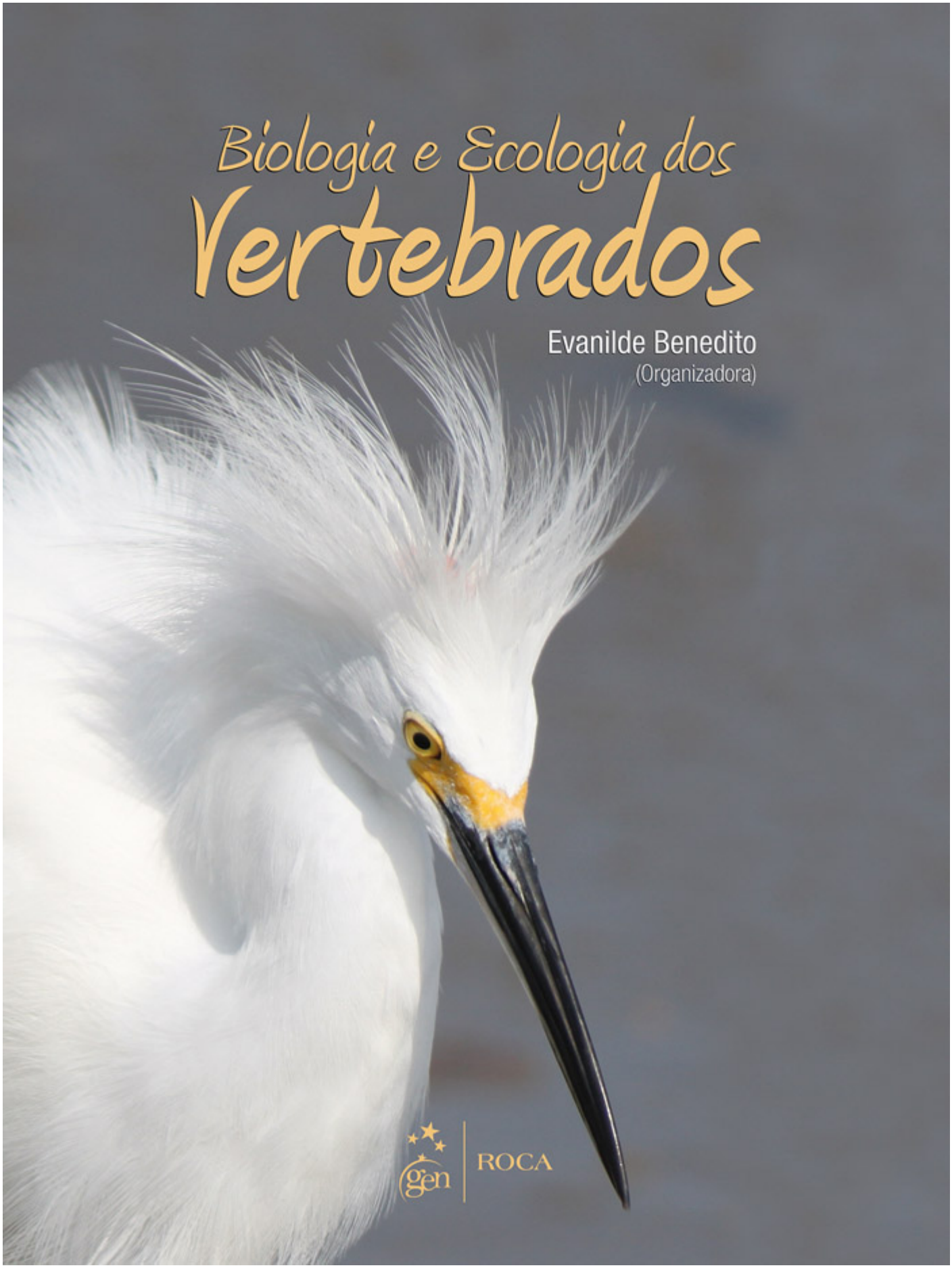
Biologia e Ecologia dos Vertebrados

Evanilde Benedito
(Organizadora)



gen | ROCA

Biologia e Ecologia dos Vertebrados

abdr
ASSOCIAÇÃO BRASILEIRA DE DIREITOS REPROGRÁFICOS
Respeite o direito autoral

O GEN | Grupo Editorial Nacional – maior plataforma editorial brasileira no segmento científico, técnico e profissional – publica conteúdos nas áreas de ciências da saúde, exatas, humanas, jurídicas e sociais aplicadas, além de prover serviços direcionados à educação continuada e à preparação para concursos.

As editoras que integram o GEN, das mais respeitadas no mercado editorial, construíram catálogos inigualáveis, com obras decisivas para a formação acadêmica e o aperfeiçoamento de várias gerações de profissionais e estudantes, tendo se tornado sinônimo de qualidade e seriedade.

A missão do GEN e dos núcleos de conteúdo que o compõem é prover a melhor informação científica e distribuí-la de maneira flexível e conveniente, a preços justos, gerando benefícios e servindo a autores, docentes, livreiros, funcionários, colaboradores e acionistas.

Nosso comportamento ético incondicional e nossa responsabilidade social e ambiental são reforçados pela natureza educacional de nossa atividade e dão sustentabilidade ao crescimento contínuo e à rentabilidade do grupo.

Biologia e Ecologia dos Vertebrados

Evanilde Benedito

Doutora em Ciências Biológicas pelo Programa de Pós-graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal de São Carlos (UFSCar). Pós-doutora em Ecologia de Ecossistemas pelo Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA). Professora Associada C do Departamento de Biologia da Universidade Estadual de Maringá (UEM). Pesquisadora do Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura (Nupélia). Bolsista de produtividade em pesquisa do CNPq. Orientadora de Iniciação Científica e nos Programas de Pós-graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais e de Pós-graduação em Biologia Comparada, ambos da UEM.

gen | ROCA

- A organizadora deste livro e a EDITORA ROCA empenharam seus melhores esforços para assegurar que as informações e os procedimentos apresentados no texto estejam em acordo com os padrões aceitos à época da publicação, *e todos os dados foram atualizados pela autora até a data da entrega dos originais à editora*. Entretanto, tendo em conta a evolução das ciências da saúde, as mudanças regulamentares governamentais e o constante fluxo de novas informações sobre terapêutica medicamentosa e reações adversas a fármacos, recomendamos enfaticamente que os leitores consultem sempre outras fontes fidedignas, de modo a se certificarem de que as informações contidas neste livro estão corretas e de que não houve alterações nas dosagens recomendadas ou na legislação regulamentadora.

- A organizadora e a editora se empenharam para citar adequadamente e dar o devido crédito a todos os detentores de direitos autorais de qualquer material utilizado neste livro, dispondo-se a possíveis acertos posteriores caso, inadvertida e involuntariamente, a identificação de algum deles tenha sido omitida.

- Direitos exclusivos para a língua portuguesa
Copyright © 2015 by **EDITORA GUANABARA KOOGAN LTDA**.
Publicado pela Editora Roca, um selo integrante do GEN | Grupo Editorial Nacional
Travessa do Ouvidor, 11
Rio de Janeiro – RJ – CEP 20040-040
Tels.: (21) 3543-0770/(11) 5080-0770 | Fax: (21) 3543-0896
www.grupogen.com.br | editorial.saude@grupogen.com.br

Reservados todos os direitos. É proibida a duplicação ou reprodução deste volume, no todo ou em parte, em quaisquer formas ou por quaisquer meios (eletrônico, mecânico, gravação, fotocópia, distribuição pela Internet ou outros), sem permissão, por escrito, da EDITORA GUANABARA KOOGAN LTDA.

- Capa: Renato de Mello

- Produção digital: Geethik

- Imagem de capa: Profa. Dra. Maria Aparecida Sert

CIP-BRASIL. CATALOGAÇÃO-NA-FONTE
SINDICATO NACIONAL DOS EDITORES DE LIVROS, RJ

B415b

Benedito, Evanilde
Biologia e Ecologia dos Vertebrados / Evanilde Benedito (organizadora). - 1. ed. - [Reimpr.] - Rio de Janeiro: Roca, 2017.
259 p.: il.

ISBN 978-85-277-2697-9

1. Vertebrados. I. Título.

14-16535 CDD: 596

CDU: 597/599

Colaboradores

Adriano Lúcio Peracchi
Professor Doutor Emérito da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro (UFRRJ).

Andrea Larissa Boesing
Mestre em Ciências Biológicas (Zoologia) pela Universidade Estadual de Londrina (UEL).

Anne Taffin d'Heursel Baldisseri
Doutora em Ciências Biológicas (Zoologia) pela Universidade Estadual Paulista (UNESP), *campus* de Rio Claro. Diretora de Educação Infantil na St. Paul's School – Escola Britânica de São Paulo.

Camila Crispim de Oliveira Ramos
Doutora em Ciências Ambientais pela Universidade Estadual de Maringá (UEM).

Célio F. B. Haddad
Doutor em Ecologia pela Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP). Professor Titular da Universidade Estadual Paulista (UNESP), *campus* de Rio Claro.

Cynthia P. A. Prado
Doutora em Ciências Biológicas (Zoologia) pela Universidade Estadual Paulista (UNESP), *campus* de Rio Claro. Professora Assistente da UNESP de Jaboticabal.

Daniel Loebmann
Doutor em Ciências Biológicas (Zoologia) pela Universidade Estadual Paulista (UNESP), *campus* de Rio Claro. Professor Adjunto do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Rio Grande (FURG).

Edson Varga Lopes
Doutor em Ciências Ambientais pela Universidade Estadual de Maringá (UEM). Professor Adjunto do Instituto de Biodiversidade e Florestas da Universidade Federal do Oeste do Pará (UFOPA).

Fabio Di Dario
Doutor em Zoologia pela Universidade de São Paulo (USP). Professor Adjunto do Núcleo em Ecologia e Desenvolvimento Socioambiental de Macaé (NUPEM), na Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ).

Felipe Mesquita de Vasconcellos
Doutor em Geologia pela Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ). Professor Adjunto do Núcleo em Ecologia e Desenvolvimento Socioambiental de Macaé (NUPEM), na UFRJ.

Gabriel Lima Medina Rosa
Mestre em Ciências Biológicas pela Universidade Estadual de Londrina (UEL).

Guilherme Moro
Mestre em Ciências Biológicas (Zoologia) pela Universidade Federal da Paraíba (UFPB).

Gustavo Aveiro Lins
Mestre em Engenharia Ambiental pela Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ).

Iara Alves Novelli
Doutora em Biologia Animal pela Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro (UFRRJ).

Kênia Cardoso Bícego

Doutora em Ciências (Fisiologia Geral) pela Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo (FMRP-USP). Professora Assistente da Universidade Estadual Paulista (UNESP), *campus* de Jaboticabal.

Leandro dos Santos Lima Hohl

Bacharel e Licenciado em Ciências Biológicas pela Universidade do Estado do Rio de Janeiro (UERJ).

Luciane Helena Gargaglioni Batalhão

Doutora em Ciências (Fisiologia Geral) pela Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo (FMRP-USP). Professora Adjunta da Universidade Estadual Paulista (UNESP), *campus* de Jaboticabal.

Maíra Nunes Fregonezi

Mestre em Ciências Biológicas (Zoologia) pela Universidade Estadual de Londrina (UEL).

Mariana Fiuza de Castro Loguercio

Doutora em Biologia (Biociências Nucleares) e Pós-doutoranda em Zoologia pela Universidade do Estado do Rio de Janeiro (UERJ).

Mateus Costa Soares

Doutor em Ciências Biológicas (Zoologia) pela Universidade de São Paulo (USP).

Michael Maia Mincarone

Doutor em Zoologia pela Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul (PUC-RS). Professor Adjunto do Núcleo em Ecologia e Desenvolvimento Socioambiental de Macaé (NUPEM), da Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ).

Nelio Roberto dos Reis

Doutor em Biologia (Ecologia) pelo Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA). Professor Sênior da Universidade Estadual de Londrina (UEL).

Oscar Rocha-Barbosa

Professor Associado do Departamento de Zoologia da Universidade do Estado do Rio de Janeiro (UERJ). Bolsista de Produtividade em Pesquisa do CNPq. Doutor em Sciénce de La Vie pelo Muséum National D'Histoire Naturelle, França. Pós-doutor em Zoologia pela Universitat de Barcelona, Espanha.

Oscar Akio Shibatta

Doutor em Ciências Biológicas pelo Programa de Pós-graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal de São Carlos (UFSCar). Professor Associado do Departamento de Biologia Animal e Vegetal da Universidade Estadual de Londrina (UEL).

Ricardo de Souza Rosa

Doutor em Marine Science (Oceanografia Biológica) pelo Virginia Institute of Marine Science, College of William and Mary, EUA. Pós-doutor em Zoologia pela Universidade de Alberta, Canadá. Professor Associado do Departamento de Sistemática e Ecologia da Universidade Federal da Paraíba (UFPB).

Agradecimentos

Ao Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura (Nupélia) da Universidade Estadual de Maringá (UEM).

Às universidades e instituições de pesquisa em que atuam cada um dos pesquisadores envolvidos na execução desta obra.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pelo suporte financeiro de projetos de pesquisa e bolsas de produtividade em pesquisa nos diferentes estudos envolvendo vertebrados.

Aos pesquisadores, técnicos e alunos de graduação e pós-graduação, pela constante participação nas acaloradas discussões que contribuíram significativamente para a elaboração desta obra.

Evanilde Benedito

Dedicatória

Aos educadores que, diariamente, potencializam a aprendizagem pessoal ao estimular estudantes de todos os níveis na busca do conhecimento, do desenvolvimento humano e da cidadania. Em especial, ao educador Prof. Dr. Jayme de Loyola e Silva, pelo apaixonante prazer em ensinar, pesquisar e escrever sobre Zoologia.

Maringá-PR, 2015

A organizadora

Prefácio

Este livro é uma iniciativa promissora de preencher uma lacuna importante no ensino de zoologia de vertebrados no Brasil. Escrito por uma plêiade de 25 notáveis zoólogos, a obra trata, de modo simples, elegante e objetivo, de toda a complexidade dessa disciplina. Cuidadosa e competentemente editada pela Profa. Dra. Evanilde Benedito, *Biologia e Ecologia dos Vertebrados* aborda, de maneira atrativa, temas como sistemática, filogenia e morfologia geral e funcional dos distintos grupos de vertebrados, com importantes complementações de história natural, ecologia e conservação. O primeiro capítulo sumariza claramente e à luz dos recentes avanços do conhecimento as relações filogenéticas entre os Craniata, assunto retomado nos demais capítulos em relação aos níveis taxonômicos inferiores. Os capítulos subsequentes versam sobre Myxiniformes, Petromyzontiformes, Chondrichthyes, Osteichthyes, Amphibia, Reptilia, Aves e Mammalia, com detalhes das morfologias externa, interna e funcional e suas variações dentro de cada grupo, além de informações sobre diversidade, distribuição e estratégias de vida. A obra é farta de ilustrações, o que facilita o entendimento dos tópicos mais complexos. Diferentemente dos livros de zoologia disponibilizados aos estudantes brasileiros, esta obra tem seus exemplos dirigidos à fauna de vertebrados neotropicais, com importantes incursões sobre a biodiversidade e os biomas brasileiros. Embora tenha utilizado o conhecimento clássico da área, ela tem forte embasamento nos avanços recentes, como demonstram as referências bibliográficas. Adicionalmente, são apresentadas interessantes sugestões de aulas práticas, visando à fixação do saber em cada grupo. Em resumo, esta obra contribuirá efetivamente para o incremento da Ciência no Brasil.

Prof. Dr. Angelo Antonio Agostinho

Sumário

■ Capítulo 1 Relações Filogenéticas entre os Vertebrados

Introdução
Posição filogenética dos vertebrados
Classificação de Craniata
Sugestão de leitura
Referências bibliográficas

■ Capítulo 2 Myxiniformes

Introdução
Morfologia externa
Morfologia interna e funcionamento geral
Sistemática e filogenia
Sugestão de aulas práticas
Sugestão de leitura
Referências bibliográficas

■ Capítulo 3 Petromyzontiformes

Introdução
Morfologia externa
Morfologia interna e funcionamento geral
Sistemática e filogenia
Sugestão de aulas práticas
Sugestão de leitura
Referências bibliográficas

■ Capítulo 4 Chondrichthyes | Diversidade Ameaçada

Introdução
Morfologia externa
Morfologia interna e funcionamento geral
Evolução, sistemática e filogenia
Classificação atualizada
Diversidade da condrofauna brasileira
Biologia da conservação
Considerações finais
Sugestão de aulas práticas
Agradecimentos
Sugestão de leitura
Referências bibliográficas

■ Capítulo 5 Osteichthyes | Diversidade Evolutiva e Ecológica

Introdução
Classificação atual
Peixes brasileiros
Morfologia externa
Morfologia interna e funcionamento geral

Sugestão de aulas práticas
Sugestão de leitura
Referências bibliográficas

■ Capítulo 6 Diversidade de Anfíbios e Adaptações para a Conquista do Meio Terrestre
Introdução
Origem e morfologia
Ecologia reprodutiva dos anfíbios
Fisiologia dos anfíbios
Taxonomia de anfíbios
Considerações finais
Sugestão de aulas práticas
Agradecimentos
Sugestão de leitura
Referências bibliográficas

■ Capítulo 7 Reptilia
Introdução
Crocodylia
Testudines
Squamata
Morfologia externa
Morfologia interna e funcionamento geral
Sistemática e filogenia
Sugestão de aulas práticas
Sugestão de leitura
Referências bibliográficas

■ Capítulo 8 Biologia e Ecologia de Aves
Introdução
Diversidade
Distribuição
Estratégias de vida
Morfologia | Introdução
Morfologia externa
Morfologia interna e funcionamento geral
Sistemática e filogenia
Sugestão de aulas práticas
Sugestão de leitura
Referências bibliográficas

■ Capítulo 9 Classe Mammalia
Introdução
Morfologia externa
oMrfologia interna e funcionamento geral
Sistemática e filogenia
Sugestão de aulas práticas
Sugestão de leitura
Referências bibliográficas

Biologia e Ecologia dos Vertebrados

Capítulo 1

Relações Filogenéticas entre os Vertebrados

Fabio Di Dario

- Introdução
- Posição filogenética dos vertebrados
- Classificação de Craniata
- Sugestão de leitura
- Referências bibliográficas

Introdução

Foi apenas em meados do século 19 que o processo pelo qual a diversidade biológica é originada – a evolução – começou a ser desvendado. A percepção de que todas as espécies existentes são aparentadas entre si, ou seja, conectadas através do tempo geológico, forneceu, pela primeira vez na história da humanidade, uma explicação coerente para o fato de a diversidade biológica poder ser organizada em categorias taxonômicas hierarquicamente inclusivas, como gêneros, famílias, ordens e classes.

Outra grande revolução na sistemática, ramo das ciências biológicas que se preocupa com a reconstrução da história evolutiva e sua associação à classificação biológica, ocorreu na década de 1950, com o surgimento da Sistemática Filogenética ou Cladística. Termos como "grupos monofiléticos", "sinapomorfias", "plesiomorfias", "cladogramas" e "grupos-irmãos", que atualmente fazem parte da linguagem do dia a dia dos estudantes de biologia e áreas afins, foram cunhados na década de 1950 pelo entomólogo alemão Willi Hennig. A consolidação da Sistemática Filogenética ou Cladística como o principal paradigma da biologia comparada, na década de 1980, teve ramificações profundas na maneira como as relações evolutivas entre as cerca de 55.000 espécies de vertebrados são atualmente reconhecidas. Muitas dessas ramificações ainda não foram completamente "digeridas" pela maioria das pessoas, especialistas ou não. Isso pode ser percebido quando pesquisadores e estudantes utilizam palavras como "répteis" e "peixes" que, atualmente, sabemos tratar-se de grupos que não contêm nenhum significado biológico real (esses grupos não existem; em última instância, simplesmente não são grupos).

Os últimos 50 anos de revolução científica e tecnológica também resultaram na descoberta de táxons incríveis, principalmente no registro fóssil, que elucidaram de maneira decisiva a origem de grupos de vertebrados altamente modificados, como as aves. Hoje sabe-se, por exemplo, que as aves são dinossauros, encerrando um debate que intriga naturalistas há séculos.

À primeira vista, a revelação de que as aves são dinossauros pode parecer estranha, mas esse é um exemplo bastante ilustrativo de como a revolução Cladística mudou o modo de enxergar o mundo biológico. Isso não significa que não existem "mistérios" nas relações evolutivas entre os vertebrados – as tartarugas, por exemplo, formam um grupo bastante peculiar de animais e ainda eludem os pesquisadores que tentam desvendar suas relações de parentesco.

Apesar disso, as relações filogenéticas entre os principais grupos de vertebrados são, em grande parte, consensuais. O principal objetivo deste capítulo é fornecer um breve sumário sobre o conhecimento atual das relações entre esses grupos, estabelecendo um arcabouço filogenético para que os outros capítulos deste livro possam ser compreendidos com mais facilidade.

Posição filogenética dos vertebrados

■ Chordata

Os vertebrados fazem parte de Chordata, que inclui dois outros grupos formados por organismos invertebrados marinhos de porte tipicamente pequeno: Urochordata (Tunicata) e Cephalochordata. Os urocordados formam um grupo com aproximadamente 2.000 espécies de animais bastante peculiares e altamente modificados em termos anatômicos. O tegumento dos urocordados é revestido pela túnica que, embora seja um tecido vivo, é formada, em grande parte, por uma proteína semelhante à celulose das plantas, denominada tunicina. A maioria dos tunicados faz parte da classe Ascidiacea, que inclui os animais conhecidos como ascídias. Estes organismos são tipicamente bentônicos e sésseis, podendo ser solitários ou coloniais, e são habitantes comuns de costões rochosos nas zonas entremarés.

Os urocordados possuem um sifão inalante e outro exalante. O fluxo de água que penetra pelo sifão inalante é produzido pelo batimento de cílios localizados na parede da faringe, que possui uma quantidade variável, mas tipicamente elevada, de fendas branquiais. Assim, a água atravessa as fendas faríngeas e é expelida pelo sifão exalante. Nesse processo, partículas alimentares são aprisionadas pelo muco produzido pelo endóstilo, localizado na região ventral da faringe. Um cordão alimentar é conduzido pela lâmina dorsal, na parede dorsal da faringe, ao restante do trato digestório, e as fezes são expelidas pelo sifão exalante.

Tunicados adultos são altamente modificados, mas suas larvas oferecem indícios claros de que esses animais são cordados. Assim como ocorre em todos os cordados em pelo menos alguma fase de sua vida, as larvas dos tunicados possuem notocorda, um tubo nervoso dorsal oco e cauda pós-anal muscular. A notocorda pode ser descrita como um bastão fibroso, proteico, semirrígido e com propriedades elásticas que corre ao longo do eixo longitudinal do corpo. É utilizada em conjunto com músculos laterais durante a natação. Nos cordados, esses músculos são, em geral, organizados em pacotes serialmente

alinhados, chamados de miômeros. A notocorda dos urocordados é restrita à região da cauda, originando o nome do grupo (do grego, *oura* = "cauda").

Um tubo nervoso formado durante a neurulação está localizado dorsalmente à notocorda em todos os cordados e também pode ser encontrado na larva dos tunicados. Esta larva é planctônica e tipicamente tem vida curta, sofrendo uma metamorfose que implica na reorganização quase total da sua anatomia.

Urochordata também inclui dois outros grupos de organismos planctônicos na fase adulta, Thaliacea (salpas, dolíolos e pirossomidos) e Appendicularia ou Larvacea, os quais provavelmente são organismos pedomórficos, ou seja, que mantêm certas características larvais quando adultos.

Cephalochordata, por sua vez, é constituído de aproximadamente 30 espécies de animais bentônicos de vida livre, fusiformes e comprimidos lateralmente, que alcançam, no máximo, 8 cm de comprimento. Embora ocorram no Brasil, seus hábitos de vida bastante discretos e sua pouca abundância relativa fazem com que sejam praticamente desconhecidos da população. Na literatura técnica, eles são conhecidos como anfioxos.

Os anfioxos enterram-se parcialmente no substrato com o ventre voltado para cima, permanecendo apenas com a região da cabeça, praticamente indistinta do restante do corpo, descoberta. Assim como ocorre nos urocordados, um fluxo de água produzido pelo batimento de cílios localizados principalmente na parede interna da faringe carrega partículas que se prendem no muco produzido pelo endóstilo. Na verdade, o processo de ingestão de alimentos é muito parecido nos dois grupos: um cordão alimentar forma-se em um órgão longitudinal localizado na parede dorsal da faringe – chamado, nos anfioxos, de goteira epifaríngea – e é direcionado ao restante do trato digestório. A água que atravessa as fendas faríngeas cai em uma câmara que envolve a faringe, denominada átrio. O átrio se abre através de um atrióporo na região ventral do terço posterior do organismo e funciona de maneira similar ao sifão exalante dos urocordados.

O processo de ingestão de alimentos em Cephalochordata e Urochordata também revela outra sinapomorfia de Chordata: a presença do endóstilo, que, nos vertebrados, é modificado na glândula tireoide. A lâmina dorsal e a goteira epifaríngea também são possivelmente homólogas, e uma estrutura similar, também denominada goteira epifaríngea, é encontrada nas larvas das lampreias (Capítulo 3, Petromyzontiformes). Sua presença, portanto, é provavelmente outra sinapomorfia de Chordata.

Tradicionalmente, a morfologia indica que os anfioxos são mais próximos dos vertebrados, e uma das evidências dessa relação é a presença dos miômeros (somitos) em ambos, mas ausentes nos urocordados e em outros invertebrados. Entretanto, estudos filogenéticos a partir de sequências nucleotídicas (DNA e RNA) têm questionado essa hipótese, sugerindo que o grupo evolutivamente mais próximo aos vertebrados é Urochordata.[1] Se isso estiver correto, é possível que a própria anatomia aberrante dos tunicados adultos tenha dificultado a percepção da grande proximidade entre Urochordata e os vertebrados.

■ Deuterostomata

Chordata e dois outros grupos de invertebrados marinhos, Hemichordata e Echinodermata, formam um grupo monofilético denominado Deuterostomata ou Deuterostomia. Echinodermata inclui aproximadamente 7.000 espécies de animais conhecidos popularmente como estrelas-do-mar, ouriços-do-mar, lírios-do-mar, pepinos-do-mar, ofiúros ou serpentes-do-mar e bolachas-da-praia. Equinodermados são tratados extensamente em uma série de livros e textos acadêmicos voltados à diversidade de invertebrados e, por esse motivo, esses animais não serão abordados neste capítulo.

Hemichordata, por outro lado, é um grupo relativamente pequeno (aproximadamente 100 espécies) de animais curiosos e pouco conhecidos popularmente, embora algumas de suas espécies possam ser encontradas no Brasil. O nome do grupo (*hemi* = metade) deriva da percepção errônea de naturalistas de séculos passados que identificaram nos hemicordados uma estrutura, denominada estomocorda, que foi considerada homóloga à notocorda. A estomocorda é formada no desenvolvimento dos hemicordados como um divertículo mediano da extremidade anterior do trato digestório e se projeta na protocele, uma cavidade celomática no protossomo dos hemicordados que equivale a uma probóscide. Os hemicordados também possuem um cordão nervoso reduzido na região de seu colarinho, próximo à probóscide, formado durante a neurulação.[2]

Outra característica interessante dos hemicordados é a presença de fendas faríngeas que se abrem externamente na parede do corpo, como ocorre em praticamente todos os cordados primitivamente aquáticos. Os hemicordados são micrófagos, do mesmo modo que os urocordados e os anfioxos. É interessante notar, entretanto, que o cordão alimentar dos hemicordados forma-se na região ventral da faringe, e não na região dorsal, como ocorre nos urocordados e anfioxos. Esse fato, somado a algumas outras evidências, sugere que houve uma inversão no eixo dorsal-ventral no ancestral dos cordados, ou seja, é possível que a região dorsal dos cordados seja homóloga à região ventral dos hemicordados e, provavelmente, dos outros animais.

Hemichordata divide-se em dois grupos: Enteropneusta e Pterobranchia. Enteropneusta inclui aproximadamente 70 espécies de animais marinhos vermiformes bentônicos ou escavadores, habitantes de regiões costeiras, com portes que podem chegar a mais de 2 m de comprimento, como aqueles do gênero *Balanoglossus*. Pterobranchia é composto por cerca de 20 espécies de pequenos animais coloniais que constroem estruturas arborescentes semelhantes às colônias dos briozoários. Eles também são

marinhos e bentônicos, de ocorrência esporádica em águas rasas e aparentemente mais comuns em águas profundas.

Tradicionalmente, Hemichordata e Chordata são considerados grupos-irmãos. As duas principais evidências morfológicas que suportam essa hipótese são bastante interessantes: a presença de fendas faríngeas e a neurulação nos dois grupos. O nome Pharyngotremata é frequentemente utilizado para referir-se ao grupo formado por Hemichordata e Chordata, devido justamente à presença de fendas na faringe.

Apesar de tradicionalmente Hemichordata ser considerado mais próximo evolutivamente de Chordata, alguns estudos com base em dados moleculares têm recuperado uma relação de grupo-irmão entre Hemichordata e Echinodermata, e o nome Ambulacraria foi proposto para se referir a esse possível clado. De fato, é possível que fendas faríngeas existissem primitivamente em Echinodermata, conforme sugerem alguns fósseis possivelmente aparentados ao grupo, como *Cothurnocystis elizae*, do Cambriano. Outros fósseis descobertos recentemente, como aqueles incluídos no suposto filo Vetulicolia,[3] indicam que a presença de fendas faríngeas seria uma sinapomorfia de Deuterostomata. A posição filogenética desses fósseis, entretanto, ainda é motivo de grande controvérsia e, até o momento, neurulação ou algum processo equivalente não foram observados em nenhum outro grupo além de Pharyngotremata.

A despeito da discussão sobre as relações entre Echinodermata, Hemichordata e Chordata, poucos pesquisadores duvidam do monofiletismo de Deuterostomata. Dentre as cinco principais sinapomorfias do grupo, quatro delas são observadas no desenvolvimento embrionário.

A primeira refere-se ao processo de formação do tubo digestório durante a gastrulação. Nos deuterostomados, o blastóporo origina o ânus; a boca surge secundariamente como uma nova invaginação na parede do embrião que se conecta ao arquêntero. Primitivamente, o blastóporo dá origem à boca, e os animais com essa condição são conhecidos como protostomados.

A segunda e a terceira sinapomorfias de Deuterostomata estão relacionadas em termos de desenvolvimento. Elas se referem à formação da mesoderme e do celoma a partir da parede do arquêntero, originário da endoderme, em um processo denominado enterocelia, que é exclusivamente observado nos deuterostomados.

A quarta sinapomorfia observada no desenvolvimento embrionário diz respeito ao padrão de clivagem durante a blástula que, nos deuterostomados, é radial. Na clivagem radial, presume-se que o destino das células durante a blástula e o início da gástrula seja determinado em um estágio mais tardio do desenvolvimento. Por esse motivo, esse tipo de clivagem é também considerado indeterminado. Entretanto, existem indícios de que o tipo de clivagem, se em espiral ou radial, não está necessariamente ligado ao estabelecimento precoce dos destinos celulares.

A última sinapomorfia comumente proposta para Deuterostomata refere-se a um tipo de larva encontrado apenas em Echinodermata e Hemichordata. Essa larva é planctônica e translúcida, possuindo bandas ou faixas de cílios que batem continuamente. Nos equinodermados é chamada de bipinária, e nos hemicordados é denominada tornaria. Como essa larva não está presente em Chordata, supõe-se que ela foi perdida nesse grupo. Contudo, é possível que sua presença seja sinapomórfica para Ambulacraria, caso Echinodermata e Hemichordata sejam grupos-irmãos.

■ Craniata ou Vertebrata | Problema das relações entre Myxiniformes, Petromyzontiformes e Gnathostomata

Excluindo-se as linhagens representadas apenas por organismos extintos (fósseis), todos os cordados são incluídos em apenas três grupos: Myxiniformes, Petromyzontiformes e Gnathostomata (Figura 1.1). No sentido mais coloquial, costuma-se considerar todos o animais que fazem parte desses grupos como vertebrados, mas existe uma discussão bastante interessante e atual sobre o nome aplicado ao clado formado por eles.

Myxiniformes é uma ordem relativamente pequena de animais marinhos conhecidos como peixes-bruxa ou feiticeiras, tratados em detalhes no Capítulo 2. Petromyzontiformes é outro grupo pequeno de animais altamente especializados, mais diversificado no hemisfério norte, conhecidos como lampreias (Capítulo 3). Gnathostomata é o principal grupo de Chordata em termos de diversidade numérica e inclui os vertebrados que, entre outras características, possuem maxilas e nadadeiras pares, transformadas em patas nos vertebrados terrestres (Tetrapoda).

Myxiniformes e Petromyzontiformes são, portanto, os únicos vertebrados atuais que não possuem maxilas. Por esse motivo, essas ordens foram originalmente agrupadas em Agnatha, que significa “sem mandíbula”, ou Cyclostomata, que significa “boca arredondada”. Entretanto, com o avanço do paradigma Cladístico na década de 1970, esse e outros atributos compartilhados pelos peixes-bruxa e pelas lampreias passaram a ser interpretados como simplesiomorfias. Além disso, uma série de características encontradas apenas nas lampreias e nos gnatostomados indicaram que esses animais são mais próximos evolutivamente, tornando Cyclostomata um grupo parafilético.

Lampreias e Gnathostomata compartilham, por exemplo, a presença de *arcualia (arcualium* no singular). Nas lampreias, os *arcualia* são estruturas cartilaginosas alinhadas em duas séries laterais ao tubo nervoso, na superfície dorsal da notocorda. São também conhecidos como neurapófises, interdorsais ou basidorsais e, em Gnathostomata, desenvolvem-se nos arcos neurais.

