Johnson, G. D. (Eds.), Interrelationships of fishes. Academic Press, San Diego, pp 35-62.
- Carvalho, M.R. de & Maisey, J.G. 1996. Phylogenetic relationships of the Late Jurassic shark *Protospinax* WOODWARD 1919 (Chondrichthyes: Elasmobranchii). IN: Arratia, G.; Viohl, G. (eds), Mesozoic Fishes: Systematics and Paleoecology. Verlag Dr Fridrich Pfeil, Munich, pp 9-46.
- Carvalho, M.R. de; Maisey, J.G. & Grande, L. 2004. Freshwater stingrays of the Green River Formation of Wyoming (Early Eocene), with the description of a new genus and

- species and an analysis of its phylogenetic relationships (Chondrichthyes: Myliobatiformes). *Bulletin of the American Museum of natural History*, 284:1-136.
- Carvalho, M.R. de & M.P. Ragno. 2011. Na unusual, dwarf new species of Neotropical freshwater stingray, *Plesiotrygon nana* sp. nov., from Uppr and Mid Amazon Basin: the second species of *Plesiotrygon* (Chondrichthyes: Potamotrygonidae). *Papéis avulsos de Zoologia*, 51(7): 101-138.
- Carvalho, M.R. de & N.R. Lovejoy. 2011. Morphology and phylogenetic relationships of a remarkable new genus and two new species of Neotropical freshwater stingrays from the Amazon basin (Chondrichthyes: Potamotrygonidae). *Zootaxa* 2776: 13–48.
- Casas, A.L.S. Intelizano, W.; Castro, M.F.S. & A.N.B. Mariana. 2005. Nerves of the mandibular musculature of the sand tiger *Carcharias taurus* (Rafinesque, 1810) (Chondrichthyes: Odontaspidae). In. *J. Morphol.* 23(4): 387-392.
- Compagno, L.J.V. 1973. Interrelationships of living elasmobranchs. *Zool. J. Linn. Soc.* 53: 15-61.
- Compagno, L.J.V. 1977. Phyletic relationships of living sharks and rays. *Am. Zool.* 17: 303-322.
- Compagno, L.J.V. 1988. *Sharks of the order Carcharhiniformes*. The Blackburn Press, New Jersey. 486 p.
- Compagno, L.J.V. 1990a. Alternative life-history styles of cartilaginous fishes in time and space. *Environmental Biology of Fishes* 28 : 3 3-75.
- Compagno, L.J.V. 1990b. Relationships of the Megamouth Shark, *Megachasma pelagios* (Lamniformes: Megachasmidae), with Comments on Its Feeding Habits. IN: Pratt Jr., H.L.; Guber, S.H. & T. Taniuchi. *Elasmobranchs as living resources: Advances in Biology, Ecology, Systematics, and the Status of The Fisheries*. NOAA Tech.

Rep.NMFS. 90: 357-379.

Compagno, L.J.V. 1999. Systematics and body forms. pp: 1-42. In: Hamlett, W. C. (ed.):

Sharks, skates and rays, the biology of elasmobranch fishes. The John Hopkins University Press. Baltimore, Maryland.

Compagno, J.L.V. 2005. Checklist of living chondrichthyes. In: Hamlett, W. C. (Ed.).

Reproductive biology and phylogeny of chondrichthyes: sharks, batoids, and chimaeras. New

Hampshire: Science Publishers, 2005. p. 501-548.

Compagno, J.L.V., Dando, M. & S. Fowler, 2005. Sharks of the World. Princeton

University Press. 480pp.

Daniel, J.F. 1934. The Elasmobranch Fishes. University of California Press, Berkeley.

332p.

Datovo, A. & F.A. Bockmann. 2010. Dorsolateral head muscles of the catfish families

Nematogenyidae and Trichomycteridae (Siluriformes: Loricarioidei): comparative anatomy and phylogenetic analysis. Neotropical Ichthyology, 8(2): 193-246.

Dean, B. 1906. Chimaeroid fishes and their development. Washington, D.C.: Carnegie

Inst. Washington Publ. 32: 156 pp.

Dean, M.N. & P.J. Motta. 2004. Anatomy and functional morphology of the feeding

apparatus of the lesser electric ray, *Narcine brasiliensis* (Elasmobranchii: Batoidea).

Journal of Morphology, 262: 462-483.

Denison, R.H. 1937. Anatomy of the Head and Pelvic Fin of the Whale Shark, *Rhineodon*.

Bulletin of the American Museum of Natural History, 73(5): 477-515.

Didier, D.A. 1995. Philogenetic systematics of extant Chimaeroid Fishes (Holocephali,

Chimaeroidei). American Museum Novitates. American Museum of Natural History.

86 pp.

- Dingerkus, G. & Uhler, L. D. 1977. Enzyme clearing of alcian blue stained whole small vertebrates for demonstration of cartilage. *Stain Technology* 52(4): 229-232.
- Douady, C.J.; Dosay, M.; Shivji, M.S.; Stanhope, M.J. 2003. Molecular phylogenetic evidence refuting the hypothesis of Batoidea (rays and skates) as derived sharks. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 26: 215-221.
- Duméril, A.M. 1865. *Hist. Nat. Des Poissons*. Paris. 2 vols.
- Dunn, K.A. & J.F. Morrissey. 1995. Molecular Phylogeny of Elasmobranchs. *Copeia*, 3:526-531.
- Ebert, D.A. & L.J.V. Compagno. 2007. Biodiversity and systematics of skates (Chondrichthyes: Rajiformes: Rajoidei). *Environ. Biol. Fish.* 80: 111-124.
- Ebert, D.A. & L.J.V. Compagno. 2009. *Chlamydoselachus africana*, a new species of frilled shark from southern Africa (Chondrichthyes, Hexanchiformes, Chlamydoselachidae). *Zootaxa* 2173: 1–18.
- Edgeworth, F.H. 1911. On the morphology of the cranial muscles in some vertebrates. Pp: 167-316.
- Edgeworth, F.H. 1935. The cranial muscles of vertebrates. Cambridge University Press, Cambridge;
- Farris, J.S. 1983. The logical basis of phylogenetic analysis. In: Platnick, N.I. V.A. Funk (Eds.). *Advances in cladistics*. Pp. 7-36.
- Frazzetta, T.H. & Prange, C.D., 1987. Movements of cephalic components during feeding in some requiem sharks (CARCHARHINIFORMES: CARCHARHINIDAE). *Copeia*, 4: 979-993.
- Gardiner, B.G. 1984. The relationships of the palaeoniscid fishes, a review based on new species of *Mimia* and *Moythomasia* from the Upper Devonian of Western Australia. *Bull. Brit. Mus. Nat. His., Geol.* 37: 173-427.

