



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA “JÚLIO DE MESQUITA FILHO”
CAMPUS DE RIO CLARO
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS

Camila Mayumi Hirata dos Santos

ESTUDO COMPARATIVO DA MUSCULATURA ASSOCIADA À
ALIMENTAÇÃO ENTRE AS RAIAS-VIOLA *Rhinobatos percellens* E
Zapteryx brevirostris (CHONDRICHTHYES, RHINOBATIDAE)

Agosto - 2010

Rio Claro (SP)

Camila Mayumi Hirata dos Santos

**ESTUDO COMPARATIVO DA MUSCULATURA ASSOCIADA À
ALIMENTAÇÃO ENTRE AS RAIAS-VIOLA *Rhinobatos percellens* E
Zapteryx brevirostris (CHONDRICHTHYES, RHINOBATIDAE)**

Dissertação apresentada ao Instituto de
Biociências do Campus de Rio Claro,
Universidade Estadual Paulista Júlio de
Mesquita Filho, como parte dos
requisitos para obtenção do título de
Mestre em Ciências Biológicas
(Zoologia).

Orientador: Prof. Dr. Otto Bismarck Fazzano Gadig

Rio Claro
2010

597 Santos, Camila Mayumi Hirata dos
S237e Estudo comparativo da musculatura associada à alimentação entre as
raias-viola *Rhinobatos percellens* e *Zapteryx brevirostris* (Chondrichthyes,
Rhinobatidae) / Camila Mayumi Hirata dos Santos. - Rio Claro : [s.n.],
2010
106 f. : il., figs., tabs.

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista, Instituto de
Biociências de Rio Claro
Orientador: Otto Bismarck Fazzano Gadig

1. Peixe. 2. Elasmobrânquios. 2. Anatomia. 3. Elasmobranchii. 4.
Morfologia funcional. 5. Músculo. 6. Neurocrânio. I. Título.

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

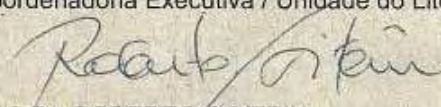
TÍTULO: Estudo comparativo da musculatura associada à alimentação entre as raias-viola *Rhinobatos percellens* e *Zapteryx brevirostris* (Chondrichthyes, Rhinobatidae)

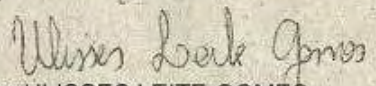
AUTORA: CAMILA MAYUMI HIRATA DOS SANTOS

ORIENTADOR: Prof. Dr. OTTO BISMARCK FAZZANO GADIG

Aprovada como parte das exigências para obtenção do Título de MESTRE em CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (ZOOLOGIA) , pela Comissão Examinadora:


Prof. Dr. OTTO BISMARCK FAZZANO GADIG
Coordenadoria Executiva / Unidade do Litoral Paulista


Prof. Dr. ROBERTO GOITEIN
Departamento de Zoologia / Instituto de Biociências de Rio Claro


Prof. Dr. ULISSES LEITE GOMES
Departamento de Zoologia / Universidade do Estado do Rio de Janeiro

Data da realização: 02 de agosto de 2010.

Ao Bruno,
porque é muito melhor crescer junto.

“E aí sempre
Sorrir, chorar e ter alguém pra compartilhar sempre
Viver para alguém que me ama e dividir sempre
Felicidade e amor.”

Me encontra – Charlie Brown Jr.

AGRADECIMENTOS

Ao Bruno Okasaki Faria por ter me ajudado e me agüentado durante o mestrado, principalmente na reta final, por seus desenhos, cafês, leituras, broncas, almoços, jantares, e por ser o melhor namorado-marido do mundo.

Ao Prof. Dr. Otto Bismarck Fazzano Gadig, por ter aceitado essa nova empreitada com o bisturi, suas sugestões e o espaço que você dá para novas idéias.

A meus pais, que nunca se opuseram à biologia e acompanham minha caminhada, mesmo que à distância. À minha irmã, por ter colocado no mundo um motivo para que eu me esforce em torná-lo melhor, e ao próprio Lucas por me fazer rir e me surpreender tanto.

Ao pesquisador Dr. Matheus M. Rotundo (Unisanta, Projeto Pró-Pesca Pescando Conhecimento) e ao armador Sr. Thiago Castro (Aliança Sociedade Comercial de Pesca Ltda.), pela doação das raias que possibilitaram este estudo e os demais do Projeto Viola. À toda a tripulação dos barcos Antares I, Polares III, Eldorado e Araguaia, nas pessoas dos mestres Airton Farias “Ney”, João Isaac de Medeiros “Edgar” e do condutor motorista Clayton Airton Farias “Quêquê”, muito obrigada pela separação das raias.

Ao Prof. Dr. Ulisses Leite Gomes pelo estágio oferecido, discussões anatômicas e possibilidade de parcerias, e por ter aceitado fazer parte de minha banca de defesa do mestrado. Ao Prof. Dr. Roberto Goitein por ter feito parte de minha banca de qualificação e por ter aceitado fazer parte de minha banca de defesa do mestrado.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelos meses de Bolsa de Mestrado concedidos.

À Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) pela concessão da Bolsa de Mestrado. Ao assessor do projeto na FAPESP por suas sugestões e considerações.

Aos Profs. Drs. Marcos H. Toyama e Marcelo A. A. Pinheiro (Coordenadores Executivos da UNESP, Campus Experimental do Litoral Paulista, São Vicente) e ao Campus São Vicente pelo suporte e infra-estrutura para a realização deste estudo.

Ao Prof. MSc. André Luís da Silva Casas, por continuar ouvindo meus clamores, dúvidas, correções...

Rodrigo! Foi-se embora e faz muita falta. Obrigada por toda a ajuda que você prestou no mestrado, origami e afins! Denis e Bianca que acompanharam o início da caminhada. Pitu e Diogo, por toda a companhia durante o mestrado, conversas, disciplinas, viagens, estágios.

Às amigas! Aline, Fabi, Adrieli, Vivian, Tati, Andréia, Angelina pelos momentos de descontração, reclamações ouvidas, ajudas prestadas e companheirismo sempre!

Marquinhos e Teodoro pelos churrascos de peixe, conversas acadêmicas e não-acadêmicas e desabafos. Ao Bruno Sant'Anna pelas dúvidas tiradas, conversas, risadas nessa amizade desde os tempos de CRUSTA.

Lulu e Déborah, colegas de projeto Pro-Viola e todas as pessoas que ajudaram durante as triagens e idas ao container.

À Blanca e Leonardo pelas estadias em Rio Claro para cursar disciplinas.

À Rute e Rose da seção de pós-graduação pelas dúvidas esclarecidas e paciência para resolver os problemas de quem está longe de Rio Claro.

Aos técnicos de laboratório da Universidade Estadual Paulista (UNESP-SV), Luciana, Márcia e Beto pelo auxílio no trabalho prático. Lu, você me salvou muitas vezes!

À todas as pessoas que me ajudaram nessa caminhada e que não foram mencionadas.

E finalmente aos papéis! Estampados, lisos, com textura... e ao monge budista que inventou o origami e me ajudou a cultivar a paciência e manter a sanidade durante o mestrado.

“Whatever tomorrow brings I'll be there
with open arms and open eyes.
Whatever tomorrow brings I'll be there,
I'll be there.”
Drive – Incubus



RESUMO

O presente estudo descreve e compara a musculatura associada à alimentação e o neurocrânio de duas espécies de raias-viola, *Rhinobatos percellens* e *Zapteryx brevirostris*. Os exemplares foram coletados na plataforma continental de São Paulo, junto à frota artesanal e industrial. Os indivíduos foram dissecados frescos, com descrição de sete regiões do neurocrânio, e origem, inserção e tamanho relativo dos músculos: epaxialis, quadratomandibularis, preorbitalis, levator palatoquadrati, depressor mandibularis, levator hyomandibularis, depressor hyomandibularis, levator rostri, coracomandibularis, coracohyoideus e coracohyomandibularis. Não foram verificadas diferenças ontogenéticas ou sexual do neurocrânio e musculatura. O apêndice rostral possui diferenças no formato e número de fenestras entre *R. percellens* e *Z. brevirostris*. O rostro é mais extenso em *R. percellens* e existe um par de extensões cartilaginosas no apêndice rostral, semelhantes a barbilhões que não são encontrados em *Z. brevirostris*. As cápsulas nasais de *R. percellens* são arqueadas anteriormente. A crista supra-orbital é bem desenvolvida e são observados processos pré e pós-orbitais nas duas espécies. A fontanela posterior é grande e em formato de gota em *R. percellens*, e em *Z. brevirostris* ela não é presente em todos os exemplares. Na região latero-posterior da cápsula ótica está a faceta articular da hiomandíbula, que é mais extensa em *Z. brevirostris*. Na região posterior do crânio está o forâmen magno e em suas laterais estão os côndilos occipitais, mais largos em *Z. brevirostris*. A musculatura cefálica das duas espécies é semelhante, apresentando diferenças principalmente quanto ao comprimento de tendões, posição de algumas inserções e proporções dos músculos, com exceção do depressor hyomandibularis que possui inserção dividida, ambas na hiomandíbula em *Z. brevirostris*, e uma na hiomandíbula e outra na primeira cartilagem branquial para *R. percellens*. O levator rostri é mais delgado e com tendão mais fino e delicado em *Z. brevirostris*; o levator palatoquadrati é mais curto e robusto em *R. percellens* e mais fino e delgado em *Z. brevirostris*; o quadratomandibularis lateral de *R. percellens* é menor, localizado mais posteriormente e possui tendão bifurcado e maior do que o de *Z. brevirostris*; o coracomandibularis e coracohyoideus de *Z. brevirostris* são mais compridos e delgados do que o de *R. percellens*. O depressor mandibularis de *R. percellens* é mais largo e mais delgado do que em *Z. brevirostris*. A morfologia da musculatura de forma geral parece ser conservativa dentro da família Rhinobatidae, embora *Rhinobatos percellens* e *Zapteryx brevirostris* possuam diferenças de descrições para outras espécies da família. Diferenças na musculatura e no rostro dessas espécies podem estar relacionadas com as diferenças em sua

dieta, mas tal hipótese precisa ser validada por estudos de cinemática, comportamento e eletromiografia, uma vez que variação anatômica não significa necessariamente variação funcional.

Palavras-chave: Anatomia, Elasmobranchii, Neurocrânio, Morfologia funcional, Músculo.

ABSTRACT

This study describes and compares the musculature related to feeding and the neurocranium of two species of guitarfishes, *Rhinobatos percellens* e *Zapteryx brevirostris*. The specimens were caught by artisanal and commercial fisheries along the São Paulo continental shelf, southeast Brazil. The specimens were dissected fresh with the description of seven regions of the neurocranium, and origin, insertion and relative size of the muscles: epaxialis, quadratomandibularis, preorbitalis, levator palatoquadrati, depressor mandibularis, levator hyomandibularis, depressor hyomandibularis, levator rostri, coracomandibularis, coracohyoideus, and coracohyomandibularis. No ontogenetic or sexual differences were observed in neurocranium and musculature for both species. The rostral appendix has differences in shape and fenestra number between *R. percellens* and *Z. brevirostris*. The rostral cartilage is more extensive in *R. percellens* in which there is a pair of cartilaginous extensions in the rostral appendix, like barbels, not found in *Z. brevirostris*. The nasal capsules of *R. percellens* are anteriorly oriented. The supra-orbital crest is well developed and there is pre and post-orbital process in both species. The posterior fontanelle is wide and bead shaped in *R. percellens*, and is not found in all the specimens of *Z. brevirostris*. The hyomandibular facet is longer in *Z. brevirostris*. On the posterior region of the neurocranium there is the foramen magnum, and on each side the occipital condily, that are larger in *Z. brevirostris*. The cranial musculature of both species is similar, they have differences concerning the size of tendons, position of some insertions and proportion of the muscles, except for depressor hyomandibularis which originates on the superficial hypobranchial raphe and has two insertions, both on hyomandibula in *Z. brevirostris*, while in *R. percellens* there is one on the hyomandibula and other on the first branchial cartilage. Levator rostri is thinner and has a delicate tendon in *Z. brevirostris*. The levator palatoquadrati is shorter and more robust in *R. percellens* than in *Z. brevirostris*. Quadratomandibularis lateral of *R. percellens* is smaller, more posterior and longer than in *Z. brevirostris*. Coracomandibularis and coracohyoideus of *Z. brevirostris* are longer and thinner than those of *R. percellens*. Depressor mandibularis of *R. percellens* is larger and slender than in *Z. brevirostris*. The musculature morphology seems conservative within the family Rhinobatidae, despite *Rhinobatos percellens* and *Zapteryx brevirostris* have differences in the description when compared to other species of the Family. The differences in the musculature and rostrum may be related to the differences in their diet, but that assumption needs to be verified by studies of

cinematic, behavior and electromyography, once the anatomical variation does not necessarily means functional variation.

Key-words: Anatomy, Elasmobranchii, Neurocranium, Functional morphology, Muscle.

SUMÁRIO

	Página
INTRODUÇÃO GERAL.....	13
OBJETIVOS.....	18
CAPÍTULO I – NEUROCRÂNIO.....	19
Introdução.....	20
Materiais e Métodos.....	22
Resultados.....	25
Discussão.....	36
Referências Bibliográficas.....	41
Anexo A – Abreviaturas.....	48
Anexo B – Pranchas.....	49
CAPÍTULO II – MUSCULATURA.....	55
Introdução.....	56
Materiais e Métodos.....	60
Resultados.....	61
Discussão.....	86
Referências Bibliográficas.....	94
Anexo A – Abreviaturas.....	99
Anexo B – Pranchas.....	100
CONCLUSÃO GERAL.....	106

INTRODUÇÃO GERAL

Os integrantes da Classe Chondrichthyes formam um dos grupos de vertebrados com maior sucesso evolutivo no ambiente marinho (WILGA *et al.*, 2007), amplamente distribuídos e ocupando localidades de diversas profundidades e temperaturas (CARRIER *et al.*, 2004).

Dentre os Chondrichthyes, a subclasse Elasmobranchii (tubarões e raias) é reconhecida pela sua importância como predadores de topo na cadeia trófica (CORTÉS, 1999), apesar de não haver uma uniformidade do patamar ocupado na cadeia para todas as espécies (DOMI *et al.*, 2005). Sabe-se que os tubarões são geralmente predadores oportunistas e assíncronicos, e que grande parte deles alimenta-se primariamente de peixes (WILGA *et al.*, 2001). Este item alimentar também corresponde a uma parcela significativa da dieta de muitas raias (ORLOV, 1998; LUCIFORA *et al.*, 2000; ALONSO *et al.*, 2001; DURIGON, 2008), enquanto outras possuem crustáceos e moluscos como componentes principais de sua alimentação (ORLOV *op cit.*; MUTO, *et al.*, 2001; KYNE & BENNET, 2002; PASQUINO, 2004; MARION, 2009).

Estudos referentes ao tipo de dieta são numerosos, especialmente os que envolvem a análise do conteúdo estomacal (e. g. VASKE-JÚNIOR & RINCÓN-FILHO, 1998; CORTÉS, 1999; BUSH, 2003), enquanto outras vertentes igualmente importantes para o entendimento do processo alimentar não tiveram tanto enfoque nas pesquisas, como, p.ex., a anatomia funcional.

A alimentação está intimamente relacionada com os padrões morfológicos dos componentes do mecanismo mastigatório, exigindo adaptações específicas para se adequar a cada tipo de dieta, como, por exemplo, já observado para tubarões que se alimentam de animais com carapaça (WILGA & MOTTA, 2000), ou que se utilizam da sucção para a captura da presa (MOTTA & WILGA, 1999). No caso das raias, existem ainda as formas mais complexas de captura (DEAN & MOTTA, 2004), manipulação (DEAN *et al.*, 2005) e transporte da presa (WILGA & MOTTA, 1998), que não são bem compreendidas, especialmente para a maioria das espécies presentes na costa brasileira.

Em termos morfológicos e anatômicos, os elasmobrânquios possuem mecanismos alimentares eficientes. O aparecimento da suspensão hiostílica da mandíbula para esse grupo no Mesozóico foi de extrema importância, abrindo um espectro maior de possibilidades alimentares (MOSS, 1984). A variedade de modos de alimentação que os elasmobrânquios modernos desenvolveram é importante, principalmente se for considerado o número reduzido de espécies do grupo (WILGA *et al.*, 2007).

Dentre as adaptações relacionadas à alimentação, as referentes ao esqueleto cefálico têm sido muito estudadas (DANIEL, 1934; HOLMGREN, 1941; RAMSAY & WILGA, 2007). Apesar do estudo da anatomia muscular dos elasmobrânquios datarem do fim do século XIX e início do Século XX (TIESING, 1896; MARION, 1905; LUTHER, 1909), as diferenciações na musculatura associada à alimentação foram retomadas de maneira consistente apenas na década de 1970 (MOSS, 1972; MOSS, 1977).

A compreensão do sistema muscular e esquelético é de extrema importância para os estudos sobre morfologia funcional (WILGA *et al.*, 2001), e assim para o entendimento e inter-relacionamento de variáveis adaptativas e evolutivas, como a determinação de ancestralidade na musculatura e mandíbula nos vertebrados gnatostomados (WILGA *et al.*, 2000). Com relação ao neurocrânio de elasmobrânquios, Harrison (1931) enfatiza que o seu estudo pode não ter um significado particular por si só, mas que essa informação, dentro de um contexto evolutivo, auxilia na interpretação de homologias e ancestralidades.

Um dos problemas no estudo da anatomia desses animais é a designação por diversos nomes de uma mesma estrutura, o que foi explicado por Harrison (1931) como decorrente da nomenclatura ter sido adotada primeiramente em espécies de táxons mais altos e depois adaptada em organismos mais basais sem qualquer estudo de ontogenia ou filogenética. Outro problema, inclusive para trabalhos de desenvolvimento que elucidariam essa questão, é a escassez de material biológico disponível para dissecação ou ainda, o estado de conservação em que se encontram (HEINTZ, 1962; GALLO-DA-SILVA *et al.*, 1997; CHAVES, 2003).

Espécies de tubarões, como *Squalus acanthias*, *Chlamydoselachus anguineus* e *Heterodontus francisci* foram analisadas sistematicamente, principalmente quanto ao esqueleto e à musculatura (GOODEY, 1910; DANIEL, 1915; WELLS, 1917; De BEER, 1922; ALLIS, 1923; CAHN, 1926; EL-TOUBI, 1949; JOLLIE, 1971; WILGA & MOTTA, 1998; EDMONDS *et al.*, 2001; SUMMERS, *et al.*, 2004; HUBER *et al.*, 2005), enquanto para outras espécies, ou mesmo famílias, os estudos são escassos ou mesmo inexistentes. É possível observar uma mudança gradual no enfoque dado aos estudos anatômicos, com trabalhos iniciais primariamente descritivos (von BONDE, 1933; DANIEL, 1934), passando à análise da morfologia funcional, com o inter-relacionamento da anatomia com parâmetros comportamentais (MOSS, 1977), tipo de dieta (WILGA & MOTTA, 2000) e abordagem taxonômica (LIMA *et al.*, 1997) e filogenética (NISHIDA, 1990).

Evidências morfológicas levam a crer que as raia derivaram de tubarões do grupo Squalia, no começo do Jurássico (CARROLL, 1988; McEACHRAN *et al.*, 1996; SHIRAI, 1996) e, apesar de compreender mais da metade do total de espécies de elasmobrânquios

conhecidos atualmente (COMPAGNO, 2005), as raias têm recebido menos atenção do que os tubarões quanto aos estudos sobre mecanismos alimentares, ainda que se pese exibirem alguns caracteres e mecanismos singulares (DEAN *et al.*, 2004).

As raias da família Rhinobatidae, conhecidas popularmente como raias-viola, são os mais antigos representantes entre as raias atuais, com registros fósseis que datam do período Jurássico (CARROLL, 1988; CAPPETA, 1987). Esta família é composta por quatro gêneros (*Aptychotrema* NORMAN, 1926, *Rhinobatos* LINCK, 1790, *Trigonorrhina* MULLER & HENLE, 1838 e *Zapteryx* JORDAN & GILBERT, 1880) e cerca de 45 espécies (COMPAGNO, 2005). No Brasil são conhecidos dois gêneros, *Rhinobatos* e *Zapteryx*, que compreendem quatro espécies: *Rhinobatos horkelii* MÜLLER & HENLE, 1841, *R. lentiginosus* GARMAN, 1880 e *R. percellens* WALBAUM, 1792 e *Zapteryx brevirostris* MÜLLER & HENLE, 1841 (FIGUEIREDO, 1977, LESSA, 1986; LIMA, 2007). São espécies de pequeno a médio porte (entre 60 cm e 1,5 m de comprimento), habitantes da plataforma continental, usualmente sobre fundos arenosos e lodosos, onde se alimentam principalmente de invertebrados bentônicos, como poliquetas e pequenos crustáceos (FIGUEREDO, *op cit.*). Muitas características morfológicas das raias-viola são intermediárias entre tubarões e raias (SHIRAI, 1996; McEACHRAN *et al.*, 1996). Mesmo havendo divergências sobre a posição filogenética das raias-viola, onde alguns autores consideram ser este o grupo mais basal (NISHIDA, 1990; SHIRAI, 1996) enquanto outros consideram Torpediniformes como o mais plesiomórfico (McEACHRAN *et al.*, 1996; McEACHRAN E ASCHLIMAN, 2004), é inquestionável que o estudo de seus caracteres pode fornecer subsídios na elucidação da evolução do aparato alimentar e da filogenia dos elasmobrânquios.

Rhinobatos percellens (Figura 1) ocorre da plataforma continental de todo Atlântico ocidental, desde o Panamá até, pelo menos, o litoral do Paraná, no sul do Brasil. Costeira e bentônica, de regiões tropicais e subtropicais, desde águas rasas até cerca de 110 m de profundidade, aparentemente utiliza áreas mais rasas para o desenvolvimento e cresce até cerca de 1 m, embora a maioria dos adultos tenha no máximo 80 cm. Os machos amadurecem com cerca de 44 cm e fêmeas com aproximadamente entre 46 e 50 cm. Nasceram medindo entre 14 e 17 cm de comprimento (BIGELOW & SCHROEDER, 1953; FIGUEREDO, 1977; McEACHRAN & CARVALHO, 2002, ROCHA, 2010).



Figura 1 – Exemplar da espécie *Rhinobatos percellens*.

Zapteryx brevirostris (Figura 2) é distribuída em águas costeiras do Sudeste do Brasil, desde o Rio de Janeiro até Mar del Plata na Argentina (CASTELLO, 1971). Usualmente encontrada em águas rasas da plataforma continental, com poucos registros a profundidades superiores a 50m; Cresce até cerca de 65 cm de comprimento total (FIGUEREDO, 1977). Os machos amadurecem com cerca de 43,7 cm e as fêmeas com aproximadamente 42 cm (BATISTA, 1987).



Figura 2 – Exemplar da espécie *Zapteryx brevirostris*.

Para *Rhinobatos percellens*, estudos relacionados à alimentação e reprodução foram feitos no Nordeste (SHIBUYA *et al.*, 2005; BARBOSA, 2006) e Sudeste do Brasil (DURIGON, 2008; ROCHA, 2010), enquanto *Zapteryx brevirostris* possui trabalhos envolvendo aspectos biológicos na região Sudeste (BATISTA, 1987; BATISTA, 1991; PASQUINO, 2004; MARION, 2009) e Sul (ABILHOA *et al.*, 2007). Complementarmente, Lima (2007) realizou estudo morfométrico comparativo entre *R. lentiginosus* e *R. percellens* do Nordeste do Brasil, e Goitein *et al.* (1998) compararam *R. horkelli* e *Narcine brasiliensis* em seu estudo de ecomorfologia. Entretanto estudos detalhados sobre a musculatura associada à alimentação para a família Rhinobatidae foram realizados apenas para *Rhinobatos lentiginosus* no Atlântico Norte ocidental (WILGA & MOTTA, 1998a), evidenciando mecanismo diferenciado de transporte (transporte por compressão), que envolve de forma única os componentes cefálicos.

O presente estudo tem como objetivo principal realizar um estudo comparativo da anatomia dos músculos envolvidos na alimentação de suas espécies de Rhinobatidae ocorrentes na costa brasileira, *Rhinobatos percellens* e *Zapteryx brevirostris* e verificar a sua aplicação como subsídio para estudos taxonômicos e evolutivos de elasmobrânquios.

OBJETIVOS

-
1. Descrição da musculatura associada à alimentação das espécies de raia-viola *Rhinobatos percellens* e *Zapteryx brevirostris*;
 2. Descrição dos neurocrânios das mesmas;
 3. Comparação anatômica do neurocrânio e musculatura entre as duas espécies;
 4. Comparação anatômica intra-específica da musculatura, sob o ponto de vista sexual e ontogenético;
 5. Discutir o aparato muscular envolvido na alimentação do ponto de vista funcional, relacionando com a dieta de cada espécie;
 6. Avaliar a aplicabilidade deste estudo como ferramenta taxonômica para a família Rhinobatidae.

INTRODUÇÃO

O condrocrânio de elasmobrânquios pode ser dividido em neurocrânio, arco mandibular e arco hióide (WALLER & BARANES, 1991). O neurocrânio é uma peça única, com seus lados, teto e assoalho fusionados, possui rigidez que varia de acordo com o grau de calcificação da cartilagem, exibindo morfologia bastante diversificada (DANIEL, 1934; NISHIDA, 1990). Embora um menor número de peças cranianas possa sugerir plasticidade funcional reduzida, isso aparentemente não limita a diversidade de dieta e comportamento dos elasmobrânquios (DEAN *et al.*, 2005; DEAN *et al.*, 2007).

De forma geral o neurocrânio exibe o aspecto de “caixa” e contém o encéfalo, órgãos olfatórios e auditivos (NISHIDA, 1990), com cartilagem rostral que varia de ausente a bem desenvolvida, dependendo da espécie (MIYAKE, *et al.*, 1992a). Associadas ao neurocrânio encontram-se o palatoquadrado e cartilagens de Meckel (formando o arco mandibular) e a hiomandíbula (arco hióide) (DANIEL, 1934). Essas peças interagem com o neurocrânio de múltiplas formas através de diferentes articulações e ligamentos, que variam de acordo com o grupo de elasmobrânquios (WILGA, 2002) e possibilitam diferentes habilidades de protrusão (WILGA *et al.*, 2001) e depressão das maxilas (WILGA *et al.*, 2000), que inclusive compreende a modulação do movimento (DEAN & MOTTA, 2004).

Dentre as principais diferenças no neurocrânio de tubarões e raias encontram-se o hemicentro e alterações na cartilagem hióide e espiracular (EL-TOUBI & HAMDY, 1959). Nas raias, as cartilagens de Meckel e do palatoquadrado são sustentadas somente pela hiomandíbula e musculatura associada, com perda da articulação craniopalatina (MAISEY, 1980). Mesmo com essas alterações, as raias ocupam quase todos os mesmos níveis tróficos dos tubarões (DEAN *et al.*, 2005). No caso de raias dos gêneros *Rhinobatos* e *Zapteryx*, Dean *et al.* (2007), baseados em estudos de morfologia de crânio com tomografia computadorizada, delimitaram que suas principais presas seriam complexas, elusivas e grandes.

Estudos envolvendo o neurocrânio de raias são escassos, quando comparados com estudos com tubarões (GOODEY, 1910; DANIEL 1915, 1934; ALLIS, 1923; COMPAGNO, 1988; WALLER & BARANES, 1991; FRAZZETTA, 1994; WU, 1994; GOTO, 2001). Parte dos trabalhos com raias está inserida dentro de estudos de taxonomia e filogenia (NISHIDA, 1990; McEACHRAN *et al.*, 1996; SHIRAI, 1996, McEACHRAN & ASCHLIMAN, 2004), sem descrições muito detalhadas.

Estudos que contemplem aspectos ontogenéticos do neurocrânio de raias são ainda mais raros, e embora possam abranger o grupo como um todo na discussão (MIYAKE *et al.*,

1992a), envolvem em sua maioria apenas espécies de Torpediniformes (de BEER, 1926; HOLMGREN, 1941) e Rajiformes (PARKER, 1878; HOLMGREN, *op cit.*), o que dificulta uma análise comparativa do neurocrânio de espécies diferentes. Há um número maior de trabalhos consistentes sobre o desenvolvimento do neurocrânio envolvendo espécies de tubarões, havendo, inclusive, diversos estudos para uma mesma espécie, p.ex. *Squalus acanthias* (WELLS, 1917; de BEER, 1922; HARRISON, 1931; EL-TOUBI, 1949; JOLLIE, 1971).

As raias possuem grande variação na morfologia do neurocrânio. Dentre as características que diferem consideravelmente, e inclusive são utilizadas para diferenciar gêneros e/ou famílias e traçar a filogenia, pode-se citar: cartilagem rostral (MIYAKE *et al.*, 1992a), fontanelas (HAMDY, 1960), cápsulas nasais (McEACHRAN *et al.*, 1996) e processo pré-orbital (HOLMGREN, 1941; McEACHRAN *et al.*, *op cit.*)

De forma geral o neurocrânio de Rhinobatidae tem mantido padrão conservativo, desde os exemplares fósseis (BRITO & SERET, 1996), sendo, em geral, marcado pelo rostro bem desenvolvido, presença de apêndice rostral (com exceção do gênero *Zanobatus*), cápsulas nasais expandidas lateralmente e fontanela anterior ampla. Hamdy (1974) demonstra que *Rhinobatos granulatus* possui a forma típica triradiata de cartilagem rostral, que é geralmente encontrada em muitos tubarões.

Estudos específicos envolvendo o neurocrânio de Rhinobatidae incluem o trabalho de Daniel (1934) com *Rhinobatos productus* e El-Toubi & Hamdy (1959) com *Rhinobatos halavi*. Nishida (1990) utiliza exemplares de *Aptychotrema rostrata*, *A. banksii*, *Rhinobatos hynnicephalus*, *R. percellens*, *Trygonorhina fasciata*, e *Zapteryx exasperata* em suas comparações com Myliobatidoidei. Com relação às espécies brasileiras, a descrição dos neurocrânios de *Rhinobatos horkelli*, *Rhinobatos percellens* e *Zapteryx brevirostris* foi feita por Chaves (2003), mas sem distinção entre as descrições de *R. horkelli* e *R. percellens*.