Portanto, as lampreias possuem estruturas vertebrais, ainda que reduzidas, as quais estão ausentes nos peixes-bruxa e em outros cordados mais basais.

Lampreias e gnatostomados também compartilham exclusivamente outras características anatômicas e fisiológicas marcantes, como linha lateral, adeno-hipófise complexa e musculatura extrínseca do olho, além de linfócitos verdadeiros e controle nervoso do coração.[4] Essa situação levou a uma mudança na percepção sobre a classificação dos vertebrados a partir da década de 1970, com o termo Vertebrata sendo restrito ao grupo formado por Petromyzontiformes e Gnathostomata, que são de fato os únicos cordados que atualmente possuem vértebras ou seus precursores. A vértebra típica, encontrada na maioria das espécies de vertebrados, é formada pelo centro vertebral, que substitui a notocorda no desenvolvimento, além de estruturas associadas, como arcos e espinhos neurais e hemais.

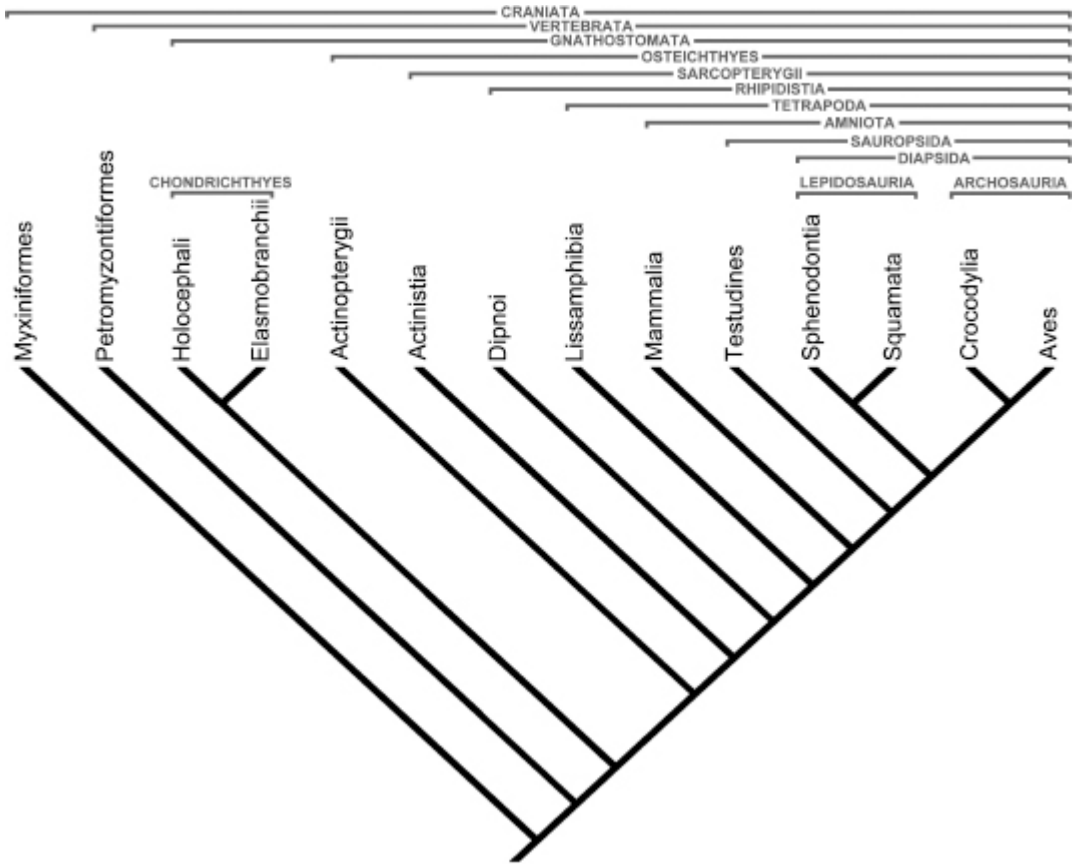


Figura 1.1 Relações filogenéticas entre os principais grupos de Craniata viventes, conforme discutido no texto.

Outra sinapomorfia importante de Vertebrata é a presença de dois canais semicirculares no ouvido interno (peixes-bruxa têm apenas um canal semicircular), com o surgimento de um terceiro canal em Gnathostomata. Peixes-bruxa não possuem quaisquer indícios de vértebras, mas têm estruturas cartilaginosas associadas à região cefálica e aos arcos branquiais. Por isso, considera-se que esses animais têm um crânio homólogo ao dos vertebrados, razão pela qual o grupo formado por Myxiniformes, Petromyzontiformes e Gnathostomata é denominado Craniata (Figura 1.1).

Não há dúvidas sobre o monofiletismo de Craniata. Além do crânio, peixes-bruxa, lampreias e gnatostomados compartilham diversas sinapomorfias, encontradas em todos os principais complexos anatômicos. Uma das características mais marcantes de Craniata é a crista neural, formada no processo de neurulação. As células dessa crista migram durante o desenvolvimento embrionário, dando origem a diversas estruturas encontradas apenas nos craniados, algumas delas fundamentais para a arquitetura do próprio crânio. Craniados também possuem filamentos branquiais nos arcos faríngeos, que são as barras esqueléticas entre as fendas faríngeas. Além disso, embora peixes-bruxa e lampreias tenham um esqueleto completamente cartilaginoso, linhagens fósseis de craniados basais são tipicamente "encouraçadas" por um esqueleto dérmico altamente mineralizado, formado por esmalte, dentina e osso. Esses craniados fósseis não gnatostomados são chamados coletivamente de "ostracodermos", embora o grupo não seja monofilético. Ossos e outros tecidos mineralizados exclusivos dos vertebrados, portanto, surgiram no início da evolução de Craniata, possivelmente no próprio ancestral do grupo.

Craniata é unanimemente considerado um grupo monofilético, mas atualmente existe alguma controvérsia sobre as relações entre Myxiniformes, Petromyzontiformes e Gnathostomata. Apesar de inúmeras evidências morfológicas corroborarem uma relação de grupo-irmão entre Petromyzontiformes e Gnathostomata, a hipótese de que Cyclostomata é um grupo monofilético foi reavivada no início da "revolução molecular", a partir da década de 1990. Desde então, quase todas as reconstruções

filogenéticas com base em dados moleculares têm suportado o monofiletismo de Cyclostomata, tornando Craniata e Vertebrata praticamente equivalentes em termos taxonômicos. Peixes-bruxa e lampreias de fato são animais altamente especializados, e é possível que suas anatomias, em certo sentido aberrantes, mascarem suas relações evolutivas. Entretanto, o conjunto de evidências morfológicas que corrobora a relação de grupo-irmão entre Petromyzontiformes e Gnathostomata é extremamente significativo, de modo que as relações entre os três grupos de Craniata devem, no momento, ser consideradas incertas.

Neste livro, optou-se por utilizar Craniata e Vertebrata como grupos distintos (Figura 1.1). Como consequência, Myxiniformes e Petromyzontiformes são tratados em capítulos separados, com a ressalva de que é possível que esses grupos formem, na verdade, um clado.

■ Gnathostomata | Clado mais diversificado de Chordata

Gnathostomata inclui quase todas as espécies conhecidas de craniados, e é considerado o grupo mais bem-sucedido de Chordata em termos de diversidade de espécies.

As mais de 50.000 espécies recentes de gnatostomados compartilham três sinapomorfias principais. A primeira, que dá nome ao grupo, é a presença das maxilas (do grego, *gnathos* = "mandíbula"; *stoma* = "boca"). Embora ainda existam algumas dúvidas, a hipótese mais bem suportada a partir de estudos comparativos e de desenvolvimento indica que as maxilas originaram-se de um par anterior de arcos faríngeos, não necessariamente o primeiro. Arcos faríngeos são estruturas esqueléticas localizadas entre as fendas faríngeas. A própria conformação das maxilas, divididas em uma porção dorsal e outra ventral, remete à estrutura dos arcos faríngeos em craniados fósseis basais e nos próprios gnatostomados viventes, em que arcos faríngeos não modificados localizam-se posteriormente ao arco maxilar. A porção dorsal do arco maxilar é pré-formada no desenvolvimento por um bastão cartilaginoso denominado cartilagem palatoquadrada. Sua porção ventral, que se desenvolve na maxila inferior ou mandíbula, é denominada cartilagem de Meckel. A porção mais posterior de ambas as cartilagens ossifica-se na grande maioria dos gnatostomados, formando os ossos quadrado (a partir da cartilagem palatoquadrada) e articular (a partir da cartilagem de Meckel), entre outros. Portanto, a articulação entre as maxilas superior e inferior em Gnathostomata ocorre primitivamente entre esses dois ossos. Além disso, o arco maxilar geralmente possui dentes formados por esmalte e dentina, que são evolutivamente derivados do esqueleto dérmico presente na base da filogenia de Craniata.

O arco imediatamente posterior ao arco maxilar em Gnathostomata é transformado em um elemento de sustentação das maxilas denominado arco hioide, cuja ossificação dorsal, o hiomandibular, conecta as maxilas ao crânio na maior parte dos animais do grupo. A fenda faríngea que ocupava a região entre os arcos que se transformaram nas maxilas e arco hioide deu origem ao espiráculo, encontrado em sua forma não modificada na maioria dos grupos primitivamente aquáticos de Gnathostomata, como as raias, por exemplo.

De um modo geral, cinco pares de arcos faríngeos não modificados localizam-se posteriormente ao arco hioide, de modo que a quantidade de fendas faríngeas ou branquiais em Gnathostomata é igual a cinco. O conjunto esquelético formado pelos arcos faríngeos, hioide e maxilar é denominado esplancnocrânio ou esqueleto visceral. Peixes-bruxa e lampreias não possuem o arco maxilar; por esse motivo, nesses organismos o esplancnocrânio é formado apenas pelos arcos faríngeos.

As duas outras sinapomorfias principais de Gnathostomata são a presença dos apêndices pares e de um terceiro canal semicircular no ouvido interno, alinhado horizontalmente em relação aos outros dois que estavam presentes no ancestral dos vertebrados. Os apêndices pares são representados inicialmente pelas nadadeiras peitorais e pélvicas e suas respectivas cinturas. Nos vertebrados terrestres (Tetrapoda), as nadadeiras pares deram origem às patas, e essas estruturas são, portanto, homólogas. A associação entre as maxilas, os apêndices pares e o terceiro canal semicircular no ouvido interno parece ter ampliado a capacidade dos gnatostomados explorarem recursos alimentares e interagir ativamente com o ambiente. Desse modo, esse conjunto de características provavelmente está relacionado com o sucesso em termos de diversificação filogenética do grupo. Excluindo-se algumas linhagens representadas exclusivamente por organismos fósseis, como Placodermi e Acanthodii, Gnathostomata divide-se em Chondrichthyes e Osteichthyes.

■ Chondrichthyes e Osteichthyes

Cerca de 1.200 espécies de tubarões, raias e quimeras formam um grupo monofilético denominado Chondrichthyes, nome dado em referência ao fato de que seus esqueletos não possuem ossos (do grego, *chondros* = "cartilagem"; *ichthyos* = "peixe"). Apesar de essa condição parecer primitiva à primeira vista, a ausência de ossos nesses animais é certamente secundária e, portanto, derivada. A própria cartilagem desses peixes, denominada cartilagem prismática calcificada, é diferente da cartilagem típica dos outros vertebrados, sofrendo um processo de calcificação e endurecimento ao longo da vida. A presença desse tipo de cartilagem é uma das sinapomorfias de Chondrichthyes.

O esqueleto dérmico primitivamente presente nos craniados basais também é altamente modificado em Chondrichthyes.

Além de não ter osso, esse esqueleto é fragmentado em inúmeras placas semelhantes a dentes, chamadas de escamas placoides. Elas revestem a maior parte do tegumento dos tubarões e das raias e apenas algumas regiões específicas do corpo das quimeras. A terceira sinapomorfia de Chondrichthyes é a modificação de parte dos raios das nadadeiras pélvicas dos machos em um órgão intromitente denominado clásper, de modo que a fecundação nos peixes cartilaginosos é sempre interna. Chondrichthyes é tratado em detalhes no Capítulo 4.

Todos os outros gnatostomados são agrupados em Osteichthyes (Figura 1.1) que, em termos de diversidade de espécies, é o principal grupo de vertebrados.

Algumas das principais sinapomorfias morfológicas de Osteichthyes são:

- raios das nadadeiras formados por lepidotríquias
- presença do opérculo
- evaginação do trato digestório na altura do esôfago preenchida por gás.

O significado taxonômico de Osteichthyes mudou drasticamente nas últimas décadas e é um dos principais exemplos da revolução das classificações propiciada pelo avanço da Cladística. Originalmente, Osteichthyes referia-se ao grupo supostamente formado por todos os "peixes ósseos" (do grego, *osteon* = "osso"), que existiria em contraposição ao grupo dos "peixes cartilaginosos" (Chondrichthyes). Enquanto o monofiletismo de Chondrichthyes manteve-se com o avanço dos estudos, ficou claro, já na década de 1970, que Osteichthyes, em seu sentido tradicional, tratava-se de um grupo parafilético. O mesmo aconteceu com Pisces, a classe de organismos que tradicionalmente agrupava os peixes-bruxa, lampreias, tubarões, raias e "peixes ósseos", mas que exclui os vertebrados terrestres. Uma análise bastante simples mostra que de fato as principais características que definem Pisces, listadas a seguir, são plesiomórficas:

- hábito de vida aquático
- corpo tipicamente fusiforme
- ondulação lateral da coluna vertebral na natação
- respiração por meio de brânquias localizadas nos arcos faríngeos
- presença de nadadeiras e escamas
- ectotermia.

Um corpo tipicamente fusiforme e capaz de locomover-se no meio líquido com movimentos laterais é característico do ancestral dos cordados; os próprios anfioxos e as larvas dos tunicados possuem essas condições, e nem mesmo são vertebrados. A respiração pelas brânquias localizadas nos arcos faríngeos é uma condição que surgiu no ancestral dos craniados, tendo sido modificada secundariamente nos vertebrados terrestres, que respiram exclusivamente pelos pulmões. Nadadeiras pares surgiram em Gnathostomata, sendo homólogas às patas dos tetrápodes, ao passo que as outras nadadeiras típicas de um "peixe" (p. ex., caudal e dorsal) surgiram na base de Craniata. As escamas dos "peixes" são, na verdade, modificações do esqueleto dérmico, formado por esmalte, dentina e osso, também existente nos primeiros craniados e alterado ao longo da evolução dos vertebrados.

A última característica supostamente distintiva dos "peixes" é a ectotermia, que implica em uma incapacidade de controlar a temperatura corpórea utilizando mecanismos fisiológicos. Essa condição é, na verdade, primitivamente comum à própria vida, tendo sido modificada em poucos casos, como nos mamíferos, aves, atuns e tubarões lamniformes. Portanto, Pisces ou "peixes" como um grupo, é definido apenas por simplesiomorfias e, desse modo, simplesmente não existe em termos evolutivos. Da mesma maneira, Osteichthyes era originalmente definido como um subgrupo de Pisces, caracterizado apenas por possuir ossos – condição herdada desde a base de Craniata e, portanto, outra plesiomorfia.

Se Pisces e Osteichthyes, no sentido clássico, não são grupos monofiléticos, um ou mais grupos de "peixes" devem estar necessariamente mais próximos filogeneticamente de animais que não são "peixes". Isso de fato acontece; considerando-se apenas as linhagens atuais, os celacantos (Actinistia) e os peixes pulmonados (Dipnoi), tradicionalmente considerados "peixes ósseos", são mais próximos evolutivamente de Tetrapoda (Figura 1.1).

Enquanto o termo Pisces foi abandonado nas classificações zoológicas, optou-se por uma readequação do significado de Osteichthyes, que se torna monofilético com a inclusão de Tetrapoda. A opção de manter o nome desse táxon e alterar seu conteúdo foi aceita por todos os pesquisadores e pessoas interessadas em assuntos ligados a diversidade e evolução. Dessa maneira, Osteichthyes atualmente inclui Tetrapoda, e nessa conformação é um grupo monofilético (Figura 1.1). Essa mudança, que pode parecer apenas conceitual ou acadêmica, na verdade é bastante interessante se algumas de suas ramificações forem analisadas. A principal delas é que, se Osteichthyes inclui Tetrapoda e nós, humanos, fazemos parte desse grupo, isso significa que, em certo sentido, também somos peixes ósseos.

■ Actinopterygii e Sarcopterygii | Evolução das características de Osteichthyes

Considerando-se apenas as linhagens com representantes recentes, Osteichthyes se divide em Actinopterygii e Sarcopterygii (Figura 1.1). Cada um desses grupos inclui aproximadamente a metade da diversidade total de Osteichthyes, com uma quantidade ligeiramente maior de espécies em Actinopterygii (aproximadamente 27.000). Actinopterygii inclui os animais conhecidos como "peixes de nadadeiras raiadas" (do grego, *aktin* = "raio"; *pteryg* = "nadadeira"), que podem ser reconhecidos pela base muscular pouco desenvolvida em suas nadadeiras pares, que são, em grande parte, formadas pelos raios. A maioria absoluta das espécies de Actinopterygii faz parte de Teleostei, que inclui aproximadamente 26.800 espécies recentes. Teleostei é caracterizado pela presença da nadadeira caudal homocerca, em que, externamente, as porções superior e inferior possuem dimensões similares e os raios são sustentados em grande parte por ossos especializados denominados hipurais (Figura 1.2).

Sarcopterygii inclui apenas duas linhagens viventes de "peixes" (na concepção popular do termo), Actinistia ou Coelacanthiformes (celacantos) e Dipnoi (peixes pulmonados). A terceira linhagem de Sarcopterygii é formada pelos vertebrados terrestres, Tetrapoda, o qual engloba quase todas as espécies de Sarcopterygii (Figura 1.1). Sarcopterygii pode ser reconhecido pela base muscular desenvolvida nas nadadeiras pares – embora essa não seja exatamente uma das sinapomorfias do grupo –, o que dá a elas um aspecto lobado ou carnoso (*sarkodes* = "carnoso").

As lepidotríquias e o opérculo, cujas presenças são sinapomorfias de Osteichthyes, são perdidos secundariamente em Tetrapoda, mas são encontrados em celacantos, peixes pulmonados e grupos fósseis basais de Sarcopterygii. As lepidotríquias (do grego, *lépidos* = "escama"; *trichia* = "pelo") são estruturas mineralizadas que, assim como as escamas dos peixes, são derivadas do rearranjo do esqueleto dérmico do ancestral dos craniados. Basicamente, cada lepidotríquia constitui-se de um bastão central proteico que é circundado lateralmente por pequenas escamas com formato aproximado de meia-lua, alinhadas em série ao longo do eixo desse bastão. Esse arranjo confere aos raios das espécies de Osteichthyes um aspecto segmentado quando em vista lateral.

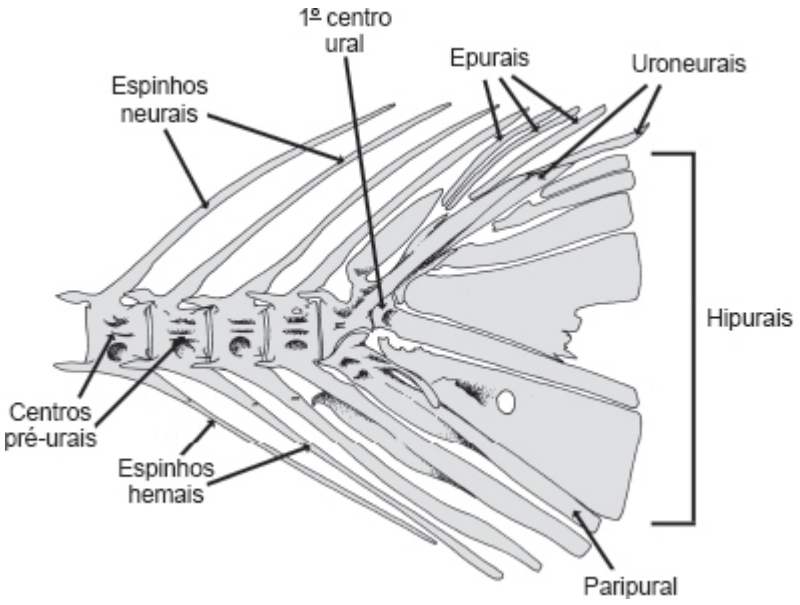


Figura 1.2 Principais elementos da porção terminal da coluna vertebral e nadadeira caudal de Teleostei, representados por *Alosa pseudoharengus* (Clupeiformes), uma sardinha do Atlântico Norte.

O opérculo é uma estrutura formada por um conjunto de ossos de membrana superficiais que recobrem as cinco fendas branquiais primitivamente existentes em Gnathostomata, deixando apenas uma única abertura opercular por onde a água utilizada na respiração é expelida. Certos movimentos da mandíbula estão mecanicamente atrelados à abertura e ao fechamento do opérculo e à expansão e retração da cavidade oral, de modo que o sistema funciona como uma bomba de sucção que otimiza as trocas gasosas. Vertebrados terrestres (Tetrapoda) obviamente não utilizam os arcos branquiais para a respiração, e todo esse sistema, incluindo o opérculo, foi perdido.

A terceira característica marcante de Osteichthyes ocorre em praticamente todas as espécies do grupo, incluindo Tetrapoda, com poucas exceções. Em determinado momento do desenvolvimento embrionário, uma evaginação ou protuberância forma-se na parede ventral do trato digestório na altura do esôfago; nos adultos, essa evaginação transforma-se em uma câmara preenchida por gás. Em grupos distais de Actinopterygii, essa estrutura assume posição dorsal na cavidade abdominal, perdendo completamente sua função respiratória e passando a atuar exclusivamente no equilíbrio hidrostático, recebendo o nome de bexiga natatória. Em grupos basais de Actinopterygii e em Sarcopterygii, a estrutura ocupa posição ventral ao tubo digestório e

é utilizada primordialmente na respiração, formando o pulmão, com exceção dos celacantos, onde essa bolsa é preenchida por um tipo de óleo. Desse modo, conclui-se que a respiração pulmonar provavelmente existia no ancestral de Osteichthyes. Embora a sua função inicial tenha sido muito provavelmente relacionada com a respiração, a evolução dessa estrutura seguiu caminhos distintos em Actinopterygii e em Sarcopterygii: naquele a evaginação ventral do trato digestório especializou-se cada vez mais em sua função hidrostática, ao passo que neste as modificações nessa estrutura tornaram-na cada vez mais eficiente no processo de trocas gasosas com o ambiente aéreo.

■ Relações filogenéticas em Sarcopterygii

Parte da organização esquelética encontrada nas patas dos tetrápodes pode ser observada em qualquer espécie de Sarcopterygii, até mesmo nas formas mais basais do grupo, que se assemelham aos peixes. Essa organização, sinapomórfica para Sarcopterygii, envolve a existência de apenas um osso conectando os apêndices pares às suas respectivas cinturas (peitoral e pélvica). Nos apêndices anteriores, esse osso é denominado úmero, e nos apêndices posteriores, fêmur. Esse tipo de articulação é chamado de monobásica, em contraposição à organização dos apêndices pares de outros gnatostomados em que sempre existe mais de um elemento esquelético conectando-os às cinturas.

O registro fóssil na base de Sarcopterygii é bem detalhado, ao ponto de, atualmente, ser possível compreender as principais modificações que resultaram na transformação das nadadeiras pares em patas. Uma série de grupos exclusivamente formados por organismos extintos, como Rhizodontiformes, Osteolepiformes e Elpistostegidae, além do recentemente descoberto *Tiktaalik roseae*, do período Devoniano (aproximadamente 370 milhões de anos atrás), indica que a diversidade de sarcopterígios não tetrápodes era relativamente alta no Paleozoico. Apesar disso, apenas duas linhagens de sarcopterígios não tetrápodes têm representantes na fauna atual: Actinistia (Coelacanthiformes) e Dipnoi (Figura 1.1).

Actinistia é um grupo com extenso registro fóssil, mas inclui apenas duas espécies marinhas atuais, *Latimeria chalumnae* e *L. menadoensis*. Essas duas espécies de celacantos são fantásticas e representam janelas pelas quais pode-se obter um pequeno vislumbre de como deveria ser parte da fauna de vertebrados aquáticos do Paleozoico e do Mesozoico. Além disso, o histórico de descoberta dos celacantos atuais é emocionante, e é considerado por muitos como um dos maiores épicos da zoologia moderna.

Dipnoi inclui apenas seis espécies que vivem exclusivamente em águas continentais da América do Sul, África e Austrália, nos gêneros *Lepidosiren, Protopterus* e *Neoceratodus*. Embora em conjunto eles sejam chamados de peixes pulmonados, a espécie que existe no Brasil, *Lepidosiren paradoxa*, é conhecida como piramboia. Os celacantos e os peixes pulmonados serão abordados com mais detalhes no Capítulo 5.

Considerando-se apenas os três grupos de Sarcopterygii com representantes recentes, existe certo consenso de que Dipnoi e Tetrapoda formam um grupo monofilético, frequentemente denominado Rhipidistia (Figura 1.1). Uma das suas sinapomorfias é possuir dentes labirintodontes, nos quais o esmalte é convoluto, formando uma estrutura de aspecto elaborado. Esse padrão foi modificado diversas vezes ao longo da evolução de Rhipidistia, mas está presente em suas linhagens mais basais. Os pulmões de Dipnoi e de Tetrapoda também possuem alvéolos, e existe uma glote muscular separando os tratos respiratório e digestório.

Choanata é um subgrupo de Rhipidistia que inclui fósseis semelhantes aos peixes, mas que são próximos evolutivamente de Tetrapoda, como Osteolepiformes e Elpistostegidae. A principal sinapomorfia de Choanata é a presença das coanas, que são as aberturas das narinas no teto da cavidade oral. Essa característica faz com que os tetrápodes, por exemplo, sejam capazes de respirar de boca fechada, utilizando apenas as narinas. Por mais trivial que essa capacidade seja para o ser humano, é interessante notar que ela ocorre apenas em Tetrapoda, quando se considera exclusivamente a fauna atual. É possível, entretanto, que os peixes pulmonados atuais possuam coanas modificadas; em algumas classificações, o grupo também é incluído em Choanata.

■ Tetrapoda

Tetrapoda, com aproximadamente 27.000 espécies, é o grupo mais diversificado de Sarcopterygii e inclui os vertebrados terrestres popularmente conhecidos como aves, mamíferos, répteis e anfíbios. O monofiletismo desse grupo é corroborado por uma quantidade elevada de sinapomorfias morfológicas e moleculares. Tal situação não é surpreendente, tendo em vista que os tetrápodes são os únicos cordados atuais totalmente adaptados à vida fora da água.

O ambiente terrestre possui uma série de diferenças bastante óbvias e marcantes em relação ao ambiente aquático, onde os cordados se originaram e se diversificaram durante os primeiros 200 milhões de anos de evolução do grupo. Essas diferenças ambientais implicaram um rearranjo dos principais sistemas anatômicos, de modo que o organismo passou a ser capaz de lidar com, por exemplo, maior dessecação dos tecidos e ausência de empuxo que compensa parte da força de gravidade no ambiente aquático. Outras diferenças mais sutis em relação às características físicas do ambiente terrestre implicaram mudanças do

aparato sensorial, como a audição e o olfato, além de modificações nos mecanismos respiratórios, entre outros aspectos da fisiologia e do comportamento.

Algumas das sinapomorfias mais interessantes e de fácil compreensão, mesmo com apenas alguns conhecimentos básicos sobre anatomia, podem ser observadas no esqueleto de praticamente qualquer espécie de Tetrapoda. As principais são relacionadas com a porção mediodistal das patas, cuja presença dá nome ao grupo (do grego, *tetra* = "quatro"; *podas* = "pés"). Em Tetrapoda, os ossos rádio e ulna, nas patas anteriores, e tíbia e fíbula, nas patas posteriores, são relativamente mais desenvolvidos que em outros grupos de Sarcopterygii. Além disso, esses ossos tipicamente têm dimensões similares em um mesmo conjunto de patas (patas anteriores *versus* patas posteriores). O arranjo desses ossos, que são paralelos em cada uma das patas, possibilita que a estrutura funcione como uma coluna de sustentação do corpo em relação ao solo.

A porção mais distal dos apêndices pares de Tetrapoda também sofreu um rearranjo complexo. A extremidade das patas anteriores é formada por um conjunto de ossos carpais (que formam nossos pulsos), seguidos de ossos metacarpais, em quantidade geralmente igual ao número de dedos. Nas patas posteriores o arranjo é exatamente o mesmo, mas os conjuntos de ossos localizados distalmente à tíbia e à fíbula recebem o nome de tarsais (região do nosso calcanhar), seguidos pelos metatarsais. Os dedos, formados por quantidade variável de falanges, estão localizados nas extremidades dos ossos metacarpais e metatarsais, e sua presença também é sinapomórfica para Tetrapoda.

Atualmente, sabe-se que o padrão de cinco dedos (pentadactilia) em cada pata, comum a diversas espécies de Tetrapoda, surgiu secundariamente no grupo e caracteriza um subgrupo denominado Neotetrapoda. Linhagens extintas de tetrápodes basais, como *Ichthyostega* e *Acanthostega*, do Devoniano superior, por exemplo, tinham de seis a oito dedos em cada pata. Também é interessante notar que esses animais possuíam raios na nadadeira caudal, embora lepidotríquias estivessem ausentes em outras partes do corpo.

Modificações estruturais também são encontradas na coluna vertebral e nas cinturas de Tetrapoda. A cintura peitoral não está conectada ao crânio, ao contrário do que ocorre em grupos basais de Gnathostomata. Com a perda dessa conexão, surge um pescoço funcional, possibilitando que as espécies de Tetrapoda sejam capazes de mover a cabeça de maneira mais independente em relação ao restante do corpo. A perda dessa conexão e a formação do pescoço também estão associadas à maior complexidade da primeira vértebra, que passa a funcionar como uma estrutura que sustenta a cabeça e recebe o nome de atlas, em homenagem ao deus da mitologia grega que sustentaria a esfera celeste.

A cintura pélvica, que primitivamente é pouco desenvolvida e está imersa na musculatura da região abdominal, amplia-se em Tetrapoda e conecta-se a uma ou mais vértebras especializadas, denominadas vértebras sacrais. Essa conexão funciona como um ponto de apoio na coluna vertebral, aumentando a capacidade de as patas "erguerem" o corpo em relação ao solo. Na ausência do empuxo, o corpo passa a ser sustentado inteiramente pela coluna vertebral que, em Tetrapoda, substitui a notocorda ao longo da ontogenia. Além disso, as vértebras possuem processos desenvolvidos (zigapófises) que fazem com que a coluna como um todo seja mecanicamente mais coesa, capaz de suspender o corpo do animal.

A maxila superior em Tetrapoda é fortemente ancorada ao crânio, de modo que o arco hioide perde seu papel de sustentação. Esse tipo de crânio é chamado de autostílico. A porção ventral do arco hioide e os remanescentes dos arcos faríngeos permanecem em praticamente todos os adultos no assoalho da boca, embora fendas faríngeas e brânquias associadas aos arcos nunca se desenvolvam nos adultos. O hiomandibular, que é um osso primitivamente localizado na região dorsal do arco hioide, tem sua função completamente modificada.

O ouvido interno acumula a dupla função de percepção espacial (equilíbrio) e audição em todos os craniados, além de estar quase que totalmente encapsulado na região ótica (auditiva) da caixa craniana. Essa situação não representa empecilho à audição no ambiente aquático que, por ser mais denso que o ar, tem alta capacidade de transmissão de ondas sonoras. Entretanto, a alta densidade da caixa craniana e a baixa densidade do ar representam entraves à audição no ambiente terrestre, onde a capacidade de condução das ondas sonoras é consideravelmente menor. A saída evolutiva para essa situação foi o surgimento de um canal na região ótica do crânio, denominado canal do ouvido médio, que conecta de maneira mais direta o ambiente aéreo ao ouvido interno. Esse canal surge em Tetrapoda por meio de uma modificação do canal do espiráculo. Uma consequência bastante interessante dessa transformação do canal do espiráculo em canal do ouvido médio é que a conexão primitivamente existente entre o espiráculo e a cavidade oral permanece em Tetrapoda, com o nome de tuba auditiva ou trompa de Eustáquio. O hiomandibular, livre de sua função na sustentação das maxilas, passa, então, a ocupar uma posição interna ao canal do ouvido médio, sendo chamado de columela. Uma membrana rígida, mas com propriedades semielásticas, denominada tímpano, fecha a abertura externa do canal do ouvido médio. Uma das extremidades da columela, que primitivamente tem formato aproximado de bastão, conecta-se ao tímpano, e a outra extremidade, mais interna, penetra em uma pequena abertura na caixa craniana conhecida como janela oval. É através dela que as vibrações captadas pelo tímpano são transferidas ao ouvido interno pela columela, que se modifica novamente nos mamíferos, passando a ser reconhecida como estribo. O estudo comparado de fósseis sugere a possibilidade de o tímpano e de todo o aparato do ouvido médio terem surgido independentemente nos principais grupos que compõem Tetrapoda, o que indica que talvez essa história não seja tão simples

quanto se supõe.

Muitas pessoas surpreendem-se com o fato de que a capacidade de realizar trocas gasosas por meio de um pulmão não é uma das sinapomorfias de Tetrapoda. Como visto anteriormente, é mais provável que os pulmões, que se desenvolvem a partir da evaginação ventral do trato digestório, estivessem presentes desde o ancestral de Osteichthyes.

■ Relações filogenéticas entre os grandes grupos de Tetrapoda

As relações filogenéticas entre os principais grupos de Tetrapoda são relativamente bem estabelecidas, com uma exceção, que será discutida mais à frente. Considerando-se apenas as linhagens com representantes na fauna atual, Tetrapoda divide-se em Lissamphibia e Amniota (Figura 1.1).