- Garman, S. 1877. On the pelvis and external sexual organs of selachiens, with special reference to the new genera *Potamotrygon* and *Disceus*. Proc. Bost. Soc. Nat. Hist. 19: 197-215.
- Garman, S. 1904. The chimaeroids specially *Rhinochimaera* and its allies. Bull. Mus. Comp. Zool. 41: 243-271.
- Garman, S. 1911. The Chismopnea (chimaeroids). Mem. Mus. Comp. Zool. 40: 79-101.
- Garman, S. 1913. The Plagiostomia. Mem. Mus. Comp. Zool. 36: 1-515, pranchas 1-75.
- Gegenbaur, C. 1865. Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere, Part 2. Engelmann, Leipzig.
- Gilbert, S.G. 1986. Pictorial anatomy of the dogfish. University of Washington Press. Seattle and London. 59p.
- Gill, T.N. 1893. Families and subfamilies of fishes. Mem. Nat. Acad. Sci. Wash., VI.
- González-Isáis, M. & H.M.M. Domínguez. 2004. Comparative anatomy of the superfamily Myliobatoidea (Chondrichthyes) with some comments on Phylogeny. Journal of Morphology, 262: 517-535.
- Goodrich, E.S. 1909. Cyclostomes and Fishes. Lankester's Treatise on Zoology, IX.
- Goto, T. 2001. Comparative anatomy, phylogeny and cladistic classification of the Order Orectolobiformes (Chondrichthyes, Elasmobranchii). Memoirs of the Graduate School Of Fisheries Sciences, Hokkaido University, 48(1):1-100.
- Gregory, W.K. 1904. The relations of the anterior visceral arches to the chondrocranium. Biol. Bull. Woods Hole, 7: 55-66.
- Grogan, E.D. & R. Lund. 2000. *Deeberius ellefseni* (Fam. nov. , Spec. nov.), na autodiastylic chondrichthyan from the Mississipi Bear Gulch Limestone of Montana (USA), the relationships of Chondrichthyes, and comments on gnathostome evolution. J. Morph, 243: 219-245.

- Grogan, E.D. & R. Lund. 2004. The origin and relationships of early Chondrichthyes. IN: Carrier, J.C.; Musick, J.A. & Heithaus, R. Biology of sharks and their relatives. CRC Press: 3 – 32.
- Hasse, C. 1879. Das Natürliche System der Elasmobranchier. Jena.
- Hennig, W. 1966. Phylogenetics Systematics. University of Illinois Press, Urbana.
- Holmgreen, N. 1942. Studies on the head in fishes. 3. The phylogeny of elasmobranch fishes. Acta Zool., Stockh., 23: 129-261.
- Huber, D.R.; Eason, T.G.; Hueter, R.E. & P.J. Motta. 2005. Analysis of bite force and mechanical design of the feeding mechanism of the durophagous horn shark *Heterodontus francisci*. The Journal of Experimental Biology, 208: 3553-3571.
- Huber, D.R.; Soares, M.C. & M.R. de Carvalho. 2011. Cartilaginous Fishes Cranial Muscles. In: Farrell A.P., (ed.), Encyclopedia of Fish Physiology: From Genome to Environment, volume 1, pp. 449–462. San Diego: Academic Press.
- Hussakof L. & W.L. Bryant. 1918. Catalog of the fossil fishes in the Museum of the Buffalo Society of Natural Sciences. Bulletin of the Buffalo Society of Natural Sciences XII: 127-140.
- Huxley, T.H. 1876. Contributions to morphology. Ichthyopsida. N°1. On *Ceratodus forsteri*, with observations on the classification of fishes. Proc. Zool. Soc. London, 1876: 24-59.
- Jaekel O. 1909 Ueber die Beurteilung der paarigen Extremitäten. Sber. preuss. Akad. Wiss.1:07-724
- Janvier, P. 1996. Early Vertebrates. Oxford Science Publications. 393 p.
- Jarvik, E. 1960. Théories de l'évolution des vertébrés reconsidérées à la lumière des récentes découvertes sur les vertébrés inférieurs. Masson, Paris.
- Jarvik, E. 1977. The systematic position of acanthodian fishes. IN: S.M. Andrews.