MATERIAIS & MÉTODOS

Amostragem

Para a obtenção de exemplares, foram feitas amostragens junto à frota industrial que desembarca no Terminal Pesqueiro de Santos e às pequenas embarcações que atuam na plataforma continental interna do litoral paulista. A frota industrial é devotada à captura de camarões com redes-de-arrasto de fundo e sua área de atuação envolve a plataforma continental de São Paulo, entre 20 e 40 m de profundidade. A frota artesanal de pequeno porte atua na plataforma interna, em profundidades de até 20 m e a arte de pesca empregada é arrasto-de-fundo ou mesmo redes-de-entalhar. Para a frota artesanal foram feitas amostragens nos seguintes pontos: Ubatuba e Ilha Bela (litoral norte); Guarujá, Praia Grande e Itanhaém (litoral central) e Cananéia (litoral sul). Para as amostragens no Terminal Pesqueiro de Santos, foram feitas amostragens mensais junto à frota industrial que opera na plataforma continental do Estado de São Paulo. De cada amostragem foram obtidos dados sobre local de captura (coordenadas geográficas), profundidade e data. Após a captura, os animais foram congelados e mantidos em câmara frigorífica até sua utilização em laboratório. Os exemplares foram utilizados simultaneamente em trabalhos de alimentação, reprodução, idade e crescimento e anatomia.

Obtenção de dados primários

Em laboratório, todos os animais foram identificados com base em Figueiredo (1977) e McEachran & Carvalho (2002). Em seguida, foram sexados, medidos quanto ao comprimento total e a largura do disco (ambos em mm) e pesados (em g). Foi realizada a evisceração dos espécimes, com a retirada dos aparelhos digestório e reprodutor, que foram fixados em solução de formaldeído 10% e preservados para projetos paralelos relativos à alimentação e reprodução de *Zapteryx brevirostris* e *Rhinobatos percellens*. A seguir, foi feita uma incisão cirúrgica posterior à cintura peitoral, visando à remoção da cabeça, com posterior descarte da cavidade celomática vazia e da cauda.

Os espécimes eviscerados e ainda em estado fresco foram numerados e alojados novamente no container frigorífico para posterior dissecação.

Classificação dos exemplares e dissecação

O estágio de maturidade foi definido com base no material aqui considerado, tanto para *Rhinobatos percellens* (Tabela 1) quanto para *Zapteryx brevirostris* (Tabela 2). O tamanho da primeira maturidade foi estimado, utilizando-se dados reprodutivos de outros projetos, com material da mesma amostragem, em andamento no mesmo laboratório.

Tabela 1: Indivíduos de *Rhinobatos percellens* utilizados para a análise, com dados de largura de disco (LD) em mm e comprimento total (CT) em mm.

Exemplar	Sexo	Maturidade	LD	CT
PROVI 508	Fêmea	Jovem	146	438
PROVI 510	Fêmea	Jovem	160	500
PROVI 1385	Fêmea	Jovem	141	444
PROVI 1463	Fêmea	Jovem	139	425
PROVI 1513	Fêmea	Jovem	141	425
PROVI 1388	Macho	Jovem	140	444
PROVI 1510	Macho	Jovem	127	390
PROVI 1511	Macho	Jovem	130	395
PROVI 1512	Macho	Jovem	130	404
PROVI 1514	Macho	Jovem	122	374
PROVI 033	Fêmea	Adulto	332	1020
PROVI 474	Fêmea	Adulto	220	702
PROVI 476	Fêmea	Adulto	217	673
PROVI 511	Fêmea	Adulto	231	721
PROVI 1308	Fêmea	Adulto	178	550
PROVI 468	Macho	Adulto	210	665
PROVI 486	Macho	Adulto	203	663
PROVI 972	Macho	Adulto	214	690
PROVI 1176	Macho	Adulto	168	541
PROVI 1476	Macho	Adulto	224	736

Foram utilizadas as seguintes classes etárias, para cada espécie estudada, baseada em dados de reprodução de Rocha (2010):

- machos jovens;
- fêmeas jovens;
- machos adultos;
- fêmeas adultas.

Tabela 2: Indivíduos de *Zapteryx brevirostris* utilizados para a análise, com dados de largura de disco (LD) em mm e comprimento total (CT) em mm.

Exemplar	Sexo	Maturidade	LD	CT
PROVI 279	Fêmea	Jovem	183	388
PROVI 396	Fêmea	Jovem	195	416
PROVI 607	Fêmea	Jovem	165	344
PROVI 711	Fêmea	Jovem	154	310
PROVI 1011	Fêmea	Jovem	184	388
PROVI 074	Macho	Jovem	179	368
PROVI 079	Macho	Jovem	189	421
PROVI 1020	Macho	Jovem	191	400
PROVI 1035	Macho	Jovem	183	385
PROVI 1039	Macho	Jovem	144	285
PROVI 240	Fêmea	Adulto	221	468
PROVI 245	Fêmea	Adulto	230	490
PROVI 251	Fêmea	Adulto	225	497
PROVI 256	Fêmea	Adulto	232	495
PROVI 260	Fêmea	Adulto	229	500
PROVI 273	Macho	Adulto	221	508
PROVI 276	Macho	Adulto	201	467
PROVI 403	Macho	Adulto	198	442
PROVI 408	Macho	Adulto	188	440
PROVI 534	Macho	Adulto	205	465

Para facilitar a definição da origem e inserção dos músculos analisados, foi realizada a descrição dos neurocrânios das duas espécies, proporcionando uma delimitação dos músculos com maior precisão. Foram utilizados cinco indivíduos de cada espécie, que foram imersos em água e aquecidos para facilitar a retirada dos tecidos, expondo a porção cartilaginosa. Os neurocrânios foram limpos com auxílio de bisturi, pinças e estilete, removendo os tecidos, até a exposição de forâmens e fenestras. Foram tomadas fotografias em alta definição com auxílio câmera fotográfica digital e confeccionadas as pranchas ilustrativas, com utilização de caneta nanquim, papel canson e vegetal. As imagens foram editadas com o programa Adobe Photoshop CS2, para melhor visualização de detalhes e aplicação das legendas. A descrição seguiu a divisão do neurocrânio em sete regiões (rosto, cápsulas nasais, teto craniano, região orbital, placa basal, cápsulas óticas, e occipital), proposta por Compagno (1988). A nomenclatura segue El-Toubi & Hamdy (1959), McEachran & Martin (1978), Gallo-da-Silva, *et al.* (1997) e Chaves (2003).

RESULTADOS

Rhinobatos percellens

Os cinco exemplares possuem características muito similares, possibilitando uma descrição única para a espécie, sem levar em conta o caráter ontogenético.

Rostro: a cartilagem rostral se inicia entre as cápsulas nasais, estendendo-se até o nodo rostral, que é fusionado ao apêndice rostral, uma cartilagem mais fina e delicada, que se inicia na lateral, no primeiro terço do rostro, com formato arredondado, que se alarga um pouco em sua metade e depois afina novamente (Figuras 3 e 15).



Figura 3 – Vista dorsal do neurocrânio de *Rhinobatos percellens*

O apêndice rostral possui um par de fenestras rostrais mais anteriormente, profundas, e que perfuram o mesmo. Na porção mais anterior do apêndice rostral encontram-se um par de extensões cartilaginosas semelhantes a barbilhões (Figura 4). A fontanela anterior origina-se entre as cápsulas nasais, acompanha a cartilagem rostral, afinando na região central do rostro, alargando-se novamente, tornando-se mais rasa (Figuras 3 e 15), terminando junto ao nodo rostral.



Figura 4 – Detalhe da região anterior do apêndice rostral de *Rhinobatos percellens*; seta branca indica as extensões cartilaginosas.

Teto craniano: lâmina cartilaginosa que cobre a região dorsal do crânio (Figuras 3 e 15), desde a fontanela anterior até a fossa parietal. Compreende a crista supra-orbital, região mais elevada, logo acima da cavidade orbital. Esta crista é perfurada por um conjunto de forâmens para o nervo ophthalmicus superficialis. A fontanela posterior é grande e em formato de gota, com a região mais afilada na porção anterior. A fossa parietal localiza-se na parte posterior do teto craniano, entre as cápsulas óticas, onde se encontra os pares de forâmens linfáticos. O par de forâmens endolinfáticos é menor do que o par de forâmens perilinfáticos.

Cápsulas nasais: expandem-se lateralmente, inclinadas anteriormente, com aberturas ovais localizadas ventralmente (Figuras 5 e 16). Dentro dessa cavidade localiza-se o forâmen olfatório, arredondado e de grande diâmetro, e posterior a ele localiza-se o forâmen orbitonasal. Dorsalmente o forâmen do canal pré-orbital localiza-se externamente, próximo à base da fontanela anterior (Figuras 3 e 15). Dorsalmente, na região posterior das cápsulas e contínuo à crista supra-orbital encontra-se o processo pré-orbital.



Figura 5 – Visão ventral do neurocrânio de *Rhinobatos percellens*.

Placa basal: lâmina cartilaginosa que cobre a região ventral do neurocrânio (Figuras 5 e 16). Em seu centro encontra-se o forâmen da artéria carótida interna. Anteriormente a esse forâmen, nas laterais da placa basal, encontra-se o par de forâmens aferentes pseudobranquiais. Entre as cápsulas nasais há uma concavidade, a depressão subetmoidal, posterior ao rostro.

Parede orbital: localiza-se na lateral do neurocrânio (Figuras 6 e 17), fazendo limite com as cápsulas nasal e ótica. O maior forâmen é o óptico (II), anterior a ele está o forâmen para a veia cerebral anterior e posteriormente fica o pedículo óptico. Látero-posteriormente ao pedículo encontra-se o forâmen do nervo oculomotor (III) e anteriormente está o forâmen do nervo troclear (IV). O canal pré-orbital sai da região pré-orbital, perfura a cápsula nasal, saindo na região anterior da mesma. Anterior à cápsula ótica encontra-se o forâmen pró-óptico, para os nervos trigêmeo, abducente, oftálmico e os ramos mandibulares do nervo facial.



Figura 6 – Vista lateral do neurocrânio de *Rhinobatos percellens*.

Cápsulas óticas: Ficam nas laterais da fossa parietal (Figuras 7 e 18). Logo após a crista supra-orbital, localiza-se o processo pós-orbital, tão protuberante quanto o processo pré-orbital. Posterior a esse processo encontra-se a crista supra-ótica (Figuras 3 e 15). Na região lateral-posterior da cápsula está a faceta articular da hiomandíbula (Figuras 6 e 17).

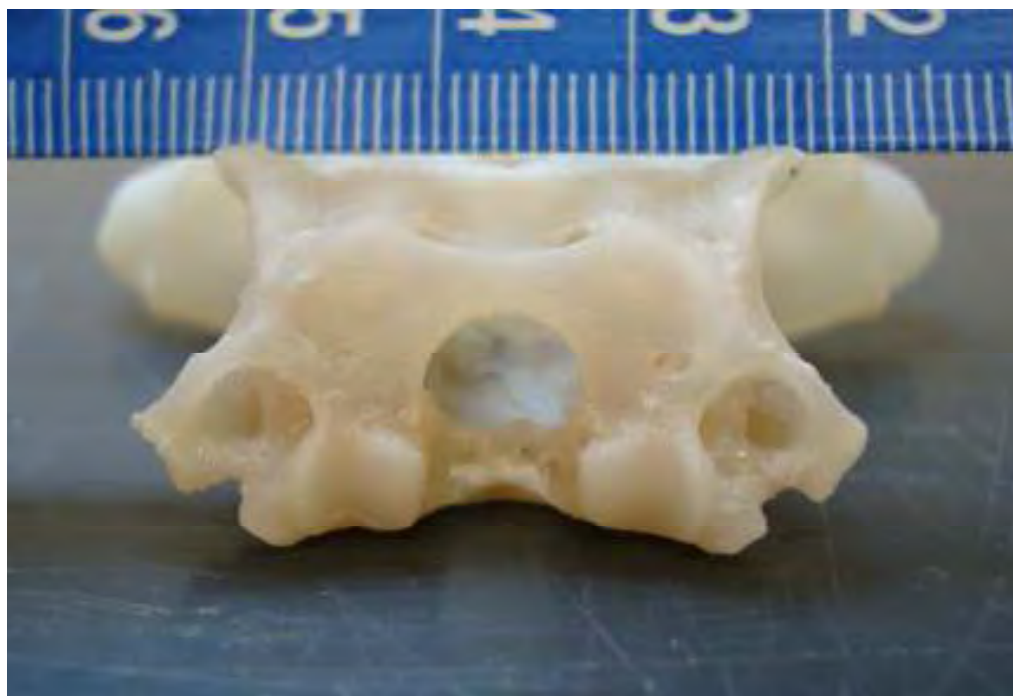


Figura 7 – Visão posterior do neurocrânio de *Rhinobatos percellens*.

Occipital: trata-se da região posterior do crânio (Figuras 7 e 18), com o grande forâmen magno em seu centro. Ao lado desse forâmen, na porção mais baixa, estão os côndilos occipitais. Acima dos côndilos estão os forâmens para o ramo lateral do nervo glossofaríngeo, dentro de uma cavidade rasa. Atravessando o arco jugal, que liga a porção posterior da cápsula ótica à faceta articular da hiomandíbula, está o forâmen para o nervo glossofaríngeo.

Zapteryx brevirostris

Quatro dos cinco exemplares apresentaram características muito próximas, possibilitando uma descrição única. Um quinto exemplar, exibindo anomalia, é descrito posteriormente.

Rostro: a cartilagem rostral se inicia anteriormente às cápsulas nasais (Figuras 8 e 19), estendendo-se até o nodo rostral, que é sobreposto pelo apêndice rostral, uma cartilagem mais fina e delicada, que se inicia mais anteriormente na lateral do rostro, alargando-se e estendendo-se à frente do nodo rostral. O apêndice rostral possui um par de fenestras rostrais. A fontanela anterior origina-se entre as cápsulas nasais, com base larga, acompanhando a cartilagem rostral, afinando e tornando-se mais rasa gradualmente, terminando junto ao nodo rostral.



Figura 8 – Vista dorsal do neurocrânio de *Zapteryx brevirostris*.

Teto craniano: lâmina cartilaginosa que cobre a região dorsal do crânio (Figuras 8 e 19), desde a fontanela anterior até a fossa parietal. Compreende a crista supra-orbital, região mais elevada, logo acima da cavidade orbital, perfurada por um conjunto de forâmens para o nervo ophthalmicus superficialis. No centro do teto craniano existe uma região com cartilagem mais fina que em alguns indivíduos chega a formar um orifício, a fontanela posterior. A fossa parietal localiza-se na parte posterior do teto craniano, entre as cápsulas óticas, onde se encontra os pares de forâmens endolinfáticos e perilinfáticos, de tamanho semelhante e localizados próximos um ao outro.

Cápsulas nasais: expandem-se lateralmente, perpendicularmente ao eixo longitudinal do neurocrânio, com aberturas ovais localizadas ventralmente (Figuras 9 e 20). Dentro dessa cavidade localiza-se o forâmen olfatório, arredondado e com de grande diâmetro, e posterior a ele localiza-se o forâmen orbitonasal. O forâmen do canal pré-orbital localiza-se dorso-frontalmente, próximo à base da fontanela anterior. Dorsalmente, na região posterior das cápsulas e contínuo à crista supra-orbital encontra-se o processo pré-orbital.

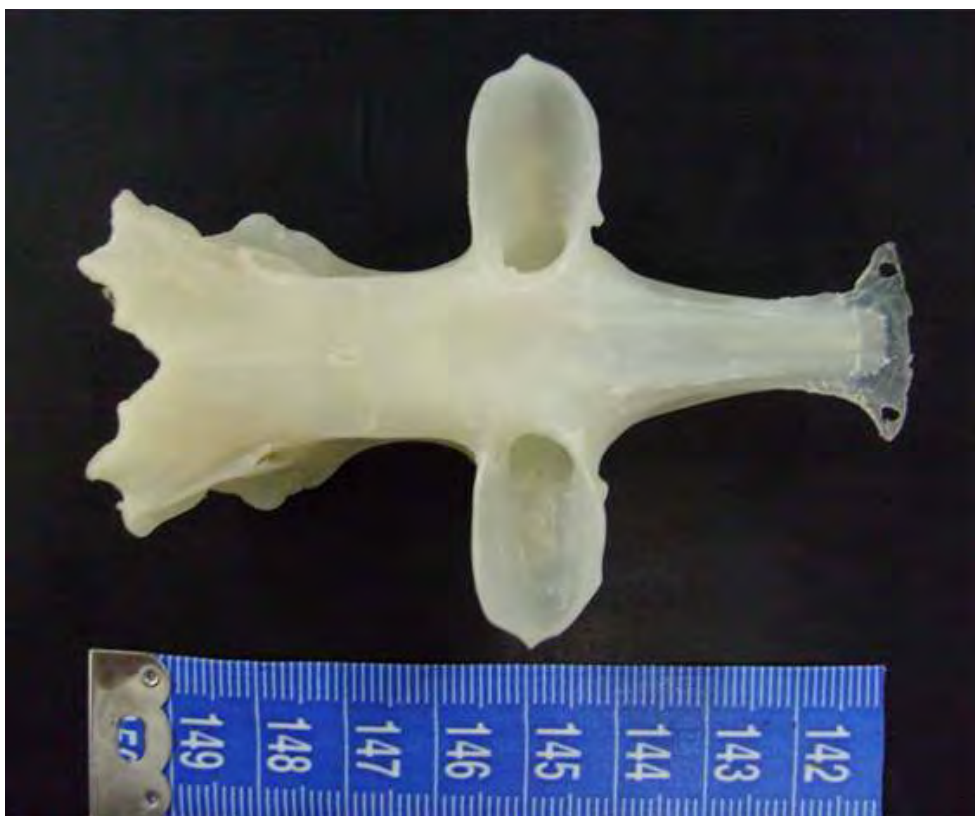


Figura 9 – Visão ventral do neurocrânio de *Zapteryx brevirostris*.

Placa basal: lâmina cartilaginosa que cobre a região ventral do neurocrânio (Figuras 9 e 20). Em seu centro encontra-se o forâmen da artéria carótida interna. Nas laterais da placa basal, anteriormente ao forâmen da carótida interna encontra-se o par de forâmens aferentes pseudobranquiais.

Região orbital: localiza-se na lateral do neurocrânio (Figuras 10 e 21), fazendo limite com as cápsulas nasal e ótica, é perfurada por vários forâmens para passagem dos nervos cranianos e dos vasos sanguíneos. O maior forâmen é o óptico (II), anterior a ele está o forâmen para a veia cerebral anterior e posteriormente fica o pedículo óptico. Acima do pedículo encontra-se o forâmen do nervo oculomotor (III) e anteriormente está o forâmen do nervo troclear (IV). O canal pré-orbital sai da região pré-orbital, perfura a cápsula nasal, saindo na região posterior da mesma. Anterior à cápsula ótica encontra-se o forâmen pró-óptico, para os nervos trigêmeo, abducente, oftálmico e os ramos mandibulares do nervo facial.

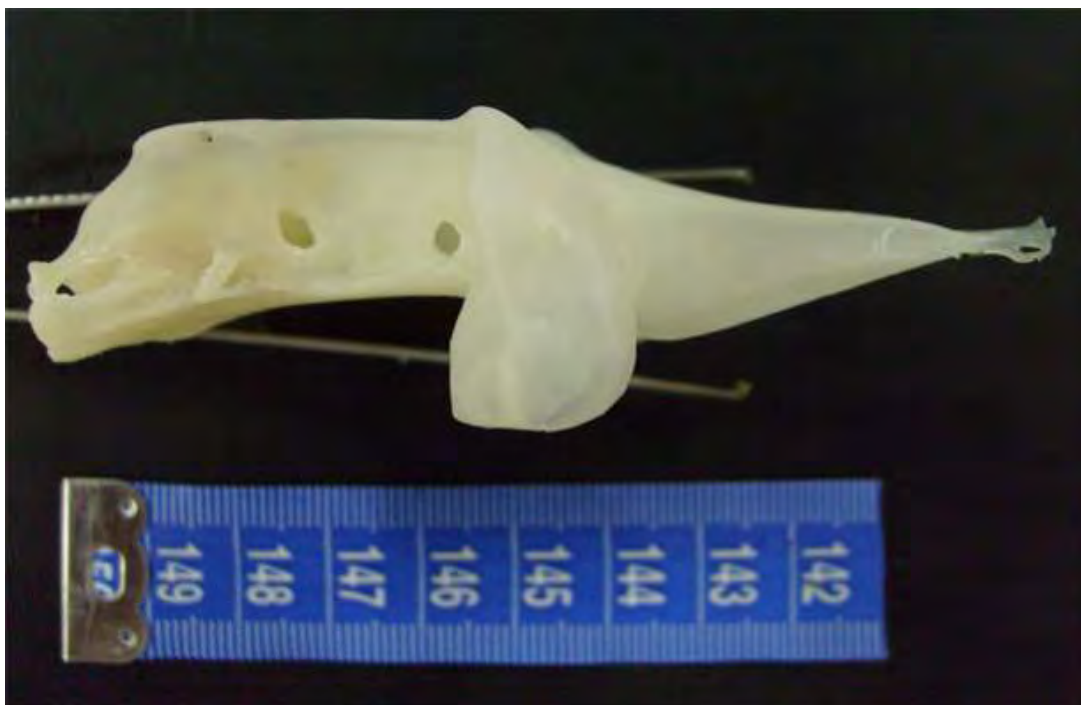


Figura 10 – Visão lateral do neurocrânio de *Zapteryx brevirostris*.

Cápsulas óticas: Ficam nas laterais da fossa parietal (Figuras 11 e 22), anteriormente faz limite com a comissura lateral (Figuras 10 e 21) e posteriormente pela região occipital. Logo após a crista supra-orbital, localiza-se o processo pós-orbital, uma protuberância mais suave do que o processo pré-orbital. Posterior a esse processo encontra-se a crista supra-ótica. Em

alguns exemplares, o processo pós-orbital e a crista supra-ótica estavam fusionadas, formando a denominada abertura pós-orbital. Na região lateral-posterior da cápsula está a faceta articular da hiomandíbula.

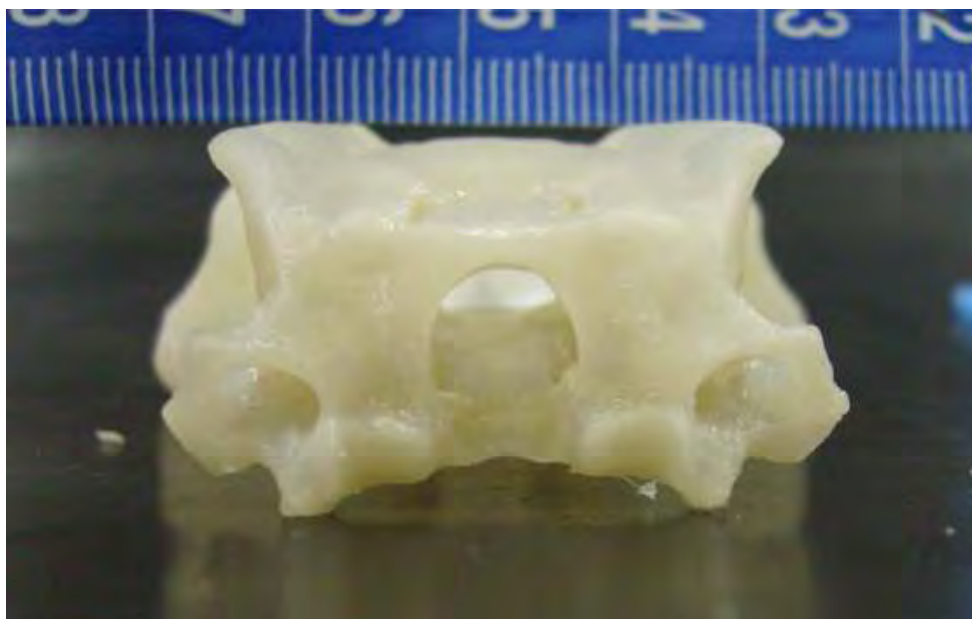


Figura 11 – Vista posterior do neurocrânio de *Zapaterus brevirostris*.

Região occipital: trata-se da região posterior do crânio (Figuras 11 e 22), com o grande forâmen magno em seu centro. Ao lado desse forâmen, na porção mais baixa, estão os côndilos occipitais, e acima deles estão os forâmens para o ramo lateral do nervo glossofaríngeo. Atravessando o arco jugal, que liga a porção posterior da cápsula ótica à faceta articular da hiomandíbula, está o forâmen para o nervo glossofaríngeo.

Exemplar anômalo: O indivíduo é um macho de 467 mm de comprimento total e 201 mm de largura de disco. O exemplar não apresentava deformidades externas evidentes, entretanto ao ser submetido à dissecação e limpeza, foram observadas alterações no neurocrânio, particularmente na cápsula nasal direita (Figura. 12). Esta apresentava volume menor do que a cápsula esquerda (Figura. 13), diminuição do tamanho do forâmen olfatório, aumento da espessura da parede da cápsula, deslocamento e deformação do forâmen etmoidal. A fontanela anterior e o rostro como um todo tiveram um deslocamento para a direita, e o processo pré-orbital direito não existe. Comparando-se o indivíduo anômalo com outro não anômalo de tamanho semelhante (Figura. 14), observa-se que a cápsula nasal esquerda do

neurocrânio deformado apresenta largura e comprimento maiores do que a do não anômalo, com volume relativo maior.

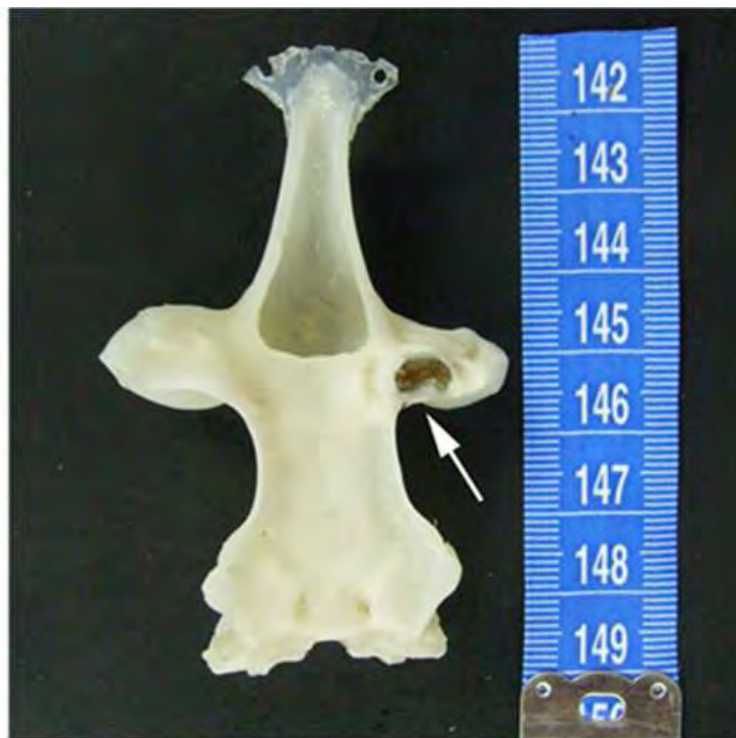


Figura 12 – Vista dorsal do neurocrânio anômalo de *Z. brevirostris*. Seta branca aponta a concavidade na cápsula nasal direita.

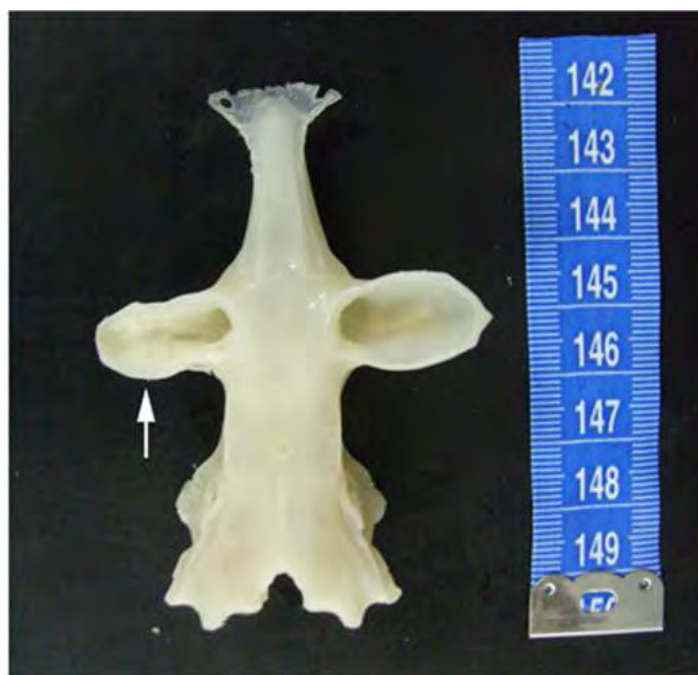


Figura 13 – Vista ventral do neurocrânio anômalo de *Z. brevirostris*. Seta branca aponta a alteração na parede da cápsula nasal direita.



Figura 14 – Comparação da região ventral do neurocrânio anômalo com outro não anômalo de tamanho semelhante. Seta branca aponta a cápsula nasal direita, que possui maior deformidade.

Comparações

Ontogenética

Não foram encontradas diferenças significativas entre as faixas etárias para ambas as espécies.

Dimorfismo sexual

Não foram encontradas diferenças significativas entre machos e fêmeas para ambas as espécies.

Inter-específicas

O neurocrânio de *Rhinobatos percellens* e *Zapteryx brevirostris* diferem em relação ao tamanho do rostro, maior em *R. percellens*. A fontanela anterior é proporcionalmente mais fina em *R. percellens*, e termina junto ao nodo rostral de forma mais brusca que em *Z. brevirostris*. De forma geral, o neurocrânio de *R. percellens* apresenta cartilagem mais grossa, com paredes mais espessas do que de *Z. brevirostris*, principalmente na região do rostro.

O apêndice rostral também apresenta diferenças. O apêndice das duas espécies acompanha o formato da região anterior da cabeça. O apêndice de *Z. brevirostris* é mais delicado e menos calcificado, possuindo a região anterior mais achatada, enquanto em *R. percellens* é mais calcificado e firme, sendo mais arredondado, exibindo um par de extensões na região ventral, na borda do apêndice, com formato semelhante a barbilhões, caráter não observado em *Z. brevirostris*. Proporcionalmente o apêndice rostral é maior em *R. percellens*. O formato das fenestras no apêndice rostral também é diferente entre as espécies, sendo mais arredondado em *Z. brevirostris*, e oval em *R. percellens*.

A fontanela posterior está presente em todos os exemplares de *R. percellens*, enquanto na mesma região do neurocrânio de *Z. brevirostris* a fontanela pode estar presente, ausente ou apresentar uma região de cartilagem mais fina, com o mesmo formato que daria a fontanela. A conformação da fontanela posterior de *Z. brevirostris* não teve qualquer correlação com o sexo ou a maturação do indivíduo.

O tamanho dos pares de forâmens linfáticos é desigual para *R. percellens*, sendo o forâmen perilinfático maior do que o endolinfático e encontram-se afastados um do outro, enquanto em *Z. brevirostris* os forâmens possuem tamanhos mais similares e ficam mais próximos um do outro na fossa parietal.

O forâmen aferente pseudobranquial é menor e menos perceptível em *R. percellens*, sendo localizado mais facilmente em *Z. brevirostris*.