Lissamphibia é o grupo composto pelos anfíbios atuais, conhecidos popularmente como sapos, rãs e pererecas, além das cecílias e salamandras. Esses animais serão tratados em detalhes no Capítulo 6. Às vezes, o termo Amphibia é aplicado ao grupo, embora Amphibia, em seu sentido original, não seja monofilético. Isso ocorre porque tradicionalmente Amphibia inclui, além dos lissanfíbios, algumas linhagens fósseis localizadas entre a base de Tetrapoda e Amniota, sendo, portanto, um grupo parafilético. Considerando-se apenas a fauna atual, Amphibia e Lissamphibia são equivalentes em termos de conteúdo taxonômico; porém, como Lissamphibia é um táxon mais claramente definido, recomenda-se a sua utilização.

Amniota inclui os animais conhecidos como répteis, mamíferos e aves (Figura 1.1). O grupo é facilmente reconhecido como monofilético, principalmente se forem consideradas apenas as linhagens com representantes atuais. Suas principais sinapomorfias estão associadas a uma ocupação mais efetiva do ambiente terrestre, sendo uma delas a existência do ovo amniótico, em que são encontrados os anexos embrionários – âmnion, alantoide e córion.

O âmnion forma uma bolsa preenchida pelo líquido amniótico, que protege o embrião em desenvolvimento. O alantoide é responsável pelas trocas gasosas e pelo acúmulo dos excretas nitrogenados. O córion é a membrana mais externa e envolve o embrião e o saco vitelínico. Em geral, o ovo de Amniota é envolvido por uma casca calcária, embora essa condição tenha sido modificada secundariamente nas espécies vivíparas, como nos mamíferos Theria. Resumidamente, o ovo amniótico funciona como um "aquário", liberando os amniotas da necessidade de desenvolver seus embriões no meio aquático externo, como rios, mares e lagos. Ressalta-se, entretanto, que o desenvolvimento embrionário continua sendo aquático, no microambiente encapsulado de seus ovos.

Outra característica do grupo que favoreceu uma ocupação efetiva do ambiente terrestre foi a maior queratinização do tegumento, que passou a ser praticamente impermeável. Primitivamente em Amniota, essa queratina é organizada em escamas. As escamas de Amniota não são homólogas às dos peixes que, na verdade, derivaram do esqueleto dérmico mineralizado do ancestral de Craniata. Escamas derivadas do esqueleto dérmico foram perdidas em diversos grupos de Tetrapoda, embora sejam extremamente reduzidas e imersas no tegumento de algumas espécies. Além disso, esse tipo de escama mineralizada desenvolve-se em alguns grupos de Amniota, como nos crocodilos, nos quais formam grandes osteodermos.

As escamas de queratina, características de Amniota, modificaram-se nas penas das aves, mas escamas não modificadas podem ser facilmente observadas em suas patas. Nos mamíferos, escamas podem ser observadas em certas partes do corpo da maioria das espécies, como na cauda dos gambás sul-americanos (gênero *Didelphis*) e nas mais de 2.000 espécies conhecidas de roedores. Elas são também facilmente percebidas em lagartos, cobras, jacarés e tartarugas, que mantiveram o padrão primitivo para Amniota de organização da queratina na epiderme.

Duas outras sinapomorfias são encontradas no esqueleto de Amniota: o astrágalo, que é um osso tarsal, e mais de uma vértebra sacral. Essas características são particularmente interessantes quando os únicos registros conhecidos do animal são partes de seu esqueleto, como é o caso da imensa maioria dos fósseis.

■ Relações filogenéticas entre os grupos de Amniota viventes

Tradicionalmente, Chelonia ou Testudines, que é o grupo das tartarugas, cágados e afins, foi considerado o clado mais basal de Amniota, quando apenas a fauna atual é considerada. Essa ideia originou-se parcialmente do fato de que esses animais são os únicos amniotas atuais que não possuem fenestras temporais, tendo o tipo de crânio que é denominado anápsido. Fenestras temporais são aberturas relativamente amplas na região temporal do crânio, que estão associadas ao maior desenvolvimento dos músculos adutores da mandíbula. O crânio anápsido é uma condição primitiva para Tetrapoda, bastando lembrar que o crânio dos vertebrados não Amniota também é anápsido. O crânio dos mamíferos, por sua vez, possui uma fenestra temporal (crânio sinápsido), ao passo que lagartos, cobras, crocodilos e aves têm duas fenestras temporais em cada lado do crânio (crânio diápsido). A existência de duas fenestras temporais é uma condição derivada em Amniota, e os animais com tal condição formam um grupo monofilético chamado Diapsida (Figura 1.1). Nas últimas décadas, uma série de estudos filogenéticos com base em sequências nucleotídicas tem indicado que as tartarugas são mais próximas evolutivamente de Diapsida, apesar de

possuírem crânio anápsido. O grupo formado por Chelonia e Diapsida é geralmente denominado Sauropsida (Figura 1.1).

A presença de betaqueratina, um tipo diferenciado de queratina, nas escamas também, é considerada uma evidência de que Sauropsida é um grupo monofilético. Outras sinapomorfias morfológicas propostas para o grupo são bastante específicas, como a existência de hipapófises, que são processos ósseos dirigidos ventralmente, nas vértebras cervicais. Alguns estudos mais recentes, também com base em dados moleculares, têm indicado a possibilidade de Chelonia estar inserido em Diapsida, tornando esse grupo não monofilético.[5] Essa situação implica obrigatoriamente assumir que as tartarugas perderam suas fenestras temporais, ao mesmo tempo que revive a possibilidade de uma das fenestras temporais de Diapsida (provavelmente a inferior) ser homóloga à dos mamíferos. Parte das dificuldades em se estabelecer as relações entre Chelonia e os outros tetrápodes está relacionada com a anatomia bastante peculiar desses animais, que será abordada com maiores detalhes no Capítulo 7.

Portanto, a maior parte das evidências conhecidas atualmente indica que Amniota é dividido em dois clados: Mammalia e Sauropsida (Figura 1.1). A anatomia dos mamíferos atuais é bastante modificada, mas a posição evolutiva de Mammalia em Amniota torna-se mais clara quando se percebe que mamíferos fazem parte de um clado maior, que inclui diversos organismos fósseis do Paleozoico e início do Mesozoico, denominado Synapsida. A presença de apenas uma fenestra temporal é uma das principais características de Synapsida, embora essa condição talvez não seja sinapomórfica para o grupo, como ressaltado anteriormente. Mammalia é certamente um grupo monofilético, caracterizado por inúmeras sinapomorfias, que serão discutidas em detalhes no Capítulo 9.

Com aproximadamente 18.000 espécies viventes conhecidas, Diapsida é o subgrupo mais diversificado de Tetrapoda. É interessante notar que Diapsida é provavelmente o grupo mais diversificado de vertebrados terrestres desde o Mesozoico, e a maior parte de sua diversidade está, desde aquela Era, em apenas um de seus subgrupos, Dinosauria. Embora o registro fóssil seja naturalmente fragmentário, são conhecidas mais de 1.000 espécies de dinossauros apenas no Mesozoico. A amplitude da variação de tamanhos e, em certo sentido, de formas dos dinossauros, diminuiu a partir do Cenozoico, mas o único grupo de Dinosauria que sobreviveu à extinção do Cretáceo diversificou-se em aproximadamente 10.000 espécies atuais: as aves.

O estudo da evolução do crânio é extremamente interessante e oferece subsídios para a compreensão das relações entre os principais subgrupos de Diapsida. Considerando-se apenas linhagens com espécies viventes, Diapsida divide-se em Lepidosauria e Archosauria (Figura 1.1). Lepidosauria inclui os lagartos, cobras, anfisbenas ou cobras-de-duas-cabeças e o tuatara. Uma das sinapomorfias do grupo é o formato da abertura cloacal, que é alinhada transversalmente.

Outra sinapomorfia interessante de Lepidosauria, que pode ser observada em qualquer lagartixa de parede, é a capacidade de autotomizar ("quebrar") a cauda quando em situação estressante, como na iminência de ser predado. Se essa condição é, de fato, sinapomórfica para Lepidosauria, foi perdida nas cobras e anfisbenas. Lepidosauria se divide em Sphenodontia, o único grupo atual de Rhynchocephalia, e Squamata. Rhynchocephalia era um grupo diversificado no Mesozoico, mas está representado na fauna atual apenas por duas espécies conhecidas popularmente como tuataras, ambas no gênero *Sphenodon*, família Sphenodontidae.

Os tuataras são animais com aspecto de lagarto, que atingem aproximadamente 80 cm de comprimento e vivem apenas na Nova Zelândia (Oceania). São os únicos lepidossauros atuais que primitivamente conservam a barra temporal inferior, que delimita a margem ventral da fenestra temporal inferior no crânio de Diapsida. Todas as outras aproximadamente 6.000 espécies de lepidossauros, conhecidos popularmente como lagartos, cobras e anfisbenas, estão incluídas em Squamata (Figura 1.1).

Uma das sinapomorfias de Squamata é justamente a perda da barra temporal inferior, e uma das consequências dessa perda é que o crânio tem maior cinetismo. Resumidamente, o cinetismo craniano propicia maior independência entre certos elementos ósseos, com consequências diretas na capacidade que os organismos têm de manipular alimentos, e também aumentando a capacidade de ingerir presas de maior porte. O órgão copulador, que está presente nos machos de Amniota, com exceção de diversos grupos de Aves, modifica-se em Squamata, formando uma estrutura par denominada hemipênis. Essa característica é, portanto, outra sinapomorfia de Squamata.

As relações em Squamata são bastante controversas, mas existe certo consenso de que os lagartos não formam um grupo monofilético. As mais de 3.000 espécies de cobras, por outro lado, formam um grupo monofilético denominado Serpentes. Esse clado possui inúmeras sinapomorfias. A mais óbvia é a ausência de patas, embora grupos basais de Serpentes, como a família Boidae (jiboias, sucuris e afins), possuam pequenos remanescentes de patas posteriores. Outras sinapomorfias estão relacionadas com a perda de uma série de ossos no crânio, ampliando ainda mais seu cinetismo.

Entre os ossos perdidos nas serpentes, estão aqueles que formam a barra localizada entre a fenestra temporal superior e a fenestra temporal inferior em Diapsida. As anfisbenas ou cobras de duas cabeças formam outro grupo monofilético em Squamata. Apesar do nome popular desses animais, que sugere um parentesco próximo com as serpentes, aparentemente as cobras-cegas são mais relacionadas com alguns grupos de lagartos. Cobras-cegas são organismos basicamente fossoriais que habitam a região tropical de diversas partes do mundo e, junto com as serpentes, os tuataras e os lagartos, serão abordados com mais detalhes no Capítulo 7.

Archosauria é um grupo bastante interessante de diápsidos, com um extenso, complexo e, em diversos aspectos, fantástico registro fóssil. Considerando-se apenas a fauna atual, o grupo inclui Aves e Crocodylia (Figura 1.1). Archosauromorpha é um grupo mais inclusivo e conta também com algumas linhagens fósseis de animais do final do Paleozoico e do Mesozoico, além de Archosauria. Algumas sinapomorfias de Archosauria estão relacionadas com um arranjo dos membros pares e das respectivas cinturas que favorece um alinhamento mais vertical das patas, de maneira semelhante ao que ocorre nos mamíferos. O grupo também é caracterizado por certa tendência ao bipedalismo, que foi bastante acentuada nos dinossauros, podendo ser observada claramente nas aves. A orientação mais vertical das patas foi perdida nos crocodilos atuais que, ao contrário de seus ancestrais, são animais semiaquáticos e, portanto, mais aptos a deslocar-se com a natação do que com movimentos cursoriais, em terra. Apesar disso, jacarés e crocodilos são capazes de erguer-se sobre suas quatro patas que, por alguns instantes, orientam-se mais verticalmente quando executam uma espécie de galope.

Outras sinapomorfias de Archosauria podem ser observadas no crânio, e a principal é a fenestra anterorbital, localizada à frente dos olhos e posteriormente às narinas. A mandíbula de Archosauria também tem uma fenestra – outra sinapomorfia do grupo – denominada fenestra mandibular. A fenestra anterorbital foi perdida nos crocodilos atuais, e em muitas Aves é confluente com a órbita. Outra sinapomorfia bastante interessante de Archosauria é a existência de um septo interventricular completo no coração, isolando o circuito de sangue venoso e arterial nesse órgão. Nos crocodilos atuais essa mistura é facultativa e explorada fisiologicamente durante o mergulho, devido à presença de uma conexão física entre os arcos sistêmicos e o arco pulmonar na saída do coração (Capítulo 7).

Crocodilos e aves também compartilham certos comportamentos interessantes relacionados com o cuidado parental, que são considerados como sinapomorfias de Archosauria. Muitas espécies de crocodilos, assim como as aves, por exemplo, fazem ninhos. As fêmeas de crocodilos e jacarés também cuidam de seus filhotes e respondem aos seus chamados no momento em que eles nascem.

A percepção de que as aves atuais são dinossauros consolidou-se em meados da década de 1990, principalmente após a descoberta de uma quantidade expressiva de fósseis de dinossauros magnificamente bem preservados com penas e outras estruturas encontradas nas aves.

Uma das principais sinapomorfias de Dinosauria é a existência de uma fenestra no acetábulo, que é a fossa na qual a cabeça do fêmur se insere na cintura pélvica. Essa condição pode ser observada quando nos alimentamos da coxa e sobrecoxa de um frango, por exemplo. Dinosauria divide-se em duas linhagens, Ornitischia e Saurischia. Ornitischia inclui diversos dinossauros herbívoros, muitos de grande porte, extintos no final do Mesozoico. Saurischia, por outro lado, inclui dinossauros em que o dígito 2 das patas anteriores é mais alongado que o dígito 3. Essa condição é sinapomórfica para o grupo e está presente na estrutura das asas das Aves.

Em Saurischia, Theropoda é composto por dinossauros bípedes e tipicamente carnívoros, como *Ceratosaurus*, do Jurássico, além de aves e outros dinossauros de grande porte. Tetanurae é um subgrupo de Theropoda bastante interessante, caracterizado pela fusão das clavículas formando a fúrcula ("ossinho da sorte") e por uma redução na área ocupada pelos dentes na maxila superior, que passam a ser anteriores às órbitas. Essa tendência foi acentuada nas aves atuais, que perderam completamente os dentes. Além das aves, Tetanurae inclui alguns grandes dinossauros predadores do Mesozoico, como *Allosaurus*.

Coelurosauria é um subgrupo de Tetanurae em que o 3º osso metatarsal está comprimido entre o 2º e o 4º metatarsais, nas patas posteriores. Essa condição pode ser observada em *Tyrannosaurus rex*, do Cretáceo, que é um dos maiores predadores terrestres que já existiu. Nas aves atuais, os metatarsais são fundidos em um tubo único, e supõe-se que essa condição seja derivada daquela que estava presente em grupos basais de Tetanurae. Tiranossaurídeos recentemente descobertos na China mostram indícios claros da existência de estruturas fibrosas semelhantes às penas, indicando que elas teriam surgido em Tetanurae ou possivelmente em algum ancestral ainda mais distante.

Aves são proximamente relacionadas com dinossauros predadores cursoriais do Mesozoico conhecidos como dromeossaurídeos. Entre eles, os mais famosos são aqueles dos gêneros *Velociraptor* e *Deinonychus*, que possuíam uma garra bastante desenvolvida e em formato de foice no segundo dedo da pata posterior. Essa mesma garra foi descoberta recentemente em um fóssil de *Archaeopteryx lithographica*, que viveu no Jurássico.[6] Outros fósseis de *Archaeopteryx* são bastante famosos por mostrarem impressões de penas de voo que, até o momento da descoberta desses animais, em 1861, eram conhecidas apenas nas aves modernas.

Diversos fósseis descobertos recentemente mostram um panorama bastante claro da transição entre dinossauros terópodes de grande porte do Mesozoico às aves. Evidências de estruturas filamentosas chamadas de protopenas têm sido encontradas em quantidade cada vez maior de dinossauros, até mesmo em espécies de Ornithischia. Curiosamente, em Pterosauria, grupo que inclui arcossauros mesozoicos extremamente bem adaptados ao voo, também existem estruturas filamentosas, possivelmente formadas por queratina, recobrindo grande parte do corpo. Quando fósseis são incluídos nessa história, Pterosauria é o grupo-irmão de Dinosauria. Teriam as protopenas surgido no ancestral comum de Pterosauria e Dinosauria, no início do Mesozoico? Essa é uma questão bastante intrigante que ainda está em aberto.

Classificação de Craniata

Considerando-se apenas as linhagens com representantes na fauna atual e a estrutura filogenética discutida neste capítulo (Figura 1.1), os principais grupos de Craniata podem ser classificados como apresentado no Quadro 1.1.

Sugestão de leitura

Dingus, L.; T. Rowe, 1998. The mistaken extinction: dinosaur evolution and the origin of birds. Freeman Company, 1998.

Helfman, G. S.; B. B. Collette; D. E. Facey; B. W. Bowen. The diversity of fishes: biology, evolution and ecology. 2nd edition. UK: Wiley-Blackwell, 2009.

Janvier, P. Early vertebrates (reprint). Oxford monographs on geology and geophysics 33. New York: Oxford Science Publications, 2002.

Leointre, G.; H. Guyader, 2007. The tree of life: a phylogenetic classification. Cambridge: Harvard University Press, 2007.

Nelson, J. S. Fishes of the world. 4th edition. Hoboken: John Wiley & Sons, Inc., 2006.

Quadro 1.1 Classificação dos principais grupos de Craniata.

- Craniata
  - Myxiniformes
  - Vertebrata
    - Petromyzontiformes
    - Gnathostomata
      - Chondrichthyes
        - Holocephali
        - Elasmobranchii
      - Osteichthyes
        - Actinopterygii
        - Sarcopterygii
          - Actinistia
          - Rhipidistia
            - Dipnoi
            - Tetrapoda
              - Lissamphibia
              - Amniota
                - Mammalia
                - Sauropsida
                  - Testudines
                  - Diapsida
                    - Lepidosauria
                      - Sphenodontia
                      - Squamata
                    - Archosauria
                      - Crocodylia
                      - Aves

Referências bibliográficas

1. Putnam, N. H.; Butts, T.; Ferrier, D. E. K. *et al*. The amphioxus genome and the evolution of the chordate karyotype. Nature. 2008; 453:1064-72.
2. Kaul, S.; Stach, T. Ontogeny of the collar cord: neurulation in the hemichordate *Saccoglossus kowalevskii*. Journal of Morphology. 2010; 271:1240-59.
3. Shu, D. G.; Conway Morris, S.; Han, J. *et al*. Primitive deuterostomes from the Chengjiang Lagerstãtte (Lower Cambrian, China). Nature. 2001; 414:419-24.
4. Janvier P. Early vertebrates (reprint). Oxford monographs on geology and geophysics 33. New York: Oxford Science Publications, 2002.
5. Lyson, T. R.; Sperling, E. A.; Heimberg, A. M. *et al*. MicroRNAs support a turtle + lizard clade. Biology Letters. 2011; 8(1):104-7.
6. Mayr, G.; Burkhard, P.; Peters, D. S. A well-preserved *Archaeopteryx* specimen with theropod features. Science. 2005; 310:1483-86.

Capítulo 2

Myxiniformes

Fabio Di Dario e Michael Maia Mincarone

- Introdução
- Morfologia externa
- Morfologia interna e funcionamento geral
- Sistemática e filogenia
- Sugestão de aulas práticas
- Sugestão de leitura
- Referências bibliográficas

Introdução

A ordem Myxiniformes é composta por animais de corpo anguiliforme, conhecidos popularmente como peixes-bruxa ou feiticeiras. As 78 espécies do grupo habitam exclusivamente o ambiente marinho, especialmente as partes frias ou profundas dos oceanos de ambos os hemisférios. Seu comprimento varia normalmente entre 25 e 100 cm.

Eptatretus goliath, uma espécie recentemente descoberta na Nova Zelândia, chega a pelo menos 127 cm de comprimento total, com uma massa de até 6,2 kg.[1] É a maior espécie de peixe-bruxa atualmente conhecida.

Peixes-bruxa são organismos bentônicos e, em geral, vivem em tocas no fundo lamoso, em profundidades que variam da superfície até aproximadamente 2.800 m. Porém, uma espécie de *Eptatretus* foi fotografada em profundidades de mais de 5.000 m no Pacífico tropical.[2] Todas as espécies conhecidas vivem em águas com alta salinidade e baixa temperatura, e os fatores que determinam suas distribuições parecem ser salinidade, temperatura e tipo de substrato. Desse modo, em águas frias e latitudes mais altas, algumas espécies vivem em profundidades menores. Estudos recentes também indicam que peixes-bruxa podem viver associados a recifes de mar profundo ou mesmo junto a fontes hidrotermais.[3,4]

"Peixe-bruxa" e sua variação, "feiticeira", são os nomes populares utilizados no Brasil. Essa denominação trata-se, entretanto, de uma tradução de *hagfish*, termo com o qual esses animais são geralmente conhecidos em países de língua inglesa. Isso acontece porque as espécies de peixes-bruxa do Brasil vivem exclusivamente em águas profundas, de modo que são praticamente desconhecidas da maior parte da população, não tendo um nome popular "real". O termo *hagfish* foi provavelmente aplicado a esses organismos devido a um conjunto de características bastante peculiares e, para algumas pessoas, repulsivas: o corpo desses animais é liso e macio, desprovido de escamas; eles não possuem olhos, e sua boca é simples, circular e circundada por barbilhões (Figura 2.1). Além disso, peixes-bruxa são comumente encontrados dentro de carcaças de animais marinhos e produzem quantidades copiosas de um muco estranho e viscoso.

É justamente essa capacidade de produzir muco em grandes quantidades que originou o outro nome popular com o qual esses animais são conhecidos em países de língua inglesa: *slime eels*, que pode ser livremente traduzido como "enguias viscosas". O termo *myxa*, do qual o nome do grupo deriva, significa "muco" em grego.

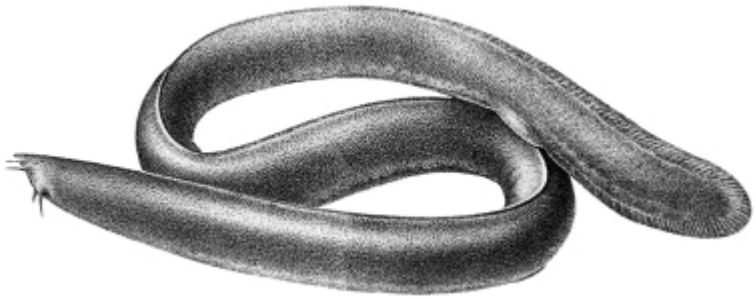


Figura 2.1 *Myxine circifrons*, espécie de peixe-bruxa conhecida do Pacífico oriental. (Reproduzida de Garman, S.W. 1889. Reports on the exploration off the west coasts of Mexico Central and South America... XXVI. The Fishes. Memoirs of the Museum of Comparative Zoology, 24(1): 1-431.)

O muco produzido pelos peixes-bruxa é interessante em vários aspectos. Por ser formado por um tipo específico de molécula que se liga à água do mar, ele se expande após ser secretado, formando uma espécie de gelatina. Quando estressado, um peixe-bruxa de 50 cm pode encher um balde de 8 1 em questão de minutos.[5] Peixes-bruxa utilizam o muco principalmente como mecanismo de defesa, mas também durante a alimentação e a reprodução.[5,6] Recentemente, foi sugerido que seria possível criar tecidos a partir do muco produzido por esses animais, o que tem sido chamado informalmente de "a roupa do futuro".

Na Ásia, peixes-bruxa têm certa importância na pesca comercial para fins de alimentação, principalmente no Japão e na Coreia. A fabricação de bens produzidos com sua pele, vendida sob o nome de "couro de enguia", está centrada quase completamente na Coreia do Sul, onde os produtos são relativamente caros. Estima-se que a atividade pesqueira direcionada aos peixes-bruxa para a produção desse tipo de couro movimente cerca de 100 milhões de dólares por ano.[5]

Além dos peixes-bruxa serem altamente adaptados a um estilo de vida quase exclusivo entre os craniados atuais, são também os únicos que têm crânio e que primitivamente não têm nenhum indício de coluna vertebral, o que faz com que sejam extremamente relevantes para a compreensão da evolução dos vertebrados.

Morfologia externa

A morfologia externa dos peixes-bruxa é bastante simples. Eles têm corpo subcilíndrico e alongado, com altura levemente maior que a largura na região anterior, ligeiramente comprimido lateralmente no tronco e fortemente comprimido na cauda. A cabeça possui três pares de barbilhões. Os dois mais anteriores são aproximadamente iguais em tamanho e estão posicionados em torno da narina. O terceiro par é adjacente à boca, sendo geralmente mais longo que os demais (Figura 2.2 A). A narina é única, ampla e localizada na região mais anterior (frontal) da cabeça, abrindo-se no ducto nasofaríngeo. Os olhos são vestigiais e recobertos pelo tegumento, e localizam-se na região laterodorsal da cabeça. A pele que cobre a região dos olhos das espécies de Eptatretinae é despigmentada, formando uma pinta ocular.

A boca é ligeiramente arredondada, e não há mandíbulas. Duas séries de dentes de queratina desenvolvem-se sobre placas dentais, na extremidade anterior do músculo dental, na região ventral da boca (Figura 2.2 A). O teto da boca, por sua vez, tem um único dente "palatino", também de queratina (Figura 2.2 B).

Um ou múltiplos (5-14) pares de aberturas branquiais situam-se no terço anterior do corpo. Entre 50 e 200 glândulas secretoras de muco e seus poros estão dispostos linearmente em cada lado do corpo, estendendo-se da cabeça até a cauda. Peixes-bruxa não possuem nadadeiras dorsais, nadadeiras pares (peitorais e pélvicas) e nadadeira anal. A nadadeira caudal é espatulada ou arredondada e localiza-se na extremidade posterior do corpo, imediatamente após a cloaca. Uma nadadeira ventral, constituída apenas por uma dobra cutânea, sem elementos esqueléticos estruturantes, estende-se sob o tronco (Figura 2.2 C).

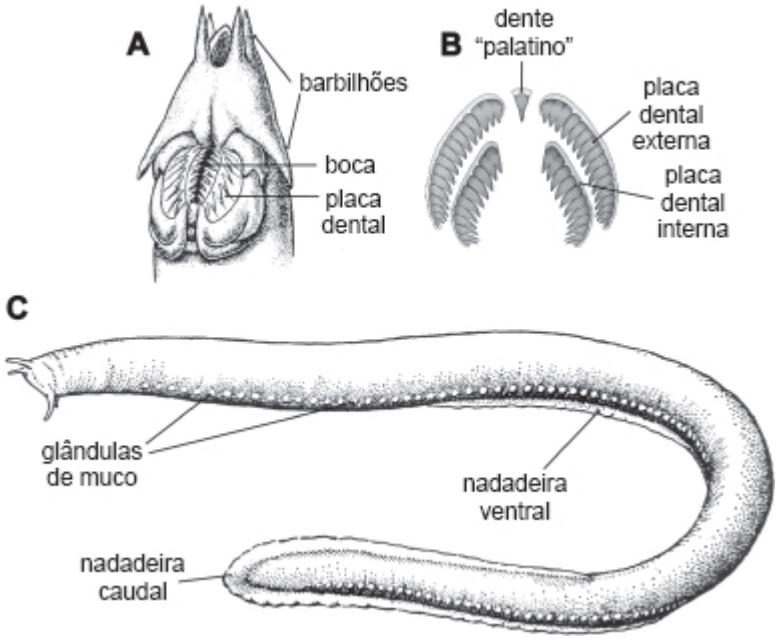


Figura 2.2 Anatomia externa dos peixes-bruxa. **A**. Vista ventral da cabeça de *Myxineglutinosa* mostrando as placas dentais evertidas. (Adaptada de Dawson, 1963.) **B**. Arranjo das placas dentais e dente "palatino". **C**. *Myxine glutinosa*. (Adaptada de Bigelow e Schroeder, 1953.)

As espécies de peixes-bruxa são de difícil identificação em função da pouca variação na morfologia externa. Por isso, a grande maioria só pode ser identificada com base na análise de estruturas internas do corpo, sobretudo dentes e bolsas branquiais.

Morfologia interna e funcionamento geral

■ Esqueleto

Assim como ocorre nas lampreias, os peixes-bruxa não têm os tecidos duros mineralizados comumente encontrados no esqueleto dérmico dos vertebrados (esmalte, dentina e osso), nem mesmo na forma de dentes e escamas. Devido à sua posição basal em Craniata, presume-se que essa condição seja plesiomórfica, embora estudos recentes tenham questionado essa visão.[7,8]

As cartilagens dos peixes-bruxa e das lampreias diferem-se das cartilagens de Gnathostomata pela ausência de colágeno e, portanto, são mais semelhantes às cartilagens encontradas nos anfioxos e em alguns outros invertebrados. Muitas cartilagens que constituem o crânio de um peixe-bruxa são fusionadas entre si (Figura 2.3 A). O neurocrânio é em grande parte restrito a

uma cartilagem cilíndrica que suporta o ducto nasofaríngeo, abaixo do qual está localizada a cartilagem subnasal. A cápsula nasal conecta-se à região anterior da cartilagem hipofiseal, ao passo que a cápsula auditiva conecta-se à região posterior da cartilagem palatina, no esplancnocrânio. O esqueleto da "língua", que suporta as placas dentígeras, é complexo. Essa estrutura conecta-se ao primeiro arco branquial pela cartilagem lingual média, que é precedida por dois pares de cartilagens linguais anteriores, sendo um conjunto medial e outro lateral. Além disso, há uma terceira cartilagem lingual, única e mediana, em uma região posterior à cartilagem média. O restante do esplancnocrânio dos peixes-bruxa é restrito a dois outros arcos branquiais, que se associam apenas às bolsas branquiais mais anteriores. Portanto, grande parte da faringe não é sustentada por esqueleto. Anéis de cartilagem são encontrados ao redor das aberturas externas das bolsas branquiais, além de estarem presentes nos barbilhões.[9]

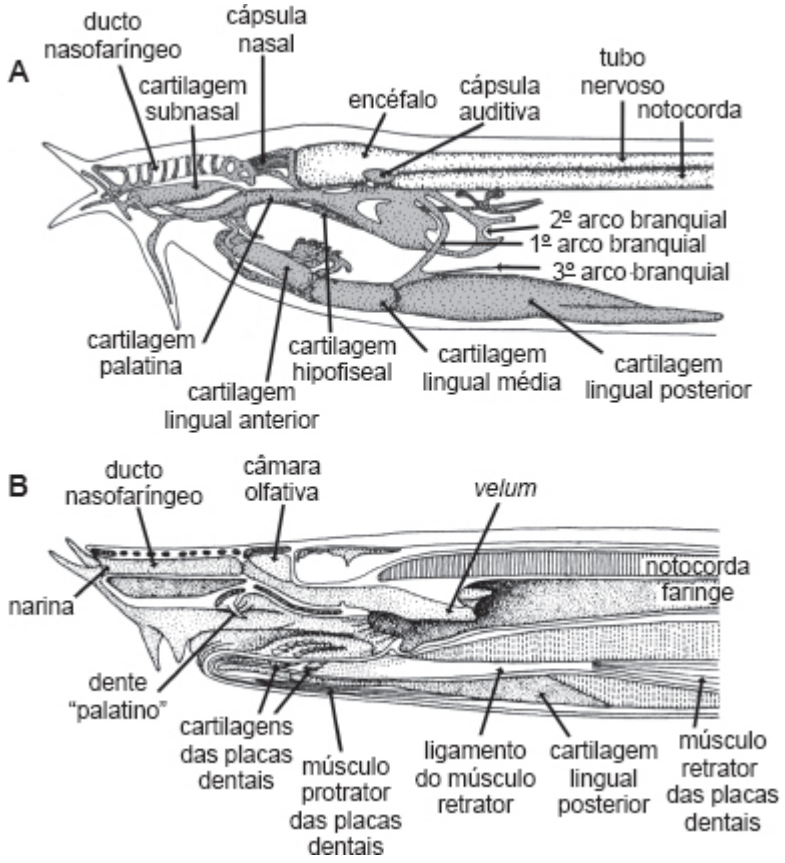


Figura 2.3 Anatomia interna da cabeça e região branquial de um peixe-bruxa. **A**. Principais elementos do neurocrânio e esplancnocrânio cartilaginoso em *cinza*. (Adaptada de Cole, 1905.) **B**. Corte sagital na região anterior do corpo, mostrando a musculatura e outras estruturas internas. (Adaptada de Jollie, 1962.)

A notocorda dos peixes-bruxa estende-se da base do crânio até a ponta da cauda (Figura 2.3). Ela é composta por um bastão central de células epiteliais, envolvido por uma bainha complexa, fibrosa. Nos peixes-bruxa, não existem traços de vértebras ou estruturas associadas em qualquer estágio de desenvolvimento.

A nadadeira caudal é sustentada por uma cartilagem bastante peculiar e estruturalmente complexa. Ela é composta por uma lâmina dorsal e outra ventral, fundidas entre si em suas porções mais caudais. Uma série de bastões cartilaginosos projeta-se a partir desta base laminar, formando estruturas similares aos raios das nadadeiras dos outros vertebrados, embora as homologias entre essas estruturas sejam questionáveis.

■ Musculatura

A musculatura esquelética primária dos peixes-bruxa é constituída por uma série segmentada de miômeros em formato de W. Outras camadas musculares superficiais estão dispostas na parte anterior do corpo, incluindo constritores branquiais e músculos associados à boca e aos barbilhões. Os músculos responsáveis pela eversão e retração das placas dentais formam uma série separada, com estrutura e propriedades funcionais distintas (Figura 2.3 B).