- Problems in vertebrate evolution. Academic Press. Vol. 4: 199-225.
- Jarvik, E. 1980. Basic Structure and Evolution of Vertebrates. Vol. 1. p. 575. Academic Press.
- Kesteven, H.L. 1943. The evolution of the skull and cephalic muscle. A comparative study of their development and adult morphology. Part I. The fishes. The Australian Museum, Sydney, Memoir VIII: 63p.
- Lauder, G.V. 1980. On the evolution of the jaw adductor musculature in primitive gnathostome fishes. *Breviora*, 460: 1-10.
- Liem, K.F. & Summers, A.P. 1999. Muscular system. Gross anatomy and functional morphology of muscles. In: Hamlett, W.C., Sharks, skates and rays. The biology of elasmobranch fishes. The Johns Hopkins University Press, Baltimore: 93-114.
- Lima, M.C.; Gomes, U.L.; Souza-Lima, W. & C. Paragó. 1997. Estudo anatômico comparativo da região cefálica pré-branquial de *Sphyrna lewini* (Griffith & Smith) e *Rhizoprionodon lalandii* (Valenciennes) (Elasmobranchii, Carcharhiniformes) relacionados com a presença do cefalofólio em *Sphyrna* Rafinesque. *Revista Brasileira de Zoologia*, 14 (2): 347 -370
- Lovejoy N.R. 1996. Systematics of myliobatoid elasmobranchs: with emphasis on the phylogeny and historical biogeography of neotropical freshwater stingrays (Potamotrygonidae: Rajiformes). *Zool. J. Linn. Soc.* 117: 207-257.
- Lovejoy, N.R. 1997. Stingrays, Parasites, and Neotropical Biogeography: A Closer Look at Brooks et al.'s Hypotheses Concerning the Origins of Neotropical Freshwater Rays (Potamotrygonidae). *Systematic Biology*, 46: 218-230.
- Lovejoy, N.R.; Bermingham, E. & A.P. Martin. 1998. Marine incursion into South America. *Nature*, 395: 421-422.
- Luchetti, E.A.; Iglésias, S.P. & D.Y. Sellos. 2011. *Chimaera opalescens* n. sp., a new

- chimaeroid (Chondrichthyes: Holocephali) from the north-eastern Atlantic Ocean. *Journal of Fish Biology* (2011) 79, 399–417.
- Lund, R. & E.D. Grogan. 1997. Relationships of the Chimaeriforms and the basal radiation of the Chondrichthyes. *Ver. Fish. Biol. Fisheries*, 7: 65-123.
- Luther, A. 1909a. Untersuchungen über die vom N. trigeminus innervierte Muskulatur der Selachier (Haie und Rochen) unter Berücksichtigung ihrer Beziehungen zu benachbarten Organen. *Acta Society of Science Fenn* 36:1-176.
- Luther, A. 1909b. Beiträge zur Kenntnis von Muskulatur und Skelett des Kopfes des Haies *Stegostoma tigrinum* Gm. und der Holocephalan mit einem Anhang über die Nasenrinne. *Acta Soc. Sci. Fenn.* 37: 1:60.
- Maisey, J.G. & M.R. de Carvalho. 1997. A new look at old sharks. *Nature*, 385: 779-780.
- Maisey, J.G. 1980. Na evaluation of jaw suspension in sharks. *Am. Mus. Novit.* 2706: 1-17.
- Maisey, J.G. 1983. Cranial anatomy and interrelationships of Mesozoic hybodont sharks. *Am. Mus. Novit.* 2758: 1-64.
- Maisey, J.G. 1984a. Chondrichthyan Phylogeny: A look at the evidence. *Journal of Vertebrate Paleontology* 4(3): 359-371.
- Maisey, J.G. 1984b. Higher elasmobranch phylogeny and biostratigraph. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 82: 33-54.
- Maisey, J.G. 1986. Heads and Tails: A Chordate Phylogeny. *Cladistics* (2) 3: 201-256.
- Maisey, J.G. 1989. *Hamiltonichthys mapesi*, g. & sp. Nov. (Chondrichthyes: Elasmobranchii), from the Upper Pennsylvanian of Kansas. *Am. Mus. Novit.* 2931: 1-42.
- Maisey, J.G. 2004. Morphology of the Braincase in the Broadnose Sevengill Shark *Notorynchus* (Elasmobranchii, Hexanchiformes), Based on CT Scanning. *American*

Museum Novitates 3429. 52pp.

- Maisey, J.G. 2005. Braincase of the Upper Devonian shark *Cladodoides wildungensis* (Chondrichthyes, Elasmobranchii), with observations on the braincase in early chondrichthyans. Bulletin of the American Museum of Natural History, 288: 103pp.
- Maisey, J.G. 2007. The braincase in Paleozoic Symmoriiform and Cladoselachian sharks. Bulletin of the American Museum of Natural History, New York. 307: 1-122.
- Maisey, J.G.; Naylor, J.P. & D.J. Ward. 2004. Mesozoic elasmobranchs, neoselachian phylogeny and the rise of modern elasmobranch diversity. IN: Arratia, G. & Tintori, A. (eds) Mesozoic Fishes 3 – Systematics, Paleoenvironments and Biodiversity: pp. 17 – 56.
- Marion, G.E. 1905. Mandibular and pharyngeal muscles of *Acanthias* and *Raja*. Am. Nat. 39:p.891-924.
- Marques, F.P.L. 2000. Evolution of neotropical freshwater stingrays and their parasites: taking into account space and time. Unpublished Ph.D. Thesis. University of Toronto. 325p.
- Martin, A.P. 1995. Mitochondrial DNA sequence evolution in Sharks: Rates, Patterns, and Phylogenetic Inferences. Mol. Biol. Evol. 12: 1114-1123.
- McEachran J.D, Miyake T. & K. Dunn. 1996. Interrelationships of living batoid fishes. 63-84. In Stiassny M.L.J., Parenti LR & Johnson G.D. (eds.), Interrelationships of Fishes. San Diego: Academic Press.
- McEachran J.D. & K.A. Dunn. 1998. Phylogenetic Analysis of Skates, a Morphologically Conservative Clade of Elasmobranchs (Chondrichthyes: Rajidae). Copeia, 2: 271-290.
- McEachran, J.D. & N. Aschliman. 2004. Phylogeny of Batoidea. IN: Carrier, J.C.; Musick, J.A. & Heithaus, R. Biology of sharks and their relatives. CRC Press: 79-113.
- McEachran, J.D. & T. Miyake. 1990. Phylogenetic interrelationships of skates: A working