Ambos os forâmens orbitonasais são robustos e localizados em posição semelhante. As cápsulas nasais de *R. percellens* são arqueadas, direcionadas anteriormente, enquanto as de *Z. brevirostris* possuem orientação perpendicular ao eixo antero-posterior do neurocrânio.

Os processos ótico, pré e pós-orbital de *R. percellens* são mais proeminentes do que em *Z. brevirostris*. A crista supra-orbital também é mais saliente na região dorsal de *R. percellens*. Em alguns exemplares de *Z. brevirostris*, o processo pós-orbital estava fusionado à crista supra-ótica, o que não foi encontrado em nenhum indivíduo de *R. percellens*.

A comissura lateral é mais espessa em *Z. brevirostris*. O forâmen do nervo óptico possui diâmetro semelhante em ambas as espécies. A faceta hiomandibular é mais extensa em *Z. brevirostris*.

O côndilo occipital é mais largo e baixo em *Z. brevirostris*, enquanto em *R. percellens* é mais alto e fino. O arco jugal de *R. percellens* é mais anguloso, enquanto em *Z. brevirostris* possui conformação mais arredondada. A região posterior como um todo do neurocrânio é mais achatada e larga em *R. percellens*, enquanto em *Z. brevirostris* é mais alta e afinada.

DISCUSSÃO

O neurocrânio de elasmobrânquios é utilizado como caractere taxonômico, para separar famílias (NISHIDA, 1990), gêneros (GONZÁLEZ-ISÁIS & DOMÍNGUEZ, 2004; SHIRAI, 1996), e mesmo espécies (McEACHRAN & MARTIN, 1978). Entretanto, apesar de outros elementos anatômicos já terem sido apontados como evidências de dimorfismo sexual, como a dentição em *Dasyatis sabina* (KAJIURA & TRICAS, 1996), não foram encontradas diferenças significativas entre os neurocrânios de fêmeas e machos de *Rhinobatos percellens* e *Zapteryx brevirostris*.

Igualmente não foram encontradas diferenças ontogenéticas nos neurocrânios de *R. percellens* e *Z. brevirostris*. O mesmo foi encontrado por Chaves (2003) para as mesmas espécies e por Robinson & Motta (2002) que observaram isometria no crescimento da cabeça de *Ginglymostoma cirratum*. Summers *et al.* (2004) encontraram indícios de ontogenia pelo nível de calcificação dos componentes cartilagosos da cabeça, mas utilizaram outra metodologia, envolvendo tomografia computadorizada, sem dissecação dos exemplares. A constatação de diferenças ontogenéticas tem se mostrado muito variável, e sua magnitude pode ser relacionada a variáveis do ambiente natural, como a experiência do predador e heterogeneidade de recursos disponíveis (MORSE, 1980).

O neurocrânio de Rhinobatiformes possui conformação de modo geral conservativa, sendo o neurocrânio das espécies estudadas no presente trabalho muito parecido com o de espécies fósseis (BRITO & SERET, 1996), ou mesmo compartilhando muitas semelhanças com raias Rajiformes (HEINTZ, 1962; McECHRAN & MARTIN, 1978; MIYAKE *et al.*, 1992).

Assim como Chaves (2003), em estudo comparativo de *Rhinobatos horkelli*, *R. percellens* e *Zapteryx brevirostris*, foram constatadas a maior parte das diferenças no neurocrânio na região do rostro, incluindo apêndice, fontanelas, e teto craniano. Entretanto, foram aqui observadas algumas diferenças adicionais.

A fontanela anterior mais estreita em *R. percellens*, talvez implique em rostro mais reforçado, possibilitando sustentação mais eficiente para o rostro maior e mais pesado. Essa sustentação pode estar relacionada também com o término de forma brusca da fontanela anterior no nodo rostral, uma vez que se terminasse suavemente, haveria um afinamento na parede do rostro, como acontece em *Z. brevirostris*, e também o enfraquecimento da região. Uma vez que a cartilagem rostral de *R. percellens* é maior, as paredes mais grossas e o apêndice rostral maior e mais calcificado possivelmente atuam para dificultar a ruptura da

cartilagem rostral, uma vez que espécies da Família Rhinobatidae têm o hábito de utiliza-lo para auxílio na obtenção de alimento (WILGA & MOTTA, 1998). Observa-se uma tendência evolutiva à diminuição do tamanho do rostro (MIYAKE *et al.*, 1992; GONZÁLEZ-ISÁIS & DOMÍNGUEZ, 2004), assim, o rostro menor de *Zapteryx brevirostris* condiz com essa tendência, uma vez que a espécie é considerada derivada em relação à *R. percellens* (NISHIDA, 1990).

O apêndice rostral de *R. percellens* difere do observado por Daniel (1934) para *R. productus*, que possui o apêndice mais anguloso, em forma de espátula, enquanto o de *R. percellens* é mais arredondado. O apêndice mais calcificado e robusto de *R. percellens* quando comparado ao de *Z. brevirostris* pode estar relacionada à sua provável utilização durante a alimentação (WILGA & MOTTA, 1998).

Descrições anteriores (CHAVES, 2003) contabilizaram dois pares de fenestras no apêndice rostral para *R. percellens* e nenhuma para *Z. brevirostris*, diferentemente do observado no presente estudo, em que foi encontrado um par de fenestras rostrais para cada espécie. Um único par de fenestras rostrais também foi encontrado por Daniel (1934) e Miyake *et al.* (1992a) em *R. productus*, e por El-Toubi & Hamdy (1959) em *R. halavi*. Nishida (1990) não representa fenestras rostrais em seu esquema de *Zapteryx exasperata*, entretanto trata-se de um esquema simplificado, que também não delimita processo pós-orbital e crista supra-ótica. Tais diferenças podem resultar de características populacionais, uma vez que Chaves (2003) utilizou muitos espécimes, principalmente de *Rhinobatos horkelli* e *R. percellens*, coletados no Rio de Janeiro e os exemplares aqui examinados de *R. percellens* são provenientes do Estado de São Paulo. Podem ainda ser resultado das diferenças de metodologia, uma vez que Chaves (*op cit.*) utilizou animais fixados e os do presente estudo foram apenas congelados, o que facilita a dissecação de partes mais delicadas como o apêndice rostral de cartilagem fina e delicada de *Z. brevirostris*.

No apêndice rostral de *R. percellens* existe um par de extensões cartilaginosas na região ventral, com formato semelhante a barbilhões, não observado em *Z. brevirostris*, nem em descrições de espécies do mesmo gênero como *Rhinobatos productus* (DANIEL, 1934), *R. halavi* (EL-TOUBI & HAMDY, 1959) ou *R. horkelli* e descrições anteriores da própria *R. percellens* (CHAVES, 2003). Tais extensões estão localizadas no meio do tecido de preenchimento, sem muita mobilidade, diminuindo a possibilidade de utilização para detecção tátil como acontece para, p. ex., tubarões da ordem Pristiophoriformes. Os apêndices rostrais são encontrados apenas no gênero *Gymnura*, e ainda de forma reduzida, dentro dos Myliobatoidea, superfamília considerada mais especializada e derivada (MIYAKE *et al.*,

1992a; GONZÁLEZ-ISÁIS & DOMÍNGUEZ, 2004). Possivelmente, essas extensões sejam um caractere seja plesiomórfico, condizendo com sua condição mais desenvolvida em *Rhinobatos percellens*, espécie considerada menos derivada que *Zapteryx brevirostris* (NISHIDA, 1990).

McEachran & Musick (1973) notaram em seu estudo que a fontanela posterior de *Leucoraja ocellata* (como *Raja ocellata*) é um caractere variável, podendo ser único ou duplo. No presente estudo, a fontanela posterior de *Zapteryx brevirostris* também apresentou variação, mas não em número e sim pela sua presença ou ausência. Os autores levantaram a possibilidade de a variação ser relacionada ao crescimento, entretanto não foi encontrada uma relação entre a presença/ausência da fontanela posterior com a classe etária de *Z. brevirostris*, descartando relação ontogenética.

Chaves (2003) afirma os processos pré-orbitais de *Rhinobatos percellens*, *R. horkelli* e *Zapteryx brevirostris* são estruturas rudimentares. Entretanto para as espécies em questão no presente estudo, o processo é bem desenvolvido, assim como El-Toubi & Hamdy (1959) observaram para *R. halavi*. No presente trabalho o processo pós-orbital não se encontrava fusionado à crista supra-ótica em todos os indivíduos de *Z. brevirostris*, como observado por Chaves (2003) para a mesma espécie, sugerindo plasticidade do caractere.

A crista supra-ótica de *Rhinobatos percellens* é mais desenvolvida do que de *Z. brevirostris*, mas menor do que o de *R. productus*, que possui crista angulosa e destacada (DANIEL, 1934; MIYAKE *et al.*, 1992). O fato dos processos pré e pós-orbital e a crista supra-orbital serem menos desenvolvidos em *Z. brevirostris* condiz com a posição filogenética mais derivada proposta por Nishida (1990), uma vez que o autor considera a ausência desses caracteres como derivado e observa-se uma diminuição de seu tamanho em relação à *R. percellens*.

As cápsulas nasais arqueadas anteriormente de *Rhinobatos percellens* são observadas também em outras espécies do gênero (DANIEL, 1934; EL-TOUBI & HAMDY, 1959), ou mesmo em raias de outras famílias (HEINTZ, 1962; McEACHRAN & MARTIN, 1978), apesar de ser observada uma tendência de raias mais derivadas possuírem cápsulas expandidas ventro-lateralmente (NISHIDA, 1990; GONZÁLEZ-ISÁIS & DOMÍNGUEZ, 2004).

A faceta hiomandibular maior em *Zapteryx brevirostris* pode proporcionar uma área de contato maior entre o neurocrânio e a hiomandíbula. McEachran & Martin (1978) relacionam diferenças na orientação da faceta hiomandibular e dos côndilos antorbitais com o comportamento alimentar das duas espécies estudadas, sendo que *Leucoraja ocellata*

alimenta-se mais frequentemente de infauna e *L. erinacea* de epifauna (McEACHRAN *et al.*, 1976). Tal hipótese será discutida no Capítulo II, juntamente com dados da musculatura das espécies aqui estudadas.

A comissura lateral é presente em ambas as espécies, assim como observado por Chaves (2003), e é um caráter compartilhado por outras raia da mesma família (DANIEL, 1934; EL-TOUBI & HAMDY, 1959) e também das famílias Pristidae, Dasyatidae e Myliobatidae (HOLMGREN, 1941).

Chaves (2003) observou apenas um par de foramens perfurando a fossa parietal de *Zapteryx brevirostris*, assim como McEachran *et al.* (1996) encontraram em *Zanobatus schoenleinii* e Nishida (1990) representa para *Zapteryx exasperata*. No presente estudo foram observados dois pares em *Z. brevirostris* e também em *Rhinobatos percellens* e para esta última o mesmo foi constatado por Chaves (2003). Este padrão também foi encontrado em *R. halavi* (EL-TOUBI & HAMDY, 1959), *R. productus* (DANIEL, 1934) e *Iansan beurleni* (BRITO & SERET, 1996). Com relação à *Z. brevirostris*, tal diferença aqui observada em relação ao trabalho de Chaves (2003) pode estar relacionada ao estado de conservação dos espécimes, já que aqui foram empregados animais congelados e em Chaves (2003), espécimes fixados, cuja dissecação é mais trabalhosa, as membranas se fixam na cartilagem, dificultando a observação de certos foramens e fenestras. Adicionalmente os pares de foramens em *Z. brevirostris* encontram-se muito próximos, separados por uma parede cartilaginosa fina e delicada, sendo facilmente rompida pelos instrumentos cirúrgicos, podendo resultar em erros interpretativos.

O côndilo occipital mais largo em *Zapteryx brevirostris* pode proporcionar um encaixe mais ajustado entre o neurocrânio e a cartilagem sinarcual, entretanto pode também limitar a movimentação da cabeça no sentido vertical. Uma vez que *Rhinobatos lentiginosus* utiliza o rostro durante a captura de alimento (WILGA & MOTTA, 1998), é possível inferir que *R. percellens* pode utilizar-se da mesma técnica, sendo útil uma articulação com mobilidade vertical, para levantar a cabeça com peso e área maiores do que de *Z. brevirostris*, condizendo com um côndilo mais alto.

No presente estudo não foram encontrados, na região posterior do neurocrânio, os foramens para a veia cerebral posterior e do nervo vago em ambas as espécies, embora Chaves (2003) tenha descrito tais foramens. Este fato pode ter decorrido por diferenças da própria dissecação dos exemplares, uma vez que a adição de carbonato de potássio calcinado na água aquecida feita por Chaves (2003) em alguns exemplares pode propiciar uma limpeza mais profunda dos foramens, facilitando sua visualização. O foramen aqui denominado de

foramen para o ramo lateral do nervo glossofaríngeo em *Zapteryx brevirostris* foi tratado por Chaves (2003) como VCP (Forâmen para a Veia Cerebral Posterior). Entretanto é possível, com auxílio de estilete bem fino, acompanhar o trajeto do canal desse forâmen, que desemboca dentro do arco jugal, ao lado do forâmen do nervo glossofaríngeo, e não dentro do neurocrânio na região cerebral onde deveria se encaminhar a veia cerebral posterior. Estas diferenças interpretativas possivelmente culminaram em diferentes conceitos empregados.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABILHOA, V.; BORNATOWSKI, H.; OLIVEIRA-FREITAS, M. Some information on reproduction and embryonic development of the lesser guitarfish *Zapteryx brevirostris* in Southern Brazil. **Acta Adriat.**, v. 48, n. 2, p. 185-190, 2007.
- ALLIS, E.P.J. The cranial anatomy of *Chlamydoselachus anguineus*. **Acta Zool** v.4, p. 123-221, 1923.
- ALONSO, M.K.; CRESPO, E.A.; GARCÍA, N.A. Food habits of *Dipturus chilensis* (Pisces: Rajidae) off Patagônia Argentina. **ICES J. Mar. Sc.**, v. 58, p. 288-297, 2001.
- BARBOSA, T. **Aspectos da biologia de *Rhinobatos percellens* (Walbaum, 1792) no berçário de Caiçara do Norte (RN)**. 2006. 42p. Monografia de Conclusão de Curso (Graduação). Universidade Universidade Federal Rural de Pernambuco. Recife, PE.
- BATISTA, V.S. Length-Weight Relationship of the Little Guitarfish, *Zapteryx brevirostris* (Chondrichthyes: Rhinobatidae), from Itaipu Inlet, Rio de Janeiro, Brazil. **Copeia**, v. 1987, n. 3, p. 787-789, 1987.
- BATISTA, V.S. Aspectos quantitativos da fecundidade e do desenvolvimento embrionário da raia *Zapteryx brevirostris* Müller & Henle 1841 (Pisces, Rhinobatidae) da enseada de Itaipu, Niterói, Rio de Janeiro. **Rev. Bras. Biol.**, v. 51, n. 3, p. 495-501, 1991.
- BIGELOW, H.B.; SCHROEDER, W.C. **Sawfishes, Guitarfishes, Skates and Rays**. Volume 1 de Memoir. New Haven: Sears Foundation for Marine Research. 1953. 514p.
- BRITO, P.M.; SERET, B. The new genus *Iansan* (Chondrichthyes, Rhinobatoidea) from Early Cretaceous of Brazil and its phylogenetic relationships, p. 47-62. *In*: Arratia, G.; Viohl, G. (eds). **Mesozoic Fishes – Systematics and Paleoecology**, Verlag, 1996.
- BUSH, A. Diet and diel feeding periodicity of juvenile scalloped hammerhead sharks, *Sphyrna lewini*, in Kane'ohe Bay, O'ahu, Hawai'i. **Environ. Biol. Fish.**, v. 67, p. 1-11, 2003.
- CAHN, A.R. **The spiny dogfish - a laboratory guide**. The Macmillan Company, 1926, 94p.
- CAPPETTA, H. Chondrichthyes II, Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii, in Schultze H.-P. (ed.), **Handbook of Paleoichthyology**, v. 3B: München, Verlag Dr. Gustav Fischer, 1987, 193p.
- CARRIER, J.C.; MUSICK, J.A.; HEITHAUS, M.R. (Eds) **Biology of Sharks and Their Relatives**. CRC Press, 2004. 269-286p.
- CARROLL, R.L. **Vertebrate paleontology and evolution**. New York: WH Freeman, 1988, 698p.
- CASTELLO, H.P. Contribución al conocimiento sistemático y biológico de *Zapteryx brevirostris* (Müller & Henle, 1841) de la costa atlántica marplatense (Chondrichthyes, Rhinobatidae). **Physis**, v. 30, n. 80, p.619-629, 1971.

- CHAVES, L.C.T. **Estudo comparativo do condrocânio das espécies da Família Rhinobatidae ocorrentes no Brasil (Chondrichthyes, Batoidea, Rhinobatiformes sensu Compagno, 1999).** 2003. 43 p. Monografia (Curso de Biologia) – Instituto de Biologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro. 2003.
- COMPAGNO, L.J.V. **Sharks of the Order Carcharhiniformes.** Princeton University Press, Princeton, NJ. 1988.
- COMPAGNO, L.J.V. Checklist of living Chondrichthyes. In: HAMLETT, W.C. (Ed) **Reproductive biology and phylogeny of Chondrichthyes.** Science Publishers Inc., Plymouth. p. 503-538, 2005.
- CÓRTES, E. Standardized diet compositions and trophic levels of sharks. **ICES Journal of Marine Science** 56: 707-717, 1999.
- DANIEL, J.F. The anatomy of *Heterodontus francisci*. II. The endoskeleton. **J. Morph.** v. 26, p. 447-493, 1915.
- DANIEL, J.F. **The elasmobranch fishes.** University of California Press, Berkeley, 332 p. 1934.
- De BEER, G.R. The segmentation of the head in *Squalus acanthias*. **Quart. J. Micr. Sc.**, v. 1922, p. 457-474, 1922.
- De BEER, G.R. On the development of the skull in *Torpedo*. **Quart. J. Micr. Sc.**, v. 70, p. 670-680, 1926.
- DEAN, M.N. & MOTTA, P.J. Anatomy and functional morphology of the feeding apparatus of the lesser electric ray, *Narcine brasiliensis* (Elasmobranchii: Batoidea). **J. Morph.**, v. 262, p. 462-483, 2004.
- DEAN, M.N.; WILGA, C.D. & SUMMERS, A.P. Eating without hands or tongue: specialization, elaboration and the evolution of prey processing mechanisms in cartilaginous fishes. **Biol. Lett.**, v. 1, p. 357-361, 2005.
- DEAN, M.N.; BIZARRO, J.J.; SUMMERS, A.P. The evolution of cranial design, diet, and feeding mechanisms in batoid fishes. **Integrat. Compar. Biol.**, v. 47, n. 1, p. 70-81, 2007.
- DOMI, N.; BOUQUEGNEAU, J.M. & DAS, K. Feeding ecology of five commercial shark species of the Celtic Sea through stable isotope and trace metal analysis. **Mar. Envir. Res.**, v. 60, n.5, p. 551-569, 2005.
- DURIGON, M. **Alimentação natural da raia-viola-de-focinho-longo *Rhinobatos percellens*, (Walbaum, 1792) (Chondrichthyes, Rhinobatidae) da costa sudeste do Estado de São Paulo.** 2008. 33p. Monografia de Conclusão de Curso (Graduação) - Universidade Santa Cecília, Santos
- EDMONDS, M.A.; MOTTA, P.J. & HUETER, R.E. Food capture kinematics of the suction feeding horn shark, *Heterodontus francisci*. **Envir. Biol. Fish.**, v. 62, p. 415-427, 2001.

- EL-TOUBI, M.R. The development of the chondrocranium of the spiny dogfish, *Acanthias vulgaris* (*Squalus acanthias*). Part I. Neurocranium, mandibular and hyoid arches. **J. Morph.**, v. 84, p. 227-280, 1949.
- EL-TOUBI, M.R.; HAMDY, A.R. Studies on the head skeleton of *Rhinobatus halavi*, *Rhynchobatus djiddensis* and *Trygon kuhlii*. **Publi. Mar. Biol. Sta., Al. Ghardaqa, Egypt**, n. 10, p. 3-39, 1959.
- FERRY-GRAHAM, L.A. Effects of prey size and mobility on prey-capture kinematics in leopard sharks *Triakis semifasciata*. **J. Exp. Biol.**, v. 201, p. 2433-2444, 1998.
- FIGUEIREDO, J. L. **Manual de Peixes Marinhos do Sudeste do Brasil. Introdução: cações, raías e quimeras**. Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, 104p. 1977.
- FRAZZETTA, T.H. Feeding mechanisms in sharks and other elasmobranchs. **Adv. Comp. Environ. Physiol.** v. 18, p. 31-57, 1994.
- GALLO-DA-SILVA, V.; AFONSO, A.F.; GOMES, U.L. Estudo taxonômico das espécies de *Rhinoptera* Cuvier, 1829 ocorrentes no litoral brasileiro. Parte I: condroneurocrânio de exemplares jovens de *Rhinoptera brasiliensis* Muller & Henle, 1841 e *Rhinoptera bonasus* (Mitchill, 1815) (Elasmobranchii, Myliobatiformes, Rhinopteridae). **Anais da Acad. Brasil. Ciênc.**, v. 69, n. 4, p. 585-600.
- GOITEIN, R.; TORRES, F. S.; SIGNORINI, C. E. Morphological aspects related to feeding of two marine skates *Narcine brasiliensis* Olfers and *Rhinobatos horkelli* Müller & Henle.. **Acta Scientiarum**, v. 20, n. 2, p. 165-169, 1998
- GONZÁLEZ-ISÁIS, M.; DOMÍNGUEZ, H.M.M. Comparative anatomy of the Superfamily Myliobatoidea (Chondrichthyes) with some comments on phylogeny. **J. Morph.**, v. 262, p. 517-535, 2004.
- GOODEY, T. A contribution to the skeletal anatomy of the frilled shark, *Chlamydoselachus anguineus* (Gar.). **Proc. Zool. Soc. Lond.**, v. 2, p. 540-571, 1910.
- GOTO, T. Comparative anatomy, phylogeny, and cladistics classification of the order Orectolobiformes (Chondrichthyes, Elasmobranchii). **Mem. Grad. Sch. Fish. Sci. Hokkaido Univ.** v. 48, p.1-100, 2001.
- HAMDY, A.R. Dorsal fontanelles in selachian neurocranium. **Nature**, n. 4717, p. 930, 1960.
- HARRISON, B.M. Developmental stages of the chondrocranium in some selachians. **J. Morph. Physiol.**, v. 52, n. 2, p. 565-592, 1931.
- HAMDY, A.R. Studies on the structure and development of the rostral cartilages in selachii. **Proc.Egy. Acad. Sci.**, v. 25, p. 17-19, 1974.
- HEINTZ, N. On *Raia batis* L., *R. nidrosiensis* Collett and *R. oxyrhynchus* (L.) from Norwegian waters and their mutual relationship. **Sarsia** v. 5, p. 1-67, 1962.

- HOLMGREN, N. Studies on the head in fishes. Part II. **Acta Zool.**, v. 22, p. 1-100, 1941.
- HUBER, D.R.; EASON, T.G.; HUETER, R.E. & MOTTA, P.J. Analysis of the bite force and mechanical design of the feeding mechanism of the durophagous horn shark *Heterodontus francisci*. **J. Exper. Biol.**, v. 208, p. 3553-3571, 2005.
- JOLLIE, M. Some developmental aspects of the head skeleton of the 35-37 MM *Squalus acanthias* foetus. **J. Morphol.**, v. 133, p. 17-40, 1971.
- KAJIURA, S.M. & TRICAS, T.C. Seasonal dynamics of dental sexual dimorphism in the Atlantic stingray *Dasyatis sabina*. **J. Exper. Biol.**, v. 199, p. 2297-2306, 1996.
- KYNE, P.M.; BENNET, M.B. Diet of the eastern shovelnose ray, *Aptychotrema rostrata* (Shaw & Nodder, 1794), from Moreton Bay, Queensland, Australia. **Mar. Freshw. Res.**, v. 53, p. 679-686, 2002.
- LESSA, R.P.T.; VOOREN, C.M.; LAHAYE, J. Desenvolvimento e ciclo sexual das fêmeas, migrações e fecundidade da viola *Rhinobatos horkelii* (Müller & Henle, 1841) do Sul do Brasil. **Atlântica**. v. 8, p. 5-34, 1986
- LIMA, C.R.A **Utilização de técnicas multivariadas e de morfometria geométrica na discriminação de espécies do gênero *Rhinobatos* (Família Rhinobatidae) do Nordeste do Brasil**. 2007. 86p. Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife.
- LIMA, M.C.; GOMES, U.L.; SOUZA-LIMA, W. & PARAGÓ, C. 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. **Rev. Bras. Zool.**, v.14, n.2, p.347-370, 1997.
- LUCIFORA, L.O. et al. Feeding habits and prey selection by the skate *Dipturus chilensis* (Elasmobranchii: Rajidae) from the south-western Atlantic. **J.Mar.Biol.Ass.U.K.**, v. 80, p. 953-954, 2000.
- LUTHER, A.F. Untersuchungen uber die vom N. trigeminus innerveierte Musculatur der selachier (Haie und Rochen) unter Berücksichtigung ihrer Beziehungen zu benachbarten organen. **Acta Soc. Sci. Fenn.**, v. 36, n. 3, p. 1-176, 1909.
- MAISEY, J. G. An evaluation of jaw suspension in sharks. **Amer. Mus. Novit.**, v. 2706, p. 1–17, 1980.
- MARION, C. **Hábitos alimentares da raia viola, *Zapteryx brevirostris*, (Müller e Henle, 1981) (Chondrichthyes: Rhinobatidae) no litoral Norte do Estado de São Paulo**. 2009. 82 p. Dissertação (Mestrado) - Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Botucatu.
- MARION, G.E. Mandibular and pharyngeal muscles of *Acanthias* and *Raia*. **Amer. Natur.** , v. 39, p. 891-924, 1905.

- McEACHRAN, J.D.; ASCHLIMAN, N. Phylogeny of batoidea. In: Carrier, J.C.; Musick, J.A.; Heithaus, M.R. (eds). **Biology of Sharks and their relatives**. Boca Raton: CRC Press, p. 79-114, 2004.
- McEACHRAN, J.D. & CARVALHO, M.R. Rhinobatidae. Guitarfishes. p. 527-530. In K.E. Carpenter (ed.) **FAO species identification guide for fishery purposes. The living marine resources of the Western Central Atlantic**. Vol. 1: Introduction, molluscs, crustaceans, hagfishes, sharks, batoid fishes, and chimaeras, 2002.
- McEACHRAN, J.D.; MARTIN, C.O. Interrelationships and subgeneric classification of *Raja erinacea* and *R. ocellata* based on claspers, neurocrania and pelvic girdles (Pisces: Rajidae). **Copeia**, v. 1978, n. 4. p. 593-601, 1978.
- McEACHRAN, J.D.; MIYAKE, T. & DUNN, K.A. Interrelationships of the batoid fishes (Chondrichthyes: Batoidea). In: Stiassny, M.L.J.; Parenti, L.R. & Johnson, G.D., editors. **Interrelationships of fishes**. San Diego: Academic Press. p. 9-34, 1996.
- McEACHRAN, J.D. & MUSICK, J.A. Characters for distinguishing between specimens of the sibling species, *Raja erinacea* and *Raja ocellata* (Pisces: Rajidae). **Copeia**, v.1973, p. 238-250, 1973.
- MIYAKE, T. et al. Development and morphology of rostral cartilages in batoid fishes (Chondrichthyes: Batoidea), with comments on homology within vertebrates. **Biol. J. Linn. Soc.**, v. 46, p. 259-298, 1992a.
- MIYAKE, T., MCEACHRAN, J. D.; HALL, B. K. Edgeworth's legacy of cranial muscle development with an analysis of muscles in the ventral gill arch region of batoid fishes (Chondrichthyes: Batoidea). **J. Morph.**, v. 212, p. 213-256, 1992.
- MORSE, D.H. **Behavioral mechanisms in Ecology**. Harvard University Press, Cambridge, 383p., 1980.
- MOSS, S.A. The feeding mechanism of sharks of the family Carcharhinidae. **J. Zool. Lond.** v.167, p. 423-436, 1972.
- MOSS, S.A. Feeding mechanisms in sharks. **Amer. Zool.**, v. 17, p. 355-364, 1977.
- MOSS, S.A. 1984. **Sharks – An Introduction for the Amateur Naturalist**. Prentice-Hall Inc., Englewood Cliffs, 246 pp
- MOTTA, P.J.; WILGA, C.D. Anatomy of the Feeding Apparatus of the Nurse Shark, *Ginglymostoma cirratum*. **J. Morph.** v. 241, p. 33-60, 1999.
- MUTO, E. Y.; SOARES, L.S.H.; GOITEIN, R. Food resource utilization of the skates *Rioraja agasizii* (MULLER & HENLE, 1841) and *Psammobatis extenta* (GARMAN, 1913) on continental shelf off Ubatuba, south-eastern Brazil. **Rev. Bras. Biol.**, v.6, n.2, p.217-238, 2001.
- NISHIDA, K. Phylogeny of the suborder Myliobatidoidei. Mem. Fac. **Fish. Hokk. Univ.**, v. 37, p. 1-108, 1990.