■ Locomoção

Peixes-bruxa locomovem-se com movimentos ondulatórios de grande parte do tronco, em um tipo de locomoção

denominado anguiliforme ou serpentiforme. Imagens capturadas em águas profundas e observações feitas em aquários mostram que, além de "serpentear" próximos ao substrato, peixes-bruxa podem nadar de maneira relativamente rápida alguns metros acima do substrato.

■ Tomada de alimento

Informações sobre os principais aspectos da biologia dos peixes-bruxa são escassas, simplesmente porque a maioria das espécies vive em águas profundas e, portanto, é difícil de ser observada. Peixes-bruxa não têm mandíbulas. Entretanto, até onde se sabe, eles são estritamente carnívoros e desenvolveram um mecanismo único de predação. As duas placas dentígeras queratinizadas localizadas na região ventral da cavidade oral são usadas em conjunto com o dente palatino, também queratinizado, localizado no céu da boca para agarrar a presa ou para perfurar o tegumento de animais mortos ou moribundos.[5,6,10] Peixes-bruxa também são famosos por seus hábitos necrófagos, que são particularmente relevantes durante a implantação de comunidades formadas a partir de carcaças de grandes cetáceos, conhecidas como *whale falls.*[11] Eles podem penetrar a carcaça de grandes baleias e outros animais de grande porte através de orifícios naturais em seus corpos, consumindo a presa de dentro para fora. Esse hábito é raro entre os vertebrados, sendo, provavelmente, o caso notório mais similar encontrado entre alguns peixes candirus-açu do gênero *Cetopsis* (Siluriformes) da bacia Amazônica, frequentemente encontrados alimentando-se dentro de carcaças de animais de grande porte, inclusive humanos.

Os peixes-bruxa também utilizam um mecanismo muito elaborado para perfurar o tegumento de suas presas e as carcaças das quais se alimentam. Provavelmente, esse mecanismo evoluiu de modo a compensar a ausência das nadadeiras pares que, nos gnatostomados predadores, atuam como ponto de "ancoragem" ou alavanca para que a ação da mordida seja mais efetiva. Em resumo, esse mecanismo funciona da seguinte maneira (Figura 2.4): as placas de dentes localizadas na região ventral da cavidade oral são evertidas e utilizadas para agarrar firmemente o tegumento da presa (o dente "palatino" aumenta a capacidade do animal agarrar-se); um nó produzido pelo enrolamento da porção posterior do peixe-bruxa move-se para frente ao longo do seu corpo e chega à região da cabeça; esse nó é então pressionado contra o tegumento da presa, fornecendo o apoio necessário para que o animal consiga puxar sua cabeça por dentro do nó, arrancando um pedaço do organismo do qual está se alimentando.[5] Durante o processo, certa quantidade de muco é produzida, facilitando o deslizamento do nó por seu corpo.

Uma espécie de *Neomyxine* da Nova Zelândia foi recentemente observada em predação ativa usando esse mecanismo para remover um peixe Teleostei (*Cepola haastii*) de sua toca. Peixes-bruxa também predam grande variedade de vertebrados, e a força exercida durante a sua mordida, na verdade, corresponde à de vários vertebrados que têm mandíbulas, chegando a excedê-la em alguns casos.

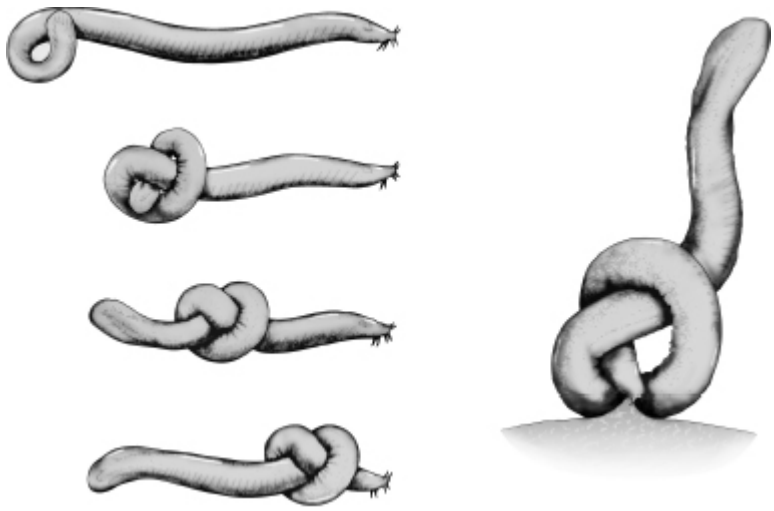


Figura 2.4 Deslocamento do "nó" ao longo do corpo de um peixe-bruxa durante sua alimentação. (Adaptada de Jensen, 1966.) (Ilustração de Jaime Luis Lopes Pereira – Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura da Universidade Estadual de Maringá.)

Surpreendentemente, a linhagem dos Myxiniformes pode ser considerada a mais antiga de predadores cordados.[6] Também foi descoberto recentemente que peixes-bruxa são capazes de absorver matéria orgânica dissolvida pela pele e pelas brânquias. Essa capacidade originou-se, provavelmente, como uma adaptação associada ao seu estilo de vida que frequentemente envolve a permanência dentro de carcaças de animais de grande porte, o que permite aos peixes-bruxa maximizar oportunidades esporádicas para a aquisição de nutrientes.[12]

Foi sugerido que uma espécie de peixe-bruxa, *Eptatretus deani*, poderia obter energia suficiente para 1 ano após apenas 1 h e

meia de alimentação continuada em uma fonte energeticamente alta, como uma carcaça de baleia.[5]

■ Digestão

O trato digestório dos peixes-bruxa é constituído de um tubo único com pregas longitudinais, sem regiões especializadas aparentes. Presume-se que todas as partes do trato digestório estejam envolvidas na secreção de enzimas e na absorção de nutrientes.[9] O fígado desses animais é relativamente desenvolvido e tem uma vesícula biliar, mas, diferentemente dos vertebrados, é uma estrutura com formato tubular. O pâncreas também está presente e produz um tipo específico de insulina.[13] O trato digestório não é ciliado, e a passagem do alimento é assistida pelos próprios movimentos do corpo. Uma particularidade interessante do processo digestivo dos peixes-bruxa é que o alimento é envolvido em uma membrana peritrófica secretada pelo epitélio digestivo. É possível que esse mecanismo proteja a mucosa de abrasão, já que a capacidade de proliferação do epitélio dos peixes-bruxas é consideravelmente baixa. O trato digestório dos peixes-bruxa também é peculiar em função do seu alto conteúdo de lipídios, que pode chegar até 13% do peso total do animal. As fezes, envolvidas na membrana peritrófica, são expelidas por meio de uma cloaca localizada na linha média ventral, na região anterior à nadadeira caudal.[9]

■ Trocas gasosas

As trocas gasosas dos peixes-bruxa ocorrem principalmente por meio dos filamentos branquiais, localizados nas bolsas branquiais. Entretanto, esses animais também são capazes de absorver oxigênio pela pele. Sua narina única, localizada na extremidade anterior da cabeça, abre-se no ducto nasofaríngeo, que é a única via de entrada de água na faringe (Figura 2.3). A respiração cutânea torna-se mais relevante para os peixes-bruxa quando a narina e as aberturas das bolsas branquiais estão obstruídas durante o processo de alimentação que, muitas vezes, envolve períodos consideráveis de imersão da cabeça na carne semiputrefata de suas presas. O ambiente em que os peixes-bruxa vivem é tipicamente caracterizado por grande quantidade de oxigênio dissolvido, o que facilita a respiração cutânea. Além disso, o metabolismo relativamente lento desses animais implica em baixo consumo de oxigênio.[5] Em situações de anoxia, como quando eles estão em suas tocas, o baixo metabolismo associado à respiração cutânea possibilita que permaneçam por horas sem utilizar a respiração branquial.[14]

As bolsas branquiais, que podem variar de 5 a 14 pares, estão dispostas em séries longitudinais ao longo da região branquial, logo após a extremidade posterior do músculo retrator da placa dental ou sobrepondo parte dele. A quantidade de aberturas branquiais externas varia de apenas 1, em espécies de *Myxine*, a 14 em algumas espécies de *Eptatretus*. Isso ocorre porque em espécies de *Myxine* os ductos eferentes das bolsas branquiais são confluentes em um único canal, que se abre no final do terço anterior do organismo (Figura 2.5).[15] O fluxo de água é criado pela pulsação do *velum*, que provavelmente não é homólogo ao *velum* ou prega velar dos anfioxos e das lampreias. Nos peixes-bruxa, o *velum* tem formato laminar e preenche parte da região posterior do ducto nasofaríngeo, na extremidade anterior da faringe (Figura 2.3 B).[9,14] Uma abertura do ducto faringocutâneo, no lado esquerdo do corpo, liga a faringe ao meio externo e é normalmente confluente com a última abertura branquial (Figura 2.5).[16]

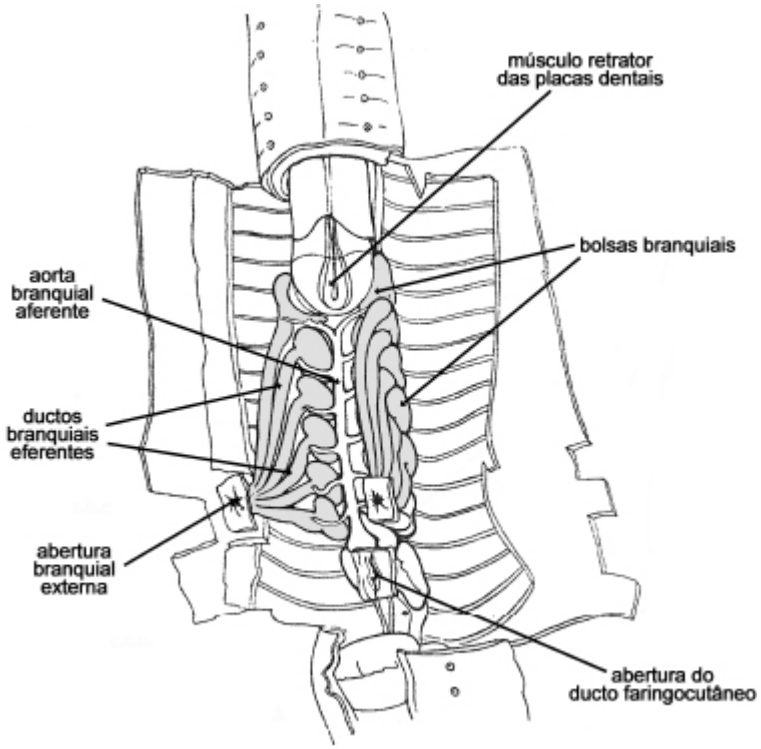


Figura 2.5 Anatomia interna da região branquial de *Notomyxine tridentiger* em decúbito dorsal, região anterior direcionada para cima. Bolsas branquiais e ductos branquiais eferentes indicados em *cinza*. (Adaptada de Nani e Gneri, 1953.)

■ Circulação

O sistema circulatório dos peixes-bruxa tem uma série de peculiaridades e, assim como no caso das lampreias, é considerado aberto. Além disso, há quatro conjuntos de corações rudimentares. O principal deles é composto de três câmaras em série e localiza-se em uma região posterior às câmaras branquiais. Ele é responsável pelo bombeamento de sangue pelas bolsas branquiais em direção à aorta dorsal que, nos peixes-bruxa, divide-se em dois ramos na região branquial.[9] Os outros três corações auxiliares têm apenas uma câmara; o mais anterior deles é par e fica na região imediatamente atrás da boca. Na extremidade da cauda existe outro conjunto de corações, também par, associado às veias caudais. O terceiro coração auxiliar localiza-se na região média do corpo e está associado ao sistema porta-hepático, que é responsável por levar os nutrientes absorvidos pelo trato digestivo ao fígado.[5,9]

Peixes-bruxa, portanto, têm seis corações, com ritmos de batimentos distintos e pressão sanguínea bastante baixa. Os corações auxiliares são responsáveis basicamente pelo bombeamento do sangue nos trechos do circuito localizados após os seios venosos, onde a pressão sanguínea tende a ser ainda menor. Contrações da musculatura do corpo quando esses animais estão ativos também auxiliam no restabelecimento do fluxo sanguíneo após os seios venosos. Outra particularidade interessante do sistema circulatório dos peixes-bruxa é que esses animais não sangram quando são cortados.[5]

■ Excreção e osmorregulação

De modo geral, a concentração osmótica interna de um peixe-bruxa é aproximadamente a mesma da água do mar, e por esse motivo, esses animais são considerados osmoconformadores.[5] Seus tecidos, incluindo o tegumento e as brânquias, são altamente permeáveis, como ocorre em diversos grupos de invertebrados marinhos. Os túbulos pronéfricos dos peixes-bruxa são funcionais na fase adulta, formando um glomo associado à cavidade pericárdica. Sua função não parece estar associada à formação de urina, mas sim à formação do fluido peritoneal e à filtragem entre esse meio e o sangue.[9] Esse glomo é, por vezes, chamado de rim cefálico.[17] Os corpúsculos renais dos peixes-bruxa são relativamente grandes e segmentares e representam, na verdade, mesonefros. Ductos arquinéfricos conectam os rins à cloaca.[9,17] O tamanho relativo dos corpúsculos renais dos peixes-bruxa assemelha-se ao de peixes de água doce, que têm de lidar com um influxo de água constante a partir do ambiente externo. Esse grande tamanho relativo e outras particularidades do funcionamento dos pronefros dos peixes-bruxa sugerem que o ancestral do grupo era um animal que vivia em água doce.[13]

■ Sistema nervoso e órgãos dos sentidos

O sistema nervoso central dos peixes-bruxa, assim como o de outros craniados, origina-se durante a neurulação, embora

certos detalhes do processo sejam ligeiramente diferentes nesse grupo. Ao contrário dos vertebrados, por exemplo, as dobras neurais fecham-se no sentido anteroposterior do embrião.

As três regiões principais do encéfalo dos craniados, prosencéfalo, mesencéfalo e rombencéfalo, podem ser percebidas mesmo antes do fechamento do canal neural na região cranial.[18] Uma característica peculiar do encéfalo dos peixes-bruxa é ser achatado dorsoventralmente, condição que pode ser uma adaptação associada ao desenvolvimento em ovo encapsulado por uma membrana semirrígida.[9] Outra particularidade interessante do sistema nervoso dos peixes-bruxa é que, ao contrário dos vertebrados, não existe bainha de mielina ao redor dos axônios. Embora nos vertebrados a mielina esteja associada à rápida condução do impulso nervoso e à manutenção das condições saudáveis dos axônios, as implicações fisiológicas de sua ausência nos peixes-bruxa ainda são desconhecidas.[13,17]

O sistema da linha lateral é extremamente reduzido ou completamente ausente, embora sua presença seja considerada primitiva para Craniata. Recentemente, pequenos conjuntos de neuromastos foram identificados apenas em uma espécie de *Eptatretus.*[19] Os olhos também são muito reduzidos, recobertos pelo tegumento, e não dispõem de lentes verdadeiras ou musculatura associada, embora a retina esteja presente. Foi descoberto que peixes-bruxa do Paleozoico possuíam olhos mais desenvolvidos que os das espécies atuais, o que indica que tal condição é secundária.

Células fotorreceptoras também são encontradas na região da cloaca. O ouvido interno contém apenas um canal semicircular e uma mácula, sendo o mais simples dentre os craniados atuais.[20] A pele e, principalmente, os tentáculos têm uma rica inervação sensorial. Sabe-se que peixes-bruxa mantêm seus tentáculos em contato constante com o substrato quando estão procurando presas.[6] O órgão olfatório é desenvolvido e localiza-se no ducto nasofaríngeo, anteriormente à região do encéfalo, e certamente desempenha uma função importante na busca por alimento.[21]

■ Reprodução e desenvolvimento

Os aspectos mais básicos do comportamento reprodutivo dos peixes-bruxa ainda são desconhecidos. Migrações sazonais reprodutivas são aparentemente incomuns, sendo relatadas apenas para *Eptatretus burgeri.*[22] Outras inferências podem ser feitas a partir de exemplares coletados e observações de animais mantidos em aquários.

Peixes-bruxa têm uma única gônada, que, em indivíduos imaturos é diferenciada como ovário anteriormente e como testículo posteriormente. Entretanto, indivíduos adultos são funcionalmente machos ou fêmeas, não sendo conhecidos casos de hermafroditismo funcional. Tendo em vista que machos não têm órgãos intromitentes e que não são conhecidas fêmeas grávidas, presume-se que a fertilização seja externa. As fêmeas produzem de 20 a 30 ovos relativamente grandes (1,5 a 4,0 cm de comprimento), que são colocados em lotes no fundo do oceano. Os ovos têm formato aproximado de salsicha e grande conteúdo de vitelo, além de serem envolvidos por uma capa proteica fibrosa (Figura 2.6). O desenvolvimento é direto, sem fase larval: os jovens emergem com cerca de 45 mm de comprimento após 2 meses de incubação.[5]

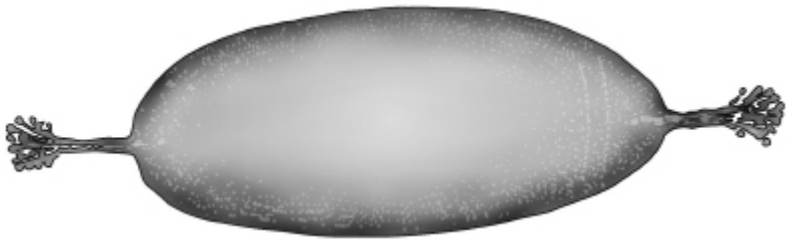


Figura 2.6 Ovo de um peixe-bruxa. (Adaptada de Bigelow e Schroeder, 1953.) (Ilustração de Jaime Luis Lopes Pereira – Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura da Universidade Estadual de Maringá.)

Sistemática e filogenia

Os primeiros estudos taxonômicos sobre peixes-bruxa datam do século 18. Na 10ª edição do *Systema Naturae* (1758), Linnaeus descreveu *Myxine glutinosa*, do Atlântico Norte, classificando-a entre os vermes. Desde então, a sistemática do grupo tem sido tratada por vários pesquisadores, principalmente nos últimos 50 anos, período no qual mais de 70% das espécies do grupo foram descritas. Atualmente, 78 espécies válidas são conhecidas, além de duas espécies fósseis – *Myxinikela siroka*, do Pensilvaniano de Illinois, EUA, e *Myxineidus gonororum*, do Carbonífero Superior de Allier, França.

A ordem Myxiniformes pertence à classe Myxini e é composta de apenas uma família, Myxinidae. Esta, por sua vez, divide-se em duas subfamílias, Myxininae e Eptatretinae.[23]

As principais características de Myxininae são: ductos branquiais eferentes confluentes em uma única abertura de cada lado

do corpo, ou seja, apenas um par de aberturas branquiais externas; linha lateral ausente e olhos vestigiais cobertos por tecido muscular (ausência de área despigmentada). As espécies de Eptatretinae compartilham o seguinte conjunto de caracteres: ductos branquiais eferentes com aberturas independentes para o exterior, resultando em 5 a 14 pares de aberturas branquiais externas; sistema da linha lateral bastante reduzido e olhos vestigiais cobertos pela pele (normalmente despigmentada nesta região). As relações filogenéticas entre espécies recentes de Myxinidae ainda não estão bem estabelecidas, e a quantidade de gêneros válidos é controversa.

Estudos sobre peixes-bruxa no Brasil, assim como outros grupos de peixes do mar profundo, iniciaram-se apenas recentemente. A primeira espécie reportada para águas brasileiras, em 2000, foi *Eptatretus menezesi*, que ocorre do Rio de Janeiro ao Rio Grande do Sul. Outras quatro espécies de peixes-bruxas são conhecidas no Brasil: *Myxine sotoi* (Rio de Janeiro a Santa Catarina), *Myxine australis* (costa sul da América do Sul, incluindo o Rio Grande do Sul), *Nemamyxine kreffti* (do Rio Grande do Sul ao norte da Argentina), e *Eptatretus multidens* (costa norte e leste da América do Sul, incluindo a costa nordeste e leste do Brasil).

Sugestão de aulas práticas

Diversas espécies de peixes-bruxa ocorrem no Brasil, mas o grupo ainda é pouco representado em coleções científicas e universidades devido às dificuldades de coleta em águas profundas. Apesar disso, com os avanços da pesquisa no país, gradualmente torna-se mais comum que cursos de graduação em Ciências Biológicas e áreas afins tenham à disposição alguns exemplares para manuseio em aulas práticas. É importante observar as características básicas da morfologia externa de um peixe-bruxa, como disposição e quantidade de aberturas branquiais, poros das glândulas produtoras de muco, barbilhões cefálicos e narina única, por exemplo. Na medida do possível, convém fazer uma pequena incisão na região ventral da parte anterior da cabeça (no "queixo" do animal), a fim de expor as placas dentígeras. Esse procedimento muitas vezes é necessário quando se pretende identificar a espécie.

Embora a coleta seja difícil, algumas espécies de peixes-bruxa são aparentemente abundantes, pelo menos em certas regiões. Se esses organismos forem coletados com covos em águas profundas e trazidos à superfície com vida, com certo preparo adequado (p. ex., resfriamento da água, cuidado no manuseio), é possível mantê-los vivos por um bom tempo em aquário. Algumas instituições no Brasil têm obtido sucesso nessa atividade. Observar um exemplar de peixe-bruxa vivo é uma oportunidade única e impressionante, particularmente para estudantes de graduação.

Sugestão de leitura

Bigelow, H. B.; Schroeder, W. C. Fishes of the Gulf of Maine. Fishery Bulletin U.S. 1952; 53:1-577.

Cole, F. J. A monograph of the general morphology of the myxinoid fishes based on a study of *Myxine*. I. The anatomy of the skeleton. Transactions of the Royal Society of Edinburgh. 1905; 31:749-88.

Dawson, J. A. The oral cavity, the 'jaws' and the horny teeth of *Myxine glutinosa*. In: The Biology of *Myxine*. Brodal, A.; Fänge, R. (eds.). Oslo: Universitetsforlaget, 1963. pp. 231-5.

Garman, S. The Fishes. In: Reports on an exploration off the west coasts of Mexico, Central and South America, and off the Galapagos Islands in charge of Alexander Agassiz, by the the U.S. Fish Commission steamer "Albatross", during 1891, Lieut. Commander Z. L. Tanner, U.S.N., commanding. XXVI. Memoirs of the Museum of Comparative Zoology. 1899; 24:1-431. Atlas: pls. 1-85 + A-M.

Helfman, G. S.; Collette, B. B.; Facey, D. E. *et al*. The diversity of fishes: biology, evolution and ecology. 2ª ed. Oxford: Wiley-Blackwell, 2009.

Jensen, D. The hagfish. Scientific American. 1966; 214:82-90.

Jollie, M. Chordate morphology. New York: Reinholt, 1962.

Jørgensen, J. M.; Lomholt, J. P.; Weber, R. E. *et al*. The biology of hagfishes. London: Chapman & Hall, 1998.

Nani, A.; Gneri, F. S. Introduccion al estudio de los Mixinoideos Sudamericanos, 1. Un nuevo gênero de "babosa de mar", *Notomyxine* (Classe Myxini, Família Myxinidae). Revista del Instituto de Investigacion de las Ciencias Naturales, Museu Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, Ciencias Zoológicas. 1951; 2(4):183-224.

Referências bibliográficas

1. Mincarone, M. M.; Stewart, A. L. A new species of giant seven-gilled hagfish (Myxinidae: *Eptatretus*) from New Zealand. Copeia.

2006; (2):225-29.

2. Sumich, J. L. An introduction to the biology of marine life. Dubuque, Wm. C. Brown, 1992.
3. Mincarone, M. M. & J. E. McCosker. *Eptatretus lakeside* sp. nov., a new species of five-gilled hagfish (Myxinidae) from the Galápagos Islands. Proceedings of the California Academy of Sciences. 2004; 55(6):162-8.
4. Møller, P. R.; Jones, W. J. *Eptatretus strickrotti* n. sp. (Myxinidae): first hagfish captured from a hydrothermal vent. The Biological Bulletin. 2007; 212:55-66.
5. Helfman, G. S.; Collette, B. B.; Facey, D. E. *et al*. The diversity of fishes: biology, evolution and ecology. 2ª ed. UK: Wiley-Blackwell, 2009.
6. Zintzen, V.; Roberts, C. D.; Anderson, M. J. *et al*. Hagfish predatory behavior and slime defense mechanism. Scientific Reports. 2011; 1(131):1-6.
7. Heimberg, A. M.; Cowper-Sal-lari, R.; Sémon, M. *et al*. MicroRNAs reveal the interrelationships of hagfish, lampreys, and gnathostomes and the nature of the ancestral vertebrate. PNAS. 2010; 107(45):19379-83.
8. Janvier, P. MicroRNAs revive old views about jawless vertebrate divergence and evolution. PNAS. 2010; 107(45):19137-138.
9. Hardisty, M. W. Biology of the cyclostomes. London: Chapman & Hall, 1979.
10. Martini, F. H.; Flescher, D. Hagfishes. Family Myxinidae. In: Collette, B. B.; Klein-MacPhee, G. (eds.). Bigelow and Schroeder's fishes of the Gulf of Maine. 3ª ed. Washington: Smithsonian Institution Press, 2002. pp. 9-16.
11. Smith, C. R.; Baco, A. R. Ecology of whale falls at the deep-sea floor. Oceanography and Marine Biology: an annual review. 2003; 41:311-54.
12. Glover, C. N.; Bucking, C.; Wood, C. M. Adaptations to in situ feeding: novel nutrient acquisition pathways in an ancient vertebrate. Proceedings of the Royal Society B. 2011; 278:3096-101.
13. Fänge, R. Introduction: early hagfish research. In: Jørgensen, J. M.; Lomholt, J. P.; Weber, R. E.; Malte, H. (eds.). The biology of hagfishes. London: Chapman & Hall, 1998. pp. xiii-xix.
14. Malte, H.; Lomholt, J. P. Ventilation and gas exchange. In: Jørgensen, J. M.; Lomholt, J. P.; Weber R. E.; Malte H. (eds.). The biology of hagfishes. London: Chapman & Hall, 1998. pp. 224-34.
15. Fernholm, B. Hagfish systematics. In: Jørgensen, J. M.; Lomholt, J. P.; Weber, R. E.; Malte, H. (eds.). The biology of hagfishes. London: Chapman & Hall, 1998. pp. 33-44.
16. Janvier, P. Early vertebrates (reprint). Oxford monographs on geology and geophysics 33. New York: Oxford Science Publications, 2002.
17. Hildebrand, M.; Goslow, G. Análise da estrutura dos vertebrados. 2ª ed. São Paulo: Atheneu, 2006.
18. Wicht, H.; Tusch, U. Ontogeny of the head and nervous system of myxinoids. In: Jørgensen, J. M.; Lomholt, J. P.; Weber, R. E.; Malte, H. (eds.). The biology of hagfishes. London: Chapman & Hall, 1998. pp. 431-51.
19. Braun, C. B.; Northcutt, R. G. The lateral line system of hagfishes (Craniata: Myxinoidea). Acta Zoologica (Stockholm). 1997; 78(3):247-68.
20. Jørgensen, J. M. Structure of the hagfish inner ear. In: Jørgensen, J. M.; Lomholt, J. P.; Weber, R. E.; Malte, H. (eds.). The biology of hagfishes. London: Chapman & Hall. 1998; pp. 557-63.
21. Deving, K. B. The olfactory system of hagfishes. In: Jørgensen, J. M.; Lomholt, J. P.; Weber, R. E.; Malte, H. (eds.). The biology of hagfishes. London: Chapman & Hall, 1998. pp. 533-40.
22. Kobayashi, H.; Ichikawa, T.; Suzuki, H. *et al*. Seasonal migration of hagfish *Eptatretus burgeri*. Japanese Journal of Ichthyology. 1972; 19:191-94.
23. Nelson, J. S. Fishes of the world. 4ª ed. Hoboken: John Wiley & Sons, 2006.

Capítulo 3

Petromyzontiformes

Fabio Di Dario e Michael Maia Mincarone

- Introdução
- Morfologia externa
- Morfologia interna e funcionamento geral
- Sistemática e filogenia
- Sugestão de aulas práticas
- Sugestão de leitura
- Referências bibliográficas

Introdução

Os representantes de Petromyzontiformes são popularmente conhecidos como lampreias. O grupo inclui 10 gêneros e 40 espécies de animais anádromos ou de água doce, com corpo anguiliforme, sem escamas e sem nadadeiras pares. As lampreias são relativamente comuns e abundantes no hemisfério norte. A lampreia marinha (*Petromyzon marinus*) foi acidentalmente introduzida nos Grandes Lagos, na América do Norte, no início do século 20, onde rapidamente tornou-se abundante. Devido ao seu hábito predatório/parasita, a introdução da lampreia marinha nesses lagos causou prejuízo considerável à pesca na região. Por isso, medidas para o controle de sua população são implementadas com regularidade. Em contrapartida, não existem lampreias na maior parte do hemisfério sul, e apenas quatro espécies são conhecidas das regiões temperadas do Chile, da Argentina e da Oceania.[1]

Lampreias estão entre alguns dos vertebrados mais peculiares da fauna atual. O nome do grupo – Petromyzontiformes – vem do grego *petros*, que significa "rocha" ou "pedra", e *myzo*, cujo significado é "grudar", "aderir", em referência ao hábito de agarrar e deslocar pedras com o disco oral para a construção de ninhos durante a época da reprodução. O nome popular "lampreia", aplicado com pequenas variações em diversas línguas europeias, provavelmente é uma contração do latim *lambere*, que em português originou a palavra "lamber", com *petra*, "pedra".

Outra característica peculiar das lampreias é seu típico hábito alimentar: elas são famosas por comporem um dos poucos grupos de vertebrados que se alimentam de sangue e outros fluidos corpóreos, sendo, portanto, hematófagas.

O ciclo de vida das lampreias é complexo e incomum. Sua larva tem morfologia bastante peculiar e distinta da forma adulta, tanto que foi descrita no início do século 19 como um gênero de peixe cartilaginoso denominado *Ammocoetes*.[2] Embora esse gênero não seja mais válido, o termo "amocetes" é empregado quando se refere às larvas das lampreias. Os amocetes são exclusivamente de água doce, têm tamanho reduzido, não dispõem de olhos e outras estruturas encontradas nos adultos, e são completamente filtradores. Apesar de sua complexidade, o ciclo de vida das lampreias fornece subsídios para a compreensão da origem de Vertebrata em Chordata. Na verdade, por ocuparem uma posição-chave na base do grupo, diversos aspectos da morfologia, da fisiologia, do comportamento e da biologia reprodutiva das lampreias são importantes para entender a evolução dos vertebrados.

Morfologia externa

Lampreias adultas têm o corpo alongado, semelhante ao de uma enguia (Figura 3.1 A). O terço posterior do corpo é mais comprimido lateralmente, afilando de modo gradual e terminando em uma nadadeira caudal pouco desenvolvida, mas homóloga à de outros vertebrados. A nadadeira caudal das lampreias geralmente é considerada dificerca (situação na qual a coluna projeta-se horizontalmente até o fim da cauda), mas é, na verdade, ligeiramente hipocerca (a coluna inclina-se ventralmente na extremidade da cauda). Essa condição é mais marcada nas larvas.[3] Não há escamas, e os olhos são laterais e relativamente desenvolvidos. Existe apenas uma abertura nasal no topo da cabeça, na região anterior às órbitas, que se abre na bolsa naso-hipofisária. Há sete fendas branquiais aproximadamente circulares, alinhadas em série, em cada lado da cabeça atrás dos olhos. Uma cloaca dirigida ventralmente é encontrada no terço posterior do corpo, abaixo da nadadeira dorsal. Lampreias não têm nadadeiras pares (peitorais e pélvicas), mas possuem uma ou duas nadadeiras dorsais relativamente longas, sem espinhos e restritas à metade posterior do corpo.[4] A nadadeira anal também está ausente, mas fêmeas adultas e sexualmente reprodutivas possuem uma prega entre a cloaca e a nadadeira caudal.[1]

A característica mais peculiar da morfologia externa das lampreias adultas está relacionada com o seu hábito de vida, que envolve a aderência por sucção a outros vertebrados, geralmente peixes, utilizando o disco oral (Figura 3.1 B). Assim como os peixes-bruxa (Myxiniformes), as lampreias não têm a maxila inferior (mandíbula). Sua boca é circular, fato que deu origem ao nome Cyclostomata para designar o grupo supostamente formado por Myxiniformes e Petromyzontiformes. O disco oral é relativamente desenvolvido na maioria das espécies e funciona como uma ventosa. A cavidade oral tem uma língua muscular repleta de "dentes", que são estruturas totalmente formadas por queratina e, portanto, não homólogas aos dentes de outros vertebrados. Dentes verdadeiros (formados por esmalte e dentina) não são encontrados nas lampreias.

Os dentes de queratina também existem na face interna do disco oral e são organizados de maneira aproximadamente concêntrica (Figura 3.1 B). Seus formatos, tamanhos e arranjos são distintos nas diferentes espécies do grupo.[1] A periferia do disco oral tem uma série de fímbrias e papilas sensoriais, com função mecano e quimiorreceptora.[5] Devido ao seu formato e à sua disposição, na periferia do disco oral, as fímbrias e papilas aumentam a capacidade de aderência do organismo. Seu arranjo também varia de acordo com as diferentes espécies.[1]

O sistema laterossensorial das lampreias é desenvolvido e, em diversos aspectos, assemelha-se mais ao de Gnathostomata do que ao de Myxiniformes. Os neuromastos, por exemplo, estão organizados em segmentos da linha lateral, que são mais facilmente percebidos por meio de algumas séries de poros alinhados na cabeça e nas laterais ao longo do corpo.