- hypothesis (Chondrichthyes: Rajoidei). IN: Pratt Jr., H.L.; Guber, S.H. & T. Taniuchi. Elasmobranchs as living resources: Advances in Biology, Ecology, Systematics, and the Status of The Fisheries. NOAA Tech. Rep.NMFS. 90: 285-304.
- Mickoleit, G. 2004. Phylogenetische Systematik der Wirbeltiere. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München. P. 671.
- Miyake, T. 1988. The systematics of the stingray genus *Urotrygon* with comments on the interrelationships within Urolophidae (CHONDRICHTHYES: MYLIOBATIFORMES). Volume 1. PhD. Dissertation. Graduate College of Texas A&M University. 491 p.
- Miyake, T.; McEachran, J.D. & B.K. Hall. 1992. Edgerworth's legacy of cranial muscle development with an analysis of muscles in the ventral gill arch region of batoid fishes (Chondrichthyes: Batoidea). Journal of Morphology, 212: 213-213.
- Moss, S. 1972. The feeding mechanism of sharks of the family Carcharhinidae. J. Zool. 167: 423-436.
- Moss, S. 1977. Feeding mechanisms in sharks. American Zoologist. 4(2): 355-364.
- Motta, P.J. & C.D. Wilga. 2001. Advances in the study of feeding mechanisms, mechanics, and behaviors of sharks. IN: The Behavior and Sensory Biology of Elasmobranch Fishes. An Anthology in memory of Donald Richard Nelson (S. Gruber and T. Tricas, eds). Developments in Environmental Biology of Fishes, 20:131-156.
- Motta, P.J.; Tricas, T.C.; Hueter, R.E. & A.P. Summers. 1997. Feeding mechanisms and functional morphology of the jaws of the lemon shark *Negaprion brevirostris* (CHONDRICHTHYES, CARCHARHINIDAE). The Journal of Experimental Biology. 200: 2765-2780.
- Nakaya, K. 1975. Taxonomy, Comparative Anatomy and Phylogeny of Japanese Catsharks, Scyliorhinidae. Memoirs of the Faculty of Fisheries. Hokkaido University,

23(1):1-94.

- Nakaya, K.; Matsumoto, R. & K. Suda. 2008. Feeding strategy of the megamouth shark *Megachasma pelagios* (Lamniformes: Megachasmidae). *Journal of Fish Biology*, 73: 17–34.
- 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.
- Nelson, J. S. 2006. *Fishes of the World*. 4th ed. John Wiley & Sons Inc., NewYork. 601 pp.
- Nishida, K., 1990. Phylogeny of the Suborder Myliobatidoidei. *Memoirs of the Faculty of fisheries Hokkaido University*, 37(1/2):1-108p.
- Owen, R. 1860. *Palentology*. Published by A. & C. Black, Edinburgh. Pp. 392.
- Pantano-Neto, J. & A.M. Souza. 2002. Anatomia da Musculatura Oro-Branquial Associada à Alimentação de Duas Espécies de Raias de Água Doce (Potamotrygonidae; Elasmobranchii). *Publs. Avulsas do Instituto Pau Brasil*; 5: 53-65.
- Patterson, C. 1965. The phylogeny of the chimaeroids. *Philos. Trans. R. Soc. London, Ser. B* 249 (757), 101-219.
- Patterson, C. 1982. Morphological Characters and Homology. IN: Joysey, K.A. & A.E. Friday. *Problems of the Phylogenetic Reconstruction. The Systematics Association Special Volume N° 21*. Pp: 21-74.
- Pfeil, F.H. 1983. *Zahnmorphologische Untersuchungen an rezenten und fossilen Haien der Ordnungen Chlamydoselachiformes und Echinorhiniformes. Palaeo Ichthyologica Vol. 1: 315pp.*
- Pinna, M.G.G. de. 1991. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics*, 7:367-394

- Pradel, A.; Maisey, J.G.; Tafforeau, R. & P. Janvier. 2009. An enigmatic gnathostome vertebrate skull from the Middle Devonian of Bolivia. IN: Ahlberg, P.E.; Blom, H. & Boisvert, C.A. Forty Years of Early Vertebrates. Papers from the 11th International Symposium on Early and Lower Vertebrates. Acta Zoologica (Stockholm) **90** (Suppl. 1): 123-133.
- Pradel, A; Tafforeau, P. Maisey, J. & P. Janvier. 2011. A new Paleozoic Symmoriiformes (Chondrichthyes) From the Late Carboniferous of Kansas (USA) and cladistic analysis of early chondrichthyans. PLoS ONE 6(9): e24938. doi:10.1371/journal.pone.0024938.
- Rand, H.W. 1907. The functions of the spiracle of the skate. The American Naturalist, 41: 287-302.
- Regan, T. 1906. A classification of selachian fishes. Proc. Zool. Soc. London. Pp. 722-758.
- Rosa, R.S. 1985. A systematic revision of the South American freshwater stingrays (Chondrichthyes: Potamotrygonidae). Unpublished Ph.D. Dissertation, The College of William and Mary, Williamsburg, Virginia, 523p.
- Rosa, R.S.; Castello, H.P. & T.B. Thorson. 1987. *Plesiotrygon iwamae*, a new genus and species of Neotropical freshwater stingray (Chondrichthyes: Potamotrygonidae). Copeia, 4: 447-458.
- Rosa, R.S.; Charvet-Almeida, P. & C.C.D. Quijada. 2010. Biology of the South American Potamotrygonid Stingrays. In: Carrier, J.C.; Musick, J.A. & M.R. Heithaus. Sharks and their relatives II. Biodiversity, adaptive physiology, and conservation. Pp: 241 - 286.
- Rosen, D.E.; Forey, P.L.; Gardiner, B.G. & C. Patterson. 1981. Lungfishes, tetrapods, paleontology and plesiomorphy. Bulletin of the American Museum of Natural History

167 (4): 163-275.