- ORLOV, A.M. The diets and feeding habits of some deep-water benthic skates (Rajidae) in the Pacific Waters off the Northern Kuril Islands and Southeastern Kamchatka. **Alaska Fish. Res. Bull.**, v. 5, n. 1, p. 1-17, 1998.
- PASQUINO, A.F. **Estudo da alimentação da Raia-Viola de Focinho-Curto, *Zapteryx brevirostris* da costa de São Paulo (Chondrichthyes, Rhinobatidae).** Relatório Final de Atividades (Programa Institucional de Bolsas de Iniciação Científica – PIBIC) - Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho. 2004, 35 p.
- PARKER, W.K. On the structure and development of the skull in sharks and skates. **Trans. Zool. Soc. Lond.**, v. 10, p. 189-234, 1879.
- RAMSAY, J.B. & WILGA, C.D. Morphology and mechanics of the teeth and jaws of white-spotted bamboo sharks (*Chiloscyllium plagiosum*). **J. Morph.**, v. 268, p. 664-682, 2007.
- ROBINSON, M.P. & MOTTA, P.J. Patterns of growth and the effects of scale on the feeding kinematics of the nurse shark (*Ginglymostoma cirratum*). **J. Zool.**, London, v. 256, 449-462, 2002.
- ROCHA, F. **Biologia reprodutiva da raia-viola *Rhinobatos percellens* WALBAUM, 1792 (Chondrichthyes, Rhinobatidae), da plataforma continental de São Paulo.** Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas (Zoologia). 2010, 147p.
- SHIBUYA, A.; ROSA, R.S.; SOARES, M.C. Note on the diet of the guitarfish *Rhinobatos percellens* (Walbaum, 1792) (Elasmobranchii: Rhinobatidae) from the coast of Paraíba, Brazil. **Acta Biologica Leopoldensia**, v. 27, n. 1, p. 63-34, 2005.
- SHIRAI, S. Phylogenetic interrelationships of the neoselachians (Chondrichthyes: Euselachii). In: Stiassny, M.L.J.; Parenti, L.R. & Johnson, G.D., editors. **Interrelationships of fishes**. San Diego: Academic Press. p. 9-34, 1996.
- SUMMERS, A.P.; KETCHAM, R.A. & ROWE, T. Structure and function of the horn shark (*Heterodontus francisci*) cranium through ontogeny: development of a hard prey specialist. **J. Morph.**, v. 260, p. 1-12, 2004.
- TIESING, B. Ein Beitrag zur Kenntnis der augen-, und kiemenmuskulatur der haie und rochen. **Jen. Zeitschr. F. Naturw.** v.30, p. 75-126, 1895.
- VASKE-JÚNIOR, T. & RINCÓN-FILHO, G. Conteúdo estomacal dos tubarões azul (*Prionace glauca*) e anequim (*Isurus oxyrinchus*) em águas oceânicas no sul do Brasil. **Rev. Bras. Biol.**, v. 58, n. 3, p. 445-452, 1998.
- von BONDE, C. Contributions to the morphology of the Elasmobranchii. I. The craniology and neurology of a hammerhead shark, *Sphyrna (Cestracion) zygaena* (Linnaeus). **J. Comp. Neur.**, v. 58, n. 2, p. 377-403, 1933.
- WALLER, G.N.H.; BARANES, A. Chondrocranium morphology of Northern Red Sea triakid sharks and relationships to feeding habits. **J. Fish Biol.** v. 38, p. 715-730, 1991.

- WELLS, G.A. The skull of *Acanthias vulgaris*. **J. Morph.**, v. 28, p. 417-443, 1917.
- WILGA, C.D. A functional analysis of jaw suspension in elasmobranchs. **Biol. J. Linn. Soc.**, v. 75, p. 483-502, 2002.
- WILGA, C.D. E MOTTA, P.J. Feeding mechanism of the Atlantic guitarfish *Rhinobatos lentiginosus*: modulation of kinematic and motor activity. **J. Exp. Biol.**, v. 201, p. 3167-3184, 1998.
- WILGA, C.D.; HUETER, R.E.; WAINWRIGHT, P.C. E MOTTA, P.J. Evolution of upper jaw protrusion mechanisms in elasmobranchs. **Amer. Zool.**, v. 41, p. 1248-1257, 2001.
- WILGA, C.D.; WAINWRIGHT, R.E. E MOTTA, P.J. Evolution of jaw depression mechanisms in aquatic vertebrates: insights from Chondrichthyes. **Biol. J. Linn. Soc.**, v. 71, p. 165-185, 2000.
- WILGA, C.D.; MOTTA, P.J. & SANFORD, C.P. Evolution and ecology of feeding in elasmobranchs. **Integrat. Compar. Biol.** v. 1, p. 1-15, 2007.
- WU, E.H. Kinematic analysis of jaw protrusion in orectolobiform sharks: a new mechanism for jaw protrusion in elasmobranchs. **J. Morph.** v. 222, p. 175-190, 1994.

ANEXO A - Abreviaturas

AJ - Arco jugal	FOS – Foramens ophthalmicus
AR - Apêndice rostral	superficialis
CI - Forâmen da carótida interna	FP – Fontanela posterior
CL - Comissura lateral	FP* - Região onde pode ou não estar
CN - Cápsulas nasais	presente a fontanela posterior
COC - Côndilo occipital	FPB - Foramen aferente pseudobranquial
CON – Canal Orbito-Nasal	FPE - Foramen perilinfático
CPO - Canais pré-orbitais	FPO - Foramen pró-óptico
CR - Cartilagem rostral	FR - Fenestra rostral
CSO - Crista supra-orbital	NR - Nodo rostral
CSOT - Crista supra-ótica	PPO - Processo pós-orbital
EAR - Extensões do apêndice rostral	PRO - Processo pré-orbital
FA - Fontanela anterior	VCA - Foramen para a veia cerebral
FE - Foramen endolinfático	anterior
FET - Foramen etmoidal	VCP - Foramen para a veia cerebral
FHM - Faceta hiomandibular	posterior
FIX – Forâmen para o ramo lateral do	II - Foramen do nervo óptico
nervo glossofaríngeo	III - Foramen do nervo oculomotor
FM - Foramen magno	IV - Foramen do nervo troclear
FO - Foramen olfatório	VII - Foramen do nervo facial
	IX – Foramen do nervo glossofaríngeo

ANEXO B - Pranchas

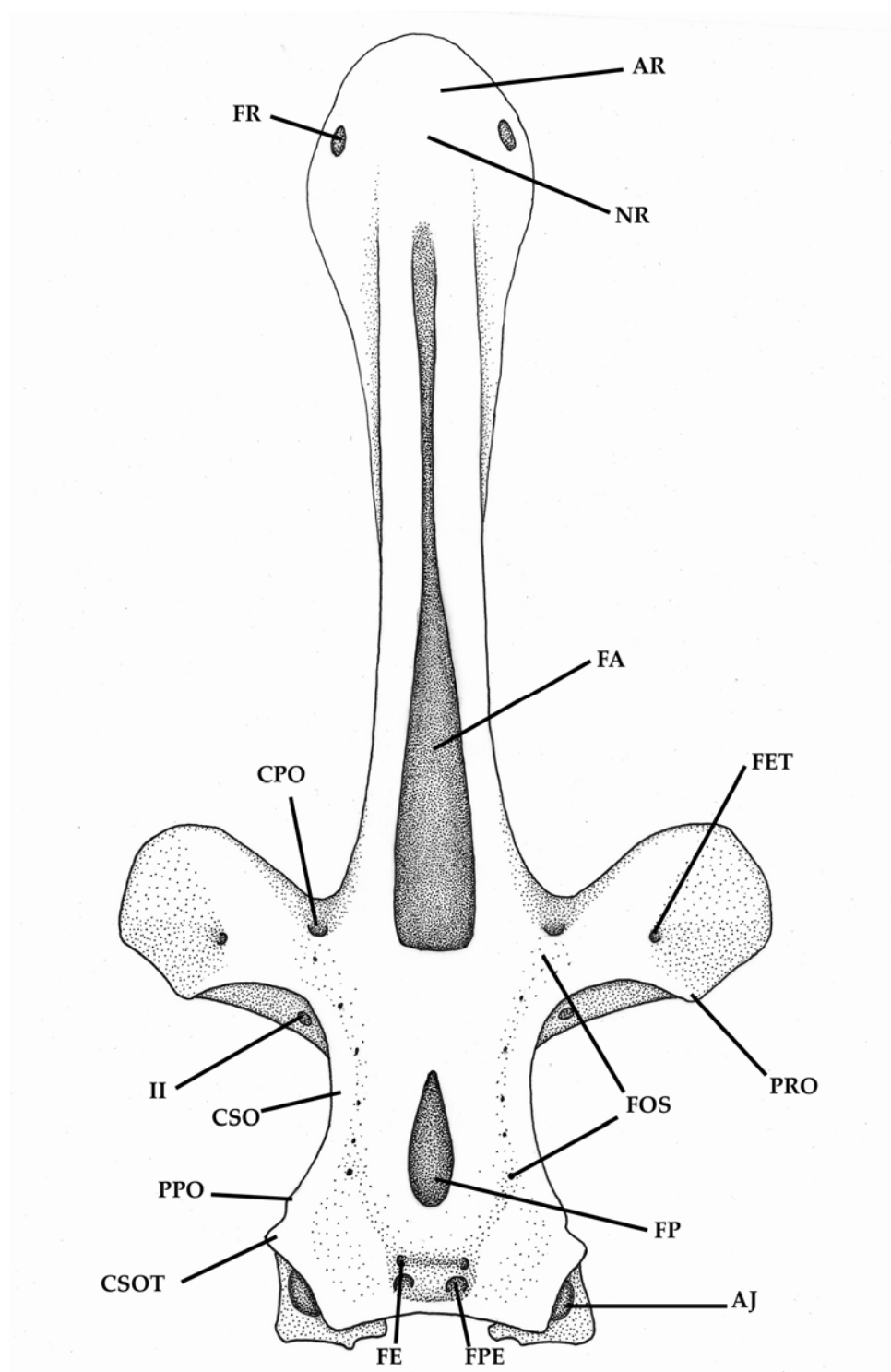


Figura 15 – Vista dorsal do neurocrânio de *Rhinobatos percellens*

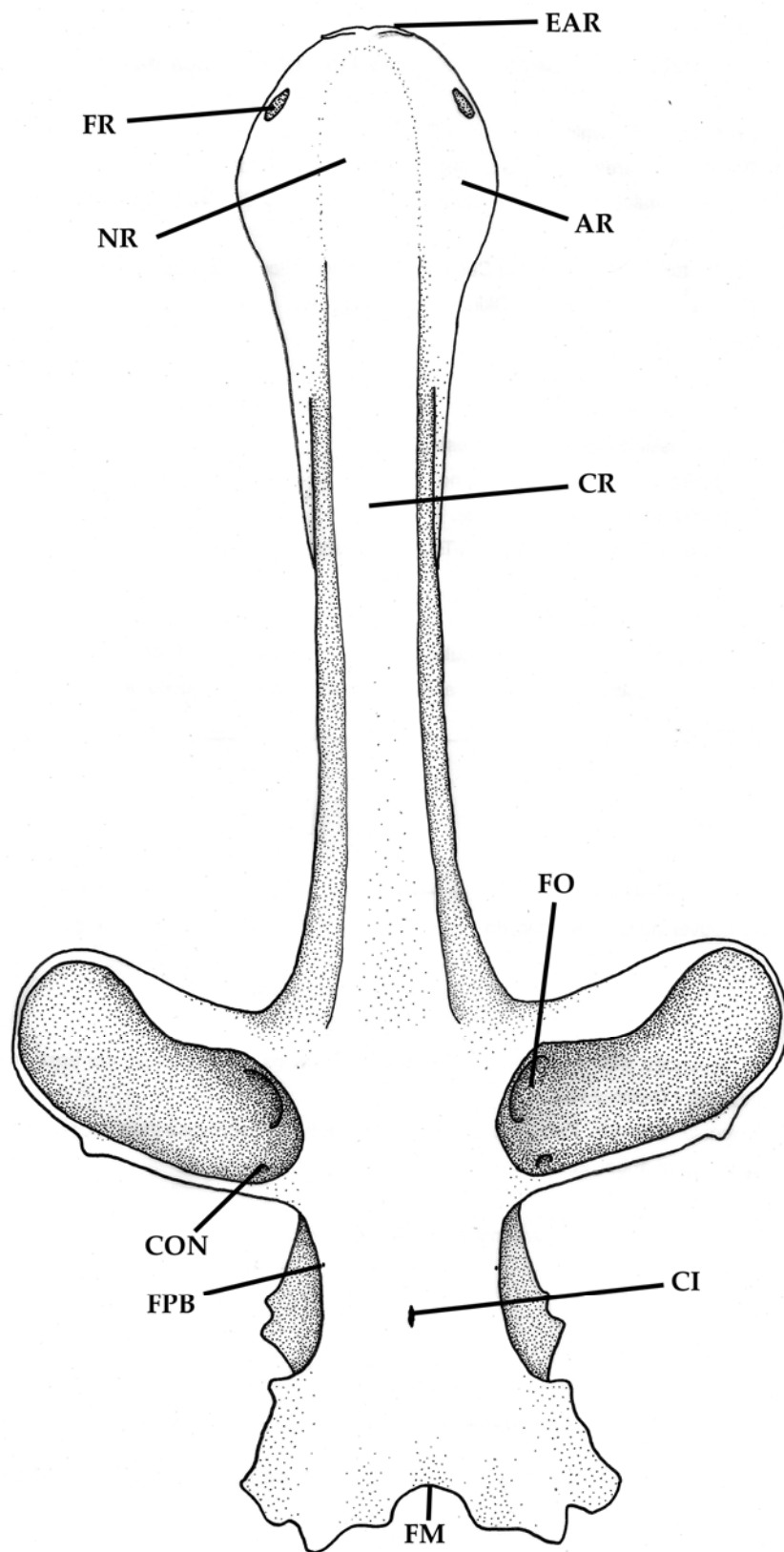


Figura 16 – Vista dorsal do neurocrânio de *Rhinobatos percellens*

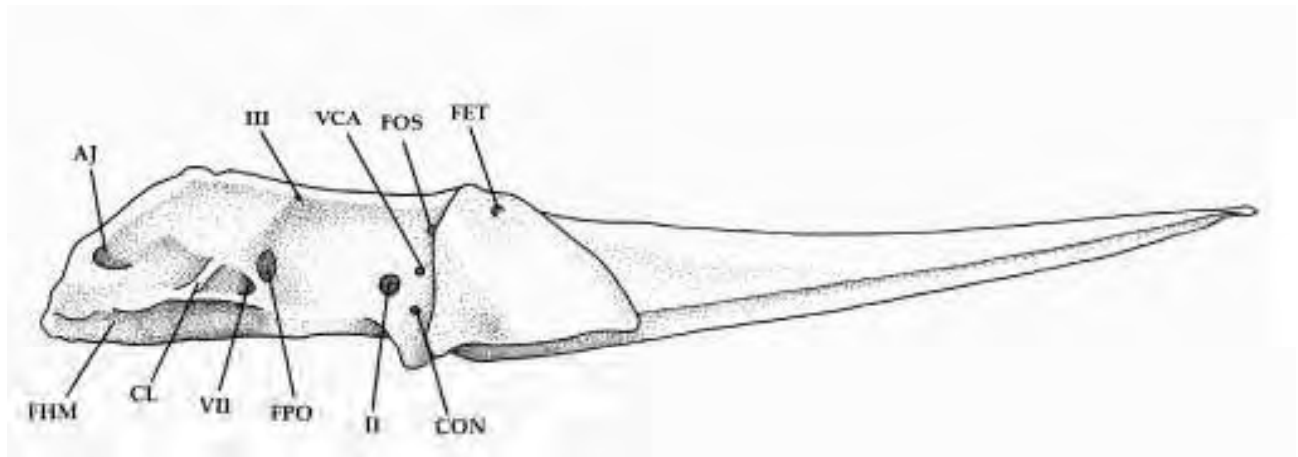


Figura 17 – Vista lateral do neurocrânio de *Rhinobatos percellens*.

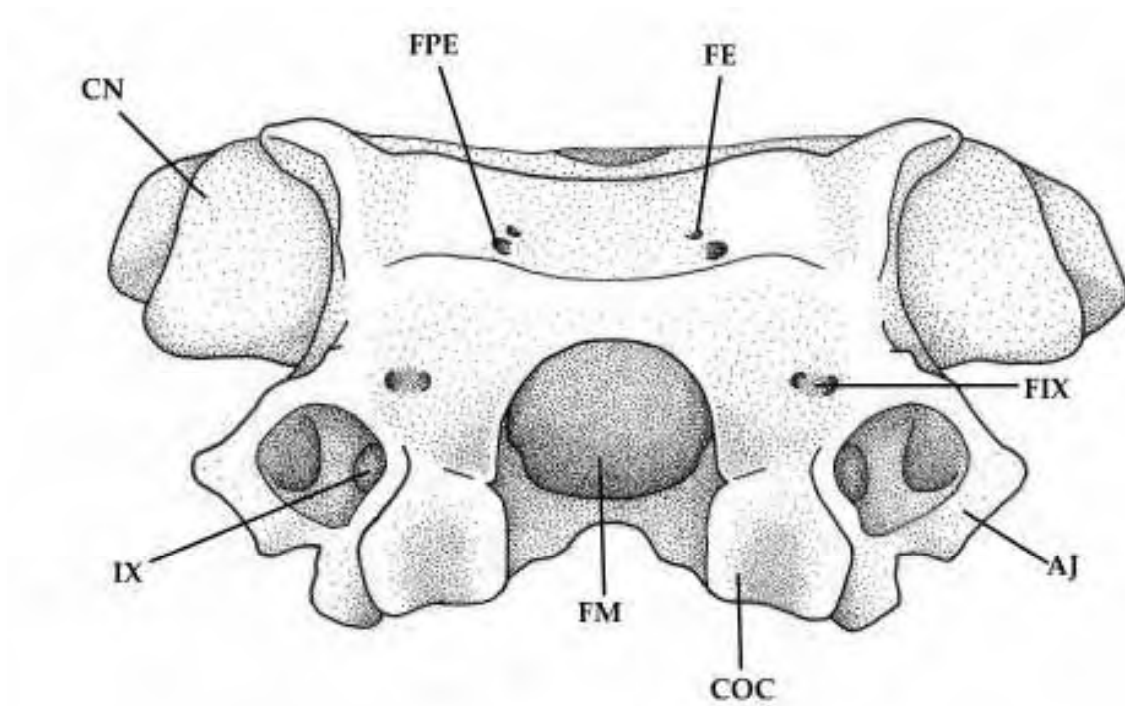


Figura 18 – Região posterior do neurocrânio de *Rhinobatos percellens*

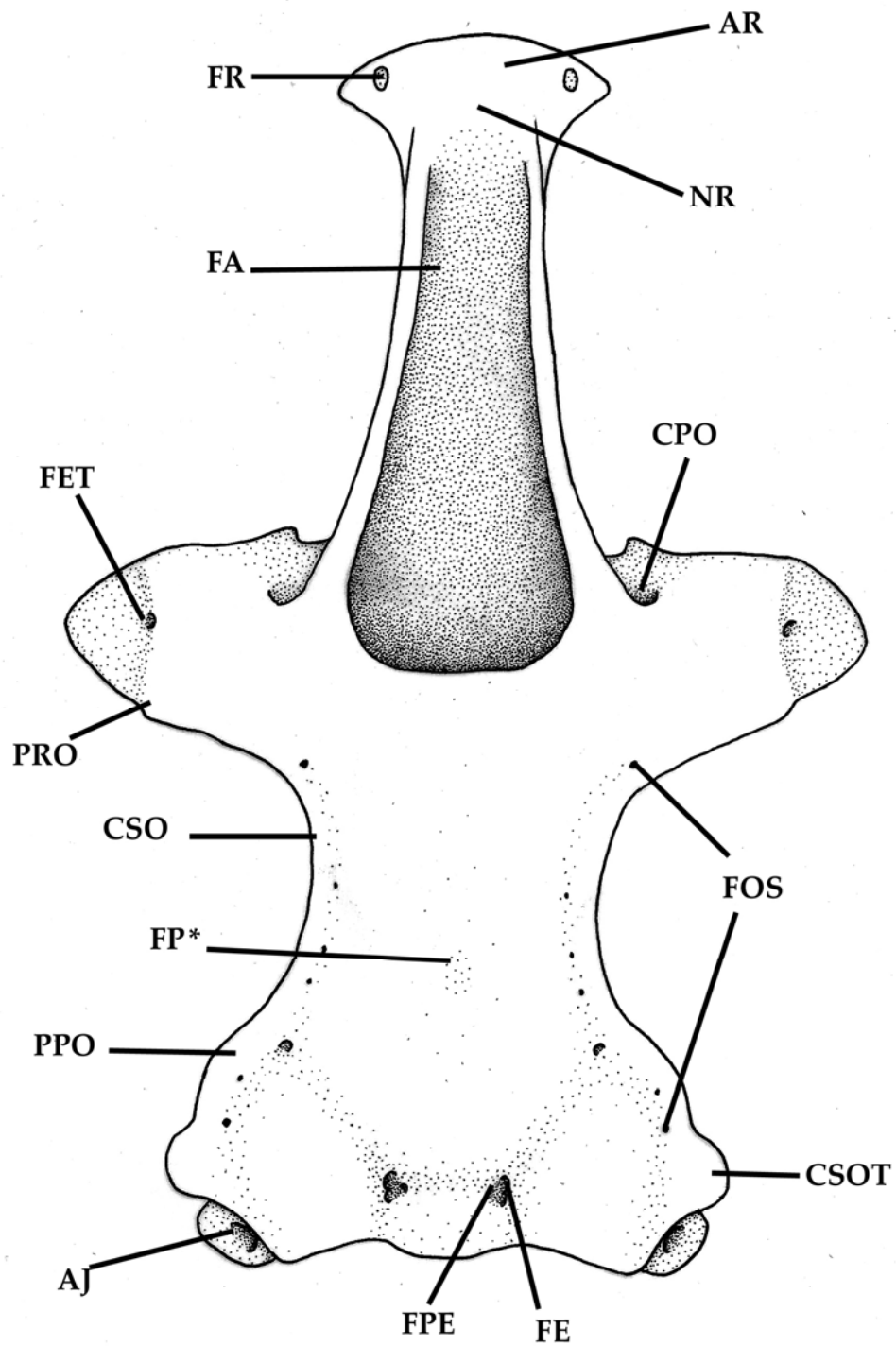


Figura 19 – Vista dorsal do neurocrânio de *Zapteryx brevirostris*

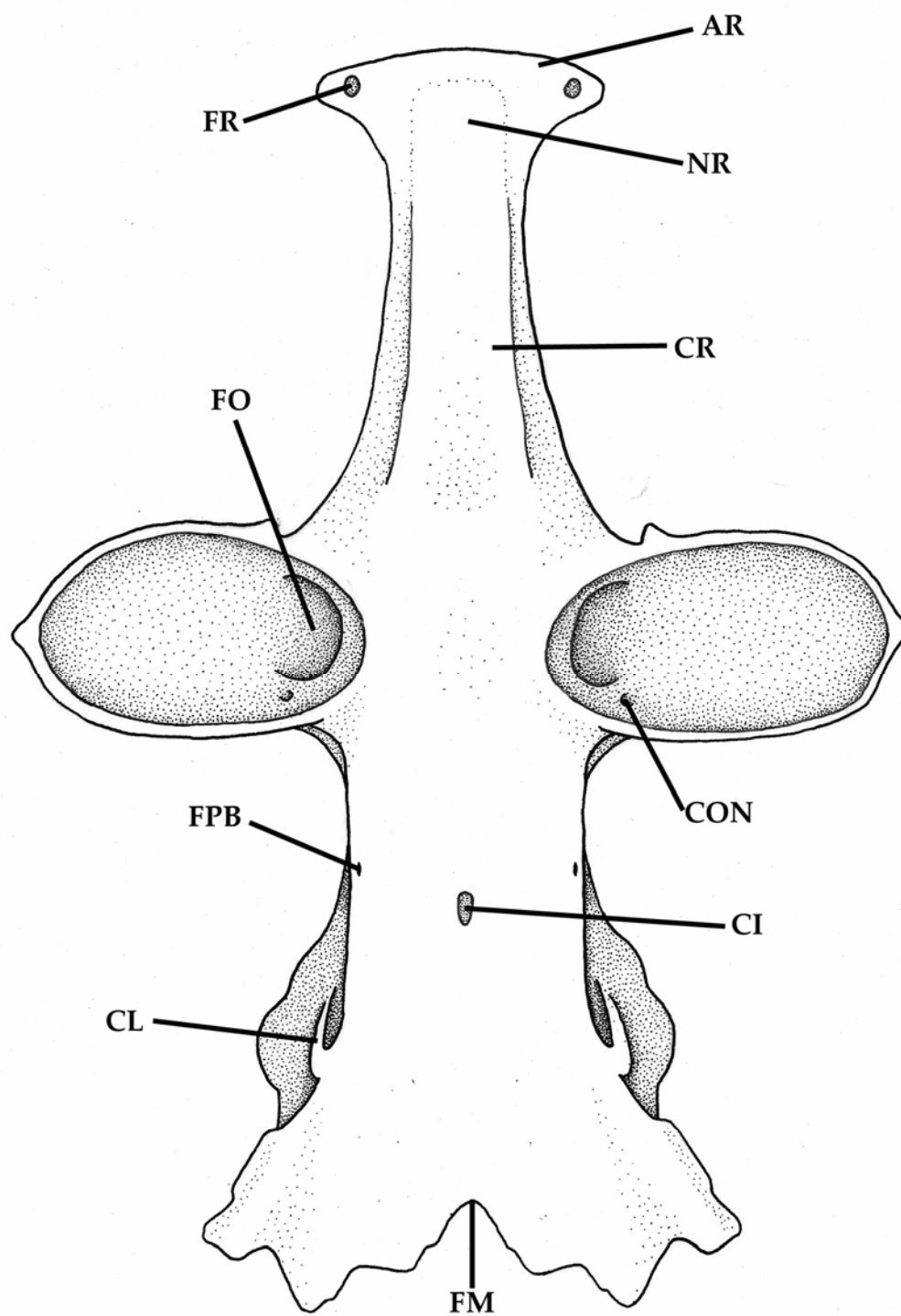


Figura 20 – Vista ventral do neurocrânio de *Zapteryx brevirostris*

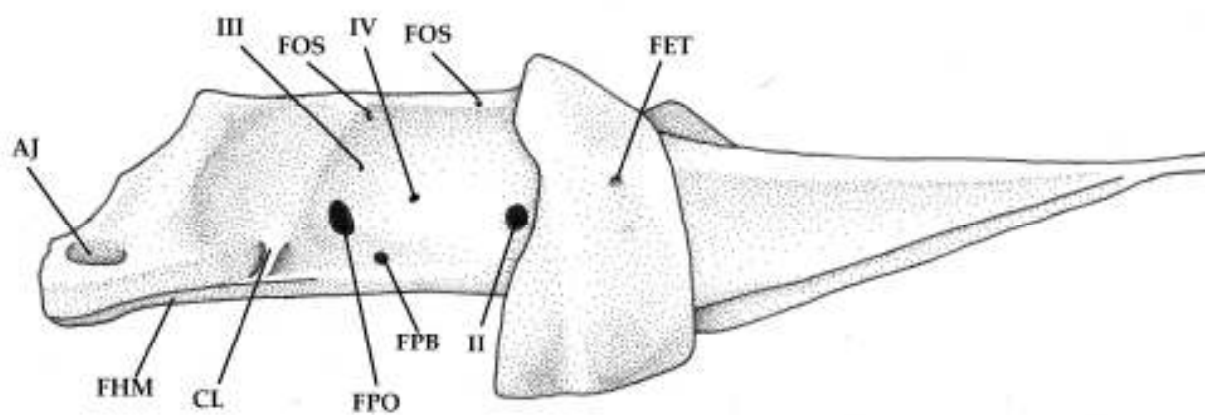


Figura 21 – Vista lateral do neurocrânio de *Zapteryx brevirostris*

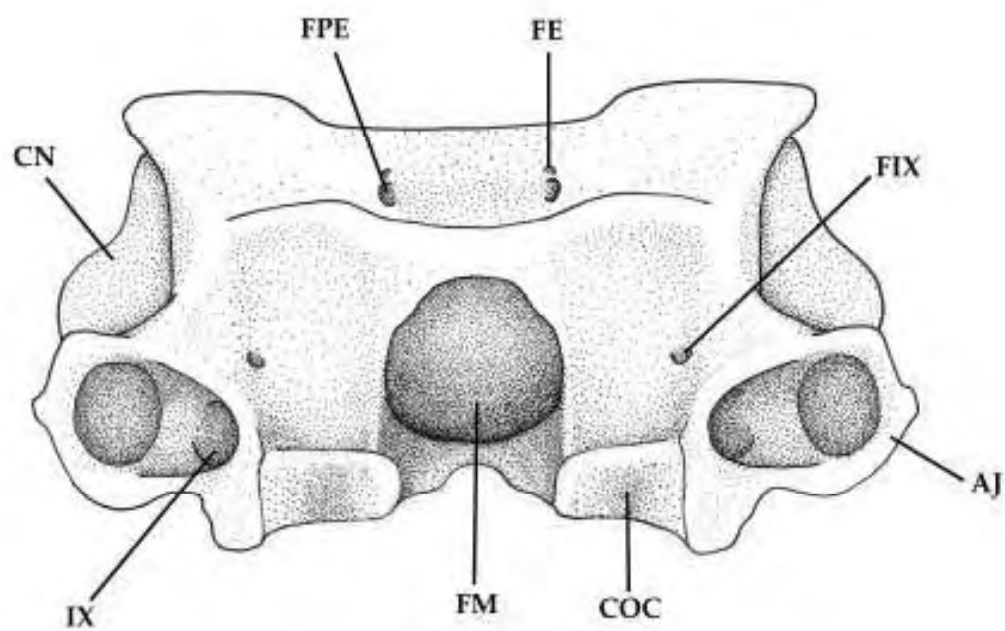


Figura 22 – Região posterior do neurocrânio de *Zapteryx brevirostris*

INTRODUÇÃO

A musculatura tem sido utilizada como caractere taxonômico em elasmobrânquios (COMPAGNO, 1988; NISHIDA, 1990; McEACHRAN *et al.*, 1996; SHIRAI, 1996) e também na elucidação das suas relações evolutivas (GONZÁLEZ-ISÁIS & DOMÍNGUEZ, 2004; DOMÍNGUEZ & GONZÁLEZ-ISÁIS, 2007), evidenciando a necessidade de estudos relativos a esse sistema anatômico. A pesquisa com a musculatura ainda auxilia na compreensão do papel ecológico da espécie na cadeia (MOSS, 1977; SHIRAI & NAKAYA, 1992), e sua interação com o ambiente (DEAN & MOTTA, 2004a) através do entendimento da relação entre padrão morfológico e sua utilização funcional (WU, 1994; MOTTA & WILGA, 2001; ROBINSON & MOTTA, 2002; DEAN *et al.*, 2005), uma vez que os elasmobrânquios detêm uma gama variada de mecanismos anatômicos e modulações desses mecanismos (MATTOT *et al.*, 2005).

Mesmo possuindo condrocrânio simples, com poucas peças (DANIEL, 1934), os elasmobrânquios apresentam músculos cranianos complexos (MIYAKE *et al.*, 1992), envolvidos tanto na captura da presa, quanto em seu processamento, ato que pode ser tão importante quanto à captura em si (DEAN *et al.*, 2005).

Em estudos envolvendo tubarões (KAMIMOTO, 2002) e raias (PANTANO-NETO & SOUZA, 2002; DOMÍNGUEZ & GONZÁLEZ-ISÁIS, 2007), já foram evidenciadas diferenças claras na anatomia de espécies congêneres. Poucos trabalhos anatômicos levaram em conta o fator ontogenético e o dimorfismo sexual na forma e função do caractere, e tais estudos, em sua maioria, envolvem apenas o sistema esquelético (KAJIURA & TRICAS, 1996; SUMMERS *et al.*, 2004; LOWRY & MOTTA, 2007).