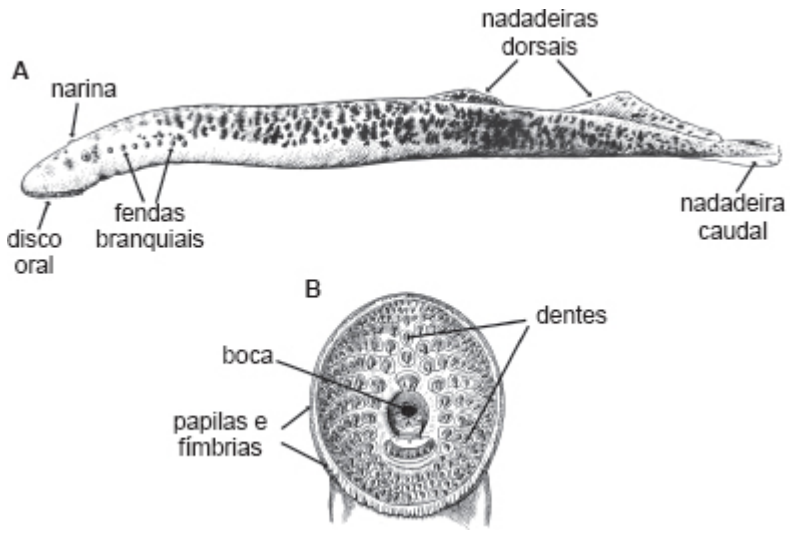


Figura 3.1 Aspectos da anatomia externa e do disco oral das lampreias. **A**. *Petromyzon marinus*, a lampreia marinha do Atlântico Norte. (Adaptada de Bigelow e Schroeder, 1953.) **B**. Disco oral de uma lampreia. (Adaptada de Holly, 1933.)

Lampreias adultas geralmente alcançam cerca de 30 cm de comprimento ou menos, mas *Petromyzon marinus*, da costa leste da América do Norte e oeste da Europa, pode chegar até 1,20 m.[1,4] O colorido das lampreias normalmente é intenso e pode incluir padrões difusos de manchas amarronzadas ou enegrecidas. O ventre costuma ser mais claro.

Morfologia interna e funcionamento geral

■ Esqueleto

Os tecidos duros mineralizados comumente encontrados no esqueleto dérmico dos vertebrados (esmalte, dentina e osso) não estão presentes nas lampreias, nem mesmo em suas formas modificadas – dentes e escamas, por exemplo. Portanto, o esqueleto das lampreias é totalmente cartilaginoso, embora essa cartilagem seja mineralizada em alguns casos.[1]

Tradicionalmente, a ausência de tecidos duros nas lampreias é interpretada como uma modificação secundária ou "degeneração" de uma condição ancestral em que ao menos resquícios do esqueleto dérmico deveriam existir. O hábito de vida típico das formas adultas, que algumas vezes é considerada como parasita, é bastante especializado. Justamente por isso, presume-se que era diferente daquele encontrado no ancestral do grupo, que deveria ser mais semelhante ao de um ostracodermo típico. Anaspida é um grupo de ostracodermos restrito ao Paleozoico que, em alguns aspectos, assemelha-se às lampreias atuais. Seus representantes tinham cerca de 15 cm de comprimento, seu corpo era aproximadamente tubular, e o esqueleto dérmico era menos desenvolvido do que o encontrado em ostracodermos típicos.[6] Anáspidos não tinham as modificações necessárias para um hábito de vida parasita semelhante ao das lampreias e provavelmente eram filtradores.

O conjunto dessas características fez com que, durante muito tempo, os anáspidos fossem considerados candidatos ideais para ocupar a posição de parente mais próximo das lampreias entre os ostracodermos. Assim, as lampreias teriam evoluído de um ancestral com esqueleto dérmico reduzido, porém existente, talvez semelhante ao dos anáspidos, durante o Mesozoico ou o início do Cenozoico. Nesse cenário, o ancestral das lampreias teria esmalte, dentina e osso, e a ausência desses tecidos nos representantes atuais do grupo seria secundária e, portanto, apomórfica.

Entretanto, fósseis descobertos nos últimos anos mostram que, surpreendentemente, o padrão morfológico típico das lampreias existe desde o Paleozoico. O mais antigo destes fósseis é *Priscomyzon riniensis*, que viveu há pelo menos 360 milhões de anos, no final do Devoniano.[7] *Priscomyzon* tinha todas as características típicas de uma lampreia moderna, incluindo o disco oral com dentes de queratina, o que indica que seus hábitos alimentares eram semelhantes. Esses animais também não tinham escamas ou dentes verdadeiros, nem qualquer tipo de estrutura que sugeria a existência do esqueleto dérmico ou de algum de seus derivados. *Euphanerops longaevus*, também do Devoniano superior, é provavelmente relacionado com as lampreias atuais, embora não tenha as adaptações para o parasitismo encontradas em *Priscomyzon.*[7] *Euphanerops* possuía esqueleto cartilaginoso com traços de fosfato de cálcio,[8] mas existem dúvidas se essa mineralização foi causada pela

fossilização ou se é resultante de um processo natural que ocorreu durante a vida do organismo. É possível também que exemplares jovens de *Euphanerops* tivessem pequenas escamas, que talvez representem um remanescente do esqueleto dérmico tipicamente encontrado em ostracodermos, mas essa questão ainda está em aberto.[3]

Portanto, teria a linhagem das lampreias, assim como a dos peixes-bruxa, se separado do restante de Craniata antes do desenvolvimento dos tecidos duros dos vertebrados? Nesse caso, a condição atual do esqueleto das lampreias, que é totalmente cartilaginoso, seria plesiomórfica em vez de secundária e, portanto, apomórfica.

Crânio

O crânio das lampreias é totalmente cartilaginoso, sendo composto por um condrocrânio relativamente pouco desenvolvido que engloba o encéfalo e os órgãos sensoriais, e o esplancnocrânio (Figura 3.2). Este último é formado por oito arcos branquiais conectados entre si, localizados superficialmente em relação ao lúmen da faringe, formando uma cesta branquial. Essa condição é similar àquela encontrada em peixes-bruxa e grupos fósseis de craniados basais, mas difere da situação observada em Gnathostomata, em que os arcos branquiais são mais internos em relação ao lúmen da faringe e são constituídos por segmentos articulados, tipicamente não fusionados entre si.[9] A cesta branquial une-se ao condrocrânio por uma barra cartilaginosa adicional em sua região anterior, denominada barra extra-hial, que não é encontrada nas larvas.[10]

Uma série de elementos cartilaginosos atua em conjunto no processo de alimentação das lampreias e também faz parte do seu esplancnocrânio (Figura 3.2). O disco oral é suportado pela cartilagem anular que, associada aos estiletes cartilaginosos, serve como ponto de inserção de músculos que são capazes de alterar a posição do disco oral em relação ao eixo do corpo. O teto do disco oral também é suportado por uma placa cartilaginosa anterodorsal, que pode ser movida verticalmente, contribuindo para o processo de sucção. Cartilagens anterolaterais promovem a oclusão do canal entre o disco e a cavidade oral propriamente dita. Uma cartilagem posterodorsal relativamente desenvolvida forma o teto dessa cavidade e conecta-se à região central do condrocrânio. Um par adicional de cartilagens posterolaterais, associado ao arco subocular, regula a compressão lateral da cavidade oral.[10] Uma cartilagem desenvolvida com formato de pistão sustenta a língua das lampreias, mas surge apenas após a metamorfose. A cartilagem pericárdica também aparece apenas após a metamorfose. Ela engloba o coração e está associada ao sétimo e último arco branquial.[11]

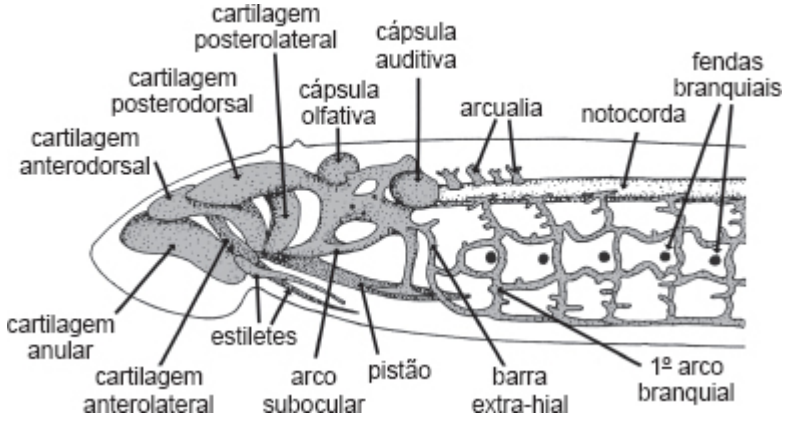


Figura 3.2 Principais elementos do esqueleto cartilaginoso (em *cinza*) da cabeça de uma lampreia. (Adaptada de Hardisty, 1979.)

Esqueleto axial

O esqueleto axial das lampreias é relativamente simples e inclui a notocorda, os *arcualia* e o esqueleto das nadadeiras medianas. A notocorda é desenvolvida nos adultos, não sendo substituída por centros vertebrais, como acontece na maioria dos outros vertebrados. Lampreias também não têm costelas.[12]

A característica mais marcante do esqueleto axial das lampreias é ter rudimentos cartilaginosos seriados e pares entre a notocorda e o tubo nervoso, que são coletivamente denominados *arcualia (arcualium* no singular) (Figura 3.2). Na verdade, esses elementos existem em todos os vertebrados, sendo os precursores dos arcos neurais de Gnathostomata ao longo do seu desenvolvimento. A existência dessas estruturas nas lampreias é a evidência mais marcante de que esses animais são, de fato, vertebrados.

Nas lampreias, existem dois pares de *arcualia* por miômero, e sua quantidade total pode chegar a 130.[1,11] Eles se estendem da região imediatamente posterior ao condrocrânio até um pouco antes da região terminal da notocorda. Nos adultos, os *arcualia* oferecem proteção lateral ao canal do tubo nervoso, que é fechado dorsalmente por tecido gorduroso.[11] Além disso, eles provavelmente atuam no suporte da musculatura axial, como ocorre com os arcos neurais de outros vertebrados.

Lampreias não têm nadadeiras pares (peitorais e pélvicas). Sua protolarva dispõe de uma dobra mediana de tecido que recobre a porção terminal do corpo que, ao longo do desenvolvimento, subdivide-se em três regiões. A mais dorsal forma a nadadeira dorsal, que geralmente é subdividida em duas porções. A região terminal dá origem à nadadeira caudal. Os raios cartilaginosos das nadadeiras dorsal e caudal têm formato de bastão, sua quantidade total é maior que a dos miômeros da região, e suas bases são unidas por cartilagem.[11] A parte ventral da dobra mediana encontrada nas protolarvas geralmente permanece como uma dobra de tecido nos adultos. Essa dobra é mais desenvolvida nas fêmeas de lampreias do hemisfério norte durante a época da reprodução, mas tipicamente não forma uma nadadeira anal propriamente dita, sendo denominada prega pós-cloacal. Isso ocorre porque, ao contrário das nadadeiras dorsal e caudal, a prega pós-cloacal das lampreias não é sustentada por raios cartilaginosos. Entretanto, existem registros de raios cartilaginosos sustentando a prega pós-cloacal em dois exemplares fêmeas de *Petromyzon marinus*, e foi sugerido que essa condição pode representar um atavismo.[1] Essa hipótese é interessante, tendo em vista que a ausência de nadadeira anal é uma condição possivelmente secundária no grupo.

■ Musculatura

A musculatura somática das lampreias é segmentada e relativamente simples, com os miômeros ao longo de praticamente todo o corpo.[10] Eles têm formato de W, com o ápice mediano dirigido anteriormente.[1] Nos miômeros, as fibras musculares são alinhadas de acordo com o eixo longitudinal do corpo, e suas extremidades se conectam aos mioseptos, formados por tecido conjuntivo. Além disso, em cada miômero, as fibras musculares são organizadas em compartimentos horizontais. Cada compartimento contém em seu centro um conjunto de fibras claras, praticamente incolores, envolvidas por fibras mais superficiais, de coloração amarronzada. Esse arranjo é comum a grupos basais de Vertebrata, cujas fibras centrais, hialinas, têm sido associadas a movimentos de contração rápida, e as fibras escuras, a movimentos de contração mais lenta.[10] O septo horizontal, que tipicamente divide os miômeros em uma região dorsal e outra ventral nos vertebrados, não existe nas lampreias.[1]

Mais de 20 músculos estão associados à coordenação do disco oral durante o processo de aderência a outros animais ou ao substrato e à raspagem do epitélio das presas quando as lampreias adultas estão se alimentando.[10] Entretanto, uma ligeira pressão do disco oral de uma lampreia morta em uma superfície lisa causa uma sucção que faz com que o animal permaneça naturalmente preso a essa superfície. Isso indica que, ao menos em certas condições, o mecanismo de sucção não envolve ação muscular intensa. Em exemplares vivos, foi observado que a língua, em movimentos ritmados para frente e para trás, também contribui para o processo de sucção.[13] Músculos associados às bolsas branquiais são responsáveis pelo bombeamento de água para dentro e para fora da faringe durante a respiração quando o animal está aderido a algum substrato.

■ Locomoção

Lampreias adultas podem locomover-se por distâncias razoáveis de maneira totalmente passiva quando estão aderidas a outros organismos. Existem registros de espécies marinhas aderidas a grandes animais nectônicos, como baleias e golfinhos, por exemplo.[14]

Mesmo que essas associações ocorram apenas durante a alimentação, supõe-se que as lampreias sejam capazes de deslocar-se por distâncias razoáveis dessa maneira. A título de curiosidade, elas também podem aderir-se a objetos produzidos por humanos com certa capacidade de deslocamento, como boias e, até mesmo, barcos de corrida.

Lampreias locomovem-se ativamente com movimentos ondulatórios laterais que deslocam a água para trás e, consequentemente, impelem o corpo para frente. É basicamente a ação coordenada entre contração e relaxamento das fibras musculares nos miômeros em trechos diferentes do corpo, associada à elasticidade natural da notocorda, que provoca os movimentos ondulatórios. Nas lampreias, a notocorda atua como um bastão semirrígido, porém elástico, que "compensa" a ação dos músculos somáticos quando estão relaxados.

O tipo de locomoção das lampreias é denominado anguiliforme, comum a diversas espécies de peixes e outros vertebrados com morfologia similar.[15] Na locomoção anguiliforme, apenas a cabeça permanece relativamente imóvel, e a amplitude das ondulações aumenta em sentido caudal durante o deslocamento. A força propulsora é causada por quase todo o corpo, de modo que organismos anguiliformes costumam ter nadadeiras caudais baixas e pouco desenvolvidas.[16]

A locomoção anguiliforme é mais eficiente em deslocamentos a baixas velocidades, e os animais que a utilizam tendem a ser demersais ou bentônicos.[15,16] Entretanto, lampreias são capazes de deslocar-se rapidamente por curtos espaços de tempo, em velocidades de até 3,9 m/s. Como elas geralmente se aderem a organismos nadadores que podem alcançar velocidades razoáveis, essa capacidade de "disparo rápido" pode ser entendida como uma adaptação que possibilita o acesso às suas presas de maneira adequada.[14]

Lampreias marinhas do gênero *Geotria* já foram encontradas no conteúdo estomacal de albatrozes, que são aves oceânicas que se alimentam de organismos próximos à superfície. Isso sugere que as lampreias nem sempre se locomovem próximas ao

substrato, pelo menos quando estão em sua fase marinha.

As espécies anádromas deslocam-se por longas distâncias rio acima na época pré-reprodutiva. Nessas migrações, mais intensas durante a noite,[17,18] lampreias escondem-se debaixo de rochas e matacões no leito dos rios. Elas também são capazes de atravessar trechos de rápidas corredeiras e lugares de difícil transposição utilizando o disco oral para fixar-se no substrato. Em certas condições, podem até mesmo deixar a calha dos rios e utilizar as margens para atravessar obstáculos que de outra maneira seriam intransponíveis, como barragens de hidrelétricas.[17]

■ Tomada de alimento

Os hábitos alimentares das lampreias adultas e de suas larvas são completamente distintos. Lampreias adultas tipicamente utilizam o disco oral para se aderirem à superfície externa de vertebrados maiores, geralmente peixes de grande porte. A aderência ao epitélio de suas presas é mantida por uma diferença de pressão entre a cavidade oral (pressão menor) e o ambiente externo (pressão maior), criada por uma ação muscular; todavia, o muco secretado pelas papilas do disco oral também contribui para essa aderência. Movimentos ritmados da língua, que tem dentes de queratina desenvolvidos em sua extremidade, promovem a raspagem do epitélio superficial da presa, mas os dentes do próprio disco oral contribuem no processo. A pressão negativa da cavidade oral também promove um fluxo de fluidos corpóreos da presa para o trato digestivo das lampreias enquanto elas estão se alimentando.[10,16]

Lampreias dos gêneros *Ichthyomyzon, Petromyzon* e *Mordacia* subsistem basicamente com a ingestão de sangue e outros fluidos corpóreos de suas presas, ao passo que as dos gêneros *Lampetra* e *Geotria* se alimentam, em grande parte, dos tecidos raspados durante o processo de alimentação. Apenas a lampreia do mar Cáspio, *Caspiomyzon wagneri*, alimenta-se exclusivamente de carcaças.[19] A saliva das lampreias contém anticoagulantes, que garantem que a ferida causada pelos dentes de queratina ficará aberta por mais tempo durante a alimentação.[16] Portanto, em graus variados, lampreias adultas são hematófagas. A hematofagia é um hábito alimentar extremamente raro entre os vertebrados. Além de ser comum entre as lampreias, ocorre apenas nos candirus da Amazônia e nos morcegos vampiros da América do Sul. Tentilhões vampiros (*Geospiza difficilis septentrionalis*), das Ilhas Galápagos, alimentam-se ocasionalmente do sangue de outras aves, mas sua dieta inclui basicamente invertebrados, sementes, néctar e o conteúdo de ovos de outras aves.

A existência de múltiplas cicatrizes causadas por lampreias em peixes de porte razoável indica que, de modo geral, a ação desses organismos não causa a morte de suas presas.[2] Por outro lado, se a aderência e a sucção ocorrerem por períodos prolongados, lampreias podem levar suas presas à morte, devido à perda de sangue. Isso é mais comum em regiões onde lampreias foram acidentalmente introduzidas, como nos Grandes Lagos norte-americanos, e é aparentemente incomum nos ecossistemas em que elas ocorrem naturalmente.[16] De certa maneira, essas situações extremas são impressionantes e, em parte, é por isso que lampreias têm a má fama geralmente associada a organismos parasitas. Entretanto, existe grande discussão sobre a aplicação do termo “parasita” às lampreias e se sua estratégia alimentar pode ser, de fato, categorizada como parasitismo. No sentido mais preciso da palavra, lampreias não são parasitas. Suas larvas são filtradoras e, portanto, nenhuma lampreia depende de um “hospedeiro” durante parte substancial de seu ciclo de vida. Além disso, na maior parte do tempo, lampreias adultas não estão aderidas ou “parasitando” outros organismos, e aproximadamente metade das 40 espécies conhecidas simplesmente não se alimenta quando adultas.[20] Portanto, é provavelmente mais adequado entender lampreias como animais predadores com hábitos altamente especializados.

Cicatrizes circulares em golfinhos e baleias, com a forma parecida com as marcas deixadas em peixes predados por lampreias, sugerem que lampreias marinhas têm o hábito de se aderir a cetáceos. Entretanto, mesmo que essas marcas tivessem sido causadas por lampreias, especulava-se que elas não estariam necessariamente predando tais organismos; elas poderiam simplesmente estar “pegando carona” em nadadores mais eficientes, como fazem as rêmoras, por exemplo. Essas dúvidas foram esclarecidas apenas recentemente: de fato, lampreias estão entre os poucos animais capazes de predar grandes cetáceos. Essa conclusão foi obtida por meio de um estudo recente que confirmou haver sangue não coagulado em feridas “frescas” deixadas em baleias por lampreias.[14] O tegumento das baleias é espesso, e em certas regiões é pouco vascularizado, o que aumentava ainda mais as dúvidas sobre a capacidade de as lampreias se alimentarem de cetáceos. Entretanto, esse mesmo estudo revelou algo surpreendente: lampreias “forrageiam” ao longo do corpo das baleias em busca de regiões com maior adensamento de capilares. Isso foi concluído a partir da observação de cicatrizes sequenciais que se estendem por cerca de 1 m na pele de baleias-minke (*Balaenoptera acutorostrata*), que parecem ter sido produzidas por uma mesma lampreia em busca do lugar ideal para se alimentar.

Embora existam registros confirmados de lampreias aderidas a pessoas, principalmente em nadadores que utilizam os Grandes Lagos norte-americanos para prática e competição, relatos de que elas se alimentam de sangue e tecidos humanos não são confiáveis. Isso porque, nos casos confirmados de aderência em nadadores, as lampreias soltam-se com facilidade quando estão fora da água ou quando alguma força é empregada para removê-las, e nada além de uma marca produzida pela ação

mecânica da sucção é deixada na pele da suposta "vítima".[21]

Larvas de lampreias são morfologicamente diferentes das formas adultas, sendo denominadas amocetes. Amocetes sempre vivem em água doce, ao contrário dos adultos de algumas espécies, que podem ser marinhos. O tamanho máximo dos amocetes varia entre 10 e 15 cm, dependendo da espécie. Eles se enterram na areia do fundo dos rios, deixando apenas a cabeça para fora do substrato, e são estritamente filtradores. Amocetes são maravilhas da evolução, e o simples fato de existirem torna ainda mais evidente a conexão filogenética entre os vertebrados e grupos basais de Chordata, como os anfioxos (Cephalochordata) e os tunicados (Urochordata). Isso ocorre porque não apenas a aparência geral dos amocetes é incrivelmente similar à dos anfioxos mas, principalmente, porque tanto o hábito alimentar desses organismos quanto as estruturas envolvidas no processo de filtração são praticamente idênticos.

Amocetes alimentam-se de detritos orgânicos e de ampla variedade de microrganismos aquáticos, como algas unicelulares, protozoários e crustáceos microscópicos, como cladóceros e copépodes.[10] A água é bombeada ativamente pela ação de uma estrutura muscular especializada que fica na região anterior da faringe, denominada *velum* ou prega velar, e pela expansão e contração das bolsas branquiais.[2] Portanto, o mecanismo que propicia a entrada de água para o interior da faringe dos amocetes é diferente daquele dos anfioxos e tunicados, em que o fluxo é gerado pelos batimentos ciliares. Entretanto, como acontece nos anfioxos e tunicados, a faringe dos amocetes atua como uma rede que captura as partículas alimentares dispersas na água. De fato, a estrutura da faringe é extremamente parecida nesses três grupos. O endóstilo é localizado ao longo da linha média ventral da faringe, embora seja relativamente mais complexo em termos estruturais do que em Cephalochordata e Urochordata. Nos amocetes, o endóstilo é denominado glândula subfaríngea, e sua porção dorsal forma um sulco hipofaríngeo. Outra diferença entre os três grupos é que o muco responsável pela captura das partículas alimentares nos amocetes aparentemente não é produzido pelo endóstilo, mas por células caliciformes nas paredes mediais da faringe, principalmente nos arcos faríngeos. Esse muco é secretado constantemente e acumula-se na região central da luz da faringe, de onde forma um cordão alimentar que se dirige posteriormente para o esôfago em função dos batimentos ciliares. Partículas alimentares são capturadas durante todo o processo, ao passo que a água é expelida da faringe por meio das fendas branquiais que, assim como nos adultos, estão organizadas em sete pares. O endóstilo dos amocetes secreta enzimas digestivas e transforma-se na glândula tireoide durante a metamorfose das larvas em adultos.[16] Essa é uma forte evidência de que a tireoide, existente nos vertebrados, é homóloga ao endóstilo de grupos basais de Chordata.

■ Digestão

As diferenças entre os hábitos alimentares de amocetes e lampreias adultas refletem-se na morfologia e no funcionamento do trato digestório, embora em ambas as formas esse sistema seja relativamente simplificado. Amocetes e lampreias adultas, por exemplo, não têm um estômago claramente diferenciado. O trato digestório pode ser dividido em faringe, esôfago, intestino anterior e intestino posterior (Figura 3.3).

Nos amocetes, o epitélio do esôfago possui células mucosas e ciliadas, sendo, aparentemente, especializado na produção da corrente que mantém o fluxo das partículas alimentares da faringe para o restante do trato digestório. O epitélio do intestino anterior, por sua vez, tem células secretoras, ciliadas e colunares, sendo as últimas capazes de absorver nutrientes. O intestino posterior dos amocetes é totalmente revestido por epitélio colunar. Por esse motivo, presume-se que sua função principal seja absorver nutrientes.[22] O intestino abre-se em uma cloaca localizada na região ventral do terço posterior dos amocetes, próximo à base da nadadeira caudal.[10]

Grânulos de zimogênio – células especializadas que acumulam enzimas digestivas do pâncreas em Gnathostomata – são encontrados no intestino anterior dos amocetes. Nos gêneros *Geotria* e *Mordacia*, ambos restritos ao hemisfério sul, os grânulos de zimogênio estão agrupados em divertículos entre o esôfago e o intestino anterior. Esses divertículos no trato digestório dos amocetes sugerem que uma estrutura similar talvez tenha sido a precursora evolutiva do pâncreas de Gnathostomata. Além disso, a existência de divertículos em pelo menos algumas espécies de lampreias pode ser considerada evidência adicional de que o grupo é mais próximo evolutivamente de Gnathostomata, já que uma estrutura similar não é conhecida em nenhuma espécie de peixe-bruxa. Durante a metamorfose, os grânulos de zimogênio e as células ciliadas e mucosas do intestino anterior dos amocetes são substituídos por células transportadoras de íons. Portanto, a principal função dessa porção do trato digestório nos adultos é de armazenamento, e não de digestão.[10]

Como ocorre nos amocetes, a faringe e o esôfago das lampreias adultas têm células ciliadas. O intestino anterior dos adultos possui uma válvula espiral que surge durante a metamorfose, sendo considerada homóloga à válvula espiral de grupos basais de Gnathostomata. O arranjo específico dessa válvula, associado ao padrão de espiralamento durante a metamorfose, varia no grupo e é característico de espécies distintas.[11] Devido ao seu arranjo estrutural, a válvula espiral aumenta a capacidade de absorção dos nutrientes. O intestino posterior termina em uma cloaca, localizada na região ventral do terço posterior do animal.

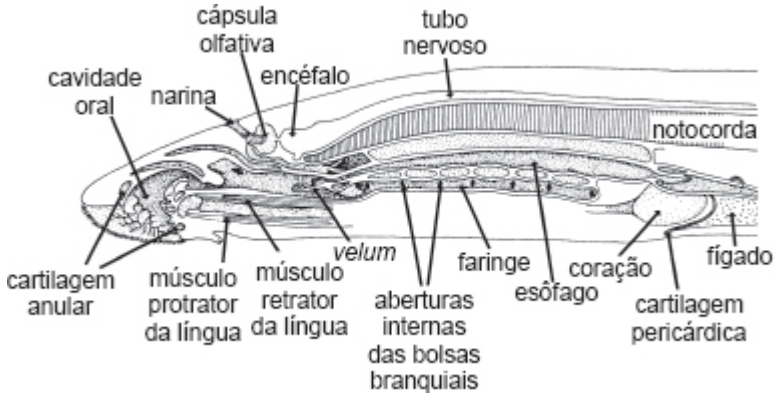


Figura 3.3 Corte sagital na região da cabeça e porção anterior do tronco de uma lampreia, mostrando a organização interna. (Adaptada de Jollie, 1962.)

Lampreias adultas são famosas pela quantidade de alimento que são capazes de ingerir. Algumas espécies podem consumir até aproximadamente 30% do seu peso por dia, quando alimentadas com suprimento constante em aquário. Especula-se que uma dieta rica em sangue seja energeticamente favorável, já que, em princípio, é de fácil assimilação pelo organismo. De fato, a taxa que mede a eficiência de conversão energética das lampreias é alta e pode chegar a 57%. Espécies de Teleostei, por exemplo, normalmente têm eficiência de conversão energética de cerca de 30%. Consequentemente, perdas energéticas nas fezes das lampreias são relativamente baixas.[10]

■ Trocas gasosas

As trocas gasosas das lampreias adultas e dos amocetes ocorrem por meio de filamentos branquiais associados às sete bolsas branquiais, que são alinhadas em série atrás dos olhos, na região da faringe, e funcionam como sacos musculares. Duas hemibrânquias, uma localizada na região anterior da estrutura e outra em sua região posterior, são encontradas em cada bolsa branquial.

A anatomia das larvas das lampreias indica que, na verdade, a hemibrânquia posterior de uma bolsa e a hemibrânquia anterior da bolsa subsequente formam uma unidade branquial, de maneira similar ao arranjo dos filamentos branquiais nos arcos faríngeos de Gnathostomata.[23] Nos amocetes, o *velum* é responsável por criar o fluxo de água em direção à faringe e, portanto, desempenha um papel na alimentação e na respiração desses organismos. Além disso, devido à sua posição e à ação muscular que é capaz de realizar, o *velum* impede o refluxo de água durante a fase expiratória da respiração. A entrada de água na faringe dos amocetes também é promovida por contrações e expansões ritmadas da própria faringe.[10]

O *velum* perde completamente a função de bombeamento da água nas lampreias adultas, sendo reduzido a uma válvula que impede a entrada de alimento no canal respiratório (Figura 3.3). O bombeamento de água para fins respiratórios nas lampreias adultas é efetuado exclusivamente pela ação muscular da faringe. A direção do fluxo da água é mediada por dois conjuntos de válvulas nas aberturas externas das bolsas branquiais, que faz com que a água penetre pela boca, atravesse a faringe e seja expelida pelas fendas faríngeas. O bombeamento da faringe nas lampreias adultas é ativo até mesmo quando estão nadando, apesar de a própria natação naturalmente provocar uma fraca corrente de água no sentido boca-fendas faríngeas.[10] O bombeamento de água pela ação muscular da faringe é particularmente útil quando as lampreias encontram-se aderidas a algum substrato ou ao tegumento de outros organismos. Nesses casos, a água passa a entrar e sair através das próprias fendas faríngeas, promovendo a ventilação dos filamentos branquiais em situações em que a boca encontra-se mecanicamente "fechada". Lampreias adultas também têm outra particularidade em seu trato digestivo/respiratório que faz com que esse sistema funcione de maneira mais adequada. Nesses animais, a faringe divide-se longitudinalmente em um "esôfago" dorsal e uma faringe ventral propriamente dita, que termina em fundo cego (Figura 3.3). Portanto, o sangue e os tecidos consumidos durante a alimentação percorrem um caminho totalmente independente daquele da água durante o processo.[9]

■ Circulação

O sistema circulatório das lampreias é considerado aberto devido à existência de seios que conectam os sistemas arteriais e venosos, principalmente na região das brânquias.[16] Entretanto, em termos gerais, o sistema circulatório é similar ao padrão básico de outros vertebrados.