Schaeffer, B. & M. Williams. 1977. Relationships of Fossil and Living Elasmobranchs. *American Zoologist*, 17: 293-302.

Schaeffer, B. 1967. Comments on elasmobranch evolution. IN: Gilbert. P.W.; Matthewson, R.F. & D.R. Rall (Eds.). *Sharks, skates and rays*. Pp. 3-35. Johns Hopkins University Press, Baltimore.

Schaeffer, B. 1981. The xenacanth shark neurocranium, with comments on elasmobranch monophyly. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 169 (1): 1-66.

Séret, B. 1996. Classification et Phylogénèse des Chondrichthyens. *Océanis* 12: 161-180.

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

Shirai, S. & K. Nakaya. 1992. Functional morphology of feeding apparatus of the Cookie-Cutter Shark, *Isistius brasiliensis* (Elasmobranchii, Dalatiinae). *Zoological Science*. 9:811-821.

Shirai, S. 1992a. Phylogenetic Relationships of the Angel Sharks, with Comments on Elasmobranch Phylogeny (Chondrichthyes, Squatinidae). *Copeia*, 2: 505-518.

Shirai, S. 1992b. Squalan Phylogeny: A new framework of Squaloid sharks and related taxa. Hokkaido University Press, Sapporo.

Shirai, S. 1996. Phylogenetic interrelationships of Neoselachians (Chondrichthyes: Euselachii). IN: Stiassny, M. L. J.; Parenti, L. R.; Johnson, G. D. (Eds.), *Interrelationships of fishes*. Academic Press, San Diego, pp. 9-34.

Silva, J.P.C.B. & M.R. de Carvalho. 2011. A taxonomic and morphological redescription of *Potamotrygon falkneri* Castex & Maciel, 1963 (Chondrichthyes: Myliobatiformes: Potamotrygonidae). *Neotropical Ichthyology*, 9(1):209-232.

- Springer, V.G. & D.G. Johnson. 2004. Study of the dorsal gill-arch musculature of teleostome fishes, with special reference to the Actinopterygii. *Bulletin of the Biological Society of Washington*, 11: p. i-vi + 1-260, pl. 1-205.
- Springer, V.G. & T.M. Orrell. 2004. Phylogenetic analysis of the families of acanthomorph fishes based on dorsal gill-arch muscles and skeleton. *Bulletin of the Biological Society of Washington*, 11: p. 237-260.
- Stensiö, E.A. 1925. On the head of macropetalichthyids with certain remarks on the head of the other arthrodires. *Publ. Field Mus. (Geol.)* 4:89-198.
- Stensiö, E.A. 1963. Anatomical studies on the arthrodiran head. 1. Preface, geological and geographical distribution, the organisation of the arthrodires, the anatomy of the head in the Dolichothoraci, Coccoosteomorphi and Pachyosteomorphi. Taxonomic appendix. *K. svenska VetenskAkad. Handl.*, (4)9(2):1-419.
- Stensiö, E.A. 1969-1971. Anatomie des arthrodires dans leur cadre systématique. *Annls. Paléont.* 55: 151-192; 57(1): 1-39; 57(2): 158-186.
- Thies, D. 1987. Comments on hexanchiform phylogeny (Pisces, Neoselachii). *Z. Zool. Syst. Evolutionsforsch.* 25: 188-204.
- Tiesing, B. 1896, Ein Beitrag Zur Kenntnis der Augen-Hiefer and Kiemenmuskulatur der Haie und Rochen. *Jena. Z. Naturwiss.* 50: 75-126.
- Vari, R.P. 1979. Anatomy, relationships and classification of the families Citharhinidae and Distichodontidae (Pisces, Characoidea). *Bulletin of the British Museum of Natural History, Zoology*. 36: 261-344.
- Vari, R.P. 1983 Phylogenetic relationships of the families Curimatidae, Prochilodontidae, Anostomidae, and Chilodontidae (Pisces: Characiformes). *Smithson. Contrib. Zool.* 577:1-32.
- White, E.G. 1936a. A classification and phylogeny of the Elasmobranch Fishes. *American*

- Museum Novitates, 837: 1-16.
- White, E.G. 1936b. Some transitional elasmobranchs connecting the Catuloideae with the Carcharhinoidea. American Museum Novitates, 879: 1-22.
- White, E.G. 1937. Interrelationships of the elasmobranchs with a key to the order Galea. Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 74: 25-138.
- Wiley, E.O. 1981. Phylogenetics. The theory and practice of Phylogenetics Systematics. Wiley (Interscience), New York.
- Wilga, C.D. 2002. A functional analysis of jaw suspension in elasmobranchs. Biological Journal of the Linnean Society. 75: 483-502.
- Wilga, C.D. 2005. Morphology and evolution of the Jaw Suspension in Lamniform Sharks. Journal of Morphology. 265: 102-119.
- Wilga, C.D. & P.J. Motta. 1998a. Conservation and variation in the feeding mechanism of the dogfish *Squalus acanthias*. The Journal of Experimental Biology. 2001:1345-1358.
- Wilga, C.D. & P.J. Motta. 1998b. Feeding mechanism of the Atlantic guitarfish *Rhinobatos lentiginosus*: modulation of kinematics and motor activity. The Journal of Experimental Biology. 2001:3167-3184.
- Wilga, C.D. & P.J. Motta. 2000. Durophagy in sharks: feeding mechanics of the hammerhead *Sphyrna tiburo*. The Journal of Experimental Biology. 203:2781-2796.
- Wilga, C.D.; Hueter, R.E.; Wainwright, P.C. & P.J. Motta. 2001. Evolution of upper jaw protrusion mechanisms in elasmobranchs. American Zoologist. 41:1248-1257.
- Winterbottom, R. 1974a. The familial phylogeny of the Tetraodontiformes (Acanthopterygii: Pisces) as evidenced by their comparative miology. Smithsonian Contributions to Zoology, 155: 1-201.
- Winterbottom, R. 1974b. A descriptive synonymy of the striated muscles of the Teleostei.