Do ponto de vista embrionário o arco mandibular em elasmobrânquios dá origem aos músculos levator palatoquadrati, quadratomandibularis e preorbitalis; o arco hióide origina o levator hyomandibularis; e o arco hipobranquial dá origem ao coracomandibularis, coracohyoideus e coracoarcualis (MIYAKE *et al.*, 1992). Além destes, as raias desenvolveram outros músculos: depressor mandibularis, depressor hyomandibularis, depressor rostri, levator rostri e coracohyomandibularis (MIYAKE *op cit.*). Essas subdivisões da musculatura, aliadas à perda da conexão do palatoquadrado e a quebra do arco hióide, resultaram no aumento da versatilidade funcional do aparato alimentar das raias, quando comparadas aos tubarões (WILGA & MOTTA, 1998a; WILGA *et al.*, 2001).

Enquanto os tubarões utilizam a hiomandíbula e porções do arco hióide para suspender as maxilas do neurocrânio, nas raias as associações do arco mandibular são

minimizadas e quase inteiramente musculares (WILGA & MOTTA, 1998a; DEAN & MOTTA, 2004 a; DEAN *et al.* 2007). Nas raias, cujo principal mecanismo de alimentação é baseado principalmente na sucção, padrão que apenas alguns tubarões detêm (WILGA & MOTTA, 2000), o aparato é modificado, principalmente no que diz respeito à protrusão do palatoquadrado, com mudança da suspensão orbitostílica para euhlostílica (GREGORY, 1904; MAISEY, 1980), e possuindo um número maior de músculos (MARION, 1905; MIYAKE *et al.*, 1992). Ainda assim a função muscular e o padrão motor durante a alimentação são similares nos músculos plesiomórficos de raias e tubarões (WILGA & MOTTA, 1998b).

De forma geral, a alimentação começa com a fase expansiva, com a abertura da boca e a mandíbula sendo abaixada pelo coracomandibularis e o arco hióide pelos coracoarcualis e coracohyoideus (WILGA *et al.* 2007). O crânio pode ser elevado pelo epaxialis dependendo da posição da presa. O chamado complexo adductor mandibulae (LIGHTOLLER, 1939), composto por um número variável de preorbitalis e quadratomandibularis fecham a boca durante a fase compressiva, ao mesmo tempo em que o palatoquadrado é protraído primariamente pelo preorbitalis, e adicionalmente pelo levator palatoquadrati em tubarões da família Carcharhinidae (WILGA *et al.*, 2001). Na fase de recuperação, a hiomandíbula e maxilas são retraídas pelo levator mandibularis e pelo levator palatoquadrati modificado, exceto em Carcharhinidae (MOTTA & WILGA, 2001; WILGA *et al.*, 2001). Entretanto este é um padrão generalizado e existem muitas diferenças observadas entre as espécies que possuem estudos de morfo-funcionalidade e cinemática (FERRY-GRAHAM, 1998; MOTTA & WILGA, 1995; MOTTA & WILGA, 1999; WILGA & MOTTA, 1998a; WILGA & MOTTA, 1998b; MOTTA *et al.*, 2002; DEAN *et al.*, 2004a).

A problemática da falta de padronização da nomenclatura dificulta o estudo da musculatura. Diversos autores adotaram nomes diferentes para um mesmo músculo (TIESING, 1895; MARION, 1905; LUTHER, 1909), o que foi adaptado e perpetuado (ALLIS, 1918; MIYAKE *et al.*, 1992; LIMA *et al.*, 1997; WILGA & MOTTA, 1998a) ou mesmo traduzido (PANTANO-NETO & SOUZA, 2002). Edgeworth (1935) estudou os músculos cranianos dos vertebrados e reuniu uma lista de sinónimas de grande utilidade para trabalhos envolvendo a musculatura. Lightoller (1939) estudou a musculatura e suas homologias, preocupando-se com padronização. Esse estudo é de extrema importância para a compreensão da evolução da musculatura craniana em vertebrados, mas exclui peixes ósseos e monotremados das comparações. Miyake *et al.* (1992) resumizou o conhecimento de desenvolvimento de músculos cranianos nos maiores grupos de peixes gnatostomados. É primordial a preocupação com a homologia da musculatura nas comparações, como apontado

por Allis (1918), que levanta erros nas descrições de Tiesing (1896) e posteriormente de Marion (1905) para as raia, com discrepâncias das condições encontradas em tubarões.

É possível destacar o estudo da musculatura para os tubarões (DANIEL, 1934; SHIRAI & NAKAYA, 1992; WU, 1994; WILGA & MOTTA, 1998b; MOTTA & WILGA, 1999; WILGA, 2005), principalmente os da ordem Carcharhiniformes (MOSS, 1972; LIMA *et al.*, 1997; MOTTA *et al.*, 1997; KAMIMOTO, 2002). Tubarões normalmente processam o alimento de forma mais simples do que as raia, apenas reduzindo ou reorientando a presa na cavidade oral (TRICAS & McCOSKER, 1984; EDMONDS *et al.*, 2001). Exceção a esse processamento alimentar menos desenvolvido se dá em uma espécie de tubarão-martelo, *Sphyrna tiburo* (WILGA & MOTTA, 2000), que faz parte do grupo detentor de uma musculatura adutora hipertrofiada e mandíbulas robustas que podem esmagar presas duras durante a alimentação (HERNANDEZ & MOTTA, 1997; TURIGAN & WAINWRIGHT, 1993). Mas mesmo processando o alimento, nesses tubarões o processamento acontece de forma diferente das raia, que processam internamente, dentro da cavidade bucal (DEAN *et al.*, 2005).

As raia foram menos estudadas em termos de musculatura (ALLIS, 1918; DANIEL, 1934; EDGEWORTH, 1935; MIYAKE *et al.*, 1992; PANTANO-NETO & SOUZA, 2002), principalmente em quanto à morfo-funcionalidade (WILGA & MOTTA, 1998a; DEAN *et al.*, 2004a), mesmo já tendo sido evidenciados padrões anatômicos e operacionais únicos dentro de Batoidea. Para raia, a preferência pela forma de captura do alimento parece ser espécie-específica no uso de sucção ou mordida para extrair a presa do substrato (WILGA *et al.*, 2007), gerando demanda maior para diferentes músculos em cada espécie.

Espécies como a raia-elétrica, *Narcine bancrofti*, possuem adaptações singulares, como a protrusão assimétrica da mandíbula, que conseqüentemente, gera cinemática diferenciada (DEAN & MOTTA, 2004b, como *Narcine brasiliensis*), com movimentos mais semelhantes aos de alguns peixes teleósteos do que de cartilaginosos (WAINWRIGHT *et al.*, 2001). Este fino nível de ajustamento durante a alimentação indica que este comportamento é mutável e dependente de *feedback* externo (DEAN & MOTTA, 2004a).

A raia-ticonha, *Rhinoptera bonasus*, utiliza seus lobos cefálicos, exemplo de modificação anatômica diferenciada, para escavar substrato a procura de alimento (MOSS, 1977) e então encaminha-lo para a boca por meio de sucção (SASKO *et al.*, 2006). A cinemática de sua alimentação é semelhante à da raia-elétrica, *Narcine bancrofti* (DEAN & MOTTA, 2004b, como *Narcine brasiliensis*).

Algumas ordens foram estudadas quanto à anatomia muscular, p.ex. Rajiformes (MARION, 1905; ALLIS, 1918; BOORD & SPERRY, 1991). Trabalhos que envolvam a musculatura de raias da Ordem Rhinobatiformes são escassos (LUTHER, 1909; DANIEL, 1934; NISHIDA, 1990; MIYAKE *et al.*, 1992; McEACHRAN *et al.*, 1996), e estudos que tenham esse grupo como foco principal são ainda mais raros, sendo possível ressaltar o trabalho com musculatura dos arcos mandibular e hióide de *Trigonorhina fasciata* (LIGHTOLLER, 1940) e o estudo morfo-funcional da raia-viola *Rhinobatos lentiginosus* (WILGA & MOTTA, 1998a). No Brasil existem poucos estudos envolvendo a anatomia muscular de raias (PANTANO-NETO & SOUZA, 2002; RIGONATI, 2006) e as descrições detalhadas da musculatura de *Rhinobatos percellens* e *Zapteryx brevirostris* auxiliarão em estudos taxonômicos e filogenéticos dentro da Família Rhinobatidae e no contexto dos Batoidea em geral, e as inferências morfo-funcionais contribuem para o entendimento da evolução dos mecanismos alimentares em elasmobrânquios e relação com a ecologia dessas espécies.

MATERIAIS & MÉTODOS

Foram utilizados cinco exemplares para cada uma das categorias etárias propostas e explicadas no capítulo anterior, para cada uma das espécies, *Rhinobatos percellens* e *Zapteryx brevirostris*, perfazendo um total de 40 indivíduos dissecados, sumarizados nas Tabelas 1 e 2 do Capítulo I. Como não existem trabalhos sobre os mecanismos alimentares de *Rhinobatos percellens* e *Zapteryx brevirostris*, optou-se pela utilização dos músculos delimitados pela eletromiografia realizada em *Rhinobatos lentiginosus* de acordo com Wilga & Motta (1998a), que delimitaram os músculos epaxialis, levator rostri, quadratomandibularis, preorbitalis, levator palatoquadrati, levator hyomandibularis, depressor mandibularis, depressor hyomandibularis, coracomandibularis, coracohyoideus, e coracohyomandibularis, como os principais durante a alimentação de *R. lentiginosus*.

Cada músculo foi descrito quanto à sua origem, inserção e tamanho relativo, com auxílio da inervação para identificação. A nomenclatura utilizada segue Luther (1909), Miyake *et al.* (1992) e Wilga & Motta (1998a; 2002).

O material foi dissecado com auxílio de bisturi, pinças, tesouras e demais instrumentos cirúrgicos apropriados. Estereomicroscópio foi empregado para eventual visualização de estruturas e auxílio na dissecação dos exemplares menores. Para cada camada de músculos foram tomadas fotografias em alta definição com câmera fotográfica digital.

Durante a dissecação, e posteriormente com auxílio das fotos, foram confeccionadas as pranchas ilustrativas, com utilização de caneta nanquim, papel canson e vegetal. As imagens foram editadas com o programa Adobe Photoshop CS2, para melhor visualização de detalhes e aplicação das legendas.

Análise dos resultados

Por meio das descrições, foram delimitados padrões para as categorias propostas para cada espécie. O padrão de origem, inserção e tamanho relativo de cada um dos onze músculos analisados foram comparados para cada categoria.

As análises visaram a verificação de dimorfismo sexual, variação ontogenética e interespecífica. Quando foram encontradas diferenças interespecíficas, foram comparadas com dados disponíveis para outros integrantes da família Rhinobatidae na tentativa de traçar um possível caminho evolutivo do aparato alimentar dentro da família. Por fim, foram relacionadas as dietas de cada espécie ou grupo etário, com base na literatura já disponível sobre o assunto, para obtenção de informações relativas à adaptações com fins alimentares.

RESULTADOS

Musculatura cefálica

Não foram observadas diferenças significativas entre as classes propostas, tanto para *Rhinobatos percellens* quanto para *Zapteryx brevirostris*, no que diz respeito às origens e inserções musculares, portanto a descrição é única para cada espécie.

Rhinobatos percellens

Levator rostri: tem origem larga no epaxialis (Figura 23), estende-se anteriormente e passa lateralmente ao levator hyomandibularis, sobre o quadratomandibularis, onde torna-se mais afilado formando um tendão longo cuja inserção se dá na borda do disco, na altura da região mediana do rostro, a inserção do depressor rostri localiza-se na porção cefálica ventral equivalente.



Figura 23 – Exemplar de *Rhinobatos percellens* com levator rostri evidenciado pela seta branca

Levator hyomandibularis: origina-se na cápsula ótica do neurocrânio, subdivide-se e insere-se em cada um dos lados da crista dorsal da hiomandíbula (Figura 24).



Figura 24 – Exemplar de *Rhinobatos percellens* com levator hyomandibularis evidenciado pela seta branca

Levator palatoquadrati: o músculo tem origem dividida no neurocrânio, parte em um entalhe na porção lateral, e outra parte na região ventral do processo pós-orbital. A inserção também é dupla no palatoquadrado, parte no dorso da cartilagem e outra parte na região ventral da mesma (Figura 25).



Figura 25 – Exemplar de *Rhinobatos percellens* com seta branca evidenciando as origens do levator palatoquadrati.

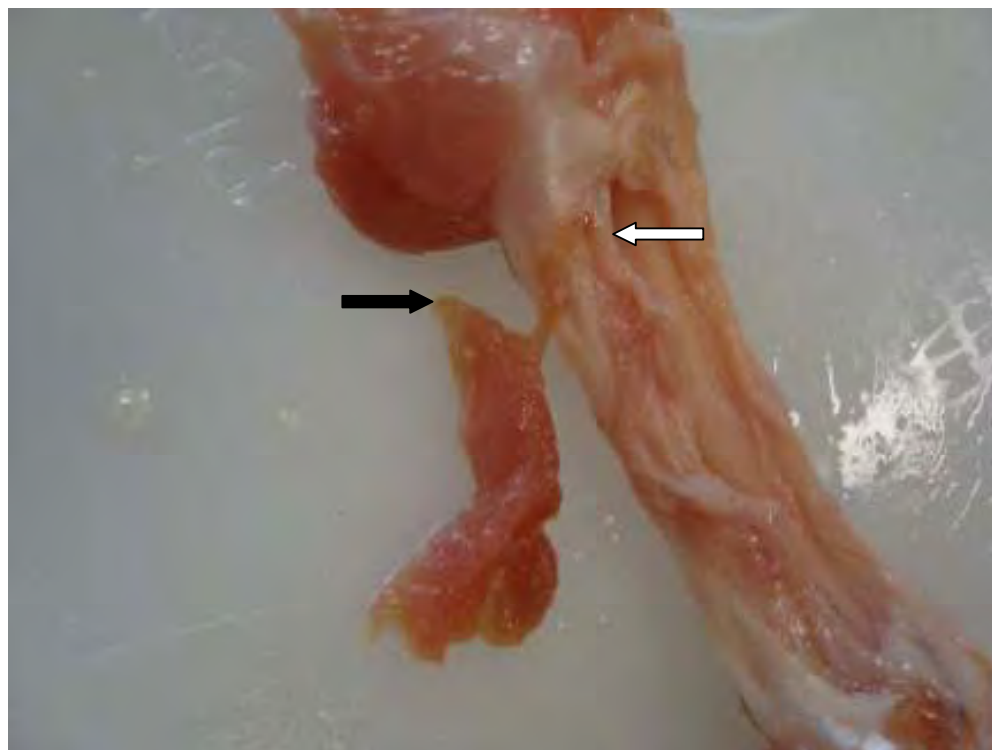


Figura 26 - Maxilas de *Rhinobatos percellens* com seta branca evidenciando a inserção posterior do levator palatoquadrati; seta preta apontando a inserção anterior que foi removida do palatoquadrado.

Epaxialis: origina-se na cintura peitoral, estende-se anteriormente e insere-se na região posterior da cápsula ótica do neurocrânio (Figura 27).

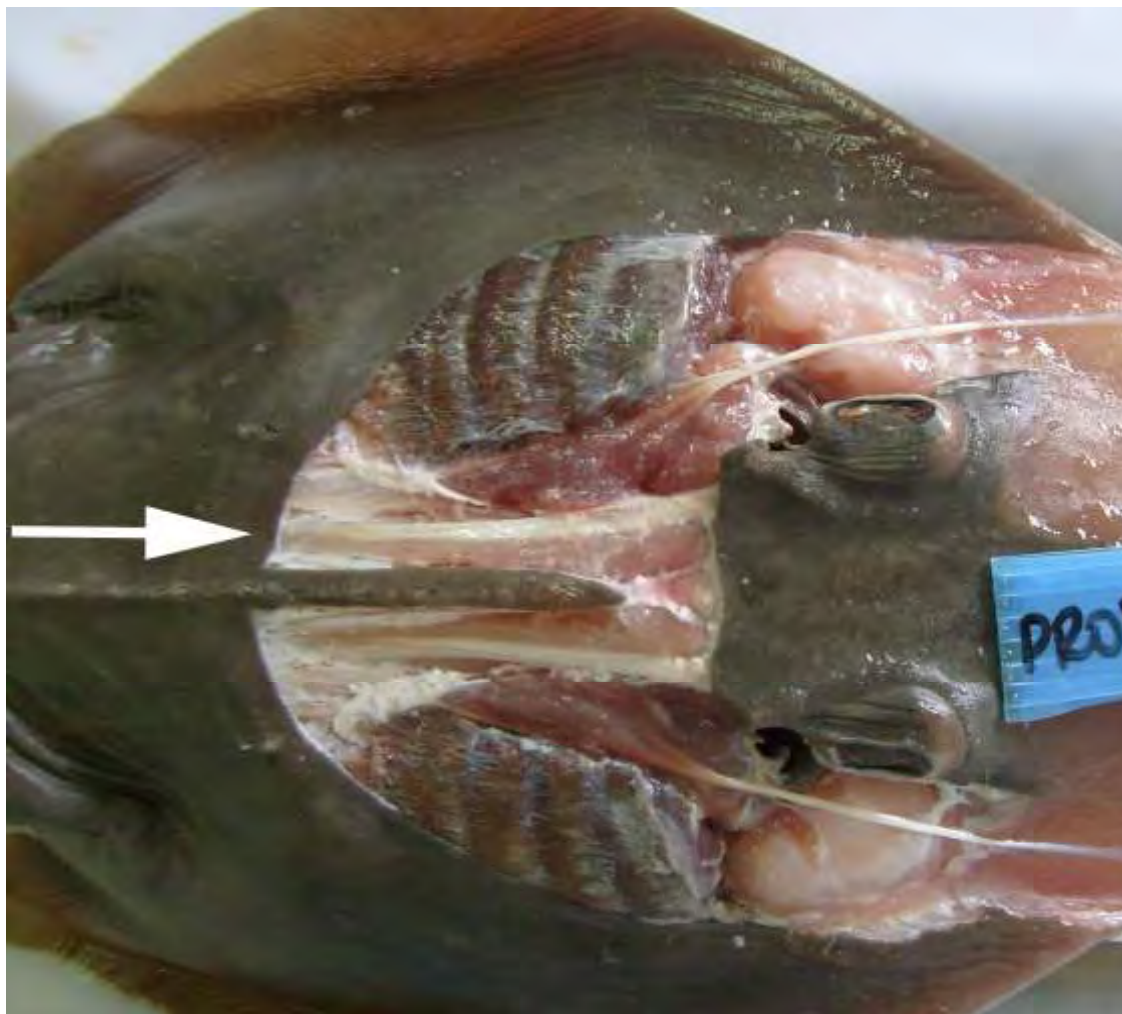


Figura 27 – Exemplar de *Rhinobatos percellens* com seta branca evidenciando o epaxialis.

Preorbitalis: origina-se na porção ventral do neurocrânio, pouco abaixo da cápsula nasal (Figura 28), segue posteriormente passando sobre a articulação das maxilas, afina-se e insere-se por meio de um tendão na mandíbula, adjacente à inserção do depressor mandibularis (Figura 29).



Figura 28 – Exemplar de *Rhinobatos percellens* com seta branca evidenciando a origem do preorbitalis.



Figura 29 – Exemplar de *Rhinobatos percellens* com seta branca evidenciando a inserção do preorbitalis.

Quadratomandibularis: foram encontradas quatro divisões, o quadratomandibularis anterior, a maior porção do músculo, o quadratomandibularis, profundo, e o medial, todos com origem no palatoquadrado e inserção na cartilagem de Meckel (Figura 30), e a quarta porção, aqui denominada lateral, origina-se por meio de tendão bifurcado na cápsula nasal e insere-se no quadratomandibularis anterior (Figura 31).

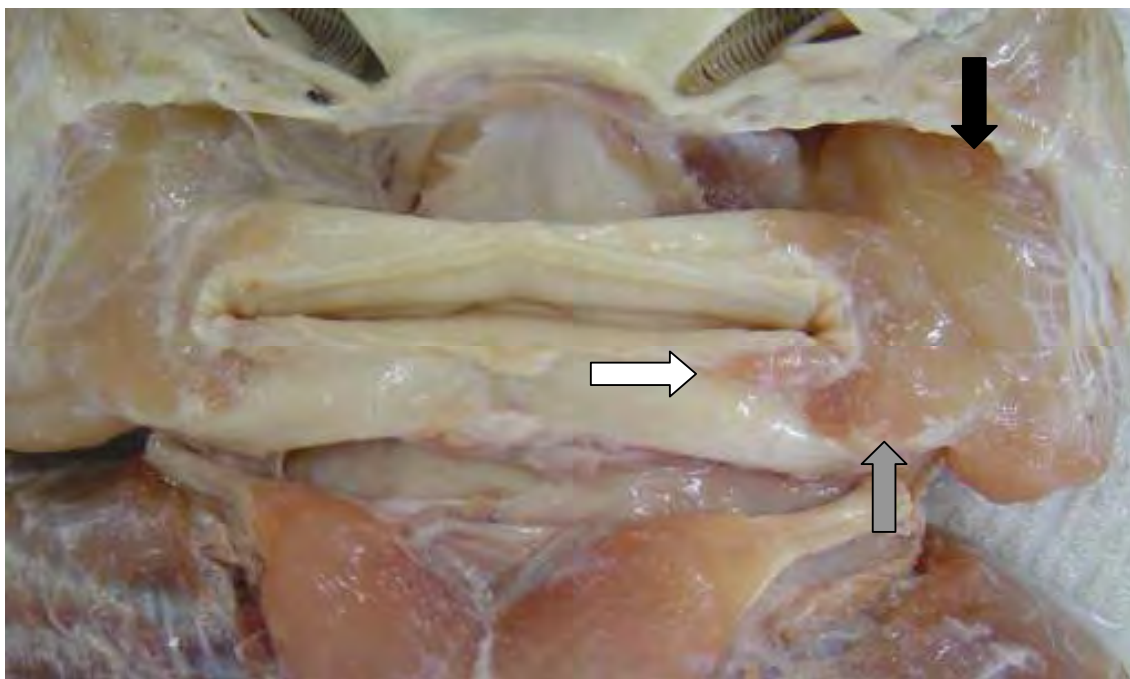


Figura 30 – Porção anterior do quadratomandibularis evidenciada pela seta preta, profunda pela seta cinza e medial pela seta branca, em *Rhinobatos percellens*.

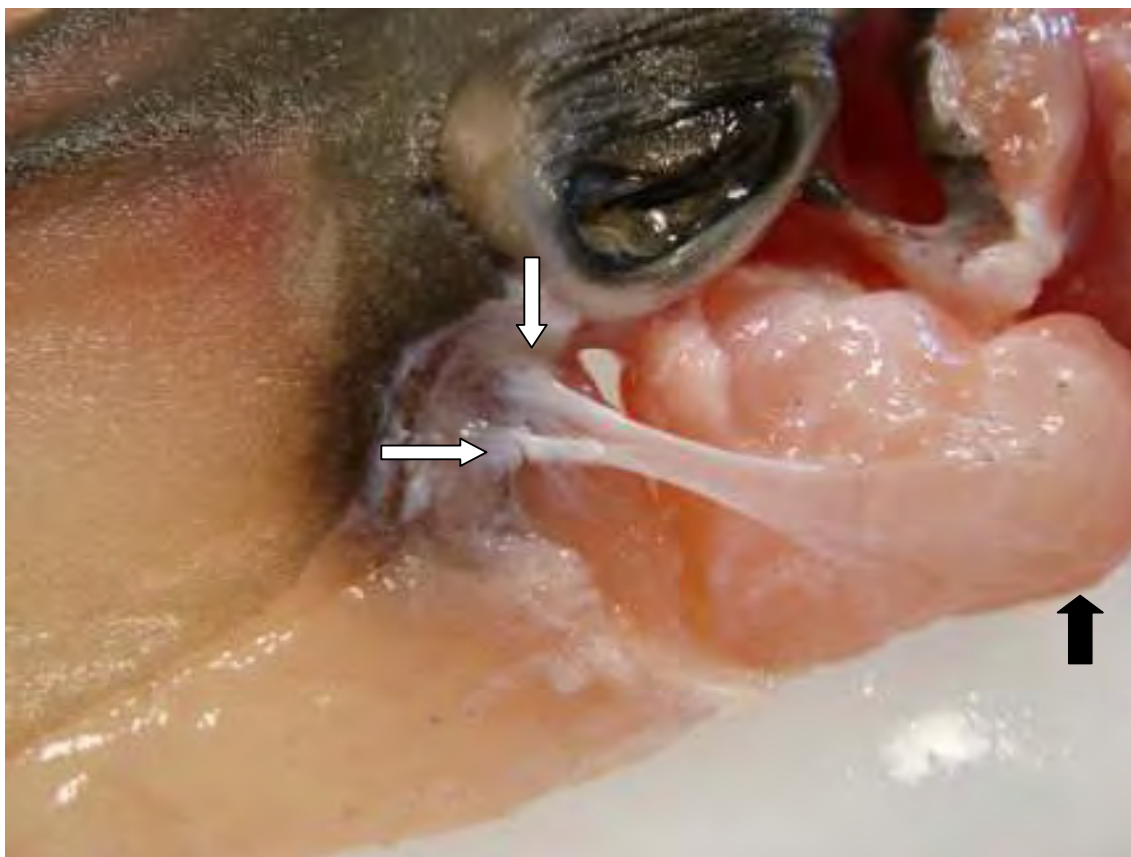


Figura 31 – Porção lateral do quadratomandibularis de *Rhinobatos percellens* evidenciada pela seta preta, com sua origem tendínea dupla na cápsula nasal evidenciada pelas setas brancas.

Coracomandibularis: é o único músculo que não é pareado, situando-se na linha mediana e ventral do corpo do animal, origina-se na fáscia hipobranquial profunda, limitando com o coracoarcualis, estende-se anteriormente e subdivide-se medialmente, inserindo-se na porção posterior da cartilagem de Meckel (Figura 32). É perceptível uma divisão nesse músculo próximo da inserção.

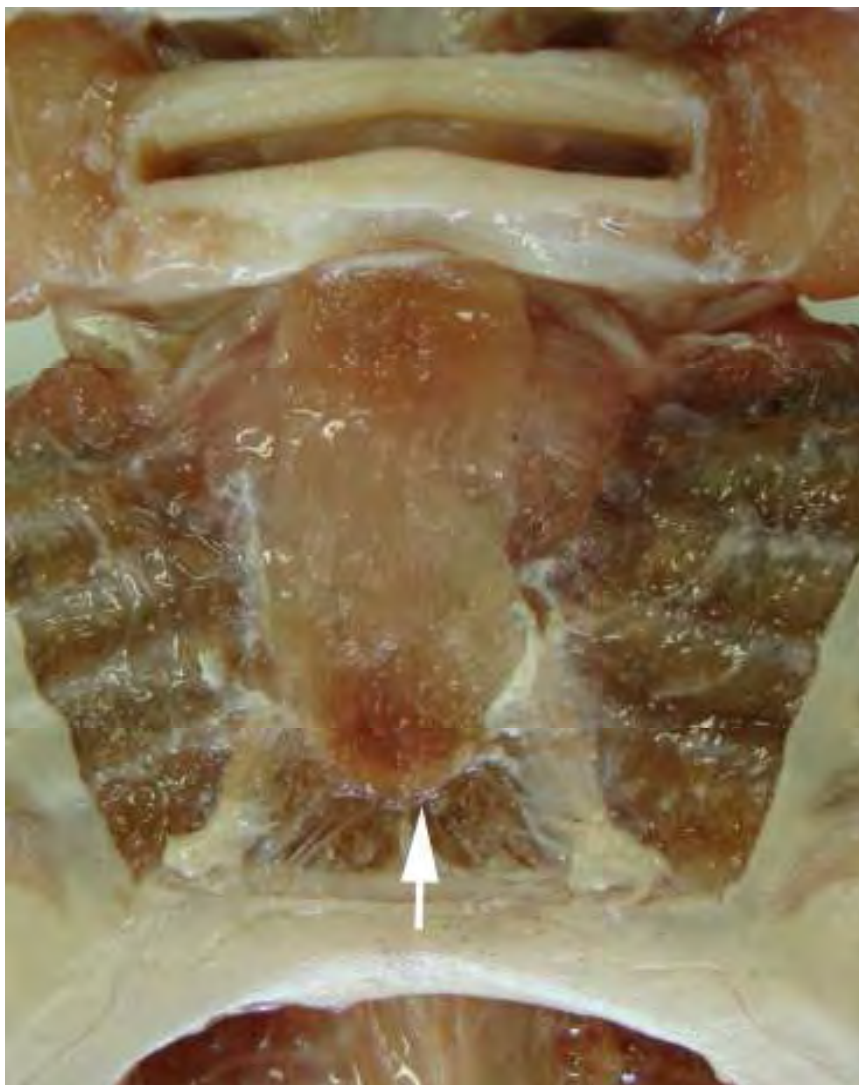


Figura 32 – Exemplar de *Rhinobatos percellens* com seta branca evidenciando o coracomandibularis.

Coracohyoideus: é o músculo menos robusto dentre os estudados, origina-se na fáscia hipobranquial profunda, estende-se anteriormente e insere-se no hióide (ou cartilagem basihial) (Figura 33).