A aorta ventral divide-se em uma série de arcos aórticos que atravessam a região da faringe no local onde as trocas gasosas são realizadas. Lampreias têm oito arcos aórticos; o primeiro é associado ao arco hioide, e os demais, aos arcos branquiais propriamente ditos. Dorsalmente, as artérias eferentes unem-se em uma aorta dorsal, que corre ao longo da região ventral à

notocorda.[10] Posteriormente, a aorta dorsal origina a artéria caudal, que se ramifica nas veias cardinais posteriores. Estas correm no sentido anterior do animal e transportam o sangue venoso da porção posterior do organismo até o coração.[10,24] As veias cardinais anteriores transportam o sangue venoso da região da cabeça ao coração.[24]

As lampreias dispõem de um sistema porta-hepático, responsável pela drenagem das vísceras dos vertebrados, mas não têm um sistema porta-renal, ao contrário de Gnathostomata.[10]

Comparativamente ao peso total do organismo, o coração das lampreias está entre os maiores dos vertebrados.[10] A cavidade pericárdica localiza-se em uma região imediatamente posterior ao último par de bolsas branquiais (Figura 3.3). O coração das lampreias, na verdade, está inserido em uma cápsula cartilaginosa semirrígida, e tem um átrio e um ventrículo alinhados em série no sentido posterior-anterior. Assim como nos gnatostomados, há uma inervação cardíaca que, por sua vez, não está presente nos peixes-bruxa.[16,23]

■ Excreção e osmorregulação

Os rins das lampreias são longos e delgados, localizados lateralmente ao longo de toda a região dorsal da cavidade peritoneal. O ducto arquinéfrico, que drena o rim, encontra-se ao longo de sua margem lateral livre.[25] Lampreias geralmente deparam-se com duas situações totalmente opostas em termos de balanço osmótico ao longo da vida. Os amocetes vivem em água doce, que é um ambiente de baixa salinidade. Os jovens e adultos não reprodutivos vivem em ambientes estuarinos ou marinhos, que são hipersalinos. Isso implica em mudança da regulação hiperosmótica para a hiposmótica, que novamente é revertida no momento em que as lampreias adultas sobem os rios para se reproduzir. A passagem do ambiente dulcícola para o marinho e vice-versa depende de uma série de mudanças fisiológicas que afetam principalmente as brânquias, o trato digestivo, e os rins. Para lidar com a osmorregulação em ambientes marinhos, as lampreias utilizam um mecanismo similar ao de espécies estuarinas e marinhas de Teleostei, que envolve, por exemplo, a ingestão e a absorção de água para repor os líquidos perdidos pelas superfícies do corpo. Parte dos íons divalentes encontrados na água do mar, como magnésio, cálcio e sulfato, não são absorvidos pelo trato digestivo, sendo provavelmente eliminados por essa via. A urina das lampreias é hiposmótica em relação ao sangue e também contém íons divalentes, o que indica que esses sais são ativamente secretados na urina pelos túbulos renais. Parte dos sais absorvidos durante a ingestão de água do mar também é liberada pelas brânquias.[10]

Os problemas básicos relacionados com o controle osmótico nas lampreias no ambiente dulcícola são opostos aos encontrados quando esses organismos estão no mar. Nessa situação, as lampreias têm de lidar com uma entrada quase contínua de água pelas superfícies do corpo, ao mesmo tempo que existe uma perda constante de sais para o ambiente por difusão. A perda de sais e íons para o ambiente é, em parte, contrabalanceada pela própria dieta das lampreias. Íons também são absorvidos ativamente pela superfície do corpo, principalmente no período reprodutivo, quando as lampreias não se alimentam. Nessa época, o trato digestivo se atrofia, e elas perdem gradualmente o hábito de beber água do mar. As brânquias adquirem a capacidade de absorver íons, e os rins passam a produzir quantidades copiosas de urina. O volume total produzido por uma lampreia no ambiente de água doce em um único dia pode chegar a 40% do seu peso total, mas a concentração de sais dissolvidos na urina das lampreias em água doce mantém-se baixa. Presume-se que essa é uma adaptação desses organismos para “economizar” sais durante o longo período em que permanecem sem se alimentar, na época da reprodução.[10]

■ Sistema nervoso e órgãos dos sentidos

Assim como em todos os vertebrados, o sistema nervoso central das lampreias é formado durante a neurulação, e as divisões básicas do encéfalo são similares às presentes em Gnathostomata. O rombencéfalo localiza-se dorsalmente à notocorda, seguido anteriormente pelo mesencéfalo e o prosencéfalo. O prosencéfalo e o mesencéfalo dos amocetes, entretanto, são reduzidos quando comparados ao de outros vertebrados no mesmo estágio de desenvolvimento. O rombencéfalo das lampreias, portanto, parece ser proporcionalmente grande, embora também seja relativamente pequeno se comparado ao de outros vertebrados. Existe uma região similar ao cerebelo na parte anterior do rombencéfalo, mas essa estrutura não tem uma série de características encontradas no cerebelo de Gnathostomata. Um órgão parietal, composto dorsalmente pela glândula pineal e ventralmente pelo órgão parapineal, localiza-se anterodorsalmente ao encéfalo. Ambas as estruturas são fotorreceptoras e, assim como ocorre com a glândula pineal de outros vertebrados, parecem estar associadas a funções endócrinas. O tubo nervoso das lampreias é caracteristicamente achatado dorsoventralmente.[11]

O ouvido interno desenvolve-se na altura do rombencéfalo e tem apenas dois canais semicirculares. Não existe evidência da existência do terceiro canal semicircular, horizontal, característico de Gnathostomata. A narina das lampreias é única e mediana, localizada em uma região acima e ligeiramente anterior aos olhos. O aparato olfatório e a glândula pituitária, ou hipófise, desenvolvem-se em conjunto. A hipófise divide-se em adeno-hipófise e neuro-hipófise. A adeno-hipófise desenvolve-se a partir de uma invaginação da ectoderme que forma a bolsa naso-hipofisária. Esta estende-se posteriormente durante a metamorfose,

formando o órgão olfatório, que não se conecta à cavidade oral, terminando em fundo cego. Os olhos das lampreias adultas são relativamente desenvolvidos. Os primórdios ópticos formam-se originalmente como projeções do prosencéfalo, que se associam posteriormente, no desenvolvimento, às vesículas que irão formar as lentes dos olhos. A musculatura extrínseca dos olhos é encontrada nas lampreias, assim como em Gnathostomata.[11]

O sistema da linha lateral é relativamente desenvolvido nas lampreias, de maneira similar ao de Gnathostomata. Esse sistema é composto basicamente por uma série de neuromastos alinhados longitudinalmente no corpo, formando a linha lateral propriamente dita, e por neuromastos dispersos na região dos olhos e nas narinas.[10] Além disso, as lampreias têm receptores elétricos ampulares distribuídos na cabeça e ao longo do tronco, os quais são sensíveis a campos elétricos fracos e de baixa frequência. Diversas similaridades em termos de funcionamento e organização, associadas à posição filogenética dos grupos em questão, indicam que os receptores elétricos das lampreias são homólogos às ampolas de Lorenzini encontradas em Chondrichthyes. Essa conclusão é interessante, pois indica que a eletrorrecepção talvez estivesse presente no ancestral dos vertebrados.[26]

■ Reprodução e desenvolvimento

Os amocetes são morfologicamente distintos dos jovens e adultos, vivendo exclusivamente em água doce (conforme mencionado anteriormente). Quando atingem um tamanho específico, que varia de acordo com a espécie, os amocetes param de crescer, mas continuam a se alimentar por filtração, acumulando grande quantidade de lipídios em preparação para a metamorfose que estende-se durante 4 ou 5 semanas. Depois disso, as lampreias normalmente migram para o ambiente marinho, onde passam a se alimentar utilizando o disco oral como ventosa. Aproximadamente metade das cerca de 40 espécies conhecidas de lampreias, entretanto, não se alimenta na fase adulta; consequentemente, essa fase é bastante curta nesses organismos. Lampreias que se alimentam quando adultas podem viver nesse estágio por até 2 anos. Adultos de lampreias que se alimentam são aqueles que alcançam os maiores tamanhos, enquanto lampreias que não se alimentam na fase adulta tendem a ser menores que seus amocetes.[1]

À medida que a fase reprodutiva se aproxima, os adultos das lampreias, independentemente de serem espécies que se alimentam nesse estágio ou não, reduzem seu comprimento total. Além disso, o trato digestivo atrofia e torna-se não funcional, e os dentes do disco oral tornam-se mais arredondados. Essas mudanças são acompanhadas por uma série de outras modificações morfológicas que preparam o animal para a subida nos rios e o acasalamento. A altura e o comprimento das nadadeiras dorsais aumentam, suas bases tornam-se mais robustas, o disco oral dos machos aumenta, o tronco das fêmeas torna-se mais comprido, e as papilas urogenitais desenvolvem-se em ambos os sexos. A nadadeira caudal dos machos curva-se ventralmente, ao passo que a das fêmeas curva-se dorsalmente.

O hábito de construir ninhos foi observado em diversas espécies. Os ninhos das lampreias são depressões baixas em rios de água corrente com substrato tipicamente formado por pedregulhos ou cascalho. Aparentemente, existe uma tendência de os machos iniciarem o processo de construção dos ninhos, que envolve a reorganização dos pedregulhos utilizando seu disco oral e movimentos do tronco e da cauda. A fêmea, possivelmente estimulada pelo macho que está construindo o ninho, adere-se a uma rocha de tamanho adequado na extremidade mais à montante do ninho, utilizando o disco oral. O macho, por sua vez, adere-se à região da cabeça da fêmea, também utilizando o disco oral, e enrola seu tronco ao redor do tronco da fêmea, de maneira que as papilas urogenitais de ambos passam a ficar próximas. A contração da musculatura do macho, que está enrolado na fêmea, auxilia na extrusão dos óvulos. Ambos vibram vigorosamente por alguns segundos, ao mesmo tempo em que os gametas são liberados na água, de modo que parte dos óvulos fecundados acaba recoberta pelo substrato. As lampreias morrem após a fase reprodutiva, com poucas exceções documentadas.[1]

Sistemática e filogenia

As cerca de 40 espécies conhecida de lampreias são agrupadas em três famílias, de relações incertas. Petromyzontidae é a mais diversa delas, com 8 gêneros e 36 espécies que habitam o hemisfério norte. As espécies de Geotriidae e Mordaciidae, por outro lado, ocorrem exclusivamente na porção sul da América do Sul e Oceania. Uma única espécie, *Geotria australis*, é reconhecida em Geotriidae, enquanto um gênero (*Mordacia*) com 3 espécies são reconhecidos em Mordaciidae.[1,4]

Sugestão de aulas práticas

Lampreias são relativamente comuns no hemisfério norte. Por isso, a maioria dos guias de aulas práticas de cursos de

Ciências Biológicas e áreas afins de países dessa região oferece bons protocolos de dissecção de exemplares adultos.

Em contrapartida, essa atividade torna-se impraticável na maioria das instituições brasileiras, simplesmente porque lampreias não ocorrem no Brasil. Mesmo assim, exemplares podem ser adquiridos por meio de trocas com instituições estrangeiras, que comumente incluem diversos exemplares de lampreias em suas coleções. O contato de um estudante com um exemplar adulto e a possibilidade de vasculhar suas características externas pode ser marcante, mesmo que esse exemplar não seja dissecado.

O estudo comparado de amocetes e anfioxos, por meio do oferecimento de lâminas para a observação em microscópio com preparações íntegras e cortes em série, também pode ajudar a fixar vários conceitos relacionados com a origem e a evolução inicial dos cordados, em especial os vertebrados.

Sugestão de leitura

Bigelow, H. B.; Schroeder, W. C. Fishes of the Gulf of Maine. Fishery Bulletin U.S. 1952; 53:1-577.

Hardisty, M. W. Biology of cyclostomes. London: Chapman & Hall, 1979.

Helfman, G. S.; Collette, B. B.; Facey, D. E. *et al*. The diversity of fishes: biology, evolution and ecology. 2ª ed. Oxford: Wiley-Blackwell, 2009.

Janvier, P. Early vertebrates. Oxford monographs on geology and geophysics 33. New York: Oxford Science Publications, 2002.

Jollie, M. Chordate morphology. New York: Reinholt, 1962.

Renaud, C. B. Lampreys of the world, an annotated and illustrated catalogue of lamprey species known to date. FAO Species Catalogue for Fishery Purposes N° 5. Rome: FAO, 2011. Disponível em: <http://www.fao.org/docrep/015/i2335e/i2335e00.htm>.

Referências bibliográficas

1. Renaud, C. B. Lampreys of the world, an annotated and illustrated catalogue of lamprey species known to date. FAO Species Catalogue for Fishery Purposes N° 5. Rome, FAO, 2011.
2. Moyle, P. B.; Cech Jr., J. J. Fishes, an introduction to ichthyology. 4ª ed. Upper Saddle River: Prentice Hall, 2000.
3. Janvier, P.; Arsenault, M. The anatomy of *Euphanerops longaevus* Woodward, 1900, an anaspid-like jawless vertebrate from the Upper Devonian of Miguasha, Quebec, Canada. Geodiversitas. 2007; 29(1):143-216.
4. Nelson, J. S. Fishes of the world. 4ª ed. Hoboken: John Wiley & Sons, Inc., 2006.
5. Baatrup, E.; Doving, K. B. Physiological studies on solitary receptors of the oral disc papillae in the adult brook lamprey, *Lampetra planeri* (Bloch). Chemical Senses. 1985; 10(4):559-66.
6. Moy-Thomas, J. A.; Miles, R. S. Palaeozoic Fishes. 2ª ed. Philadelphia: W. B. Saunders Company, 1971.
7. Gess, R. W.; Coates, M. I.; Rubidge, B. S. A lamprey from the Devonian of South Africa. Nature. 2006; 443:981-4.
8. Janvier, P.; Arsenault, M. Calcification of early vertebrate cartilage. Nature. 2002; 417:609.
9. Liem, K. F.; Bemis, W. E.; Walker Jr., W. F. *et al*. Functional anatomy of the vertebrates, an evolutionary perspective. 3ª ed. Orlando: Harcourt College Publishers, 2001.
10. Hardisty, M. W. Biology of the cyclostomes. London: Chapman & Hall, 1979.
11. Richardson, M. K.; Admiraal, J.; Wright, G. M. Developmental anatomy of lampreys. Biological Reviews. 2010; 85:1-33.
12. Flescher, D.; Martini, F. H. Lampreys: Order Petromyzontiformes. In: Collette, B.B.; Klein-MacPhee, G. (eds.). Bigelow and Schroeder's fishes of the Gulf of Maine. 3ª ed. Washington and London: Smithsonian Institution Press, 2002. pp. 16-9.
13. Dawson, J. The breathing and feeding mechanism of the lampreys, part II. Biological Bulletin. 1905; 9(2):91-111.
14. Nichols, O. C.; Tscherter, U. T. Feeding of sea lampreys *Petromyzon marinus* on minke whales *Balaenoptera acutorostrata* in the St Lawrence Estuary, Canada. Journal of Fish Biology. 2011; 78:338-43.
15. Tytell, E. D.; Hsu, C. Y.; Williams, T. L. *et al*. Interactions between internal forces, body stiffness, and fluid environment in a neuromechanical model of lamprey swimming. Proceedings of the National Academy of Sciences. 2010; 107(46):19832-7.
16. Helfman, G. S.; Collette, B. B.; Facey, E. *et al*. The diversity of fishes: Biology, evolution and ecology. 2ª ed. UK: Wiley-Blackwell, 2009.
17. James, A. Ecology of the New Zealand lamprey (*Geotria australis*), a literature review. New Zealand: Department of Conservation, Wanganui Conservancy, Wanganui, 2008.
18. Robinson, T. C.; Bayer, J. M. Upstream migration of Pacific lampreys in the John Day River, Oregon: behavior, timing, and *habitat* use. Northwest Science. 2005; 79:106-19.
19. Renaud, C. B. Conservation status of Northern hemisphere lampreys (Petromyzontidae). Journal of Applied Ichthyology. 1997;

13:143-8.
20. Potter, I. C.; Gill, H. S. Adaptive radiation of lampreys. Journal of Great Lakes Research. 2003; 29(1):95-112.
21. Creaser, C. W. Non-feeding attachment of the sea lamprey (*Petromyzon marinus*). The Anatomical Record. 1950; 108(3):91-2.
22. Hansen, S. J.; Youson, J. H. Morphology of the epithelium in the alimentary tract of the larval lamprey, *Petromyzon marinus* L. Journal of Morphology. 1978; 155(2):193-217.
23. Janvier, P. Early vertebrates. Oxford monographs on geology and geophysics 33. New York: Oxford Science Publications, 2002.
24. Hõfling, E.; Oliveira, A. M. S.; Rodrigues, M. T. *et al*. Chordata, manual para um curso prático. São Paulo: EDUSP, 1995.
25. De Iuliis, G.; Pulerà, D. The dissection of vertebrates, a laboratory manual. Burlington: Elsevier, 2007.
26. Bodznick, D.; Preston, G. G. Physiological characterization of electroreceptors in the lampreys *Ichthyomyzon unicuspis* and *Petromyzon marinus*. Journal of Comparative Physiology. 1983; 152:209-17.

Capítulo 4

Chondrichthyes | Diversidade Ameaçada

Ricardo de Souza Rosa, Guilherme Moro e Mateus Costa Soares

- Introdução
- Morfologia externa
- Morfologia interna e funcionamento geral
- Evolução, sistemática e filogenia
- Classificação atualizada
- Diversidade da condrofauna brasileira
- Biologia da conservação
- Considerações finais
- Sugestão de aulas práticas
- Agradecimentos
- Sugestão de leitura
- Referências bibliográficas

Introdução

Os Chondrichthyes são o grupo zoológico composto por tubarões, raias e quimeras recentes (Figura 4.1), além de uma diversidade de espécies extintas que viveram em diferentes períodos desde o Paleozoico, há cerca de 400 milhões de anos. A definição filogenética do grupo está embasada na calcificação prismática nas cartilagens do endoesqueleto e em órgãos intromitentes associados às nadadeiras pélvicas dos machos (clásperes ou mixopterígios).[1]

A diversidade atual do grupo é de aproximadamente 1.100 a 1.200 espécies;[2,3] no entanto, novas espécies têm sido descobertas a cada ano, e estima-se que outras 1.200 ainda aguardem descrição.[3] Segundo dados da literatura,[4] a quantidade de espécies brasileiras conhecidas no início do século 21 era de 155 (139 marinhas e 16 dulcícolas).[4] Esse número foi recentemente corrigido para 169 por especialistas que participaram do processo de avaliação do estado de conservação das espécies brasileiras.[5]

As populações de Chondrichthyes são relativamente restritas quando comparadas às dos peixes teleósteos, em função da baixa fecundidade e da maturação sexual tardia.[6] No entanto, algumas espécies formam grandes cardumes ou agregações durante partes do seu ciclo biológico.

A maior parte das espécies recentes de Chondrichthyes é marinha; entretanto, algumas estabeleceram populações em água doce, enquanto uma única família, a de raias Potamotrygonidae, é exclusivamente dulcícola.[7] O registro fóssil também aponta para a ocorrência de diversas espécies em ambiente dulcícola.[8] No ambiente marinho, a distribuição dos Chondrichthyes estende-se por uma ampla faixa latitudinal, das regiões intertropicais às polares, assim como em um amplo gradiente vertical, desde águas rasas litorâneas até grandes profundidades. Alguns grupos, como as quimeras, são predominantemente de águas profundas.

As estratégias de vida relacionadas com alimentação, reprodução, locomoção e uso do hábitat são muito variáveis no grupo. Dentre os tubarões, há desde predadores de topo até espécies filtradoras de plâncton, enquanto, entre as raias e quimeras, predominam os predadores de níveis intermediários. A diversidade de estratégias reprodutivas é comparável a dos mamíferos, incluindo a oviparidade e a viviparidade. Quanto à locomoção, são encontradas desde as espécies sedentárias de hábitos bentônicos até os grandes nadadores pelágicos, alguns com capacidade de grandes deslocamentos verticais na coluna d'água. O uso do hábitat normalmente varia dentro da mesma espécie, com segregações ontogenéticas ou sexuais que contribuem para reduzir a competição intraespecífica e a predação de jovens pelos adultos.

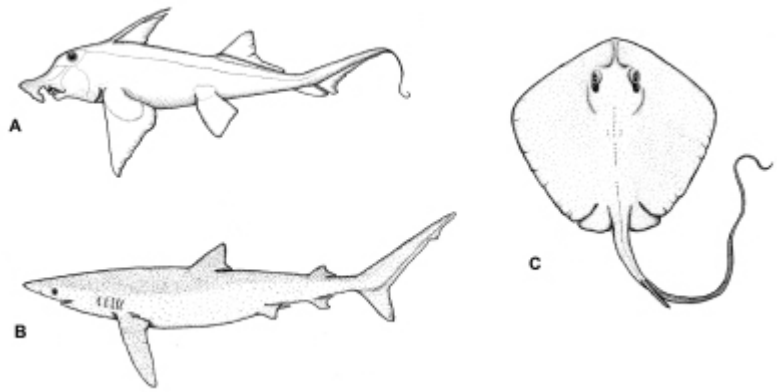


Figura 4.1 Representantes dos três morfótipos viventes de Chondrichthyes: quimera, *Callorhinchus callorynchus* (**A);** tubarão, *Prionace glauca* (**B);** raia, *Dasyatis say* (**C**). (Ilustrações de Washington L. S. Vieira.)

Morfologia externa

A princípio, os Chondrichthyes aparentam ser um grupo conservador do ponto de vista morfológico. Assim eles foram tratados na literatura zoológica mais antiga, apresentados, muitas vezes, como modelo de vertebrado primitivo. No entanto, o sucesso evolutivo do **grupo** está essencialmente calcado na relativa plasticidade de um plano morfológico básico, o que possibilitou a adaptação a diferentes ambientes aquáticos e sua radiação.

■ Formato geral do corpo e das nadadeiras

Os tubarões pelágicos geralmente apresentam corpo fusiforme (cilíndrico e afilado nas extremidades anterior e posterior),

enquanto os tubarões bentônicos têm corpo anteriormente achatado. As raias representam o extremo adaptativo ao hábito bentônico, com achatamento dorsoventral que possibilita muitas espécies enterrarem-se no substrato, embora algumas tenham retomado o hábito pelágico. Nas quimeras, destaca-se a cabeça volumosa, enquanto o tronco e a cauda afilam-se gradualmente em direção posterior.

Um conjunto completo de nadadeiras é encontrado em muitos tubarões, representado por um par de nadadeiras peitorais, um par de nadadeiras pélvicas, duas nadadeiras dorsais, uma nadadeira anal e uma nadadeira caudal (Figura 4.2 A). Reduções na quantidade de nadadeiras ocorrem na linhagem dos Squalea (ver Seção *Sistemática e filogenia*, neste capítulo), onde todos os tubarões e as raias perdem a nadadeira anal, alguns tubarões perdem a segunda nadadeira dorsal (Hexanchiformes), e a maioria das raias perde também as nadadeiras dorsais e caudal. Nas raias, as nadadeiras peitorais destacam-se pelo tamanho relativamente grande, e suas extremidades anteriores geralmente fundem-se aos lados da cabeça (Figura 4.2 B). Nas quimeras, as nadadeiras peitorais também se apresentam proporcionalmente bem desenvolvidas e com a base robusta, porém não fundidas à cabeça, enquanto as demais nadadeiras mostram-se pouco desenvolvidas (Figura 4.2 C).

A primeira nadadeira dorsal é bem desenvolvida em tubarões, especialmente nos grandes nadadores pelágicos, como diversas espécies das ordens Lamniformes e Carcharhiniformes, pois atua como estabilizador vertical para o nado. A segunda nadadeira dorsal, quando existe, é amplamente variável em tamanho, podendo ser reduzida nos tubarões Lamniformes, ou muito desenvolvida em alguns Orectolobiformes e Carcharhiniformes (p. ex., tubarão-limão, *Negaprion*). Na maioria dos tubarões da linhagem dos Squalea e em alguns da linhagem dos Galea (ver Seção *Sistemática e filogenia*, neste capítulo), as nadadeiras dorsais são precedidas por espinhos pontiagudos. Nas quimeras, a nadadeira dorsal também é precedida por um espinho, enquanto na maioria das raias, as nadadeiras dorsais são reduzidas ou ausentes.

A nadadeira caudal dos tubarões é denominada **heterocerca** (Figura 4.2 A), pois os lobos apresentam-se diferenciados em tamanho, sendo o dorsal mais longo. A condição heterocerca revela-se internamente pela curvatura da coluna vertebral e seu prolongamento no lobo dorsal. Externamente, no entanto, os lobos dorsal e ventral podem ser mais ou menos diferenciados em tamanho, sendo praticamente simétricos nos grandes nadadores pelágicos como os Lamniformes, nos quais a nadadeira caudal tem forma de meialua (lunada). Nos cações-anjo (Squatiniformes), o lobo ventral é normalmente mais longo que o dorsal, tornando a nadadeira caudal levemente hipocerca.[9]

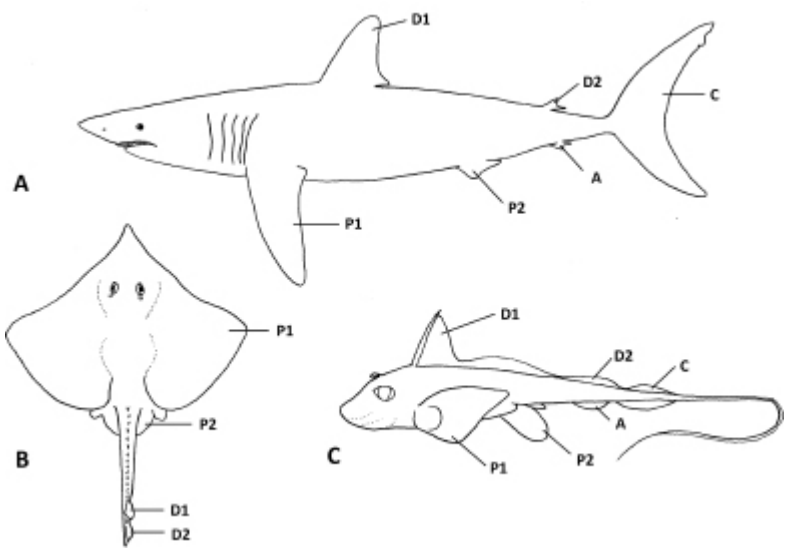


Figura 4.2 Representação do conjunto de nadadeiras nos tubarões (**A**), nas raias (**B**) e nas quimeras (**C**). A = nadadeira anal; D1 = primeira nadadeira dorsal; D2 = segunda nadadeira dorsal; P1 = nadadeira peitoral; P2 = nadadeira pélvica; C = nadadeira caudal. (Ilustrações de Washington L. S. Vieira.)

A nadadeira caudal das raias nunca é tão desenvolvida como a dos tubarões e, em muitas espécies que têm a cauda filamentosa, pode estar totalmente ausente. Nas quimeras, a cauda pontiaguda representa a confluência das nadadeiras dorsal e anal. Nos elasmobrânquios, a nadadeira anal, quando existente (p. ex., tubarões Galea), nunca é muito desenvolvida ou longa como nas quimeras.

As nadadeiras peitorais, dado seu papel locomotor, são as nadadeiras pares mais desenvolvidas e, nos tubarões, ficam estendidas lateralmente em um plano horizontal, atuando como hidrofólios. Na maioria das raias, elas representam o principal elemento propulsor, e seu grande desenvolvimento muitas vezes determina a forma discoide ou triangular desses animais. Nas quimeras, o batimento e a ondulação das peitorais atuam na locomoção, mostrando grande desenvolvimento e flexibilidade. As nadadeiras pélvicas situam-se junto à abertura anal e geralmente têm formato triangular. Nos machos, elas apresentam os órgãos

copuladores denominados **clásperes** ou **mixopterígios** em sua margem interna (Figura 4.3).

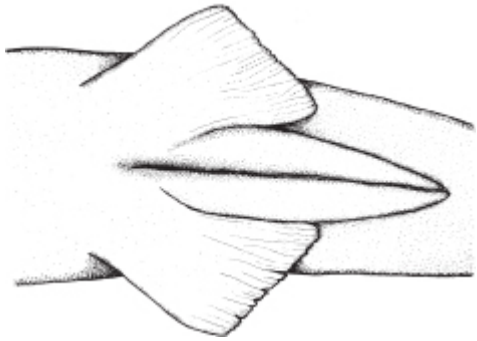


Figura 4.3 Nadadeiras pélvicas de um tubarão (*Carcharhinus porosus*) em vista ventral, apresentando os clásperes ou mixopterígios em sua margem interna. (Ilustração de Washington L. S. Vieira.)

■ Cabeça

Na cabeça, que tem formatos variados conforme os grupos taxonômicos e os hábitos, ficam os órgãos sensoriais cefálicos, incluindo os olhos, em posição lateral ou dorsal; as narinas ventrais; os órgãos do sistema eletrorreceptor e do sistema da linha lateral (os dois últimos também em outras partes do corpo); e os barbilhões sensoriais, somente em algumas espécies (Figura 4.4).

Na porção dorsal da cabeça das raias, posteriormente aos olhos, abrem-se os espiráculos, encontrados em diversas espécies de tubarões, e reduzidos ou ausentes em outras. As quimeras não apresentam tais aberturas. A boca, na maioria dos Chondrichthyes, geralmente está situada na porção ventral da cabeça; entretanto, em espécies filtradoras como o tubarão-baleia (*Rhincodon typus*) e as raias-jamanta (família Mobulidae), e em espécies predadoras de emboscada como os cações-anjo (família Squatinidae), pode estar em posição anterior (denominada **terminal**).

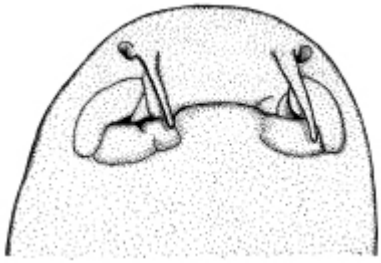


Figura 4.4 Vista ventral da cabeça de um tubarão-lixa (*Ginglymostoma cirratum*), mostrando os barbilhões sensoriais. (Ilustração de Washington L. S. Vieira.)

■ Aberturas branquiais

A cavidade branquial comunica-se com o meio externo por meio de aberturas branquiais múltiplas nos tubarões e nas raias, cujo número varia de cinco a sete pares, ou por meio de um único par de aberturas recobertas por um "opérculo" membranoso nas quimeras. A posição dessas aberturas é ventral nas raias e lateral nos tubarões e nas quimeras.

■ Revestimento do corpo

O corpo dos tubarões e das raias é revestido por estruturas microscópicas dispostas na superfície da pele, denominadas **dentículos dermoepidérmicos** ou **escamas placoides** (Figura 4.5). As quimeras recentes não apresentam tal revestimento, tendo a pele nua. A forma dos dentículos é amplamente variável, já que sua função pode ser hidrodinâmica nas espécies pelágicas, ou de defesa nas bentônicas. Os dentículos das espécies pelágicas mostram-se justapostos e apresentam quilhas ou carenas, enquanto os das bentônicas geralmente são mais esparsos e com projeções espinhosas.

Diversas estruturas macroscópicas na superfície da pele, como espinhos caudais, ferrões serrilhados e tubérculos (Figura 4.6), são comumente encontradas em espécies de raias e podem ser consideradas derivadas dos dentículos dermoepidérmicos.



Figura 4.5 Dentículos dermoepidérmicos na pele de um tubarão. (Arquivo pessoal, fotomicrografia original por Patricia Charvet.)

■ Outras estruturas externas

Algumas características morfológicas externas são específicas de determinados grupos e apresentam importância sistemática. Entre elas, há o rostro serrilhado dos peixes-serra (família Pristidae) e dos tubarões-serra (família Pristiophoridae), os sulcos labiais em alguns tubarões da família Carcharhinidae, as quilhas caudais na família Lamnidae, e os espinhos alares na superfície dorsal do disco em algumas raias (família Rajidae).

Morfologia interna e funcionamento geral

■ Esqueleto

Os Chondrichthyes apresentam esqueleto essencialmente cartilaginoso, com ausência de tecidos ósseos, tal como ocorre nos peixes agnatos recentes (p. ex., Petromyzontia). No entanto, essa condição não deve ser considerada como primitiva, pois já existiam ossos em peixes agnatos paleozoicos e em peixes mandibulados que antecederam os Chondrichthyes. Em função disso, a ausência de ossos no grupo tende a ser interpretada como condição secundária, possivelmente associada à economia de peso necessária para a conquista do hábitat pelágico. Além disso, o tipo de calcificação prismática das cartilagens é encontrado exclusivamente nos Chondrichthyes.

O endoesqueleto dos Chondrichthyes é simplificado na sua organização quando comparado ao dos peixes ósseos, particularmente com relação à quantidade de elementos. Caracteres esqueléticos têm sido amplamente usados em estudos de sistemática e paleontologia dos Chondrichthyes, sendo de grande importância para o estabelecimento de relações filogenéticas. Para esse fim, técnicas modernas de reconstrução e ilustração de peças esqueléticas em 3D proporcionam ferramentas interessantes.

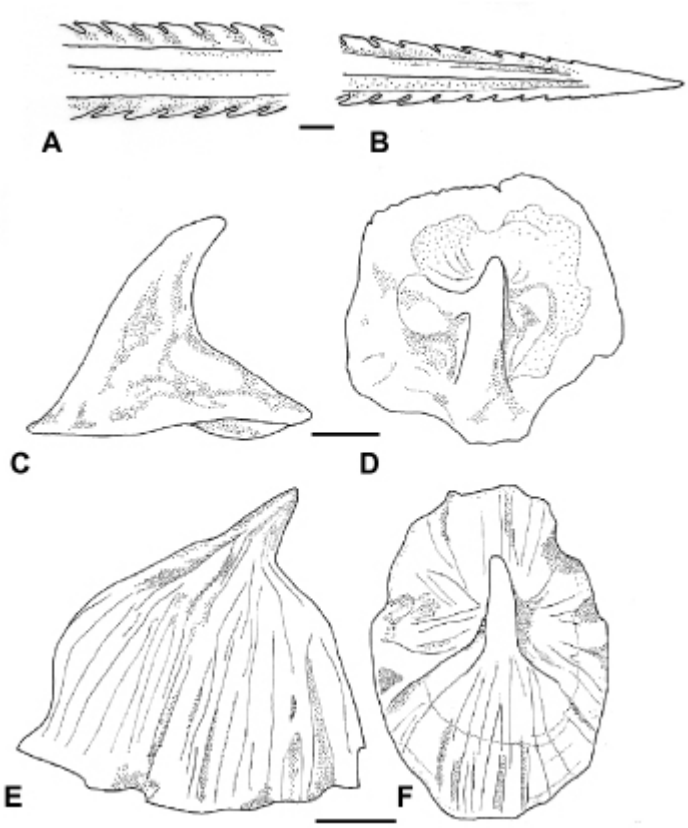


Figura 4.6 Estruturas derivadas de dentículos dermoepidérmicos presentes na cauda de raias de água doce (*Potamotrygon* spp.): porção basal (**A**) e distal (**B**) do ferrão serrilhado, espinho caudal em vistas lateral esquerda (**C**) e apical (**D**) e tubérculo em vistas lateral esquerda (**E**) e apical (**F**). Barras de escala = 1 mm (**A** a **D**) e 5 mm (**E** e **F**). (Ilustrações de Ricardo S. Rosa.)

Os componentes do esqueleto nos vertebrados são geralmente divididos em dois conjuntos: o esqueleto axial, que inclui crânio, maxilas, esqueleto branquial e coluna vertebral, e o esqueleto apendicular, que compreende os suportes das nadadeiras ímpares e pares, e as cinturas peitoral e pélvica.

Crânio

O crânio dos Chondrichthyes é constituído de uma cápsula cartilaginosa dorsal que protege o encéfalo e os principais órgãos sensoriais da cabeça, denominada **neurocrânio**, além de uma porção ventral que inclui os arcos branquiais e seus derivados, denominada **esplancnocrânio**. Devido à sua constituição cartilaginosa, o neurocrânio é denominado **condroneurocrânio** (Figura 4.7) e tem o formato de uma cápsula incompleta, aberta na superfície dorsal por uma ou duas fontanelas cranianas.

Na região anterior, denominada **nasoetmoide** (também chamada de nasal ou etmoide), o neurocrânio inclui as cápsulas nasais expandidas lateralmente, que protegem os órgãos olfatórios, e frequentemente apresenta uma projeção denominada **rostro**. Em direção posterior, estão as regiões orbital e ótica, que alojam, respectivamente, os olhos e os órgãos auditivos. A região orbital é delimitada anteriormente pelos processos pré-orbitais e posteriormente pelos processos pós-orbitais; em vista dorsal, há uma concavidade na sua margem externa, onde se situa o olho.