Proc. Acad. Nat. Sci. Of Philadelphia. 125: 225-317.

Zangerl, R. 1973. Interrelationships of early chondrichthyans. Zool. J. Linn. Soc. 53: 1-14.

9. Anexos: Figuras

Figura 1: Hipóteses filogenéticas propostas a partir de dados morfológicos (Figura retirada de Maisey *et al.*, 2004).

**I., 2004); B –
oposta a partir
y et al., 2004).**

Figura 3 : Musculatura cefálica dde *Chlamydoselachus anguineus* em vista lateral. Escala de 5 cm.

Figura 5 : Musculatura cefálica em *Heptanchias perlo* (MZUSP 59426, C: 700mm) em vista lateral.

Figura 6: Vista ventral da musculatura do arco maxilar e hioide em *Heptanchias perlo* (MZUSP 59426, C: 700mm).

Figura 7 : Fotografia da musculatura cefálica de *Heptatrachias perlo* (MZUSP 59426, C: 700mm) em vista lateral.

Figura 8: Musculatura cefálica de *Hexanchus griseus* em vista lateral.

Figura 9: Fotografia de *Hexanchus griseus* em vista lateral para mostrar o tendão do adductor mandibulae superficialis (I) e uma espessa camada de tecido conjuntivo que liga o arco maxilar (II) à cartilagem antorbital.

Figura 10. : Musculatura cefálica de *Notorynchus cepedianus* (CAS 214034) em vista lateral.

Figura 11: A – Fotografia lateral da musculatura cefálica de *Notorynchus cepedianus* (CAS 214034). B – Detalhe do constritor dorsalis (situado na área do retângulo branco em A), mostrando as fibras que contornam o espiráculo.

Figura 12.: Musculatura cefálica de *Echinorhinus cookei* (USNM 179805, C: 221mm) em vista lateral.

Figura 14 : *Squalus megalops* (C: 512mm) em vista lateral. O tendão do adductor mandibulae superficialis foi removido.

Figura 15: Vista ventral da musculatura cefálica de *Squalus megalops* (C: 512mm).

Figura 16 : Musculatura cefálica de *Oxynotus brunensis* (USNAM 320641, C: 460mm) em vista lateral.

Figura 17.: Musculatura cefálica de *Isistius brasiliensis* (C: 479 mm) em vista lateral.

Figura 18: Musculatura cefálica de *Isistius brasiliensis* (C: 479 mm) em vista ventral.

Figura 19: Lado direito da musculatura cefálica de *Squatina guggenheim* (NUPEC 1227, C: 561mm) em vista dorsal.

Figura 20: Fotografia do lado direito da musculatura cefálica de *Squatina guggenheim* (NUPEC 1227, C: 561mm) em vista dorsal.

Figura 21: Musculatura cefálica de *Squatina guggenheim* (NUPEC 1227, C: 561mm) em vista ventral. O intermyloideus está encoberto pelo depressor rostri e está representado por linhas pontilhadas. As linhas pontilhadas anteriores representam o coracobranchialis.

Figura 22: Musculatura cefálica do lado direito de *Pristiophorus japonicus* em vista dorsal.

Figura 23: Musculatura cefálica do lado direito de *Pristiophorus japonicus* em vista ventral.

Figura 24: Musculatura cefálica do lado esquerdo de *Pristis pristis* em vista dorsal.

Figura 25: Musculatura cefálica de *Pristis pristis* em vista ventral.

Figura 26: Musculatura cefálica de *Rhinobatos horkelii* (C: 574 mm) em vista dorsal (acima) e em vista ventral (abaixo). Imagens retiradas de Huber *et al.* (2011).

Figura 27: Musculatura cefálica do lado direito de *Zapteryx brevirostris* (C: 468 mm) em vista dorsal.

Figura 28: Musculatura cefálica do lado direito de *Zapteryx brevirostris* (C: 468 mm) em vista ventral.

Figura 29: Musculatura cefálica de *Atlantoraja cyclophora* (L: 364mm) em vista dorsal.

Figura 30: Musculatura cefálica de *Atlantoraja cyclophora* (L: 364mm) em vista ventral. O lado esquerdo do espécime teve o depressor rostri e o depressor mandibulae removidos.

Figura 31: Musculatura cefálica de *Leucoraja erinacea* (USNM 395725, C: 237 mm) em vista dorsal (acima) e vista ventral (abaixo).

Figura 32: Musculatura cefálica de *Narcine brasiliensis* (L: 87mm) em vista dorsal. O músculo spiracularis II, do lado direito, está em sua posição contraída para evidenciar o spiracularis I.

Figura 33: Musculatura cefálica de *Narcine brasiliensis* (L: 87 mm) em vista ventral.

Figura 34: Musculatura cefálica de *Tetronarce cf. nobiliana* (UERJ 0357, L: 268 mm) em vista dorsal.

Figura 35: Musculatura cefálica de *Tetronarce* cf. *nobiliana* (UERJ 0357, L: 268 mm) em vista ventral.

Figura 36: Musculatura cefálica de *Urotrygon microphthalmum* (UERJ 1495.1, L: 104 mm) em vista dorsal.