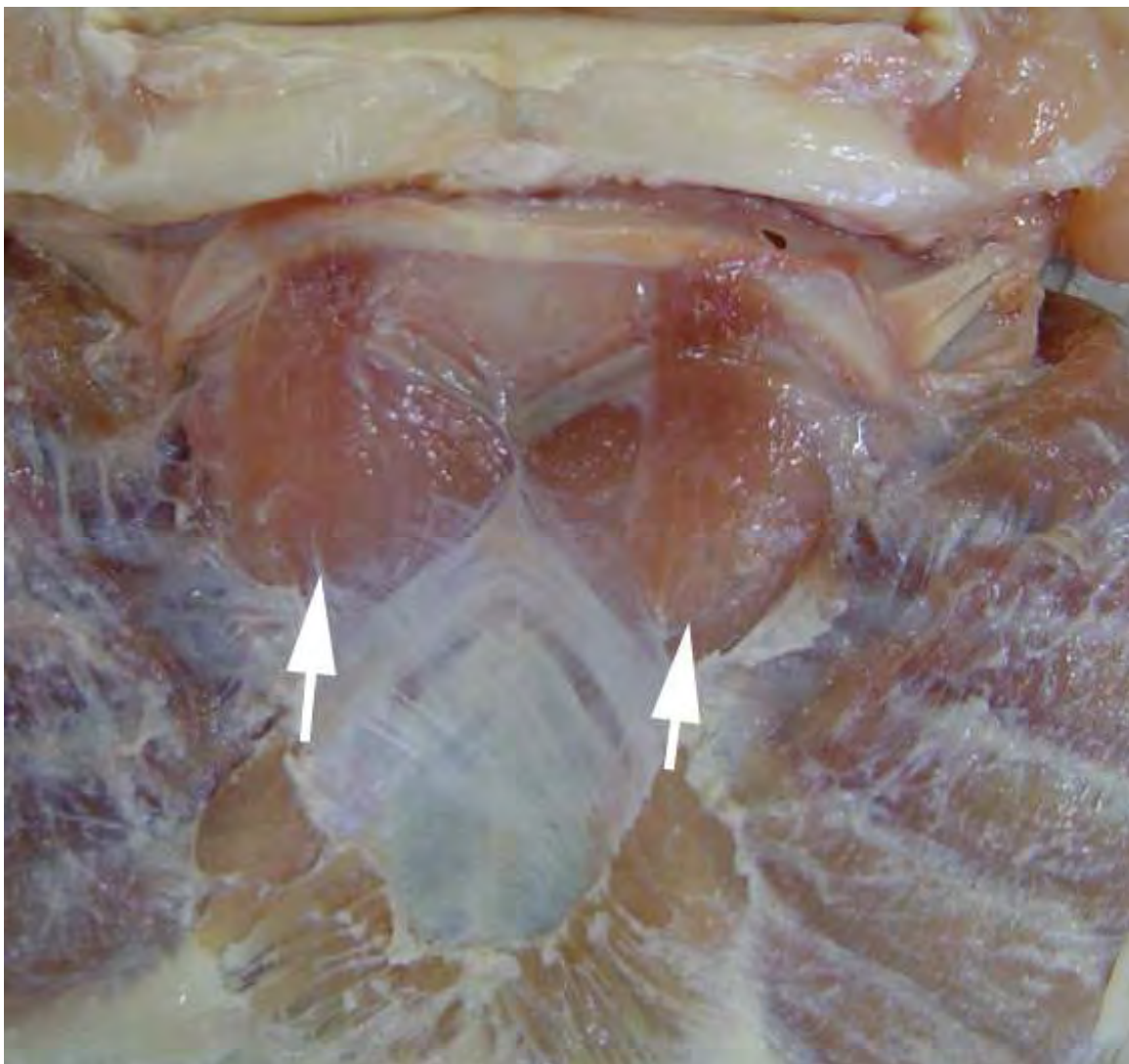


Figura 33 – Exemplar de *Rhinobatos percellens* com setas brancas evidenciando coracohyoideus.

Coracohyomandibularis: trata-se de um músculo robusto, com origem múltipla que envolve a fáscia hipobranquial profunda, pericárdio e os dois músculos entre si, com as porções direita e esquerda em sintopia, estende-se antero-lateralmente e insere-se por meio de um tendão na hiomandíbula (Figura 34).

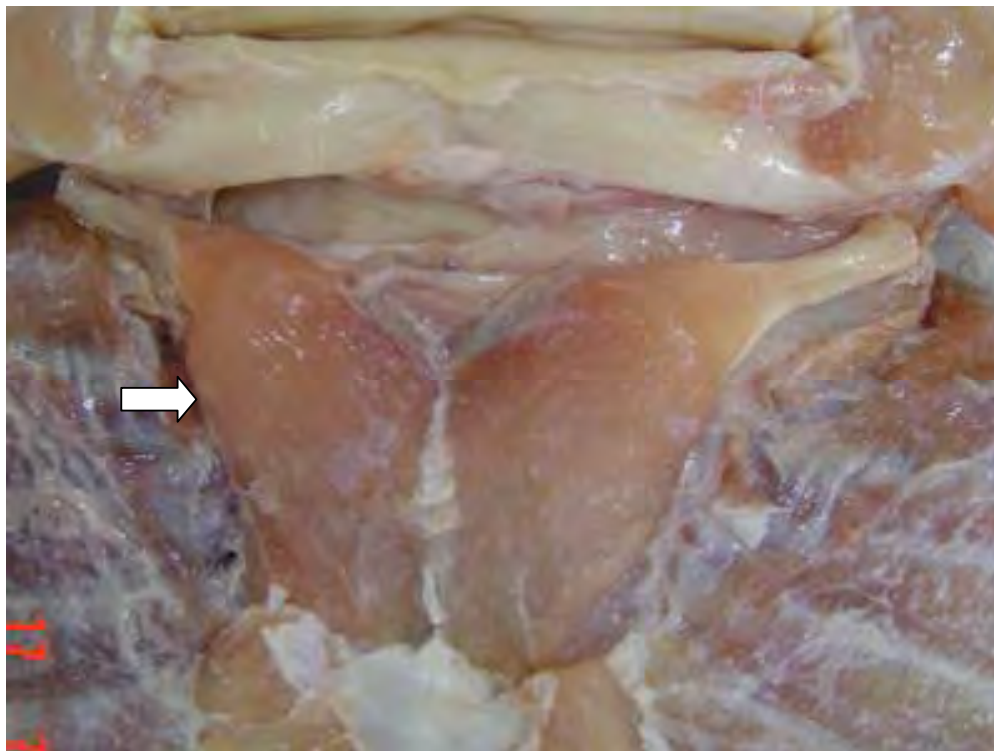


Figura 34 – Exemplar de *Rhinobatos percellens* com seta branca evidenciando coracohyomandibularis.

Depressor mandibularis: origina-se na fáscia hipobranquial superficial e insere-se na porção posterior da mandíbula, adjacente à inserção do preorbitalis e quadratomandibularis profundo (Figura 35).



Figura 35 – Depressor mandibularis de exemplar de *Rhinobatos percellens*

Depressor hyomandibularis: tem origem larga na fáscia hipobranquial superficial (Figura 36), afina-se e tem inserção subdividida (Figura 37), uma por tendão na hiomandíbula, próxima da articulação com a cartilagem de Meckel e outra diretamente na primeira cartilagem branquial mais antero-lateralmente.



Figura 36 – Exemplar de *Rhinobatos percellens* com seta branca evidenciando o depressor hyomandibularis.

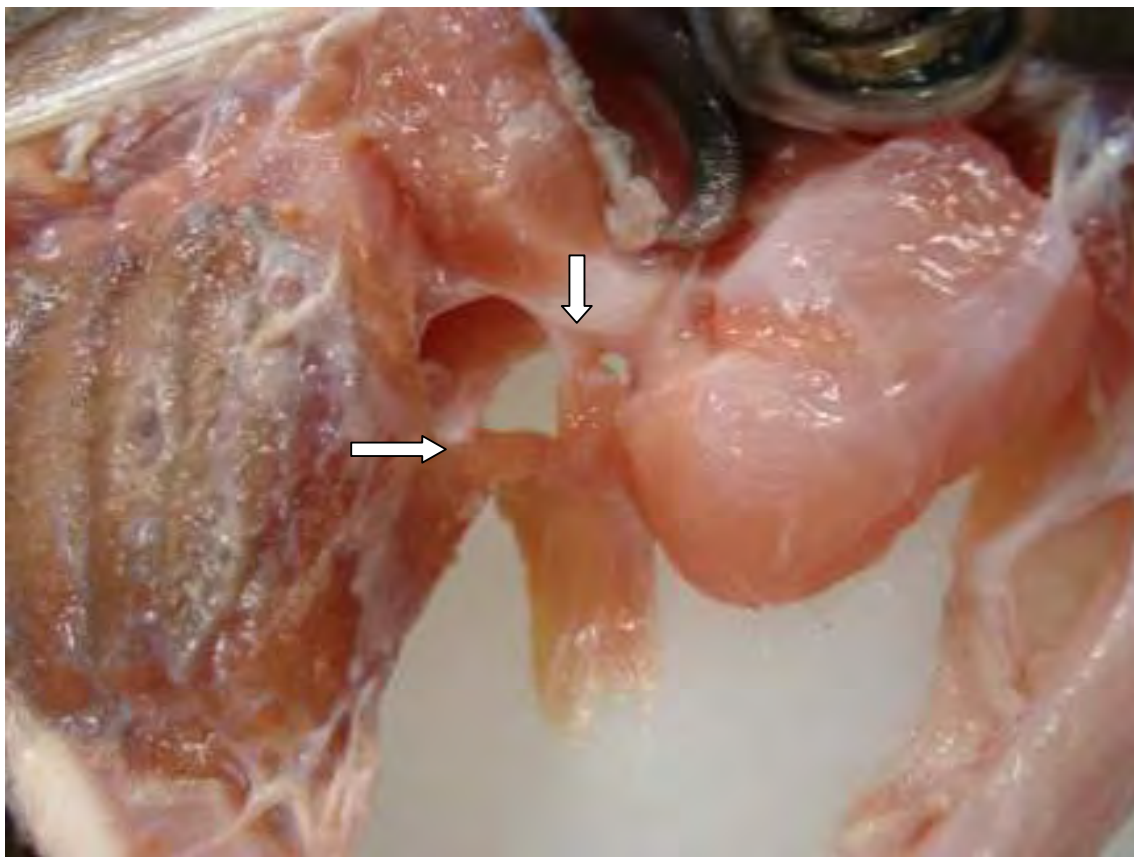


Figura 37 – Exemplar de *Rhinobatos percellens* com setas brancas evidenciando as duas inserções do depressor hyomandibularis.

Zapteryx brevirostris

Levator rostri: tem origem larga no epaxialis, estende-se anteriormente e passa lateralmente ao levator hyomandibularis, sobre o quadratomandibularis, onde afina-se em um tendão longo cuja inserção se dá na borda do disco, um pouco a frente das cápsulas nasais (Figura 38).



Figura 38. Exemplar de *Zapteryx brevirostris* com o levator rostri evidenciado pela seta branca

Levator hyomandibularis: origina-se na cápsula ótica do neurocrânio, subdivide-se e insere-se em cada um dos lados da crista dorsal da hiomandíbula (Figura 39).



Figura 39. Exemplar de *Zapteryx brevirostris* com levator hyomandibularis evidenciado pela seta branca

Levator palatoquadrati: o músculo tem origem dividida no neurocrânio, parte em um entalhe na porção lateral, e outra parte na região ventral do processo pós-orbital. A inserção também é dupla no palatoquadrado, parte no dorso da cartilagem e outra parte na região ventral da mesma (Figura 40).

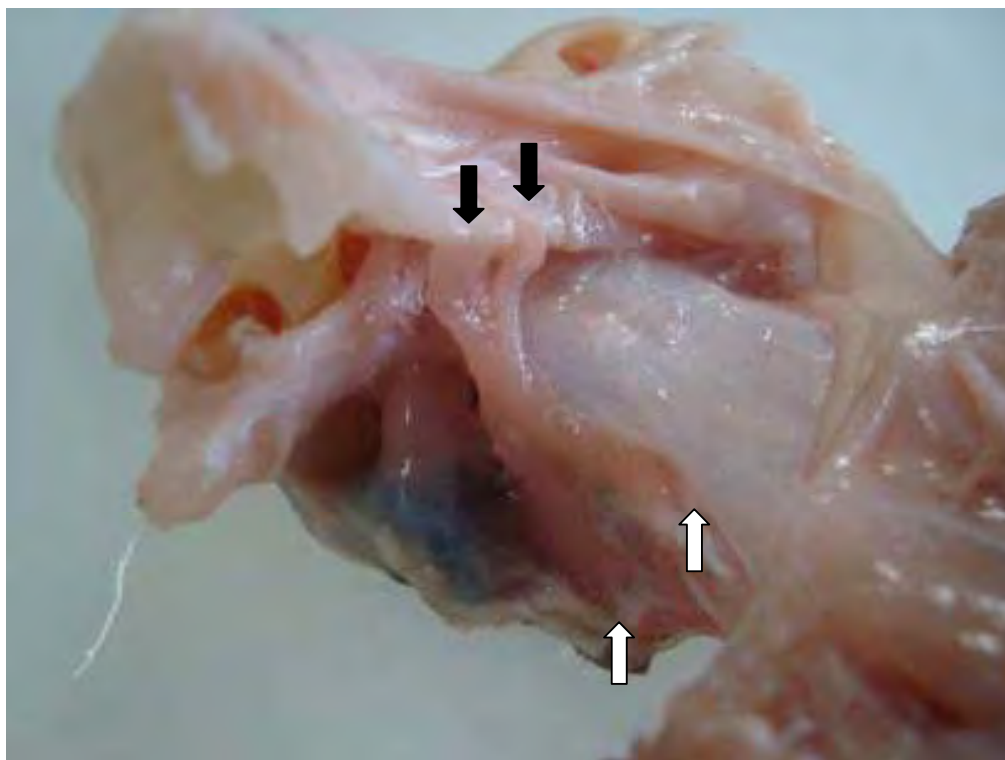


Figura 40 – Levator palatoquadrati de *Zapteryx brevirostris* com suas origens evidenciadas pelas setas brancas e suas inserções evidenciadas pelas setas pretas

- Epaxialis: origina-se na cintura peitoral, estende-se anteriormente e insere-se na porção posterior da cápsula ótica do neurocrânio (Figura 41).



Figura 41. Exemplar de *Zapteryx brevirostris* com epaxialis evidenciado pela seta branca

- Preorbitalis: origina-se na porção ventral do neurocrânio, pouco abaixo da cápsula nasal, segue posteriormente passando sobre a articulação das maxilas, afina-se e insere-se por meio de um tendão na mandíbula, adjacente à inserção do depressor mandibularis (Figura 42).



Figura 42 – Preorbitalis de *Zapteryx brevirostris* pinçado para evidenciar sua origem e inserção.

Quadratmandibularis: foram encontradas quatro divisões, o quadratomandibularis anterior, a maior porção do músculo, o quadratomandibularis profundo, o medial, todos com origem no palatoquadrado e inserção na cartilagem de Meckel (Figura 43), e a quarta porção origina-se por meio de tendão na cápsula nasal e insere-se no quadratomandibularis anterior (Figura 44).

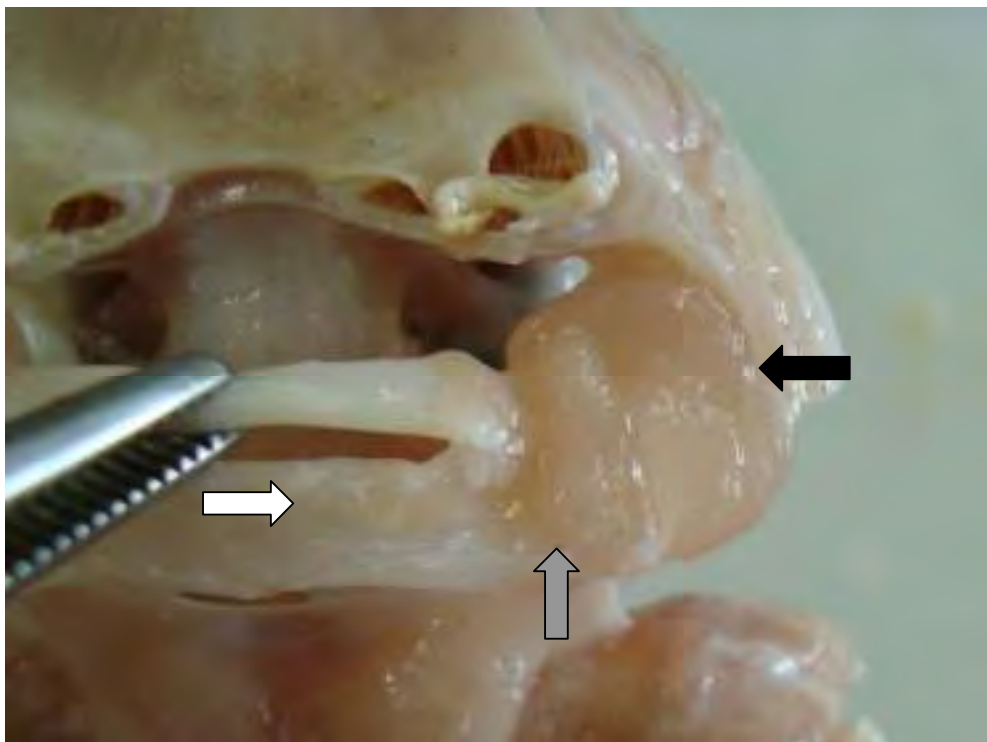


Figura 43 – Porções anterior evidenciada pela seta preta, profunda pela seta cinza e medial pela seta branca do quadratomandibularis de *Zapteryx brevirostris*.

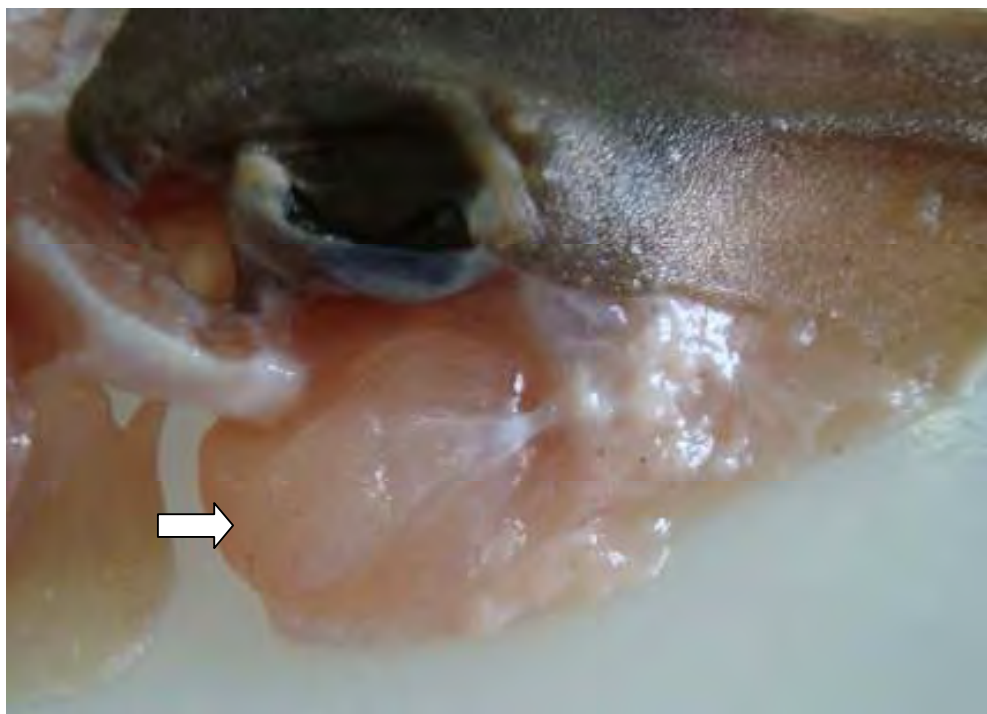


Figura 44 – Quadratomandibularis lateral de *Zapteryx brevirostris* evidenciado pela seta branca, com sua origem tendínea na cápsula nasal.

Coracomandibularis: é o único músculo que não é pareado, situando-se na linha mediana do corpo do animal, origina-se na fáscia hipobranquial profunda, limitando com o coracoarcualis, estende-se anteriormente e subdivide-se medialmente, com inserção dividida na porção posterior da cartilagem de Meckel (Figura 45).



Figura 45 – Coracomandibularis de *Zapteryx brevirostris* evidenciado pela seta branca

Coracohyoideus: é o músculo menos robusto dentre os estudados, origina-se na fáscia hipobranquial profunda, estende-se anteriormente e insere-se no hióide (ou cartilagem basihial) (Figura 46).

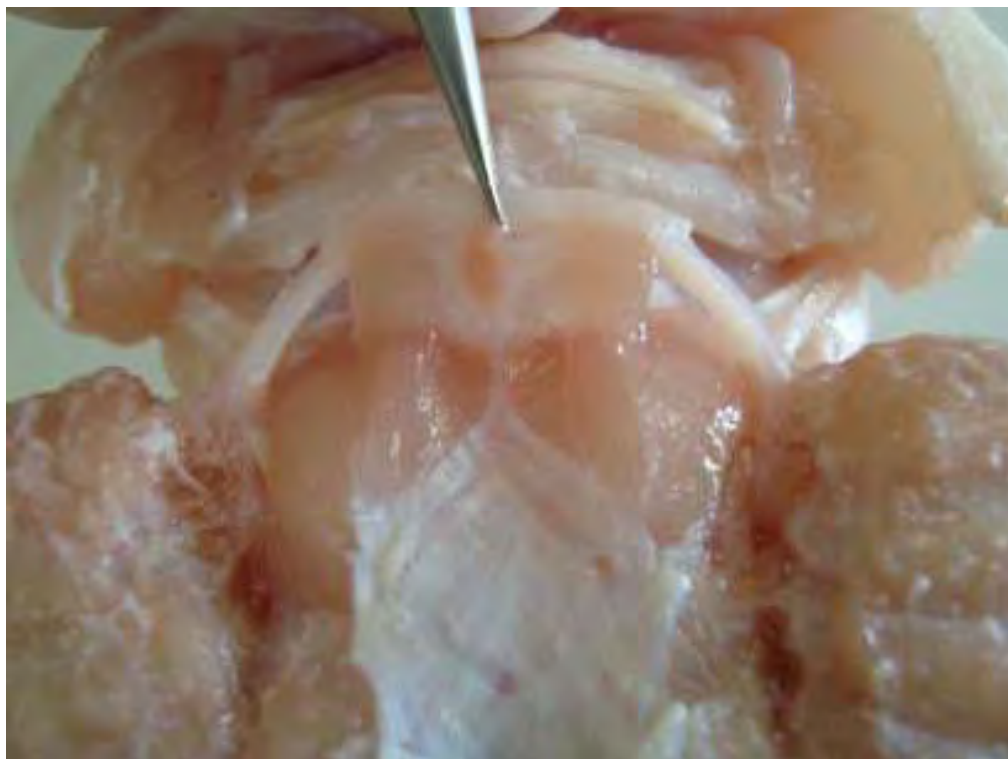


Figura 46 – Hióide levantado para melhor visualização do coracohyoideus em exemplar de *Zapteryx brevirostris*.

Coracohyomandibularis: trata-se de um músculo robusto, com origem múltipla que envolve a fáscia hipobranquial profunda, pericárdio e os dois músculos entre si, com as porções direita e esquerda em sintopia, estende-se antero-lateralmente e insere-se por meio de um tendão na hiomandíbula (Figura 47).



Figura 47 – Coracohyomandibularis na região ventral do exemplar de *Zapteryx brevirostris*.

Depressor mandibularis: origina-se na fáscia hipobranquial superficial e insere-se na porção posterior da mandíbula, adjacente à inserção do preorbitalis (Figura 48).

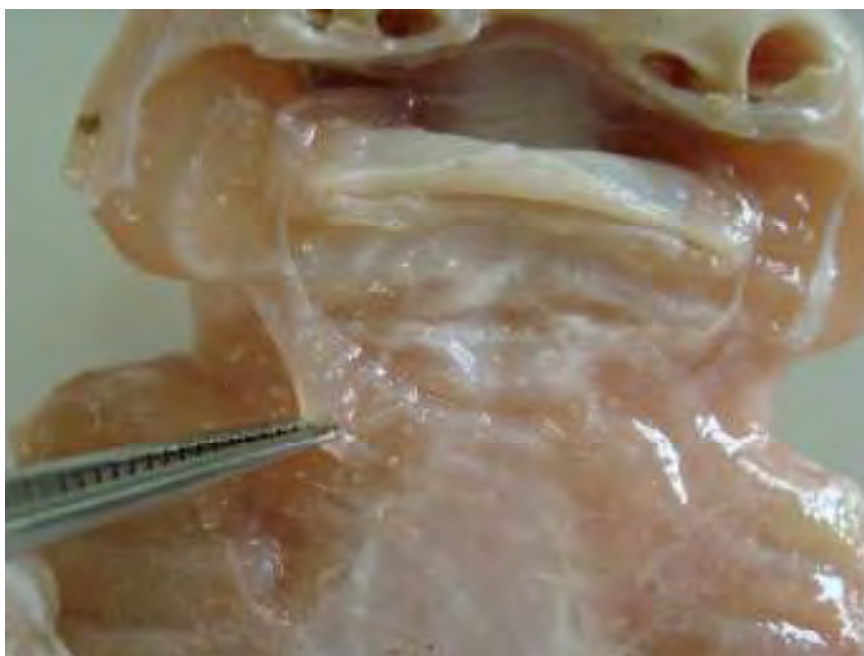


Figura 48 – Depressor mandibularis de *Zapteryx brevirostris* pinçado para evidenciar sua origem e inserção.

Depressor hyomandibularis: tem origem larga na fáscia hipobranquial superficial (Figura 49), afina-se e tem inserção dividida, ambas por tendão na crista dorsal da hiomandíbula, mas uma médio-dorsalmente e outra mais antero-lateralmente (Figura 50).



Figura 49 – Depressor hyomandibularis de *Zapteryx brevirostris* evidenciado pela seta branca



Figura 50 – Inserção dupla do depressor hyomandibularis de *Zapteryx brevirostris* evidenciada pelas setas pretas.

Comparações

Ontogenética

Não foram encontradas diferenças significativas entre as faixas etárias para ambas as espécies.

Dimorfismo sexual

Não foram encontradas diferenças significativas entre machos e fêmeas para ambas as espécies.

Inter-específicas

As comparações em relação ao tamanho relativo dos músculos entre as espécies foram realizadas entre animais com caixa craniana de tamanho semelhante (Figura 51), uma vez que as diferenças no tamanho da cartilagem rostral inviabilizam a utilização do comprimento total semelhante para comparação entre espécies.



Figura 51 – Exemplos de *Rhinobatos percellens* (à esquerda) e *Zapteryx brevirostris* (à direita) com tamanho de caixa craniana semelhantes, evidenciando o tamanho discrepante dos rostros.

A musculatura cefálica das duas espécies é semelhante, apresentando diferenças principalmente quanto ao comprimento de tendões, posição de algumas inserções e proporções dos músculos.

O levator rostri é mais delgado e com tendão mais fino e delicado em *Z. brevirostris* (Figura 52).

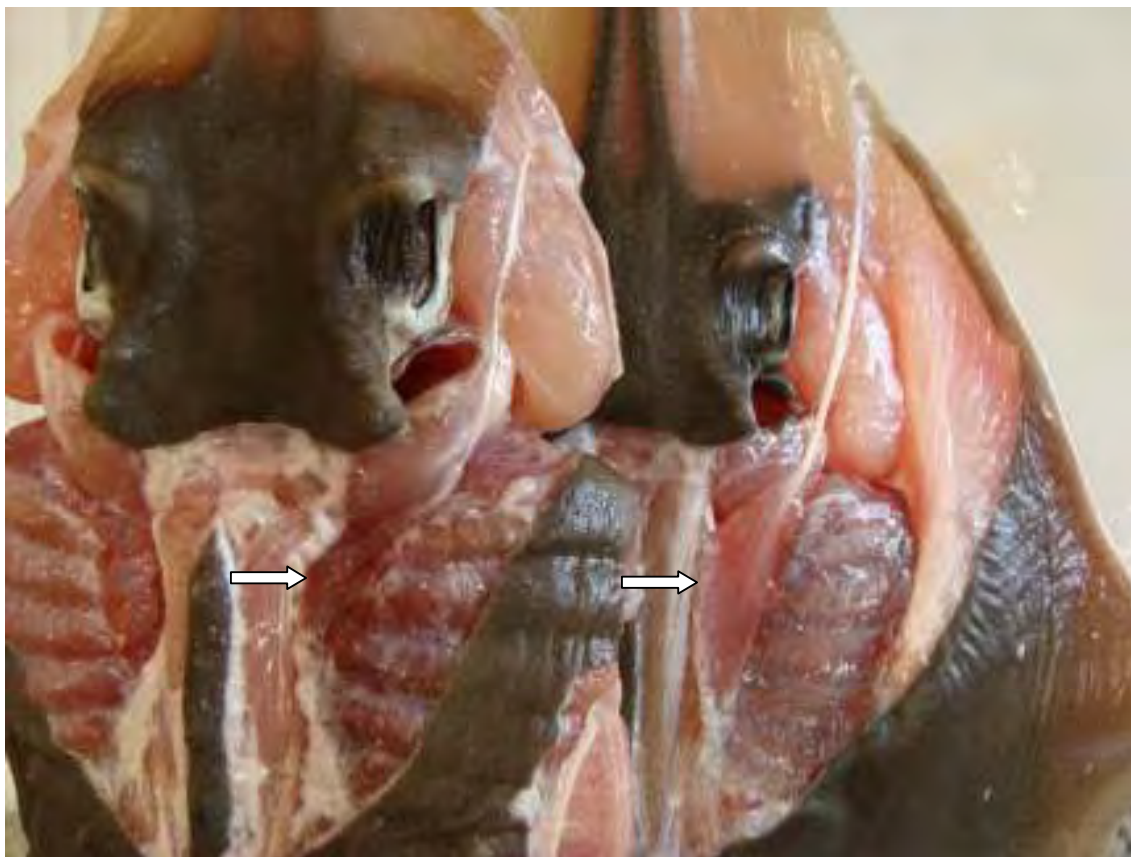


Figura 52 – Exemplar de *Zapteryx brevirostris* (à esquerda) sobre exemplar de *Rhinobatos percellens*, com setas brancas evidenciando o levator rostri dos exemplares.

As origens e inserções do levator palatoquadrati são semelhantes entre as espécies, mas ele é mais curto e robusto em *R. percellens* e mais fino e delgado em *Z. brevirostris*. Para *R. percellens*, uma das inserções desse músculo no palatoquadrado é muito delicada e de difícil percepção durante a dissecação, mesmo em indivíduos maiores.

O quadratomandibularis lateral de *R. percellens* é menor, localizado mais posteriormente e a inserção é mais fusionada ao quadratomandibularis anterior, e possui tendão de origem maior do que o de *Z. brevirostris*, com uma bifurcação e posicionado mais próximo dos olhos do animal.

O coracomandibularis e coracohyoideus de *Z. brevirostris* são mais compridos e delgados do que o de *R. percellens*. Em ambas as espécies é perceptível uma divisão na inserção do músculo na cartilagem de Meckel, mas é mais evidente em *R. percellens*, se estendendo até a metade do músculo.

O depressor mandibularis de *R. percellens* é mais largo e mais delgado do que em *Z. brevirostris*.

O levator hyomandibularis é mais curto e robusto em *Z. brevirostris*, e mais delgado e comprido em *R. percellens*.

O preorbitalis é mais alongado e com origem menor em *R. percellens*, enquanto em *Z. brevirostris* é mais robusto e curto, com origem maior. Em *R. percellens* a inserção mais anterior no palatoquadrado é bem reduzida, quando comparada à *Z. brevirostris*, sendo de difícil percepção durante a dissecação.

No depressor hyomandibularis as duas inserções do músculo são diferentes, em *Z. brevirostris* ambas são por meio de tendão e na hiomandíbula, enquanto em *R. percellens*, apenas uma é tendínea, a que se insere na hiomandíbula, enquanto a outra se insere diretamente na primeira cartilagem branquial.

O músculo epaxialis é semelhante nas duas espécies.

DISCUSSÃO

As descrições da musculatura de *Rhinobatos percellens* e *Zapteryx brevirostris* diferem em alguns aspectos da descrição para *Rhinobatos lentiginosus* de Wilga & Motta (1998a). Os autores não citam a subdivisão da inserção do levator hyomandibularis e do depressor hyomandibularis, e divisões na inserção e origem do levator palatoquadrati, encontradas em *R. percellens* e *Z. brevirostris*.