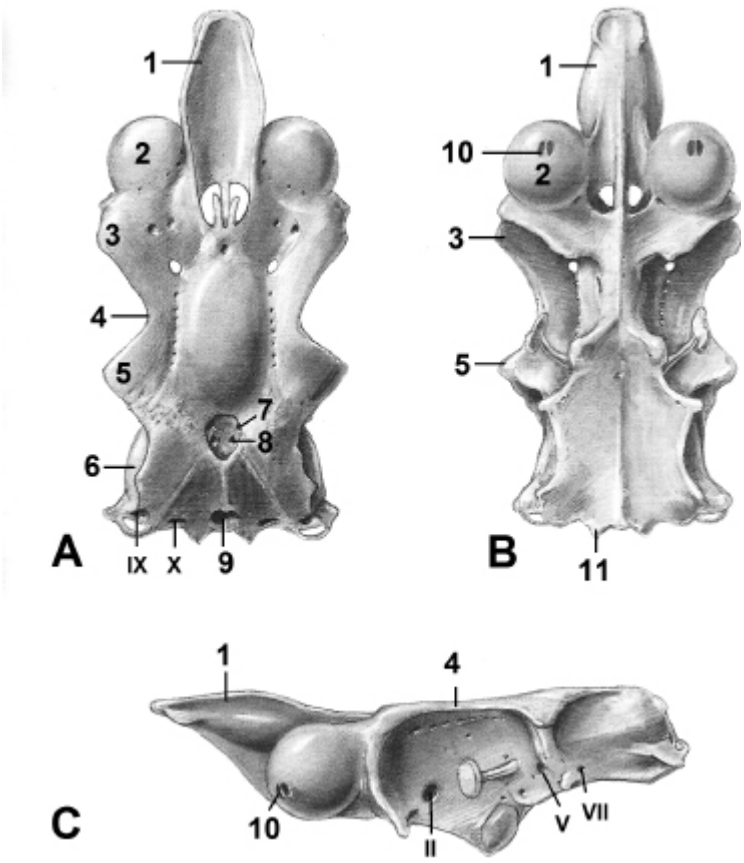


Figura 4.7 Condroneurocrânio do tubarão *Squalus acanthias*, em vistas dorsal (**A**), ventral (**B**) e lateral (**C**). 1 = rostro; 2 = cápsula nasal; 3 = processo pré-orbital; 4 = crista supraorbital; 5 = processo pós-orbital; 6 = cápsula ótica; 7 = forame endolinfático; 8 = forame perilinfático; 9 = forame magno; 10 = abertura nasal; 11 = ôndilo occipital. Os numerais romanos indicam os forames dos respectivos nervos cranianos. (Adaptada de Gilbert,[12] mediante autorização.)

A região ótica é relativamente larga e abriga o ouvido interno e os canais semicirculares. Na sua face dorsal há uma concavidade, a fossa endolinfática, onde se abrem os forames endolinfáticos e perilinfáticos que se comunicam com o ouvido interno. A região occipital é a mais posterior, na qual se dá a articulação com a coluna vertebral por meio de dois côndilos occipitais, oriundos de uma vértebra incorporada ao crânio, e onde se destaca a abertura do forame magno, por onde passa a medula espinal.

No esplancnocrânio (Figura 4.8), destacam-se anteriormente as maxilas, formadas por uma porção dorsal, a cartilagem do palatoquadrado, e uma ventral denominada **cartilagem de Meckel**. Cada uma é formada pelas metades direita e esquerda (hemimaxilas), geralmente fundidas entre si nas espécies recentes de Chondrichthyes. Na sua porção anterodorsal, a cartilagem do palatoquadrado apresenta um processo orbital ou etmoide, onde se prende o ligamento anterior que a une ao neurocrânio. Na parte posterodorsal ocorre o processo pós-orbital ou ótico, em que se prende um segundo ligamento de união ao crânio.

A maxila inferior é denominada cartilagem de Meckel, também formada por duas metades fundidas ou unidas na sínfise, articulando-se posteriormente com a maxila superior. Nos tubarões, pequenas cartilagens labiais situam-se externamente às maxilas e podem representar vestígios de arcos branquiais degenerados.

A articulação das maxilas com o neurocrânio, denominada **suspensão mandibular**, foi tradicionalmente classificada em três tipos distintos entre os Chondrichthyes:

- anfistílica: encontrada em tubarões paleozoicos e em algumas espécies recentes, como os Hexanchiformes. Nesse tipo, a cartilagem palatoquadrado é firmemente unida ao neurocrânio por meio de dois ligamentos (orbital e pós-orbital), além da sua articulação posterior com a cartilagem hiomandibular
- hiostílica: encontrada na maioria dos tubarões recentes e nas raias. Apenas o ligamento anterior é funcional; o processo e o ligamento pós-orbital são reduzidos, e a parte posterior do palatoquadrado, articulada ao neurocrânio por meio da cartilagem hiomandibular
- holostílica: encontrada exclusivamente nas quimeras. A cartilagem palatoquadrado funde-se dorsalmente ao neurocrânio, tornando a maxila superior imóvel.

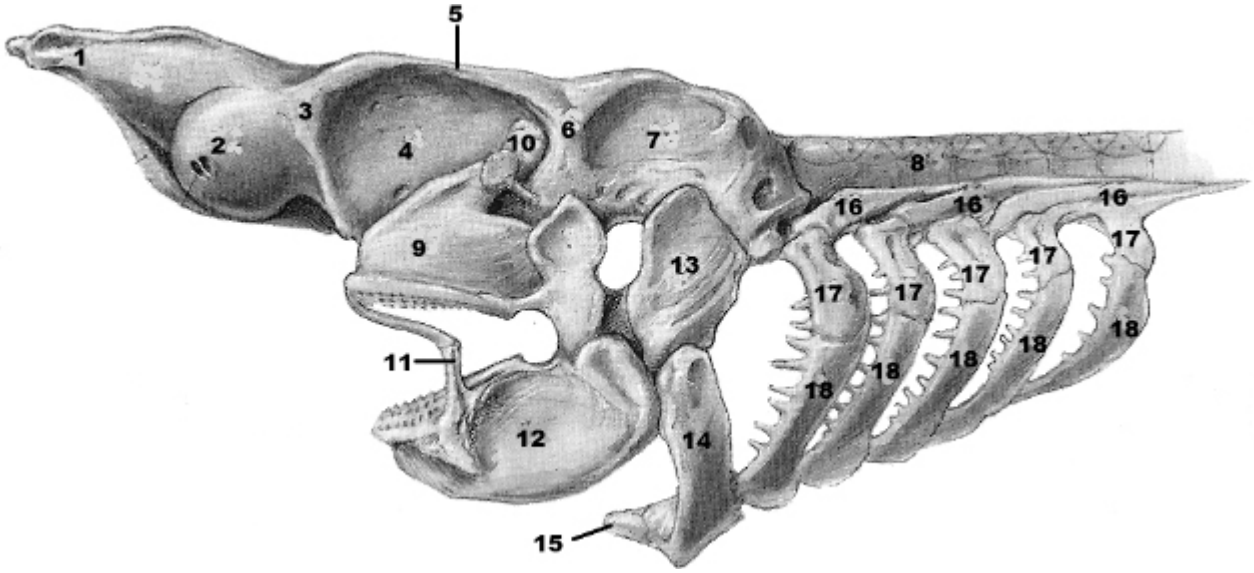


Figura 4.8 Esqueleto axial cefálico (condroneurocrânio, esplancnocrânio e coluna vertebral) do tubarão *Squalus acanthias* em vista lateral. 1 = rostro; 2 = cápsula nasal; 3 = processo pré-orbital; 4 = órbita; 5 = crista supraorbital; 6 = processo pós-orbital; 7 = cápsula ótica; 8 = coluna vertebral; 9 = cartilagem do palatoquadrado; 10 = processo orbital do palatoquadrado; 11 = cartilagem labial; 12 = cartilagem de Meckel; 13 = cartilagem hiomandibular; 14 = cerato-hial; 15 = basi-hial; 16 = faringobranquiais; 17 = epibranquiais; 18 = ceratobranquiais. (Adaptada de Gilbert,[12] mediante autorização.)

No entanto, segundo Compagno,[9] a distinção entre os dois primeiros tipos nem sempre é clara, pois depende do grau de desenvolvimento e elasticidade dos ligamentos. Um quarto tipo de suspensão mandibular denominado **autodiastílica**, no qual os dois ligamentos unem a cartilagem palatoquadrado ao neurocrânio, porém sem a participação da cartilagem hiomandibular, foi descrito em Chondrichthyes paleozoicos.[10]

Em direção posterior segue-se o arco hioide e os arcos branquiais, todos constituídos por elementos segmentares, com disposição dorsoventral. O arco hioide corresponde aos elementos de sustentação de uma abertura branquial modificada que forma o espiráculo. Em diversas espécies recentes este arco ainda apresenta vestígios de brânquias. Seu elemento mais dorsal, denominado **hiomandibular**, participa do suspensório mandibular nos tubarões e nas raias recentes, tanto na suspensão hiostílica como na anfistílica. Sua ligação com o neurocrânio é feita por meio de um ligamento que se insere na face lateral da cápsula ótica.

Os arcos branquiais constituem-se de cinco elementos dispostos dorsoventralmente: faringobranquial, epibranquial, ceratobranquial, hipobranquial e basibranquial (Figura 4.9). Em diversas espécies, alguns desses elementos podem estar ausentes ou fundidos.

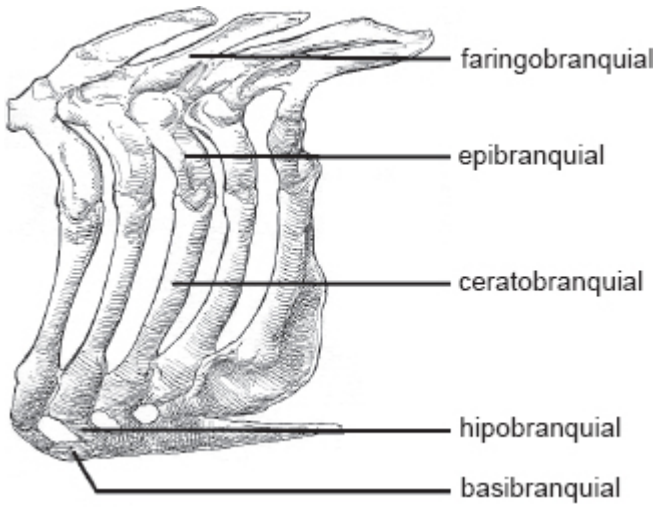


Figura 4.9 Arcos branquiais do tubarão *Squalus acanthias* em vista lateral. (Adaptada de Gilbert,[12] mediante autorização.)

Coluna vertebral

Como nos demais vertebrados, a coluna dos Chondrichthyes é constituída de elementos segmentares denominados **vértebras**

(Figura 4.10). Cada vértebra tem um cilindro cartilaginoso com concavidades anterior e posterior (centro vertebral), que se forma ao redor da notocorda, além de placas dorsais (neurais e intercalares) e ventrais (hemáticas). As placas dorsais delimitam um canal neural no seu interior, por onde passa a medula espinal; acima dele, formam-se espinhos neurais. As placas hemáticas formam, na região pré-caudal, expansões laterais denominadas **basapófises**, nas quais se articulam as costelas. Na região caudal, as placas hemáticas delimitam o canal hemático, por onde passa a artéria caudal (Figura 4.11).

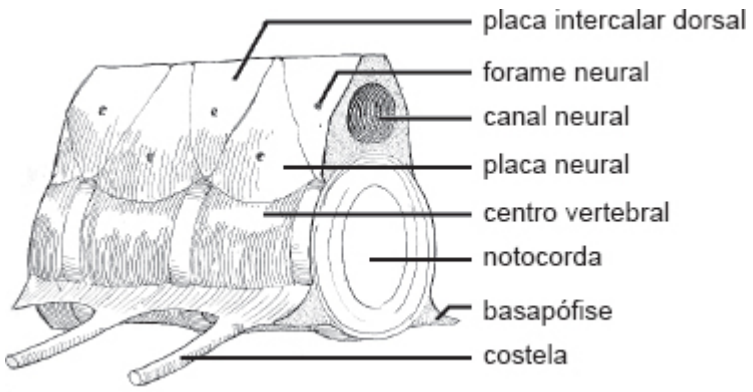


Figura 4.10 Vértebras do tronco do tubarão *Squalus acanthias* em vista lateral oblíqua. (Adaptada de Gilbert,[12] mediante autorização.)

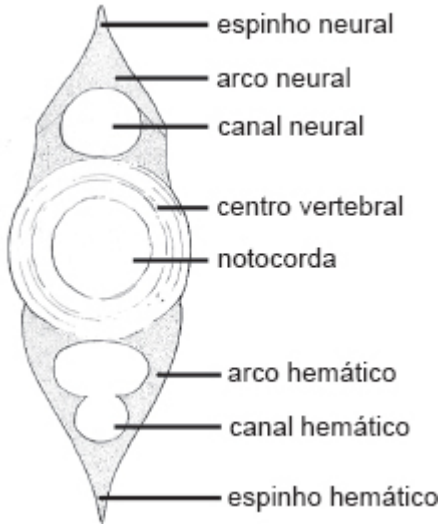


Figura 4.11 Vértebra caudal do tubarão *Squalus acanthias* em corte transversal. (Adaptada de Gilbert,[12] mediante autorização.)

Cinturas

As cinturas peitoral e pélvica (Figura 4.12) são essencialmente barras cartilaginosas transversais à coluna vertebral, que servem de suporte para as nadadeiras pares. São respectivamente denominadas **cartilagem escapulocoracoide** e **cartilagem puboisquiática**. A primeira mostra menor ou maior grau de articulação com a coluna vertebral, sendo firmemente unida a esta nas raias. A cintura pélvica não se articula com outros elementos do esqueleto, ficando imersa na musculatura abdominal.

Nadadeiras

Quanto à estrutura esquelética, as nadadeiras podem ser classificadas em plesódicas e aplesódicas (Figura 4.13). Nas plesódicas, os raios cartilaginosos (cartilagens radiais) se aproximam da margem distal da nadadeira. Nas aplesódicas, os raios cartilaginosos chegam até aproximadamente metade do comprimento da nadadeira, ficando a porção distal suportada por elementos córneos (ceratotríquios), formados por elastoidina. Esse segundo tipo, encontrado na maioria dos tubarões recentes, infelizmente é o que causa sua grande demanda pela culinária oriental, para a preparação da sopa de barbatana.

As nadadeiras pares têm o seu esqueleto constituído de cartilagens coletivamente denominadas **pterigióforos:** cartilagens basais, que se articulam às respectivas cinturas, e cartilagens radiais, na forma de raios que partem das cartilagens basais. Na nadadeira peitoral (Figura 4.12 A), há três cartilagens basais, denominadas sequencialmente no sentido anteroposterior de propterígio, mesopterígio e metapterígio. Na nadadeira pélvica (Figura 4.12 B), há apenas duas cartilagens basais, o propterígio

e o metapterígio.

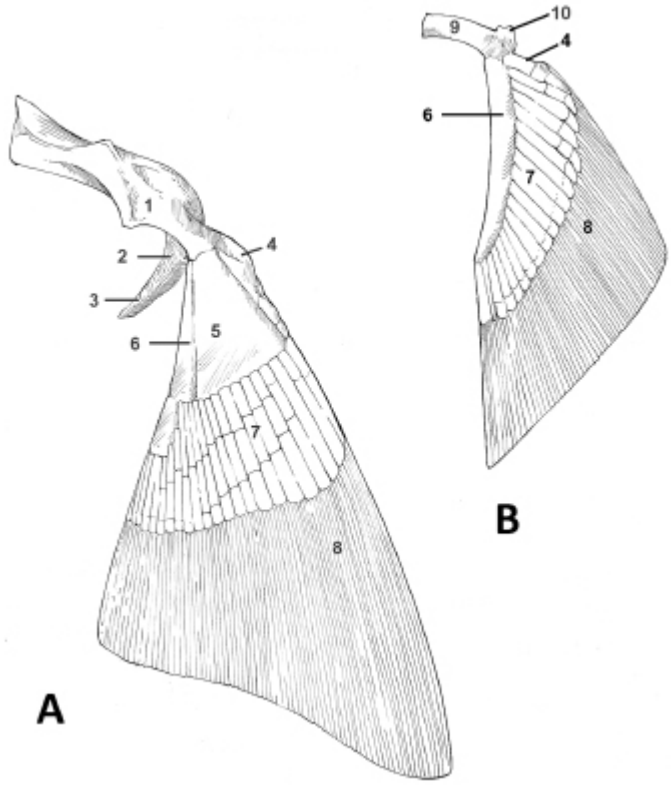


Figura 4.12 Cinturas e nadadeiras peitoral (**A**) e pélvica (**B**) do tubarão *Squalus acanthias* em vista ventral, lado esquerdo. 1 = barra coracoide; 2 = processo escapular; 3 = cartilagem supraescapular; 4 = propterígio; 5 = mesopterígio; 6 = metapterígio; 7 = cartilagens radiais; 8 = ceratotríquios; 9 = barra puboisquiática; 10 = processo ilíaco. (Adaptada de Gilbert,[12] mediante autorização.)

As nadadeiras dorsais e a anal, quando existentes, são também suportadas por cartilagens basais e radiais, podendo ou não apresentar ceratotríquios. Em alguns grupos, um espinho anterior faz parte da estrutura das nadadeiras dorsais.

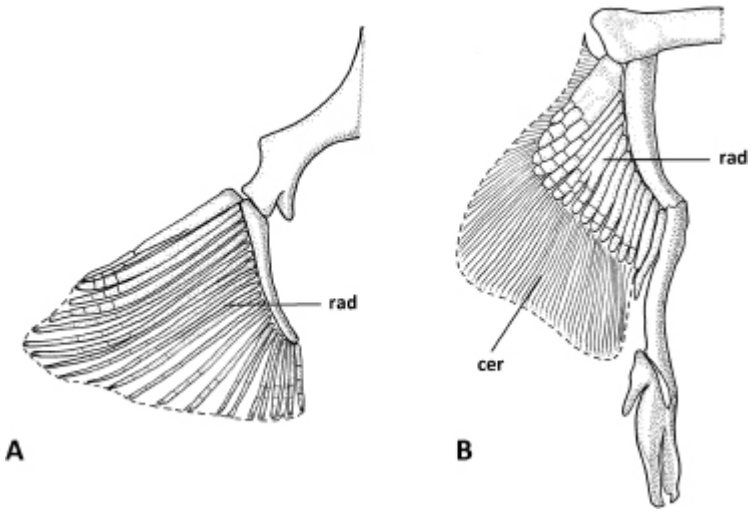


Figura 4.13 Nadadeira pélvica esquerda em vista dorsal mostrando a estrutura interna do tipo plesódica (**A**) na raia *Paratrygon aiereba* (fêmea) e aplesódica (**B**) no tubarão *Heterodontus francisi* (macho). cer = ceratotríquios; rad = cartilagens radiais; linha tracejada = margem posterior da nadadeira. (Ilustrações de Ricardo S. Rosa; figura **B** adaptada de Daniel.[11])

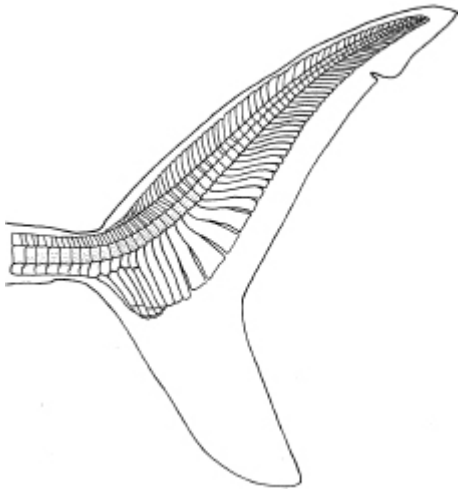


Figura 4.14 Estrutura esquelética da nadadeira caudal do tubarão *Isurus oxyrinchus*. (Adaptada de Garman, 1913.)

A nadadeira caudal (Figura 4.14) é, na verdade, uma extensão do esqueleto axial, mas, por conveniência didática, é tratada junto com as demais nadadeiras. Na região caudal, as vértebras mostram-se tipicamente duplicadas quanto à quantidade de segmentos (diplospondilia), uma condição possivelmente associada à necessidade de maior flexibilidade para a locomoção. As cartilagens radiais dorsais e ventrais da nadadeira caudal formam-se como prolongamentos dos espinhos neurais e hemáticos, respectivamente.

■ Musculatura

Musculatura corporal

Como nos peixes ósseos, a musculatura da parede do corpo nos Chondrichthyes é organizada em conjuntos segmentares de fibras musculares dispostas longitudinalmente, denominados **miômeros** (do grego, *mio* = "músculo"; e *meros* = "parte"). Os miômeros são separados por bainhas de tecido conjuntivo, os miosseptos. Superficialmente, cada miômero tem formato em zigue-zague e está associado a um nervo espinal.[11] As fibras musculares ligam um miossepto ao outro e, quando contraídas coordenadamente, proporcionam movimentação ondulatória, que inicia na região anterior do corpo e termina na região caudal, atuando na locomoção dos tubarões e das raias mais primitivas.

Uma fina camada de tecido conjuntivo segue longitudinalmente pelo corpo dos Chondrichthyes, dividindo a musculatura nas porções dorsal (epaxial) e ventral (hipaxial). A musculatura epaxial ocupa desde a região posterior do neurocrânio até a extremidade caudal; a musculatura hipaxial é dividida em lateral e ventral. As fibras que compõem a musculatura hipaxial lateral têm início na cintura peitoral e seguem até a região caudal. Já as fibras mais ventrais encontram-se restritas à região entre as cinturas peitoral e pélvica.

Anteriormente à cintura peitoral e dorsalmente aos músculos hioides ventrais, encontram-se os músculos hipobranquiais. Apesar de estarem associados aos arcos viscerais, esses músculos recebem os nervos espinais, e não os cranianos (como ocorre nos músculos dos arcos mandibular, hoide e branquiais). O músculo *coracoarcualis* tem origem na cartilagem escapulocoracoide e segue anteriormente. Os outros músculos hipobranquiais derivam do músculo *coracoarcualis* e, de acordo com a espécie, podem ou não ter fibras diretamente emergindo dele. O músculo *coracomandibularis* é o mais superficial dos hipobranquiais e está situado na região ventromedial, constituído por um ou dois conjuntos de fibras que ligam a cintura peitoral à cartilagem de Meckel. O músculo *coracohyoideus* apresenta dois antímeros situados dorsolateralmente ao músculo *coracomandibularis* e inseridos na cartilagem basi-hial. O músculo *coracohyomandibularis* apresenta sua inserção na cartilagem hiomandibular e, dependendo da espécie, pode ter um tendão na extremidade distal. Os músculos *coracobranchialis* estão inseridos na face ventral dos elementos hipobranquiais (p. ex., cartilagens basibranquial e hipobranquiais).

Dois músculos são responsáveis pela movimentação das nadadeiras peitorais:[12] o músculo *levator pectoralis*, situado dorsalmente, com origem no processo escapular e o *depressor pectoralis*, ventral e com origem na face ventral da cartilagem escapulocoracoide. Ambos têm as inserções nos elementos radiais e ceratotríquios da nadadeira peitoral. A nadadeira pélvica também apresenta um par de músculos, sendo um dorsal e outro ventral, com origem na cintura pélvica e inserção nos elementos radiais.

Musculatura ocular

Seis músculos são responsáveis pela movimentação dos olhos. Os músculos anteriores, com origem na metade anterior da câmara orbital, são chamados de músculo *obliquus superior* e músculo *obliquus inferior*. Os outros quatro (músculo *rectus internus*, músculo *rectus externus*, músculo *rectus superior* e músculo *rectus inferior*) têm origem na metade posterior da órbita. Todos os músculos oculares estão associados ao nervo oculomotor (nervo III), exceto o músculo *obliquus superior*, que recebe o nervo troclear (nervo IV), e o músculo *rectus externus*, que está associado ao nervo abducens (VI).

Musculatura mandibular

A musculatura mandibular (Figura 4.15) é caracterizada por estar associada ao nervo trigêmeo (nervo V) e, conforme descrita por Edgeworth,[13] está dividida em duas porções que podem apresentar derivações: músculo *constritor dorsalis* e complexo *adductor mandibulae*.

O músculo *constritor dorsalis* tem origem na cápsula ótica do neurocrânio, algumas vezes situado sob o processo pós-orbital, como em algumas raias. A função desse músculo é aproximar o arco mandibular do neurocrânio. A inserção dos feixes musculares ocorre na face dorsal do palatoquadrado. Este músculo pode se diferenciar entre os grupos de elasmobrânquios. Em algumas espécies, o músculo *constritor dorsalis* encontra-se dividido em músculo *levator palatoquadrati* (com inserção no palatoquadrado) e músculo *spiracularis* (feixe muscular estreito que contorna a área anterior do espiráculo e se insere na extremidade distal da cartilagem hiomandibular ou na articulação entre as cartilagens hiomandibular e mandibular). Em Carcharhiniformes, o músculo *constritor dorsalis* dá origem aos músculos pós-orbitais, músculo *levator palpebrae nictitantis* (responsável pela elevação da dobra cutânea ventral ao olho ou da membrana nictitante), músculo *depressor palpebrae superioris* e músculo *retrator palpebrae superioris* (ambos responsáveis pela movimentação da dobra cutânea dorsal ao olho).[14]

O complexo *adductor mandibulae* é responsável pelo fechamento das maxilas e pela retração do arco mandibular. O músculo mais anterior desse complexo é o músculo *levator labii superioris*, ausente apenas em *Trigonognathus* e *Squatina.*[15] Esse músculo tem origem na parede posterior da cápsula nasal em Galea e no processo ectoetmoide nos grupos basais de Squalea.[15-17] O músculo *levator labii superioris* segue posteriormente para se misturar às fibras do *adductor mandibulae* ou para se inserir na cartilagem de Meckel.

O *adductor mandibulae* é uma massa robusta de músculo que ocupa o palatoquadrado e a cartilagem de Meckel, promovendo o fechamento das maxilas. É possível definir porções dorsal e ventral desse músculo por meio de uma fina camada de tecido conjuntivo que causa a separação (p. ex., *Echinorhinus cookei*) ou, simplesmente, pela diferença de orientação das fibras musculares (p. ex., *Hexanchus griseus*). Em Squalomorphi (Squalea), é possível distinguir a existência do *adductor mandibulae superficialis*, exclusivo dessa superordem.[17] Entre as raias, há um feixe muscular pequeno e estreito chamado de *adductor mandibulae medialis*, que contorna a margem da abertura oral, ligando o palatoquadrado à cartilagem de Meckel.[15]

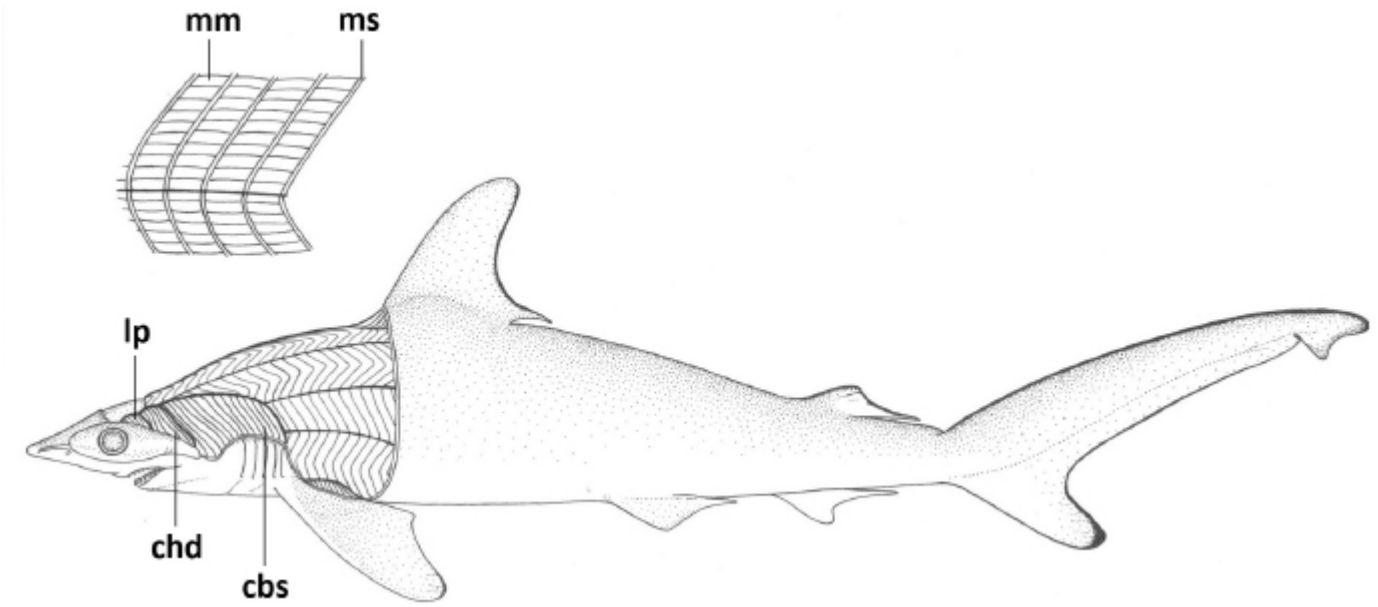


Figura 4.15 Vista lateral de um tubarão-martelo (*Sphyrna lewini*), ilustrando a musculatura do tronco e a disposição dos miômeros; cbs = *constrictor branchialis superficialis*, chd = *constrictor hyoideus dorsalis*, lp = *levator palatoquadrati*, mm = miômero; ms = miosepto. (Ilustração de Wilson Soares Jr.)

Em vista ventral está o músculo *intermandibularis*, que é composto por um feixe estreito e laminar de fibras musculares e liga as cartilagens de Meckel uma à outra.

Musculatura hioide

O segundo arco visceral, o arco hioide, apresenta os músculos músculo *constritor hyoideus dorsalis* e músculo *constritor hyoideus ventralis* (Figura 4.16). Ambos recebem o nervo facialis (nervo VII). O músculo *constritor hyoideus dorsalis* tem origem na região posterior do neurocrânio e também na margem lateral do músculo *epaxialis*. A inserção pode ocorrer na cartilagem hiomandibular, na cartilagem de Meckel ou em ambas, variação esta interpretada como sinapomórfica dos Squaliformes.[16]

Algumas espécies entre os Heterodontiformes, Orectolobiformes, *Oxynotus* e Batoidea), apresentam um músculo derivado do músculo *constritor hyoideus dorsalis* bem definido. O músculo *levator hyomandibulae* é o conjunto de fibras anteriores do músculo *constritor hyoideus dorsalis*, o qual se separa e se insere exclusivamente na cartilagem hiomandibular. Quando isso ocorre, as fibras mais posteriores do músculo *constritor hyoideus dorsalis* ficam exclusivamente ligadas às fibras da porção ventral do mesmo músculo, formando a parede anterior da câmara branquial. Entre as raias (exceto nas espécies Myliobatoidei),[18] nota-se um feixe muscular dorsal ao músculo *constritor hyoideus dorsalis*, o músculo *levator rostri*, que segue anteriormente e, por meio de um tendão, insere-se na região dorsal do rostro.

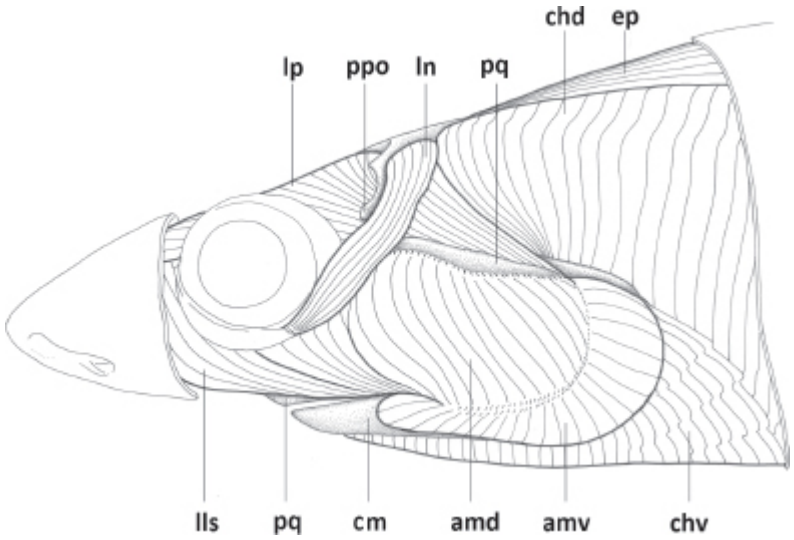


Figura 4.16 Vista lateral da cabeça de um tubarão (*Carcharhinus melanopterus*), ilustrando os músculos dos arcos mandibular e hioide e os músculos superficiais dos arcos branquiais. amd = *adductor mandibulae dorsalis;* amv = *adductor mandibulae ventralis;* chd = *constrictor hyoideus dorsalis;* chv = *constrictor hyoideus ventralis;* cm = cartilagem de Meckel; ep = *epaxialis;* lls = *levator labii superiores;* ln = *levatorpalpebrae nictitantis;* lp = *levatorpalatoquadrati;* ppo = processo pós-orbital; pq = palatoquadrado. (Ilustração de Wilson Soares Jr.)

O músculo *constritor hyoideus ventralis* ocupa a região ventral, entre as cartilagens mandibulares, apresenta fibras transversais inseridas nestas cartilagens, que seguem dorsalmente para a fusão com as fibras dorsais. Internamente, uma camada de fibras musculares emerge do músculo *constritor hyoideus ventralis*, o *interhyoideus*, a qual está inserida na cartilagem cerato-hial. Entre as raias, o músculo *constritor hyoideus ventralis* é bastante complexo, dividido em músculo *depressor rostri*, que movimenta a região do rostro; músculo *depressor mandibulae*, que movimenta a cartilagem de Meckel; e músculo *depressor hyomandibulae*, que movimenta a cartilagem hiomandibular para baixo.