Figura 37: Musculatura cefálica de *Urotrygon microphthalmum* (UERJ 1495.1, L: 104 mm) em vista ventral.

Figura 38: Musculatura cefálica de *Trygonoptera testacea* (NMVA 4113, L: 132 mm) em vista dorsal. Ao lado esquerdo, toda a musculatura maxilar foi removida.

Figura 39: Musculatura cefálica de *Trygonoptera testacea* (NMVA 4113, L: 132 mm) em vista ventral. Ao lado esquerdo, o depressor rostri e o depressor mandibulae foram removidos. Ao lado direito, os músculos maxilares e hioides foram removidos.

Figura 40: Musculatura cefálica de *Urolophus paucimaculatus* (NMVA 2199, L: 164mm) em vista dorsal. Ao lado esquerdo, toda a musculatura maxilar foi removida. Processos pós-orbitais também foram removidos.

Figura 41: Musculatura cefálica de *Heliotrygon rosai* em vista dorsal (A) e ventral (B). Os músculos depressor rostri e depressor mandibulae foram removidos em ambos os lados. Os adductor mandibulae lateralis I e II foram removidos do lado direito do espécime em vista ventral.

Figura 42: Musculatura cefálica de *Heliotrygon rosai* em vista dorsolateral.

Figura 43 : Musculatura cefálica de *Paratrygon aiereba* (L: 206 mm) em vista dorsal. Os processos pós-orbitais foram retirados parcialmente.

Figura 44: Musculatura cefálica de *Paratrygon aiereba* (L: 206 mm) em vista ventral. O propterígio está representado através das linhas pontilhadas.

Figura 45: Musculatura cefálica de *Plesiotrygon iwamae* (L: 360 mm) em vista dorsal. O contorno processo pós-orbital direito está representado através de uma linha pontilhada.

Figura 46: Musculatura cefálica de *Plesiotrygon iwamae* em vista ventral. Musculatura maxilar e hioide removida do lado esquerdo do espécime. Do lado direito, o depressor mandibulae e depressor rostri foram removidos.

Figura 47: Musculatura cefálica de *Potamotrygon* sp. “rio Negro” (L: 195 mm) em vista dorsal.

Figura 48: Musculatura cefálica de *Potamotrygon* sp. “rio Negro” (L: 195 mm) em vista ventral.

Figura 49: Variação de tamanho do adductor mandibulae em relação ao propterígio (Vista dorsal). A- Padrão observado em *Potamotrygon humerosa*, *Potamotrygon orbignyi* e *Potamotrygon schroederi*. B – Padrão observado nas demais espécies de *Potamotrygon*, em *Paratrygon* e *Heliotrygon*.

Figura 50: Musculatura cefálica de *Dasyatis guttata* (L: 269 mm) em vista dorsal.

Figura 51: Vista dorsolateral da região cefálica de *Dasyatis guttata* (L: 269 mm) mostrando a origem do levator labii superioris na órbita.

Figura 52: Musculatura cefálica de *Himantura imbricata* (CAS 41658., L: 166 mm) em vista dorsal.

Figura 53: Musculatura cefálica de *Himantura imbricata* (CAS 41658., L: 166 mm) em vista ventral. Depressor rostri foi removido do lado direito do espécime.

**Figura 54: Musculatura cefálica de *Himantura uarnak* em vista ventral.
Musculatura hioide foi removida do lado esquerdo do espécime.**

Figura 55: Vista ventral do lado direito da musculatura cefálica de *Himantura schmardae* (USNM 361688).

Figura 56: Musculatura cefálica de *Taeniura lymma* em vista dorsal.

Figura 57: Musculatura cefálica de *Taeniura lymma* em vista ventral.

Figura 58. : Musculatura cefálica de *Heterodontus francisci* (CAS 19567, C:278 mm) em vista lateral.

Figura 59: Comparação entre o *Heterodontus francisci* ilustrado (A) por Huber *et al.* (2005) e a fotografia (B) (CAS 19564, C: 278 mm) de um espécime estudado. No esquema de Huber *et al.* (2005) o adductor mandibulae superficialis (QM-γ) aparece destacado, mas o mesmo não foi visto no exemplar analisado (B).

Figura 60. : Musculatura cefálica de *Ginglymostoma cirratum* (CAS 8116, C: 482 mm) em vista lateral.

Figura 61: Comparação entre a ilustração feita por Goto (2001) e o espécime de *Ginglymostoma cirratum* (CAS 8116, C: 482 mm) utilizado na dissecação,

Figura 62.: Musculatura cefálica de *Stegostoma fasciatum* (CAS 80843, C: 349 mm) em vista lateral.

Figura 63: Fotografia da musculatura cefálica de *Stegostoma fasciatum* (CAS 80843, C: 349mm) em vista lateral.

Figura 64. : Musculatura cefálica de *Pseudocarcharias kamoharui* em vista lateral.

Figura 65: Musculatura cefálica de *Pseudocarcharias kamoharui* em vista ventral

Figura 66: Musculatura cefálica de *Alopias superciliosus* (C: 545 mm) em vista lateral.

Figura 67: Musculatura cefálica de *Alopias superciliosus* (C: 545 mm) em vista ventral.

Figura 68: Musculatura cefálica de *Lanna nasus* (USNM 201730, C: 760 mm) em vista lateral.

Figura 69: Musculatura cefálica de *Parmaturus xaniurus* (CAS 37513, C: 395 mm) em vista lateral.

Figura 70: Musculatura cefálica de *Schroederichthys sauriqualus* (C: 655 mm) em vista lateral. A foto no detalhe mostra os músculos pós-oculares.

Figura 71: Musculatura cefálica de *Scylliorhinus* cf. *besnardi* (C: 655 mm) em vista lateral.