O levator hyomandibularis com inserção dupla possibilitaria um refinamento do movimento ocasionado pelo músculo. A diferença na conformação do músculo, mais robusto e curto em *Z. brevirostris* e alongado em *R. percellens*, pode ser explicada pela própria anatomia da hiomandíbula, que é mais comprida em *R. percellens*, ultrapassando anteriormente o espiráculo, enquanto a cartilagem é mais curta em *Z. brevirostris*, não atingindo a margem anterior do espiráculo.

Diferentemente do descrito para *Narcine bancroftii* (DEAN & MOTTA, 2004a, como *Narcine brasiliensis*), em que o levator rostri cobre grande parte da musculatura dorsal, a conformação desse músculo para *Rhinobatos percellens* e *Zapteryx brevirostris* é mais semelhante ao descrito para *R. lentiginosus* (WILGA & MOTTA, 1998a), sendo menor e menos robusto. Tal diferença pode ter influência na forma de natação e alimentação dessas espécies, com uma maior exigência de movimentação da região anterior em *N. bancroftii*. Já foram observados comportamentos alimentares de *N. bancroftii*, em que os indivíduos levantam consideravelmente a região rostral durante a protrusão (DEAN & MOTTA, 2004b), enquanto *R. lentiginosus* utiliza mais o rostro para imobilizar a presa contra o substrato (WILGA & MOTTA, 1998a), provavelmente exigindo mais da musculatura depressora do rostro. Além disso, o tamanho dos tendões difere consideravelmente, sendo maior em *R. lentiginosus* (WILGA & MOTTA, *op cit.*), *Rhinobatos percellens* e *Zapteryx brevirostris* (presente estudo), quando comparado com *N. bancroftii* (DEAN & MOTTA, *op cit.*) podendo servir como alavanca, implicando em menos força necessária para elevar a porção rostral do disco. *Leucoraja erinacea* (como *Raja erinacea* MARION, 1905; EDGEWORTH, 1935) possui o levator rostri com tamanho do músculo e do tendão semelhantes ao de *R. percellens*. Apesar de *L. erinacea* possui o rostro menor do que *R. percellens*, a localização da inserção faz com que o tendão precise ser grande, adicionalmente, Rajiformes se utilizam mais da ondulação para a natação (DANIEL, 1988; ROSENBERGER, 2001), quando comparados com Rhinobatiformes que associam a ondulação com o movimento axial do corpo

(ROSENBERGER, 2001.) e o levator rostri pode ser importante para a ondulação, mantendo sua conformação mais robusta, mesmo com o rostro proporcionalmente menor.

As inserções dos levator rostri, dorsalmente, e depressor rostri, ventralmente, são sobrepostas tanto em *R. percellens* como *Z. brevirostris*. Tal conformação possibilitaria uma capacidade equivalente de elevar e abaixar o rostro. Entretanto, os tendões do levator rostri são mais finos e delicados em *Z. brevirostris*, enquanto o de *R. percellens* é mais robusto. Os músculos também possuem diferenças na conformação, sendo mais amplos e robustos, com origem maior em *R. percellens*, diferentemente de *Z. brevirostris*, com o levator rostri mais fino e delicado, e podem ter relação com o tamanho do rostro de cada espécie. A cartilagem rostral de *R. percellens* é mais robusta e comprida, com apêndices rostrais bem desenvolvidos, portanto mais pesada do que o rostro de *Z. brevirostris*, mais curto e um pouco menos calcificado. É possível observar que a raia-serra, *Pristis microdon* (NISHIDA, 1990) possui levator rostri ainda mais desenvolvido e com inserção dividida, o que condiz com seu rostro maior do que o de *R. percellens*.

Apesar de o epaxialis possuir diferenças marcantes dentro da Superfamília Myliobatoidea (GONZÁLEZ-ISÁIS & DOMÍNGUEZ, 2004), dentro da Família Rhinobatidae tanto para *Rhinobatos percellens* e *Zapteryx brevirostris* (presente estudo) quanto para *Rhinobatos lentiginosus* (WILGA & MOTTA, 1998a) ele mostrou-se conservativo tanto nos pontos de origem quanto de inserção. Tal diferença pode ser devido às distintas utilizações dadas para esse músculo, visto que as raias da Superfamília Myliobatoidea são mais associadas aos ambientes pelágicos e utilizam natação oscilatória, diferentemente dos Rhinobatidae e assim o padrão e a necessidade motora envolvida tenham levado a essa diferenciação.

O depressor mandibularis é semelhante em *R. percellens* e *Z. brevirostris*, apenas com diferenças sutis de comprimento de largura dos músculos, que podem ser somente o resultado da acomodação do músculo nas duas espécies. Miyake *et al.*, (1992) descreve esse músculo de forma semelhante para *Rhinobatos productus*, Edgeworth (1935) o descreve de maneira parecida para Batoidei em geral, enquanto Wilga & Motta (1998a) o ilustram maior do que o depressor hyomandibularis (Fig. 4, p.3172), o que não condiz com o encontrado para *R. percellens* e *Z. brevirostris* no presente estudo.

Apesar de Pântano-Neto & Souza (2002) citarem feixes musculares com orientações distintas para o depressor hyomandibularis em *Potamotrygon motoro* e *P. henlei*, não foi observada pelos autores a inserção dupla na cartilagem hiomandibular, como aqui observado nas dissecções de *R. percellens* e *Z. brevirostris*. Para *Rhinobatos lentiginosus* (WILGA &

MOTTA, 1998a) e *Rhinobatos productus* (MIYAKE *et al.*, 1992) também foi observada uma inserção única e as fibras foram ilustradas horizontalmente em *R. productus* (MIYAKE *op cit.*). Marion (1905) descreve e ilustra o depressor hyomandibularis com fibras orientadas horizontalmente em *Leucoraja erinacea*, enquanto Edgeworth (1935) em trabalho com a mesma espécie não ilustra o músculo em questão e sua descrição não menciona a orientação das fibras. Dean *et al.*, (2004a) não descrevem a posição das fibras em *Narcine bancrofti*, mas as ilustram horizontalmente. A inserção tendínea dupla encontrada para *Rhinobatos percellens* e *Zapteryx brevirostris* possibilitaria um maior refinamento no movimento da hiomandíbula, e conseqüentemente no movimento das maxilas, o que ocasionaria uma cinemática diferenciada (LIEM, 1973). Elementos branquiais estão envolvidos na produção de sucção em elasmobrânquios (MOTTA & WILGA, 1999), assim a conexão entre o depressor hyomandibularis e a cartilagem branquial em *R. percellens* pode estar relacionada com esse movimento.

O coracomandibularis de *Rhinobatos percellens* e *Zapteryx brevirostris* possui conformação semelhante à de *Rhinobatos lentiginosus* (WILGA & MOTTA, 1998a) e *Rhinobatos productus* (MIYAKE *et al.*, 1992). Edgeworth (1935) estudou a musculatura de *Raja clavata*, e em suas pranchas é possível observar uma divisão na inserção do coracomandibularis, assim como Miyake *et al* (1992) descrevem e ilustram para *Rhinobatos productus*. Esse aspecto foi visível nas duas espécies aqui estudadas, alguns indivíduos com a divisão bem marcada, e outros de forma mais sutil, sem associação com sexo ou idade do exemplar.

Essa divisão na inserção do coracomandibularis pode ser relacionada com a conformação do músculo, pareado, em Squaliformes (WILGA & MOTTA, 1998b), grupo que parece ter dado origem à Batoidea (CARROLL, 1988; McEACHRAN *et al.*, 1996; SHIRAI, 1996). As inserções divididas do coracomandibularis são encontradas de forma bem destacada, com total separação em duas porções em alguns Torpediniformes (MIYAKE *et al.*, 1992), o que corresponderia com a hipótese desse ser um grupo intermediário entre tubarões e raias (McEACHRAN *et al.*, 1996).

O coracomandibularis parece ser um dos mais conservativos dentro das raias, com alterações mais drásticas apenas para *Aetobatus narinari*, na qual a inserção ocorre por meio de dois tendões e não diretamente como nas outras espécies (GONZÁLEZ-ISÁIS & DOMÍNGUEZ, 2004). Dean & Motta (2004a) levantam a hipótese de que o preorbitalis medial (correspondente ao preorbitalis de *R. percellens* e *Z. brevirostris*) e o

coracohyoideus auxiliem na protrusão das maxilas, possivelmente ajustando sua posição antero-posterior.

O coracohyoideus é o par de músculos menos robusto dos estudados nas duas espécies. Em algumas espécies de Rhinobatidae e Rajidae ele possui conformação paralela ao eixo antero-posterior do animal (MIYAKE *et al.*, 1992; McECHRAN *et al.*, 1996; WILGA & MOTTA, 1998a; presente estudo), assim como o encontrado para *R. percellens* e *Z. brevirostris*, sofrendo modificações para uma orientação diagonal em alguns Myliobatiformes (MIYAKE *et al.*, 1992; McEACHRAN, *et al.*, 1996.; PANTANO-NETO & SOUZA, 2002).

O coracohyomandibularis de *R. percellens* e *Z. brevirostris* tem conformação semelhante à de *R. lentiginosus* (WILGA & MOTTA, 1998a), *R. productus* (MIYAKE *et al.*, 1992) e *Leucoraja erinacea* (MARION, 1905, como *Raja erinacea*). O fato do tendão desse músculo ser bem mais curto em *R. percellens* e *Z. brevirostris* quando comparado com *Narcine bancroftii* (DEAN & MOTTA, 2004a) levanta a hipótese de que a capacidade de protrusão das raias-viola é menor do que a da raia elétrica, que consegue um índice de protrusão de quase 90°. Dentro da Superfamília Myliobatoidea somente Gymnuridae possui esse músculo, suprimido na outras espécies (GONZÁLEZ-ISÁIS & DOMÍNGUEZ, 2004). Como o coracohyomandibularis parece estar relacionado com a compressão lateral das maxilas (DEAN & MOTTA, 2004a) e as outras espécies dessa Superfamília possuem a sínfise fusionada e placas dentárias robustas, impedindo esse tipo de movimento, a função desse músculo não seria mais necessária.

O levator palatoquadrati de *R. percellens* e *Z. brevirostris* possui configuração diferente da observada em diversas espécies, ou mesmo da família Rhinobatidae. Foram observados nas dissecções dois pontos de origem e de inserção, diferentemente do observado para *Rhinobatos lentiginosus* (WILGA & MOTTA, 1998a), *Narcine bancroftii* (DEAN & MOTTA, 2004a) e *Trygonorrhina fasciata* (LIGHTOLLER, 1940). Entretanto, Marion (1905) descreve esse músculo para *Leuroraja erinacea*, citando as duas origens e as duas inserções, inclusive em localizações semelhantes às encontradas em *R. percellens* e *Z. brevirostris*. Essas origens e inserções duplas possibilitariam uma melhor acurácia na movimentação da cartilagem do palatoquadrado, principalmente pelo seu posicionamento, uma na porção mais anterior da cartilagem e outra na porção mais inferior, o que possibilitaria um ajuste mais refinado no movimento.

Diferentemente do descrito para *R. lentiginosus* (WILGA & MOTTA, *op cit.*), o preorbitalis é único para *Rhinobatos percellens* e *Zapteryx brevirostris*, conformação semelhante à encontrada para *Trygonorrhina fasciata* (LIGHTOLLER, 1940). Esse

preorbitalis único corresponde ao preorbitalis medial descrito para *R. lentiginosus* (WILGA & MOTTA, 1998a). A porção lateral do preorbitalis descrita por esses autores foi denominado aqui quadratomandibularis lateral, uma vez que possui inserção parcialmente fusionada ao quadratomandibularis anterior e não possui ligação anatômica evidente com a outra porção do preorbitalis. Pantano-Neto & Souza (2002) e Dean & Motta (2004a) descrevem uma subdivisão do músculo preorbitalis, assim como Wilga & Motta (1998a). Marion (1905) chega a dividir esse músculo (como levator labialis superior) em cinco porções, inclusive com uma delas composta somente de fibra tendinosas, sem tecido muscular.

Uma vez que os músculos preorbitalis e quadratomandibularis formam o chamado ‘Complexo Adductor Mandibulae’ (LIGHTOLLER, 1939), que muitas vezes não possui divisões muito claras e pode possuir inclusive fibras fusionadas (PANTANO-NETO & SOUZA, 2002), é difícil um veredicto final sem estudos embrionários do músculo. Em seus estudos de morfogênese Edgeworth (1935) declara o preorbitalis único para Batoidei, mas foram incluídos poucos táxons e as descrições são muito gerais para um grupo tão diversificado morfologicamente. Miyake *et al.* (1992) trabalharam com o desenvolvimento da musculatura em Batoidea, mas limitaram-se aos músculos da região ventral, excluindo o complexo adutor mandibular, da região dorsal, músculos epibrânquiais e oculares, portanto suas conclusões não incidem sobre os questionamentos que envolvem preorbitalis e quadratomandibularis.

O quadratomandibularis é um dos músculos que mais apresenta diferenças quando comparado entre táxons de elasmobrânquios. O número de ventres, pontos de origem e inserção variam bastante. Nos exemplares aqui analisados foram encontrados quatro ventres do quadratomandibularis, mas com diferenças do descrito para *Rhinobatos lentiginosus* (WILGA & MOTTA, 1998a). Edgeworth (1935) encontrou três divisões do músculo em estudos com Batoidei, assim como Marion (1905) observou para *Leucoraja erinacea*. Nishida (1990) observou apenas três divisões do quadratomandibularis para Myliobatidoidei, enquanto González-Isáis & Dominguez (2004) encontraram uma variação maior dentro da Superfamília Myliobatoidea, com números de ventres que variam de três a cinco, e diferenças na conformação, com fusão de alguns ou subdivisão de outros. Como esse músculo atua diretamente no fechamento das maxilas e na protrusão, as diferenças no número de ventres e tamanho do mesmo podem estar relacionadas com o tipo de dieta, ou forma de captura do alimento, dependendo do tipo de movimento maxilar que o animal precise executar com maior precisão. O fato de *R. percellens* possuir uma bifurcação na origem tendínea do quadratomandibularis lateral pode estar associado à um maior refinamento do movimento

ocasionado por esse músculo (LIEM, 1973). Entretanto, a divisão ocorre apenas na porção final do tendão, o que gera dúvidas quanto à sua funcionalidade. Embora Wilga & Motta (1998a) tenham descrito como preorbitalis lateral o músculo aqui denominado quadratomandibularis lateral, tem a inserção parcialmente fusionada, inclusive de difícil distinção, ao quadratomandibularis anterior e ausência de ligação anatômica com o preorbitalis lateral observado por Wilga & Motta (1998a), aqui denominado simplesmente preorbitalis, levando ao questionamento da nomenclatura utilizada pelos autores. A solução pode estar num estudo ontogenético mais profundo de Rhinobatidae, com estudos histológicos e dissecação de embriões de diversos estágios para observar a origem embrionária do músculo.

Embora a alimentação de *Rhinobatos percellens* e *Zapteryx brevirostris* exiba semelhanças (PASQUINO, 2004; DURIGON, 2008; MARION, 2009), analisando os dados obtidos nesses estudos é possível concluir que, apesar de ambas possuírem maior porcentagem de crustáceos em sua dieta, o segundo item com maior índice de importância relativa (IRI) é diferente entre as duas espécies, sendo peixes na alimentação de *R. percellens* e de poliquetas na de *Z. brevirostris*. Durigon (2008) utilizou maioria de exemplares jovens, 91,3% dos machos e 86,2% das fêmeas, e mesmo assim peixes teleósteos foram o segundo item de maior IRI, item que só aparece na dieta de indivíduos de *Z. brevirostris* quando são adultos. *R. percellens* nasce com tamanho entre 182 e 260 mm na região do estudo (ROCHA, 2010), que possibilitaria a alimentação com presas maiores desde fases iniciais de desenvolvimento, enquanto *Z. brevirostris* nasce com tamanho entre 127 e 135 mm (PASQUINO, 2004).

O fato de *R. percellens* se alimentar de presas mais elusivas e maiores do que *Z. brevirostris* pode ser consequência de seu tamanho maior, uma vez que pode atingir até 1 m (ROCHA, 2010) enquanto *Z. brevirostris* atinge cerca de 65 cm (FIGUEREDO, 1977), ou este fato aliado com uma capacidade de sucção maior, que é sugerida pelo conjunto [rosto maior + possível capacidade aumentada de produção de vácuo], sugerida pela presença da inserção do depressor hyomandibularis na primeira cartilagem branquial. Uma vez que a esse músculo está envolvido na fase expansiva da alimentação (WILGA & MOTTA, 1998a; EDMONDS *et al.*, 2001), em que a boca é aberta e é criado o sub-ambiente com as pressões necessárias para a sucção, o movimento combinado da hiomandíbula com a cavidade branquial poderia melhorar a eficiência desse movimento. Aliado a um micro-ambiente mais fechado promovido pelo rosto maior, possibilitaria a captura de presas mais rápidas como peixes. Ou ainda, mesmo que o depressor hyomandibularis não auxilie efetivamente na

captura de presas maiores, pode auxiliar na sua manipulação e seu transporte por compressão como observado por Wilga & Motta (1998a) para *R. lentiginosus*.

Dean *et al.* (2007) relacionaram o tamanho da hiomandíbula com a dieta, em que hiomandíbulas menores estariam associadas à dietas contendo grandes itens e as maiores sugerem durofagia, ilustrando que pequenas mudanças nos elementos do mecanismo alimentar de raias pode ter grandes efeitos no nicho alimentar. Essas inferências não condizem com a dieta das duas espécies, uma vez que *R. percellens* possui itens alimentares maiores (DURIGON, 2008) e tem a hiomandíbula maior do que *Z. brevirostris*, que possui crustáceos e poliquetos como principais itens (PASQUINO, 2004; MARION, 2009). Entretanto Dean *et al.* (2007) utilizam poucos representantes de cada ordem nas análises e discutem a validade das interpretações funcionais através de dados morfológicos.

A presença de sedimento foi verificada em quase a totalidade de estômagos por Pasquino (2004) para *Z. brevirostris*, enquanto Durigon (2008) observou sedimento em apenas 10% dos indivíduos de *R. percellens*. Dean *et al.* (2004) relacionaram pouco sedimento nos estômagos de *Narcine bancrofti* ao comportamento de “limpar” o alimento através de repetidos movimentos de protrusão das maxilas. Foram descritos movimentos de manipulação do alimento para *Rhinobatos lentiginosus* (WILGA & MOTTA, 1998a), mas sem qualquer referência à separação do sedimento do alimento, apenas ao reposicionamento e esmagamento do item alimentar. Para facilitar a filmagem a partir do fundo do tanque, não foi utilizado substrato nesse estudo (WILGA & MOTTA, 1998a), assim não é possível afirmar que *R. lentiginosus* não apresenta o comportamento de limpeza do alimento. A diferença entre a quantia de sedimento de *R. percellens* e *Z. brevirostris* provavelmente não é relacionada à diferenças no substrato do local de captura das espécies, pois foram capturados em mesmas localidades (PASQUINO, 2004; DURIGON, 2008), podendo então ser relacionada ao tipo de alimento predominante na alimentação, e não à detenção de mecanismos ou comportamentos morfo-funcionais.

Apesar das diferenças morfológicas, Wilga & Motta (1998a; 1998b) observaram que o padrão motor dos músculos plesiomórficos de *Rhinobatos lentiginosus* e *Squalus acanthias* é conservativo. Portanto, as diferenças observadas entre *Rhinobatos percellens*, *Zapteryx brevirostris* e *R. lentiginosus* devem ser observadas com cautela, pois não significam necessariamente uma modificação na forma de ação dos músculos em si, ou na tradução em comportamentos e mecanismos diferenciados. Entretanto, a constatação dessas alterações pode auxiliar na elucidação de relações filogenéticas, como já realizado para o gênero *Mobula* (DOMÍNGUEZ & GONZÁLEZ-ISAÍAS, 2007).

Dean *et al.* (2007) discutem o risco de realizar inferências funcionais a partir de dados morfológicos, uma vez que variação anatômica não significa necessariamente variação funcional e morfologias únicas podem não produzir dietas especializadas (BELLWOOD *et al.*, 20006; COLLAR & WAINWRIGHT, 2006). Entretanto Dean *et al.* (2007) ressaltam que na ausência de dados específicos para raias, as associações entre morfologia e dieta sugerem importantes parâmetros funcionais e permitem inferências das composições de dieta de espécies com ecologia trófica desconhecida, evidenciando a necessidade de mais estudos, especialmente envolvendo comportamento e cinemática, para conclusões mais efetivas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

-
- ALLIS, E.P. Jr. The muscles related to the branchial arches in *Raia clavata*. **J. Anatomy** v. 52, n. 4, p. 383-411, 1918.
- BOORD, R.L.; SPERRY, D.G. Topography and nerve supply of the cucullaris (trapezius). **J. Morph.**, v. 207, p. 165-172, 1991.
- BELLWOOD, D.R.; WAINWRIGHT, P.C.; FULTON, C.J.; HOEY, A.S. Functional versatility supports coral reef biodiversity. **Proc. Roy. Soc. Lond.**, v. 273, p. 101-107, 2006.
- CARROLL, R.L. **Vertebrate paleontology and evolution**. New York: WH Freeman, 698 pp, 1988.
- COLLAR, D.C.; WAINWRIGHT, P.C. Discordance between morphological and mechanical diversity in the feeding mechanism of centrarchid fishes. **Evolution** v. 60, p. 2575-2584, 2006.
- DANIEL, J.F. **The elasmobranch fishes**. University of California Press, Berkeley, 332 p, 1934.
- DANIEL, T. L. Forward flapping flight from flexible fins. **Can. J. Zool.**, v. 66, p. 630-638, 1988.
- DEAN, M.N. & MOTTA, P.J. Anatomy and functional morphology of the feeding apparatus of the lesser electric ray, *Narcine brasiliensis* (Elasmobranchii: Batoidea). **J. Morph.**, v. 262, p. 462-483, 2004a
- DEAN, M.N. & MOTTA, P.J. Feeding behavior and kinematics of the lesser electric ray, *Narcine brasiliensis* (Elasmobranchii: Batoidea). **Zoology** v. 107, p. 171-189, 2004b.
- DEAN, M.N.; WILGA, C.D. & SUMMERS, A.P. Eating without hands or tongue: specialization, elaboration and the evolution of prey processing mechanisms in cartilaginous fishes. **Biol. Lett.**, v. 1, p. 357-361, 2005.
- DEAN, M.N.; BIZARRO, J.J.; SUMMERS, A.P. The evolution of cranial design, diet and feeding mechanisms in batoid fishes. **Integrat. Comp. Biol.**, v. 47, n.1, p. 70-81, 2007.
- DOMÍNGUEZ, H.M.M. & GONZÁLEZ-ISÁIS, M. Contribution to the knowledge of anatomy of species of genus *Mobula* Rafinesque 1810 (Chondrichthyes: Mobulinae). **Anat. Rec.**, v. 290, p. 920-931, 2007.
- DURIGON, M. **Alimentação natural da raia-viola-de-focinho-longo *Rhinobatos percellens*, (Walbaum, 1792) (Chondrichthyes, Rhinobatidae) da costa sudeste do Estado de São Paulo**. 2008. 33p. Monografia de Conclusão de Curso (Graduação) - Universidade Santa Cecília, Santos.
- EDMONDS, M.A.; MOTTA, P.J. & HUETER, R.E. Food capture kinematics of the suction feeding horn shark, *Heterodontus francisci*. **Envir. Biol. Fish.**, v. 62, p. 415-427, 2001.

- EDGEWORTH, F.H. **The cranial muscles of vertebrates**. Cambridge University Press, 1935, 493p.
- FERRY-GRAHAM, L.A. Effects of prey size and mobility on prey-capture kinematics in leopard sharks *Triakis semifasciata*. *J. Exper. Biol.*, v. 201, p. 2433-2444, 1998.
- FIGUEIREDO, J. L. **Manual de Peixes Marinhos do Sudeste do Brasil. Introdução: cações, raías e quimeras**. Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, 1977, 104p.
- GREGORY, W. K. The relations of the visceral arches to the chondrocranium. **Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole**, v. 7, p. 55-69, 1904.
- GONZÁLEZ-ISÁIS, M.; DOMÍNGUEZ, H.M. Comparative anatomy of the superfamily Myliobatoidea (Chondrichthyes) with some comments on phylogeny. **J. Morph.**, v. 262, n.1, p.517-535, 2004.
- HERNANDEZ, L. P. & MOTTA, P.J. Trophic consequences of differential performance: ontogeny of oral jaw-crushing performance in the sheepshead, *Archosargus probatocephalus* (Teleostei, Sparidae). **J. Zool., Lond.**, v. 243, p. 737-756, 1997.
- KAJIURA, S.M. & TRICAS, T.C. Seasonal dynamics of dental sexual dimorphism in the Atlantic stingray *Dasyatis sabina*. **J. Exper. Biol.**, v. 199, p. 2297-2306, 1996.
- KAMIMOTO, J.E. **Estudo comparado do esqueleto e da musculatura cefálica de *Mustelus schimitti* (Springer, 1939) e *Mustelus higmani* (Springer e Lowe, 1963) (Triakidae, Carcharhiniformes, Elasmobranchii)**. 2002.121 p. Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo para obtenção do título de Mestre em Ciências na Área de Zoologia.
- LIEM, K.F. Evolutionary strategies and morphological innovations: cichlid pharyngeal jaws. **Syst. Zool.** v. 22, p. 425-441, 1973.
- LIGHTOLLER, G.H.S. Probable homologues. A study of the comparative anatomy of the mandibular and hyoid arches and their musculature. Part I. Comparative myology. **Trans. Zool. Soc. London**, v. 24, n. 5, p. 349-444, 1939.
- LIGHTOLLER, G.S. The musculature of the mandibular and hyoid arches in a sting-ray (*Trigonorhina fasciata*). **Proc. Linn. Soc. N. S. Wales**, v. 65, p. 355-361, 1940.
- LIMA, M.C.; GOMES, U.L.; SOUZA-LIMA, W. & PARAGÓ, C.. 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. **Rev. Bras. Zool.**, v. 14, n. 2, p. 347-370, 1997.
- LOWRY, D. & MOTTA, P.J. Ontogeny of feeding behavior and cranial morphology in the whitespotted bambooshark *Chiloscyllium plagiosum*. **Mar. Biol.**, v. 151, p. 2013-2023, 2007.

- LUTHER, A.F. Untersuchungen uber die vom N. trigeminus innerveierte Musculatur der selachier (Haie und Rochen) unter Berucksichtigung ihrer Beziehungen zu benachbarten organen. **Acta Soc. Sci. Fenn.** v.36, n. 3, p. 1-176, 1909.
- MAISEY, J. G. An evaluation of jaw suspension in sharks. **Amer. Mus. Novit.**, v. 2706, p. 1–17, 1980.
- MARION, G.E. Mandibular and pharyngeal muscles of *Acanthias* and *Raia*. **Amer. Natur.**, v. 39, p. 891-924, 1905.
- MARION, C. **Hábitos alimentares da raia viola, *Zapteryx brevirostris*, (Müller e Henle, 1981) (Chondrichthyes: Rhinobatidae) no litoral Norte do Estado de São Paulo.** 2009. 82 p. Dissertação (Mestrado) - Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Botucatu.
- MATOTT, M.P.; MOTTA, P.J.; HUETER, R.E. Modulation in feeding kinematics and motor pattern of the nurse shark *Ginglymostoma cirratum*. **Envir. Biol. Fish.**, v. 74, p. 163-174, 2005.
- McEACHRAN, J.D.; MIYAKE, T. & DUNN, K.A. Interrelationships of the batoid fishes (Chondrichthyes: Batoidea). In: Stiassny, M.L.J.; Parenti, L.R. & Johnson, G.D., editors. **Interrelationships of fishes**. San Diego: Academic Press. p. 9-34, 1996.
- MIYAKE, T., MCEACHRAN, J. D. AND HALL, B. K. Edgeworth's legacy of cranial muscle development with an analysis of muscles in the ventral gill arch region of batoid fishes (Chondrichthyes: Batoidea). **J. Morph.**, v. 212,, p. 213–256, 1992.
- MOSS, S.A. The feeding mechanism of sharks of the family Carcharhinidae. **J. Zool. Lond.**, v. 167, p. 423-436, 1972.
- MOSS, S.A. Feeding mechanisms in shrks. **Amer. Zool.**, v. 17, p. 355-364, 1977.
- MOTTA, P.J.; TRICAS, T.C.; HUETER, R.E. & SUMMERS, A.P. Feeding mechanics and functional morphology of the jaws of the lemon shark, *Negaprion brevirostris* (Chondrichthyes, Carcharhinidae). **J. Exper. Biol.**, v. 200, p. 2765-2780, 1997.
- MOTTA, P.J.; WILGA, C.D. Anatomy and feeding apparatus of the lemon shark *Negaprion brevirostris*. **J. Morph.**, v. 226, p. 309-329, 1995.
- MOTTA, P.J. & WILGA, C.D. Anatomy of the Feeding Apparatus of the Nurse Shark, *Ginglymostoma cirratum*. **J. Morph.**, 241: 33-60. 1999.
- MOTTA, P.J; WILGA, C.D. Advances in the study of feeding behaviors, mechanisms, and mechanics of sharks. **Environ. Biol. Fish.**, v. 60, p. 131-156, 2001.
- MOTTA, P.J. *et al.* Kinematic analysis of suction feeding in the nurse shark, *Ginglymostoma cirratum* (Orectolobiformes, Ginglymostomatidae). **Copeia**. v. 2002, n. 1, p. 24-38, 2002.
- NISHIDA, K. Phylogeny of the suborder Myliobatidoidei. **Mem. Fac. Fish. Hok. Univ.**, v. 37, p. 1-108, 1990.