Figura 72: Musculatura cefálica de *Eidacnis radcliffei* (CAS 34861. C: 222 mm) em vista lateral.

Figura 73: Musculatura cefálica de *Mustelus higmani* (C: 515 mm) em vista lateral.

Figura 74: Musculatura cefálica de *Carcharhinus galapagensis* (C: 755 mm) em vista lateral.

Figura 75: Musculatura cefálica de *Carcharhinus melanopterus* (C: 451 mm) em vista lateral.

Figura 76: Musculatura cefálica de *Carcharhinus porosus* (CAS 56629, C: 522 mm) em vista lateral.

Figura 77: Musculatura cefálica de *Galeocerdo cuvier* em vista lateral.

Figura 78: Musculatura cefálica de *Scoliodon laticaudus* (CAS 31381, C: 521 mm) em vista lateral.

Figura 79: Musculatura cefálica de *Triaenodon obesus* (C: 745 mm) em vista lateral.

Figura 80: Musculatura cefálica de *Sphyrna tiburo* em vista lateral.

Figura 81: Musculatura cefálica de *Callorhynchus millii* (ANSP 173776, C: 495 mm) em vista lateral.

Figura 82: Musculatura cefálica de *Harriota raleighana* (USNM 306433, C: 481 mm) em vista lateral.

Figura 83: Musculatura cefálica de *Hydrolagus coliei* em vista lateral.

Figura 84: Origem do levator labii superioris através de tendão em *Chlamydoselachus anguineus* (A) ou sem tendão como em *Galeocerdo cuvier* (B).

Figura 85: Variações na origem do levator labii superioris em Galeomorphii representadas em *Stegostoma fasciatum* (A) e *Galeocerdo cuvier* (B).

Figura 86: Variação na complexidade do levator labii superioris. Músculo simples em *Pseudocarcharias kamoharai* (A) e músculo dividido em duas porções em *Alopias superciliosus* (B).

Figura 87: Inserção do levator labii superioris sobre o adductor mandibulae em *Schroederichthys* (A) e diretamente na cartilagem mandibular em *Potamotrygon* (B).

Figura 88: Origem do levator labii superioris em *Hexanchus* (A), *Chlamydoselachus* (B) e *Isistius* (C).

Figura 89: Presença do adductor mandibulae medialis em Potamotrygonidae.

Figura 90: Fibras interrompidas e inseridas na região do ângulo de abertura da boca em *Galeocerdo* (A) e fibras contínuas do adductor mandibulae em *Stegostoma* (B).

Figura 91: Adductor mandibulae lateralis I simples em *Plesiotrygon* (A) e com divisões superficiais em *Heliotrygon* (B).

Figura 92: Origem do levator palatoquadrati em Scyliorhinidae (A) e Carcharhinidae (B).

Figura 93: Constrictor dorsalis simples em *Alopias superciliosus* (A) e dividido em levator palatoquadrati e spiracularis em *Stegostoma* (B) e *Squatina* (C).

Figura 94: Fibras externas do constrictor dorsalis em contato com o palatoquadrado, *Isistius brasiliensis* (A), e com contato na cartilagem hiomandibular, *Trigonoptera testacea* (B).

Figura 95: *Urotrygon microphthalmum* em vista dorsal. Seta vermelha indica o spiracularis I. Seta preta indica o spiracularis II.

Figura 96: Projeção lateral do adductor mandibulae lateralis II que tem como ponto de inserção o propterígio.

Figura 97: Projeção ventral do spiracularis (A: vista dorsal; B: vista ventral) que se mistura ao depressor hyomandibulae (indicado pela seta preta) em *Potamotrygon orbignyi*.

Figura 98: Setas pretas indicam os músculos oculares superiores e a seta vermelha indica o levator palpebrae nictitantis em *Schroederichthys saurisqualus*.

Figura 99: As setas vermelhas indicam a posição do depressor rostri em *Squatina* (A) e *Tetronarce* (B). As setas pretas indicam a posição da cartilagem mandibular.

Figura 100: Classificação proposta por Regan (1906). Imagem retirada de White (1937).

Figura 101: Fig. Classificação proposta por Garman (1913). Imagem retirada de White (1937).

Figura 102: Classificação apresentada por White (1937).

Figura 103: Cinco hipóteses de interrelações em Galeomorphii propostas por Compagno (1988).

Figura 104: A- Ilustração publicada por Denison (1937) que mostra a origem na região dorsal do crânio do músculo levator labii superioris em *Rhincodon typus*. B- Ilustração publicada por Nakaya et al. (2008) que descreve a origem do levator labii superioris (PO) em *Megachasma pelagios* na face ventral do processo pré-orbital.

Figura 105: Diferentes descrições do ponto de origem do levator labii superioris em *Mitsukurina owstoni*. A: publicado por Luther (1909a); B: publicado por Wilga (2005) (levator labii superioris = PO).

Figura 106: : Hipótese de interrelações em Orectolobiformes proposta por Goto (2001).

Figura 107: A-E, Interrelações em Carcharhiniformes; F, Interrelações na família Scyliorhinidae (Compagno, 1988).

Figura 108: Comparação entre a hipótese de Carvalho (1996), que suporta o clado Hypnosqualea, e a hipótese de Maisy *et al.* (2004) que sugere que tubarões são monofiléticos. Imagem retirada de Carvalho (2011).

Figura 109: Proposta de relações dentro de Batoidea (Maisey & Aschliman, 2004).

Figura 110: Proposta de relações filogenéticas em Chondrichthyes (Maisey, 1986).

Figura 111: : Interrelações em Holocephali (Janvier, 1996).

Figura 112: : Hipótese filogenética de interrelações em Euchondrocephali proposta por Grogan & Lund, 2004.