- PANTANO-NETO, J.; SOUZA, A.M. Anatomia da musculatura oro-braquial associada à alimentação de duas espécies de raias de água doce (Potamotrygonidae; Elasmobranchii). **Publ. Av. Inst. Pau Brasil**, n. 5, p. 53-65, 2002.
- PASQUINO, A.F. **Estudo da alimentação da Raia-Viola de Focinho-Curto, *Zapteryx brevirostris* da costa de São Paulo (Chondrichthyes, Rhinobatidae)**. 2004, 35 p. Relatório Final de Atividades (Programa Institucional de Bolsas de Iniciação Científica – PIBIC) - Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho.
- RIGONATTI, P. G. **Estudo da reação de ataque/defesa e da musculatura caudal de raias de água doce**. 2004. Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas.
- ROBINSON, M.P. & MOTTA, P.J. Patterns of growth and the effects of scale on the feeding kinematics of the nurse shark (*Ginglymostoma cirratum*). **J. Zool. Lond.**, v. 256, 449-462, 2002.
- ROCHA, F. **Biologia reprodutiva da raia-viola *Rhinobatos percellens* WALBAUM, 1792 (Chondrichthyes, Rhinobatidae), da plataforma continental de São Paulo**. 2010, 147p. Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas (Zoologia).
- ROSENBERGER, L.J. Pectoral fin locomotion in batoid fishes: undulation versus oscillation. **J. Exp. Biol.**, v. 204, p.379-394, 2001.
- SASKO, D.E.; DEAN, M.N.; MOTTA, P.J. & HUETER, R.E. Prey capture behavior and kinematics of the Atlantic cownose ray, *Rhinoptera bonasus*. **Zoology**, v. 109, p. 171-181, 2006.
- SHIRAI, S. Phylogenetic interrelationships of the neoselachians (Chondrichthyes: Euselachii). In: Stiassny, M.L.J.; Parenti, L.R. & Johnson, G.D., editors. **Interrelationships of fishes**. San Diego: Academic Press. p. 9-34, 1996.
- SHIRAI, S.; NAKAYA, K. Functional morphology of feeding apparatus of the cooki-cutter shark, *Isistius brasiliensis* (Elasmobranchii, Dalatiinae). **Zool. Sc.**, v.9, p.811-821, 1992.
- SUMMERS, A.P.; KETCHAM, R.A. & ROWE, T. Structure and function of the horn shark (*Heterodontus francisci*) cranium through ontogeny: development of a hard prey specialist. **J. Morph.**, v. 260, p. 1-12, 2004.
- TIESING, B. Eim Beitrag zur kenntnis der augen-, und kiemenmuskulatur der haie und rochen. **Jen. Zeitschr. F. Naturw.** v. 30, p. 75-126, 1895.
- TRICAS, T.C. & McCOSKER, J.E. Predatory behavior of the white shark (*Carcharodon carcharias*), with notes on its biology. **Proc. Calif. Acad. Sci.**, v. 43, p. 221-238, 1984.

- TURINGAN, R.G. & WAINWRIGHT, P.C. Morphological and functional bases of durophagy in the queen triggerfish, *Balistes vetula* (Pisces: Tetraodontiformes). **J. Morph.**, v. 215, p. 101-118, 1993.
- WAINWRIGHT, P.C., *et al.* Evaluating the use of ram and suction during prey capture by cichlid fishes. **J. Exp. Biol.**, v. 204, p. 3039-3051, 2001.
- WILGA, C.D. & MOTTA, P.J. Feeding mechanism of the Atlantic guitarfish *Rhinobatos lentiginosus*: modulation of kinematic and motor activity. **J. Exp. Biol.**, v. 201, p. 3167-3184, 1998a.
- WILGA, C.D. & MOTTA, P.J. Conservation and variation in the feeding mechanism of the spiny dogfish *Squalus acanthias*. **J. Exp. Biol.**, v. 201, p. 1345-1358, 1998b.
- WILGA, C.D. & MOTTA, P.J. Durophagy in sharks: feeding mechanics of the hammerhead *Sphyrna tiburo*. **J. Exp. Biol.**, v. 203, p. 2781-2786, 2000.
- WILGA, C.D.; HUETER, R.E.; WAINWRIGHT, P.C. & MOTTA, P. Evolution of upper jaw protrusion mechanisms in elasmobranchs. **Amer. Zool.** v. 41, p. 1248-1257, 2001.
- WILGA, C.D.; MOTTA, P.J. & SANFORD, C.P. Evolution and ecology of feeding in elasmobranchs. **Integr. Compar. Biol.**, v. 1, p. 1-15, 2007.
- WU, E.H. Kinematic analysis of jaw protrusion in Orectolobiform sharks: a new mechanism for jaw protrusion in elasmobranchs. **J. Morph.**, v. 222, p. 175-190, 1994.

ANEXO A - Abreviaturas

BH - Basihial
CA - Coracoarcualis
CB - Constrictor Branquialis
CC - Cucullaris
CH - Coracohyoideus
CHM - Coracohyomandibularis
CM - Coracomandibularis
CN - Cápsulas nasais
DH - Depressor hyomandibularis
DM - Depressor mandibularis
DR – Depressor rostri
EP - Epaxialis
ES - Espiráculo
LH - Levator hyomandibularis
LP - Levator palatoquadrati
LR - Levator rostri
QMA - Quadratomandibularis anterior
QML - Quadratomandibularis lateralis
QMM - Quadratomandibularis medialis
QMP - Quadratomandibularis profundus

ANEXO B - PRANCHAS

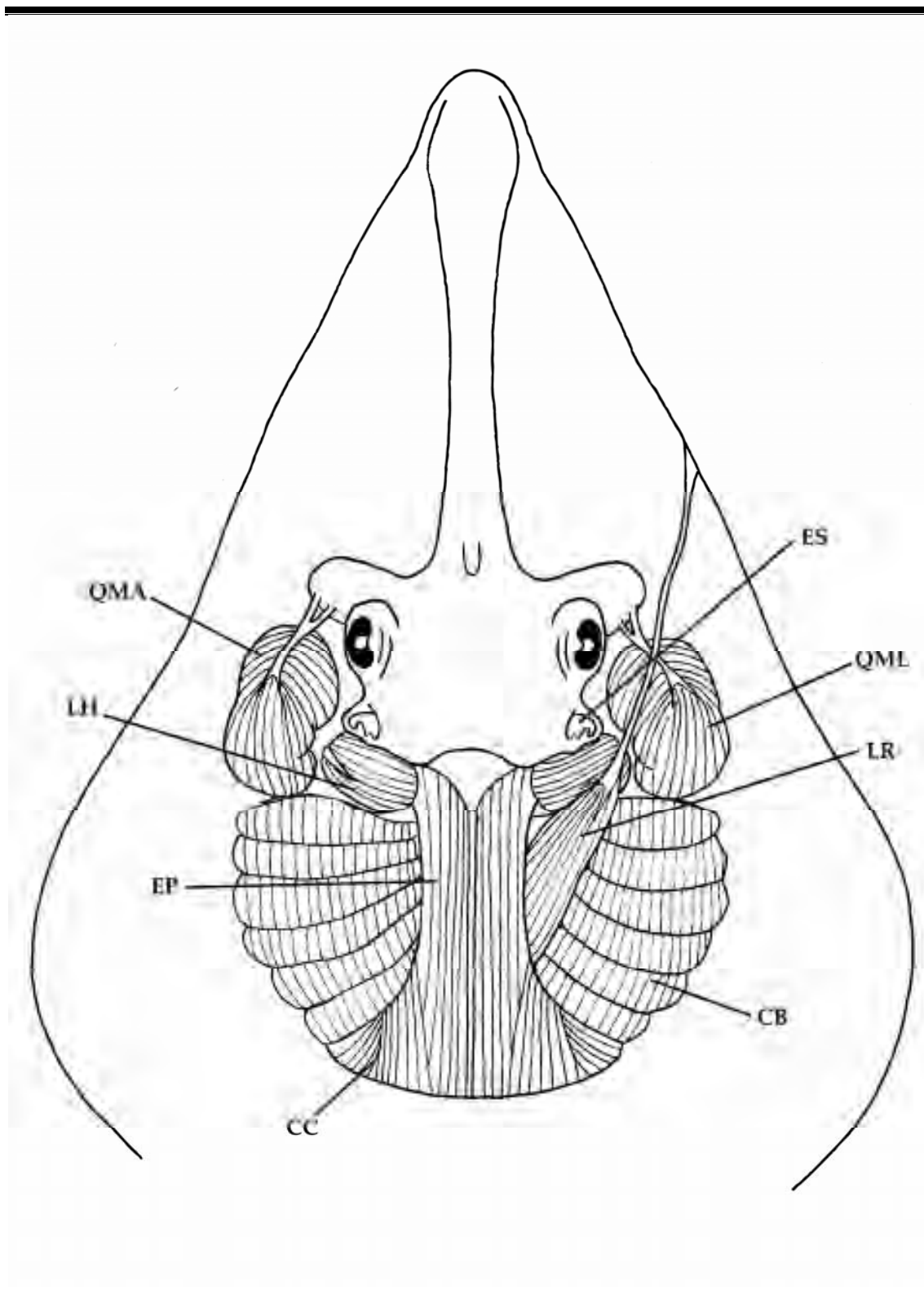


Figura 53 – Vista dorsal de exemplar de *Rhinobatos percellens*, com levator rostri esquerdo removido.

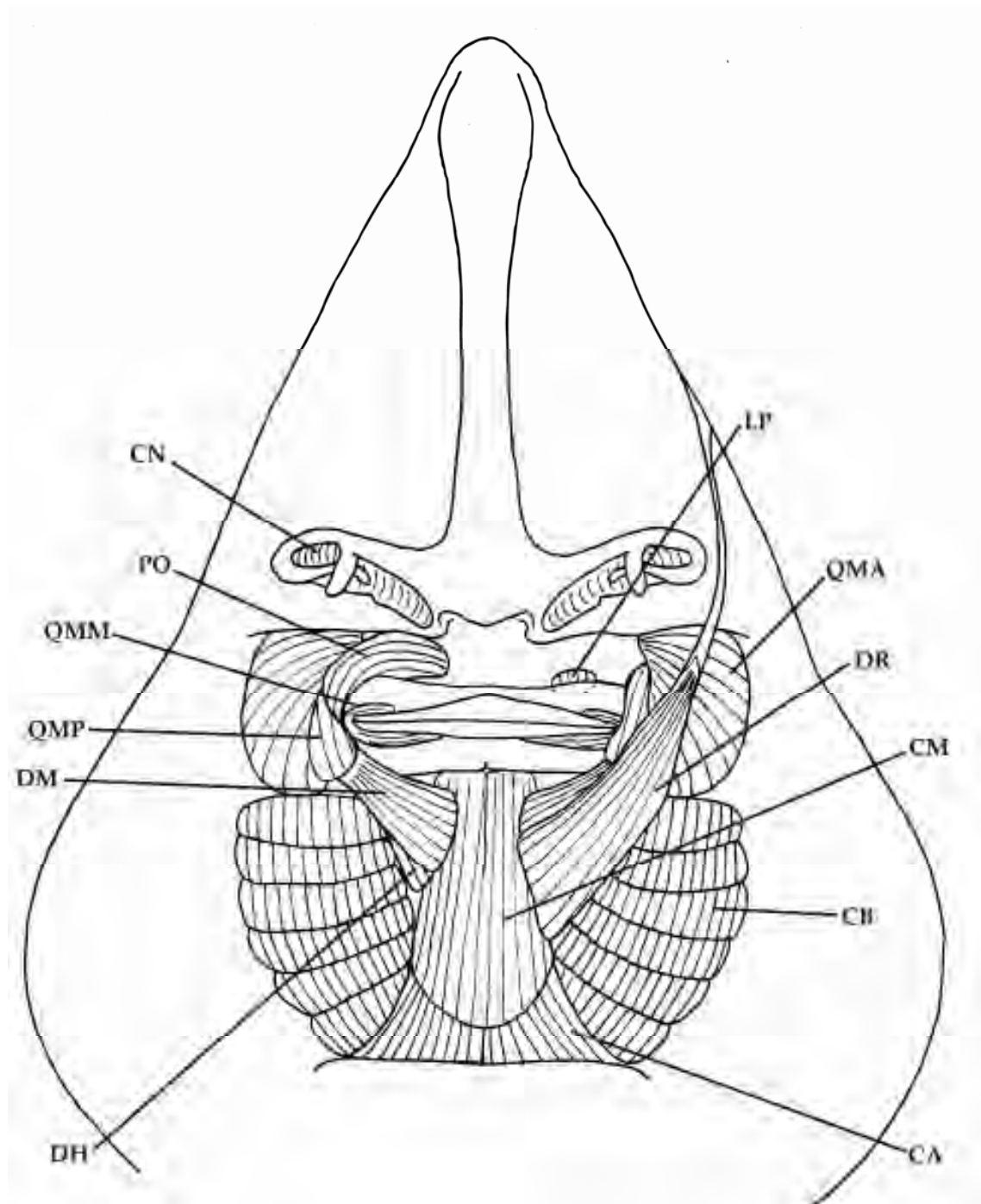


Figura 54 – Região ventral de exemplar de *Rhinobatos percellens*, com depressor rostri direito e preorbitalis esquerdo removidos

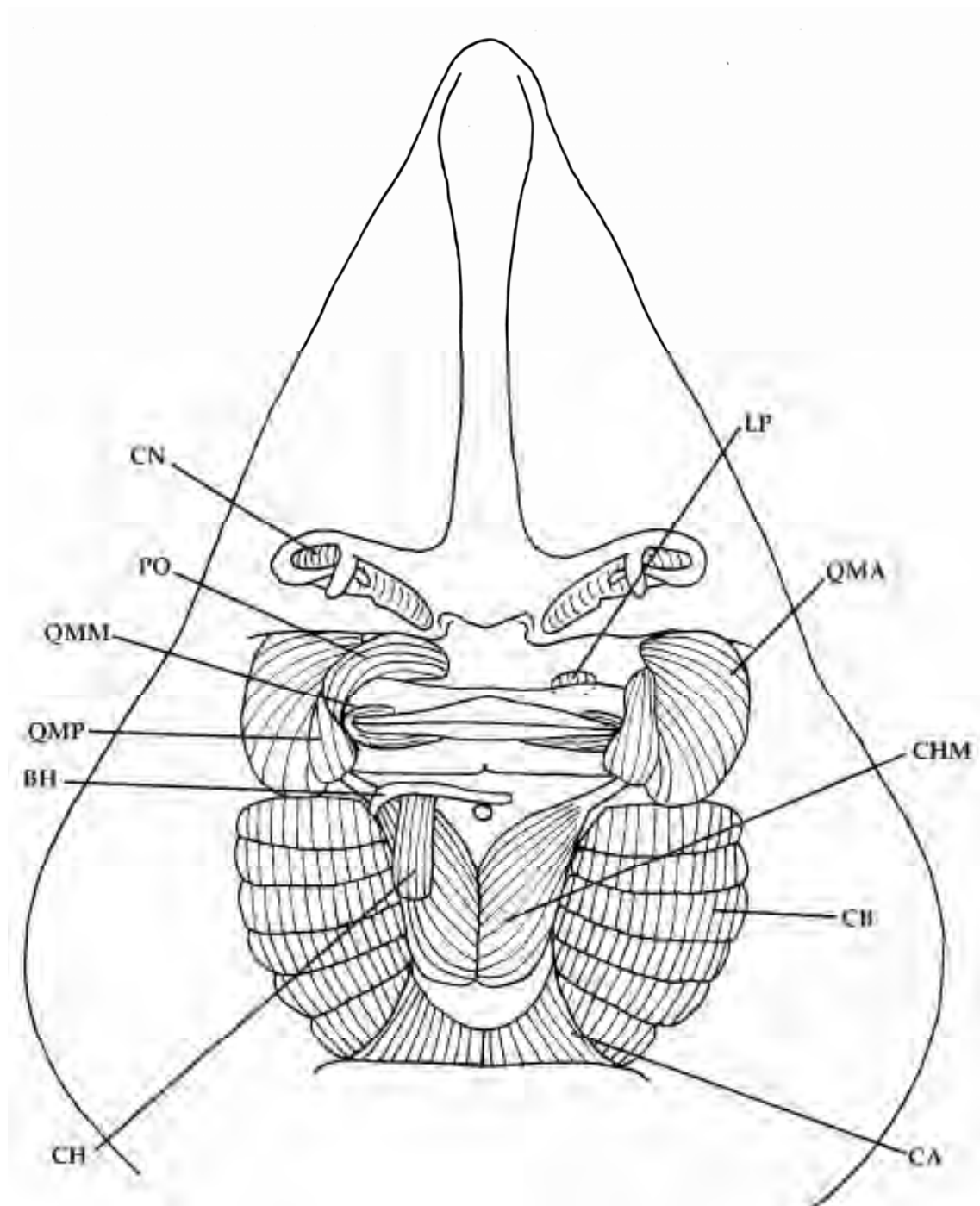


Figura 55 – Região ventral de exemplar de *Rhinobatos percellens* com depressor rostri, depressor mandibularis, depressor hyomandibularis, coracomandibularis e preorbitalis esquerdo, coracoyóideus esquerdo removidos.

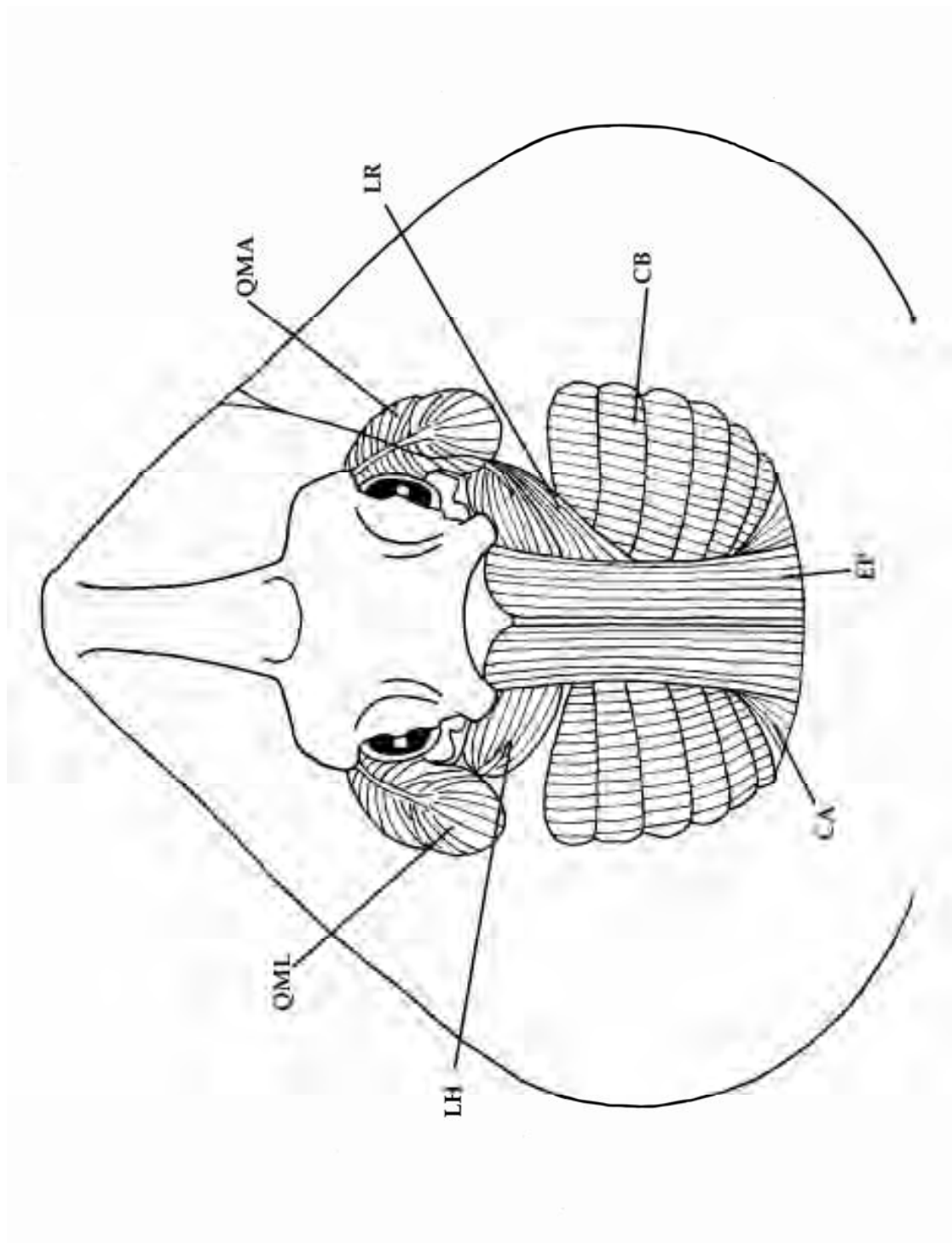


Figura 56 – Vista dorsal de exemplar de *Zapteryx brevirostris* com levator rostri esquerdo removido

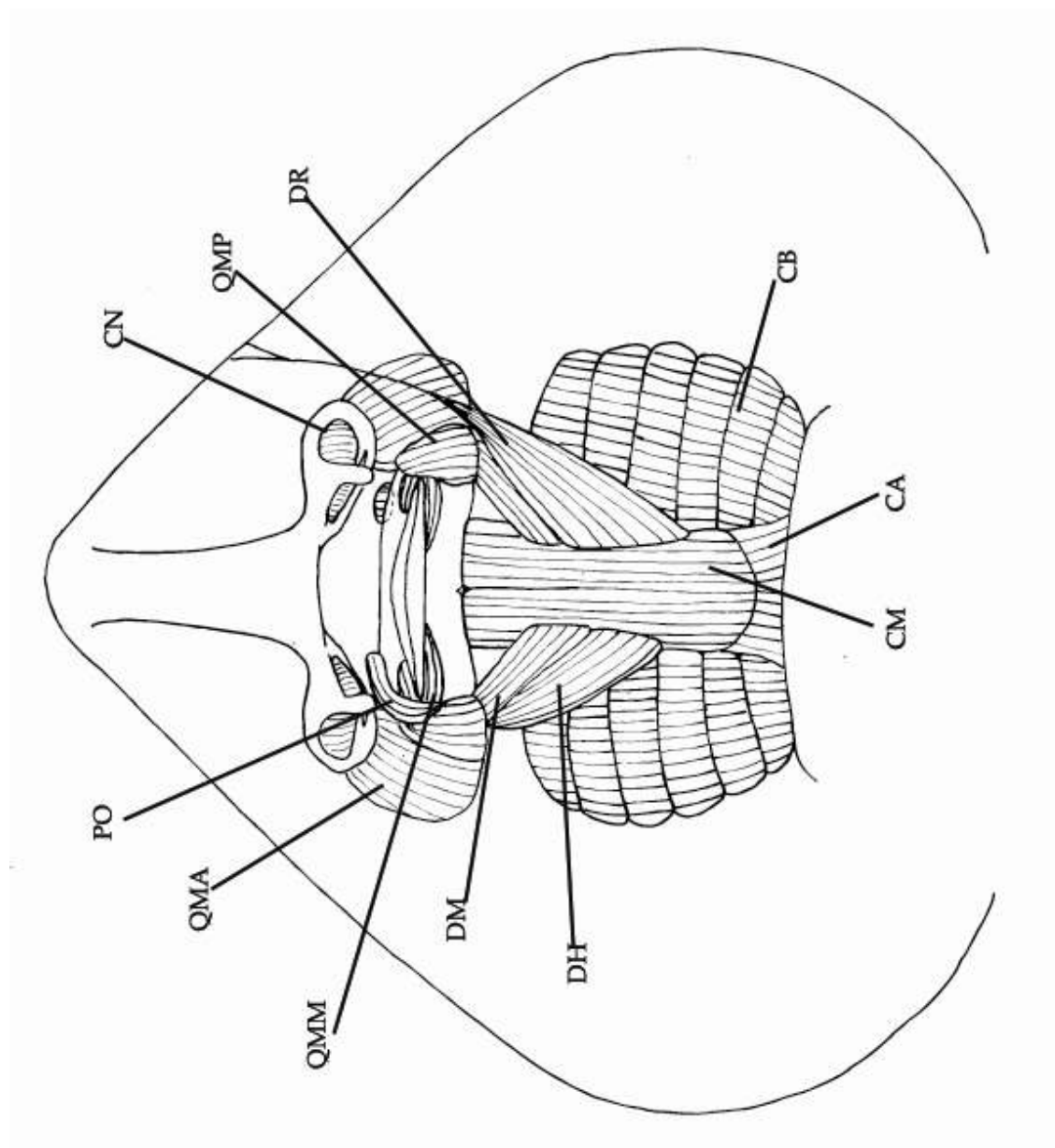


Figura 56 – Região ventral de exemplar de *Zapteryx brevirostris* com depressor rostri direito e preorbitalis esquerdo removidos

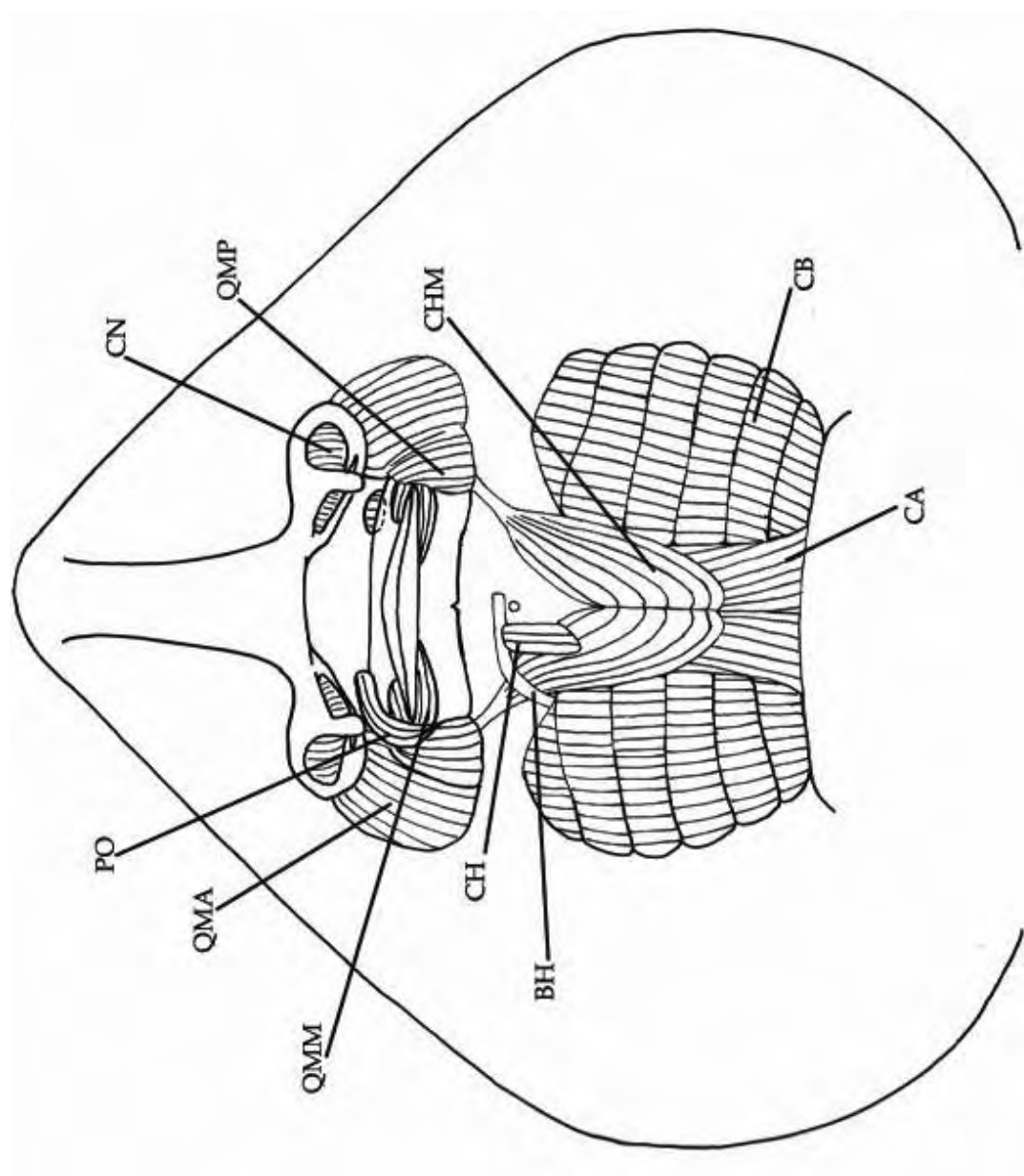


Figura 57 – Região ventral de exemplar de *Zapteryx brevirostris* com depressor rostri, preorbitalis esquerdo, coracomandibularis, depressor mandibularis, depressor hyomandibularis e coracohyoideus esquerdo removidos.

CONCLUSÃO GERAL

Rhinobatos percellens e *Zapteryx brevirostris* não possuem diferenças ontogenéticas ou sexuais no neurocrânio e musculatura.

As principais diferenças entre os neurocrânios de *Rhinobatos percellens* e *Zapteryx brevirostris* são na cartilagem rostral e seu apêndice, espessura das paredes cartilaginosas e forâmens linfáticos.

A cartilagem mais espessa, o apêndice rostral bem calcificado e a fontanela anterior mais fina de *Rhinobatos percellens* podem auxiliar na manutenção do rostro maior, impedindo rupturas, uma vez que ele é usado na captura de alimento.

O par de extensões cartilaginosas na região ventral, na borda do apêndice rostral, com formato semelhante a barbilhões foi encontrado somente em *R. percellens* em descrições do neurocrânio, sem menção em descrições para outras espécies da família Rhinobatidae.

A fontanela posterior está presente em todos os exemplares de *R. percellens*, enquanto na mesma região do neurocrânio de *Z. brevirostris* a fontanela pode estar presente, ausente ou apresentar uma região de cartilagem mais fina, com o mesmo formato que daria a fontanela.

A morfologia da musculatura de forma geral parece ser conservativa dentro da família Rhinobatidae, embora *Rhinobatos percellens* e *Zapteryx brevirostris* possuam diferenças de descrições para outras espécies da família.

A musculatura cefálica das duas espécies é semelhante, apresentando diferenças principalmente quanto ao comprimento de tendões, posição de algumas inserções e proporções dos músculos.

Embora alguns autores considerem o quadratomandibularis lateral como uma porção do preorbitalis, por sua inserção fusionada ao quadratomandibularis anterior, o fato de estar distante do preorbitalis e outras descrições considerarem o preorbitalis único, no presente trabalho ele foi designado uma porção do quadratomandibularis em *R. percellens* e *Z. brevirostris*.

Uma das diferenças marcantes encontradas entre descrições para outras espécies e as descrições para as espécies do presente estudo é a inserção do depressor hyomandibularis. Em *Z. brevirostris* ambas são por meio de tendão e na hiomandíbula, enquanto em *R. percellens*, apenas uma é tendínea, a que se insere na hiomandíbula, enquanto a outra se insere diretamente na primeira cartilagem branquial.

Embora não seja descrito para outras espécies da família Rhinobatidae, as inserções e origens divididas do levator palatoquadrati aqui observadas já foram descritas em estudos

com outras espécies. Uma vez que a musculatura parece ser conservativa na família, esse fato coloca em dúvida a minúcia com que trabalhos anatômicos são feitos.

Estudos de comportamento, cinemática e eletromiografia seriam de extremo interesse e poderiam verificar as hipóteses aqui levantadas a cerca da relação entre alimentação e musculatura para *R. percellens* e *Z. brevirostris*.

Para *Rhinobatos percellens* e *Zapteryx brevirostris* existem mais diferenças significativas quanto ao neurocrânio do que referentes à musculatura. Entretanto as diferenças observadas das descrições musculares para outras espécies demonstram que esse caractere pode ser de grande valia em considerações envolvendo táxons mais elevados como Famílias e Ordens de Batoidea.