Musculatura branquial

Os músculos relacionados com os arcos branquiais estão associados a três nervos diferentes. A musculatura das hemibrânquias (o primeiro arco branquial, derivado do arco hioide) recebe o nervo *facialis* (VII), enquanto o primeiro par de holobrânquias é inervado pelo nervo glossofaríngeo (IX), e as demais holobrânquias, pelo nervo vago (X).

O conjunto de músculos *constritors branchiales superficiales* cobre a câmara branquial, deixando espaço apenas para as aberturas branquiais. Esses músculos estão divididos em porções dorsal (com origem na margem lateral dos músculos *epaxialis* e músculo *cucullaris*) e ventral (originada em tecido conjuntivo na região ventral), as quais se encontram na região média da câmara branquial. Quando contraídos, eles diminuem o volume interno e expulsam a água.

■ Locomoção

A locomoção dos Chondrichthyes envolve aspectos relacionados com a estabilidade vertical na coluna d'água, com a

propulsão e com a realização de manobras. Corpos mais densos que a água circundante têm a tendência de afundar, e para animais pelágicos, a redução do peso específico representa uma economia energética na locomoção. Os Chondrichthyes conseguiram essa redução com a manutenção do esqueleto cartilaginoso e o grande desenvolvimento do fígado, rico em óleo menos denso que a água. Em alguns tubarões, o fígado chega a representar até 25% da massa corpórea. Apesar disso, diversas espécies pelágicas dependem de adaptações adicionais relacionadas com a função hidrodinâmica das nadadeiras para se manterem na coluna d'água.

A diversidade de estratégias locomotoras nos Chondrichthyes relaciona-se com a diversidade morfológica e ecológica encontrada no grupo. Possivelmente, uma estratégia basal adquirida diretamente de peixes ancestrais envolvia a vida junto ao fundo, com incursões limitadas ao meio pelágico. A assimetria externa da nadadeira caudal, encontrada na maioria dos tubarões recentes, pode ter relação com esse modo de vida ancestral. As espécies modernas de Chondrichthyes, particularmente os elasmobrânquios, apresentam ampla gradação entre estratégias locomotoras, desde a vida sedentária com locomoção junto ao fundo, até o hábito estritamente pelágico de alguns tubarões e raias.

A propulsão característica dos cordados aquáticos depende de ondulações laterais que se deslocam da região anterior do corpo em direção à cauda. Essas ondulações exercem uma força sobre a água adjacente (um meio denso e pouco compressível), deslocando-a para trás. A propulsão, portanto, é a reação dessa força que impulsiona o corpo para frente. Dentre os Chondrichthyes, geralmente os tubarões utilizam esse mecanismo (Figura 4.17 A), enquanto as quimeras e as raias (Figura 4.17 B), em maior ou menor grau, dependem do batimento ou da ondulação das nadadeiras peitorais.

O grau de ondulação lateral nos tubarões varia do mesmo modo que nos peixes ósseos. Há espécies em que todo o corpo e a cauda oscilam com mais de um comprimento de onda instantâneo em um nado denominado **anguiliforme**, como em *Clamydoselachus* (Hexanchiformes) e *Scyliorhinus* (Carcharhiniformes); há outras nas quais apenas a parte posterior do corpo e a cauda oscilam com mais de meio comprimento de onda, no nado subcarangiforme, como nos *Carcharhinus* (Carcharhiniformes); além daquelas em que apenas a cauda oscila, com menos de meio comprimento de onda, no nado denominado **carangiforme modificado** ou **tuniforme**, como nos *Isurus* (Lamniformes).

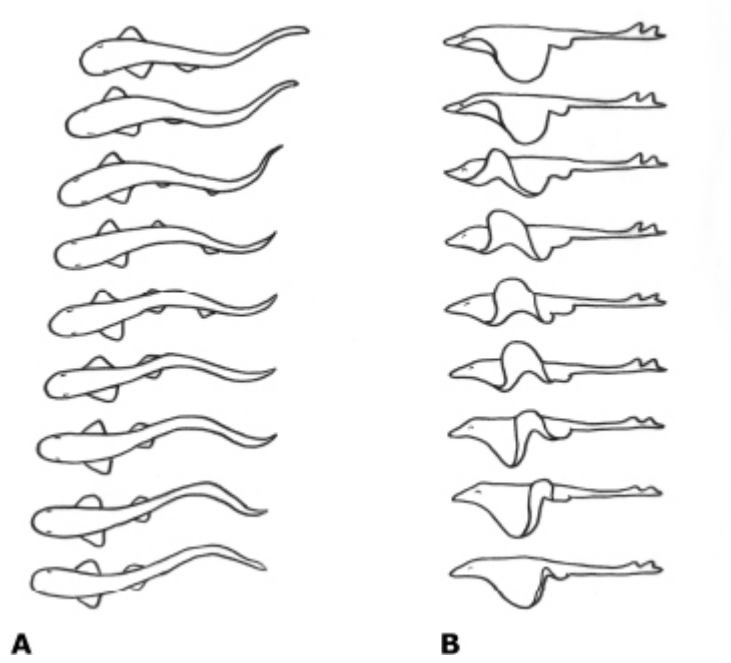


Figura 4.17 Mecanismo locomotor em tubarão (**A**), por meio de ondulações laterais do tronco e da cauda, e em raia (**B**), por meio de ondulações da nadadeira peitoral. (Adaptada de Daniel.[11])

Nos tubarões pelágicos, a elevação da parte posterior do corpo, provocada pela nadadeira caudal heterocerca, e a neutralização parcial dessa elevação, promovida pelas nadadeiras peitorais horizontalmente estendidas atuando como hidrofólios (Figura 4.18), funcionam como mecanismo adicional hidrodinâmico para a manutenção da posição na coluna d'água, associado aos processos de redução do peso específico. Embora esse modelo hidrodinâmico clássico da locomoção dos tubarões tenha sido muito debatido, uma comprovação empírica do mesmo advém da comparação entre tubarões pelágicos de mesmo porte dos gêneros *Carcharhinus* e *Sphyrna* (Carcharhiniformes). Os representantes deste último, conhecidos como tubarões-martelo, têm as nadadeiras peitorais comparativamente menores, pois contam com superfícies adicionais de sustentação, representadas pelas expansões laterais da cabeça ou cefalofólios. Técnicas modernas de estudo da locomoção, como a videografia 3D e a mecânica de fluidos com uso de imagens, também têm corroborado o modelo.[19]

Alguns tubarões bentônicos portadores de nadadeiras peitorais aplesódicas, como o tubarão-lixa, *Ginglymostoma cirratum* (Orectolobiformes), podem fazer uso da maior flexibilidade delas para se apoiarem sobre o fundo e movimentá-las como se fossem patas.

Na maioria das raias, de hábitos bentônicos, a locomoção é feita por ondulações das nadadeira peitorais, como nas do gênero *Dasyatis* (Myliobatoidei). Nas raias pelágicas ocorre o batimento ou oscilação vertical dessas nadadeiras, como nas espécies de *Myliobatis, Manta* e *Mobula* (Myliobatoidei).

Alguns tubarões e raias conseguem saltar fora da água, usando a propulsão da nadadeira caudal ou da peitoral (p. ex., tubarão-raposa – *Alopias;* tubarão-branco – *Carcharodon;* raia-jamanta – *Manta*). Esses comportamentos podem estar relacionados com alimentação, defesa ou comunicação social.

■ Tomada de alimento

O aparato bucal dos tubarões e o respectivo suspensório são compostos por dez elementos cartilaginosos, enquanto os teleósteos apresentam cerca de 63 ossos formando a estrutura correspondente. Apesar da simplicidade morfológica, os Chondrichthyes apresentam notável diversidade de mecanismos alimentares. Os elasmobrânquios capturam suas presas por diversos métodos, como investida, mordida, sucção e filtração do alimento, e podem alimentar-se de presas que variam desde plâncton a mamíferos marinhos.[20] Curiosamente, as raias de água doce incluem insetos em sua dieta.[7,21]

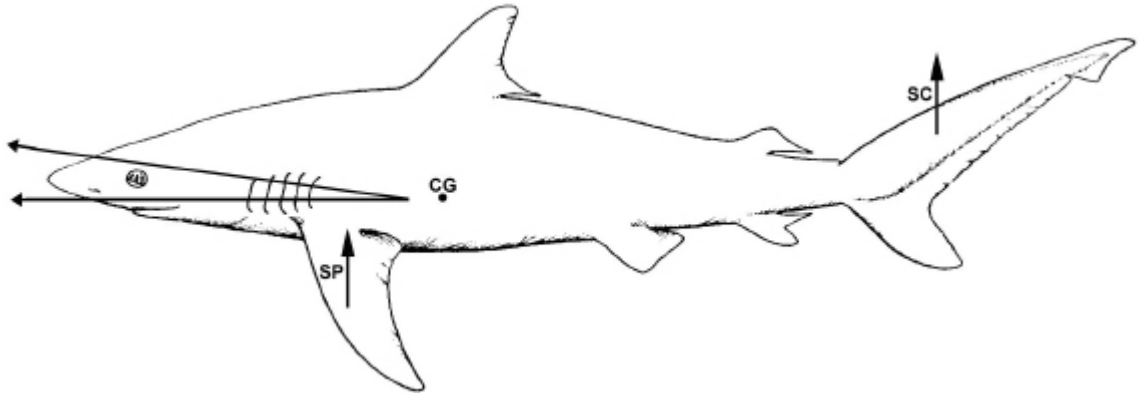


Figura 4.18 Forças hidrodinâmicas que atuam na locomoção de um tubarão pelágico. CG = centro de gravidade; SC = força de sustentação produzida na nadadeira caudal; SP = força de sustentação produzida na nadadeira peitoral.

Nos tubarões predadores de topo, o consumo de grandes presas é possível devido à mobilidade das mandíbulas e à dentição cortante. O processo de captura tem início quando a boca se abre e os maxilares se fecham sobre a presa, que é agarrada entre os dentes. Nessa etapa, a presa pode ser reduzida a tamanhos menores por meio do processamento pelas mordidas, ou pode ser transportada inteira diretamente da boca para o esôfago.

Entre as diversas maneiras de capturar a presa, a alimentação por investida (*ram feeding*) talvez seja o método mais comum em tubarões e raias, observado especialmente entre os Carcharhinidae e Lamnidae. Durante o processo de captura, o animal nada sobre uma presa relativamente estacionária, abocanha e a engole inteira ou a processa com seus dentes. O item alimentar é então movido da boca para o esôfago por sucção hidráulica pela cavidade da faringe.[20]

Outro mecanismo de alimentação dos tubarões e das raias envolve a sucção do alimento.[22] A chamada alimentação de sucção inercial, ou simplesmente alimentação por sucção, envolve diminuição na pressão da cavidade bucofaríngea no momento que precede a abertura da boca, fazendo com que a presa seja puxada para o interior da boca quando é aberta. Tubarões que geralmente usam esse método apresentam boca pequena, como no caso do tubarão-lixa.

A chamada alimentação contínua por filtração ocorre quando o tubarão ou a raia nadam continuamente com a boca aberta, buscando ativamente aglomerações de zooplâncton. Os organismos planctônicos ficam retidos em estruturas especializadas da cavidade branquial e são engolidos. A água que entra constantemente pela boca sai pelas amplas aberturas branquiais externas. O tubarão-baleia (*Rhincodon typus*) e a raia-jamanta (*Manta birostris*) são exemplos de espécies que se alimentam dessa maneira.[20]

A história evolutiva dos Chondrichthyes sugere que eles desenvolveram, inicialmente, hábitos carnívoros e, secundariamente, hábitos filtradores. Não há espécies herbívoras no grupo. Os hábitos essencialmente carnívoros, incluindo aqueles encontrados em diversos predadores do topo de cadeias tróficas, tornam o grupo relevante do ponto de vista ecológico, contribuindo especialmente para a estruturação e o equilíbrio dos ecossistemas marinhos ao regular populações de níveis tróficos inferiores.

Dentição

Como em outros grupos de vertebrados, a morfologia dentária dos Chondrichthyes está estreitamente relacionada com os hábitos alimentares. Os tubarões pelágicos predadores de topo, que capturam grandes presas (p. ex., tubarão-branco – *Carcharodon carcharias;* tubarão-tigre -*Galeocerdo cuvier*), têm dentes com margens serrilhadas e afiadas (Figura 4.19 A), aptos a arrancar porções substanciais de carne ou mesmo romper a carapaça de tartarugas marinhas. Os tubarões pelágicos predadores de níveis intermediários, que capturam peixes menores ou cefalópodos, têm dentes afilados e pontiagudos (Figura 4.19 B) para evitar que as presas escapem pela abertura bucal, já que, geralmente, eles as engolem inteiras.

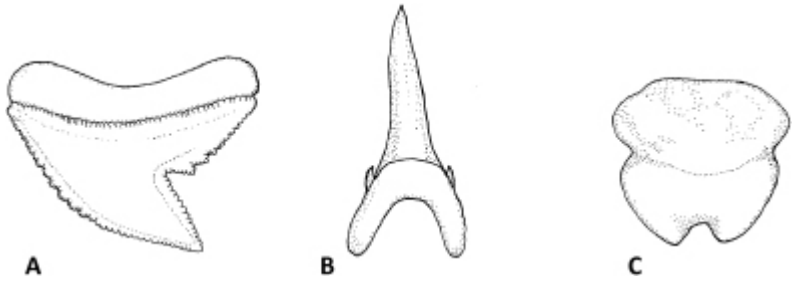


Figura 4.19 Morfologia dentária de tubarões e raias, em vista lingual. **A**. Tubarão-tigre (*Galeocerdo cuvier*). **B**. Tubarão-mangona (*Carcharias taurus*). **C**. Raia (*Potamotrygon henlei*). (Ilustrações de Washington L. S. Vieira.)

Entre os tubarões bentônicos, as quimeras e a maioria das raias, predominam os dentes com coroas achatadas, justapostos ou fundidos formando placas dentárias (Figura 4.19 C) capazes de triturar invertebrados com carapaças ou conchas, que constituem os itens dominantes de sua dieta durófaga.

Os elasmobrânquios pelágicos filtradores, como o tubarão-peregrino *Cetorhinus maximus* e o tubarão-megaboca *Megachasma pelagios*, têm dentes de tamanho reduzido, que possivelmente não interferem na captura do alimento.

Alguns tubarões e raias podem apresentar variações no tamanho e na morfologia dos dentes, dependendo de sua posição nas maxilas. Essas variações são chamadas genericamente de **heterodontia**. Quando ocorre ao longo da mesma maxila, é conhecida como heterodontia monognática; quando a diferenciação se dá entre as duas maxilas, é referida como heterodontia dignática. Entre muitos elasmobrânquios, há ainda diferenças na morfologia dentária entre machos e fêmeas de uma mesma espécie, conhecida como heterodontia sexual (Figura 4.20). Nesse caso, os machos adultos apresentam dentes relativamente mais pontiagudos que os das fêmeas, que contribuem para a apreensão destas últimas no momento da corte nupcial e da cópula.

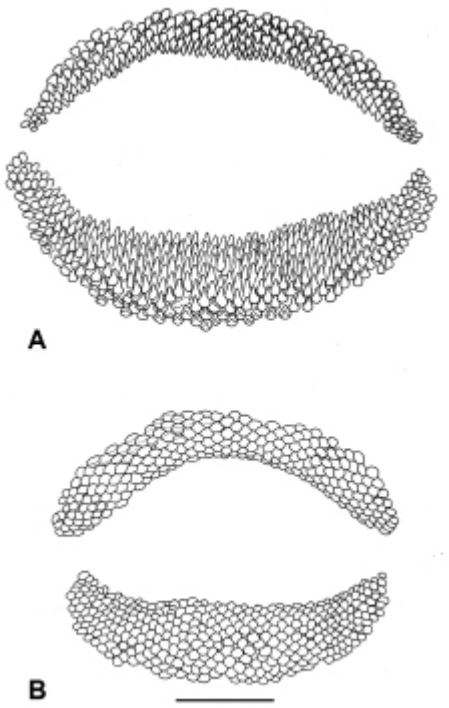


Figura 4.20 Heterodontia sexual em raia (*Potamotrygon* sp.) macho (**A**) e fêmea (**B**). Barra de escala = 10 mm. (Ilustrações de Ricardo S. Rosa.)

Outra característica marcante da dentição dos elasmobrânquios é a substituição contínua dos dentes, a partir de novas fileiras que se formam junto às margens internas das maxilas e se tornam funcionais substituindo os dentes desgastados das fileiras mais externas. Esse processo garante a funcionalidade da dentição ao longo da vida do animal, especialmente para as espécies predadoras.

■ Digestão

Após a ingestão do alimento, a digestão química inicial em peixes é geralmente atribuída à pepsina, uma protease ácida. Nos elasmobrânquios, a digestão de alimentos e o esvaziamento gástrico ainda não foram completamente elucidados; no entanto, é conhecido que a bile, produzida pelo fígado e armazenada pela vesícula biliar, contribui para a digestão dos alimentos, particularmente a partir da hidrólise da gordura.[23]

A morfologia externa geral do estômago se assemelha à letra "J", formato característico em praticamente todos os elasmobrânquios (Figura 4.21). O estômago pode ser dividido em duas principais porções: cardíaca e pilórica e, assim como em outros vertebrados, é ligado anteriormente ao esôfago e posteriormente ao intestino. A parte proximal do intestino nos Chondrichthyes é valvular, denominada **válvula espiral** (Figura 4.21).[24]

A válvula espiral proporciona aumento da superfície para digestão e absorção dos alimentos, e sua capacidade digestiva foi investigada em uma espécie de elasmobrânquio, o tubarão-limão.[25] Esse estudo mostrou que tubarões-limão são capazes de absorver energia e nutrientes dos alimentos com eficiência média de 80%, valor

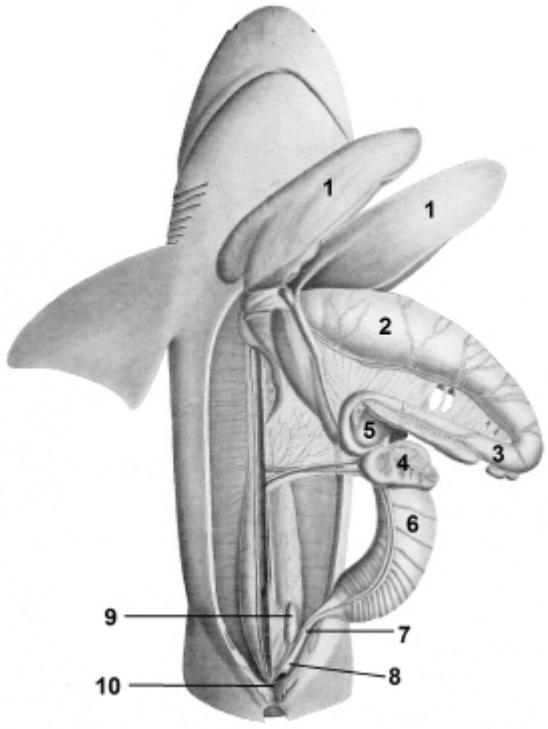


Figura 4.21 Cavidade abdominal dissecada de *Notorynchus cepedianus*, evidenciando os órgãos do sistema digestório, em vista ventral. 1 = fígado; 2 = região cardíaca do estômago; 3 = região pilórica do estômago; 4 = lobo dorsal do pâncreas; 5 = lobo ventral do pâncreas; 6 = válvula espiral; 7 = cólon; 8 = reto; 9 = glândula retal; 10 = cloaca. (Adaptada de Daniel.[11])

semelhante ao encontrado para muitos teleósteos carnívoros. No entanto, o tempo necessário para o alimento ser completamente eliminado na espécie foi prolongado (7 a 10 h) em comparação à maioria dos teleósteos.[26] Curiosamente, outros estudos relatam que o alimento permanece no trato digestório de elasmobrânquios por períodos bem mais longos (até 18 dias) em comparação à maioria dos teleósteos.[27]

A prolongada permanência do alimento no trato digestório dos elasmobrânquios parece ser necessária para que a válvula espiral realize a digestão e a absorção dos itens alimentares em níveis comparáveis aos dos teleósteos. Embora a relação entre o tempo de passagem do alimento e a capacidade de digestão enzimática em elasmobrânquios seja desconhecida, o prolongamento da retenção do alimento afeta a taxa de consumo dos tubarões, que geralmente é baixa. Isso limita as taxas de crescimento e a reprodução.[28]

■ Trocas gasosas

A maioria dos vertebrados aquáticos realiza suas trocas gasosas por meio de estruturas especializadas: as brânquias. O fluxo de água é geralmente unidirecional, entrando pela boca do animal e saindo pelas aberturas branquiais externas. Ao contrário dos teleósteos, dos tubarões e das raias, eles não apresentam opérculo, estrutura que recobre as brânquias e age como uma válvula, prevenindo o fluxo contrário da água. As superfícies respiratórias das brânquias são projeções delicadas da porção lateral de cada arco branquial. Duas colunas de filamentos de brânquias se estendem em cada um dos lados do arco branquial, e as pontas dos filamentos branquiais dos arcos adjacentes se encontram quando são estendidos. A troca de gases ocorre nas numerosas projeções microscópicas dos filamentos, chamadas de **lamelas secundárias**.

O arranjo vascular nas brânquias maximiza a troca de oxigênio. Cada filamento branquial tem duas artérias: um vaso aferente, que vai do arco branquial até a ponta do filamento; e um vaso eferente, que retorna o sangue para o arco. Cada lamela secundária é um espaço para o sangue, conectando os vasos aferentes e eferentes. A direção do fluxo sanguíneo pela lamela é oposta à direção do fluxo da água. Esse arranjo estrutural é conhecido como troca por contracorrente, garantindo que o máximo de oxigênio seja difundido para o sangue.[29]

Tubarões e raias podem apresentar de cinco a sete pares de aberturas branquiais externas, localizadas à frente da nadadeira peitoral nos tubarões e na superfície ventral nas raias. Nas quimeras existe apenas um par de aberturas branquiais.

Os sacos branquiais podem contrair-se para expelir a água. Alguns tubarões reduziram ou até perderam a capacidade de impelir água para as brânquias pelo bombeamento bucal. Nessas espécies, a corrente respiratória é criada por meio de natação contínua com a boca levemente aberta, um método conhecido como **ventilação forçada**.

As raias podem utilizar os espiráculos ligados à faringe, possibilitando a entrada de água para as brânquias nas espécies bentônicas, já que a boca está posicionada ventralmente e mantém contato direto com o sedimento. Nesse caso, a função do espiráculo é fundamental para evitar que a água levada às brânquias para as trocas gasosas entre pela cavidade bucal carregada de sedimentos.

■ Circulação

O coração dos Chondrichthyes tem duas cavidades internas (um átrio e um ventrículo), e por ele circula apenas sangue não oxigenado. O átrio é precedido por um seio venoso e ao ventrículo segue-se um cone arterioso. Como nos peixes ósseos, o sangue passa pelo coração e, por meio das artérias branquiais aferentes (Figura 4.22), chega às brânquias, onde é oxigenado e, ao mesmo tempo, elimina o gás carbônico. O sangue oxigenado é levado por meio das artérias branquiais eferentes para as artérias aortas dorsais, que se unem posteriormente na artéria aorta dorsal mediana. Da parte anterior das artérias aortas dorsais, partem as artérias carótidas internas, que levam o sangue ao encéfalo. A aorta dorsal mediana distribui o sangue para os órgãos internos e para a musculatura, por meio de seus vários ramos bilaterais, e chega até a região caudal, onde recebe a denominação de artéria caudal. As principais ramificações da aorta dorsal mediana são as artérias subclávia, celíaca, mesentéricas anteriores e posteriores, genital, renal e ilíaca.

A rede venosa é responsável por levar o sangue de volta ao coração e é formada por: veia caudal, veias cardinais, abdominais e subclávias, sistema porta-renal e sistema hepático.

Grandes tubarões pelágicos, de nado sustentado, como o tubarão-branco e os makos (Lamniformes), têm uma temperatura corporal maior do que a do meio (até 8°C acima da temperatura ambiente). Uma modificação do sistema circulatório associado ao músculo vermelho, na forma de vasos em disposição de contracorrente, conserva o calor em vez de dissipá-lo. O funcionamento dos músculos vermelhos desses tubarões gera calor, aumentando a temperatura do sangue que ali circula e retorna ao coração.[30]

■ Excreção e osmorregulação

Ao contrário de peixes teleósteos, Chondrichthyes são capazes de manter a pressão osmótica de seu sangue próxima à da água do mar. Isso é obtido principalmente pelo acúmulo de ureia no sangue, um soluto osmoticamente importante. A ureia é continuamente eliminada pelos rins, de tal maneira que o animal consegue controlar sua quantidade no sangue. Os tubarões e as raias marinhas têm ainda uma glândula localizada no intestino (glândula retal), que retira continuamente sais em excesso do sangue, eliminando-os pelo ânus. Assim, conseguem reter a quantidade apropriada de água e manter as concentrações necessárias de solutos e nutrientes para as atividades vitais.[31]

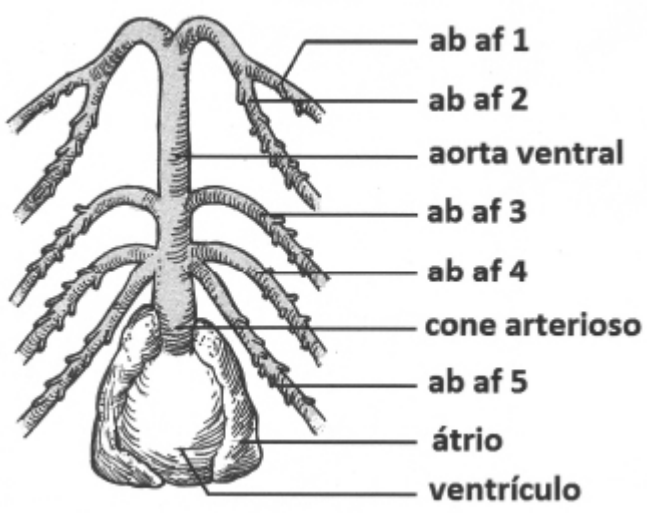


Figura 4.22 Coração e arcos aórticos do tubarão *Squalus acanthias* em vista lateral. (Adaptada de Gilbert,[12] mediante autorização.)

A capacidade de controlar a pressão osmótica do sangue com pouco gasto energético confere aos tubarões, às raias e às quimeras importante adaptação fisiológica às condições de vida marinha, enquanto peixes teleósteos gastam muita energia para manter sua concentração interna, que é menor que a da água do mar.

As raias de água doce neotropicais são os únicos elasmobrânquios que têm todos os seus membros dulcícolas e representam a adaptação máxima desse grupo a este ambiente. Dentre as características exclusivas relacionadas com a evolução no ambiente dulcícola, destacam-se a atrofia da glândula retal e a supressão do acúmulo de ureia nos fluidos corporais. [32,33]

No entanto, algumas espécies de tubarões (*Carcharhinus leucas*) e raias (*Pristis* e *Dasyatis*) podem tolerar longos períodos de tempo na água doce e, muitas vezes, penetrar longas distâncias em rios. Para isso, essas espécies devem equilibrar o grande ganho osmótico de água aumentando sua eliminação por excreção urinária. Além disso, mecanismos de captação de sal agem nas brânquias para balancear a perda de cloreto de sódio por difusão, e os túbulos renais reabsorvem sal para minimizar sua perda pela urina.[31]

■ Sistema nervoso e órgãos dos sentidos

Encéfalo e nervos cranianos

O encéfalo de um elasmobrânquio adulto é dividido em cinco regiões: telencéfalo, diencéfalo, mesencéfalo, metencéfalo e mielencéfalo (Figura 4.23). As duas primeiras derivam, durante o desenvolvimento, do prosencéfalo, enquanto as duas últimas se diferenciam a partir do rombencéfalo. O mesencéfalo permanece sem divisões.[11,12,34]

O telencéfalo é a região mais anterior do encéfalo e tem duas estruturas pareadas, globulosas: os hemisférios cerebrais. Cada hemisfério, por meio de uma evaginação, forma um bulbo olfatório que permanece conectado ao encéfalo por um longo pedúnculo, o trato olfatório. Em quimeras, os bulbos olfatórios estão ligados diretamente à porção anterior do encéfalo.[35] As cavidades encontradas nos hemisférios cerebrais, chamadas de ventrículos laterais, prolongam-se pelos tratos olfatórios até o bulbo e, posteriormente, unem-se ao 3° ventrículo. Ventralmente aos hemisférios cerebrais encontra-se a região dos núcleos basais. Toda a parte adjacente aos núcleos e dorsal aos ventrículos laterais é chamada de córtex cerebral ou pálio.[34]

Da região anterior do telencéfalo, entre os hemisférios cerebrais, parte o nervo terminal (nervo 0), bem delgado, o qual segue para a região do bulbo olfatório. Sua função ainda é desconhecida; especula-se que esteja relacionado com as ampolas de Lorenzini, mas sem comprovação. Outro nervo relacionado com o telencéfalo é o olfatório, conectado a células sensoriais no epitélio olfatório do bulbo. Ele transmite o estímulo via trato olfatório para os hemisférios cerebrais.

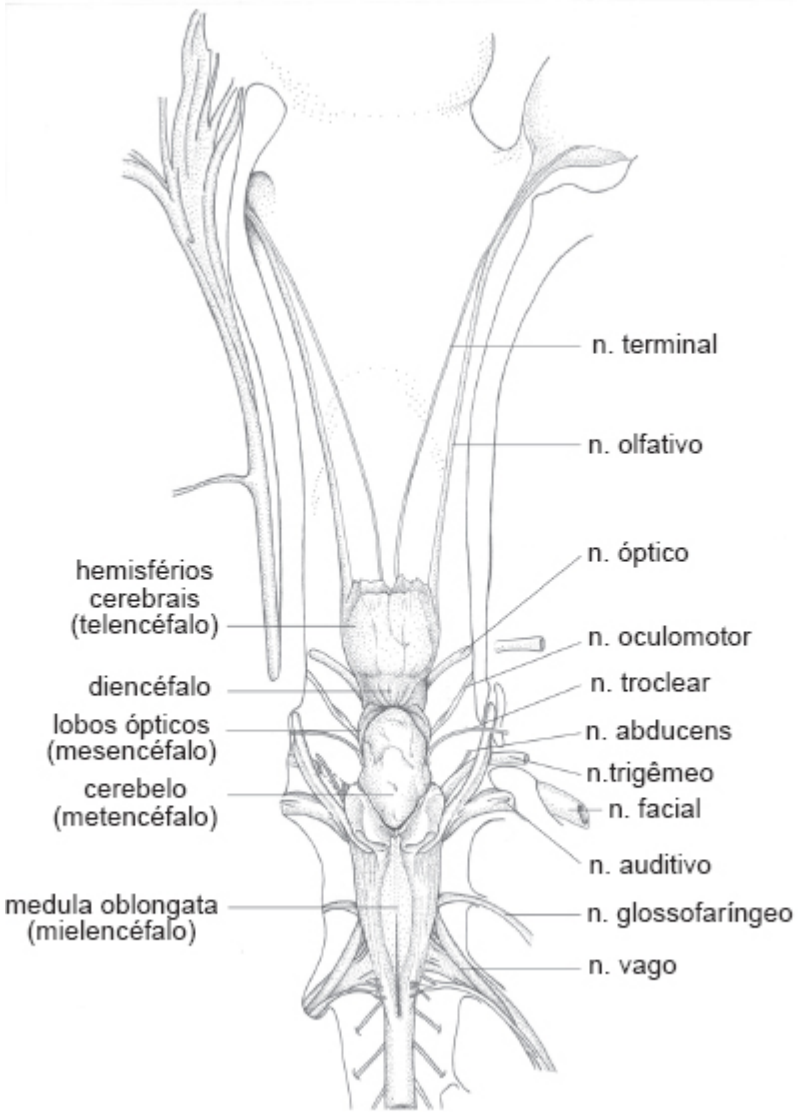


Figura 4.23 Encéfalo e nervos cranianos do tubarão-mangona (*Carcharias taurus*) em vista dorsal. n = nervo. (Ilustração de Wilson Soares Jr.)

O diencéfalo encontra-se dividido em três regiões: epitálamo, tálamo e hipotálamo. A região superior é o epitálamo, o qual apresenta uma camada fina de tecido sem função nervosa que recobre o terceiro ventrículo. Da sua margem posterior emerge o órgão pineal. O hipotálamo situa-se ventralmente, e nele podem ser identificados a hipófise (estrutura globular mais ventral), as bolsas vasculares (ao lado da hipófise), o infundíbulo (anterior às bolsas vasculares) e, mais anteriormente, o quiasma óptico,[12,34,35] de onde parte o nervo óptico (nervo II), que segue lateralmente até o olho. Este nervo atravessa a esclera e a coroide e se associa à retina.[12]

O mesencéfalo situa-se posteriormente ao diencéfalo e pode ser identificado dorsalmente por duas grandes estruturas globulosas, os lobos ópticos. Lateralmente, formada por paredes bem delgadas, encontra-se a região chamada de tegumento; internamente há uma cavidade chamada de **aqueduto cerebral.**[34]

Dois nervos partem da região ventral do mesencéfalo. O nervo oculomotor (III) está associado aos músculos extrínsecos do olho (músculo *obliquus inferior*, músculo *rectus internus*, músculo *rectus superior* e músculo *rectus inferior*) e à musculatura lisa (íris e corpo ciliar). O nervo troclear está associado exclusivamente ao músculo *obliquus superior.*[12,34]

O cerebelo encontra-se na região dorsal do metencéfalo, posterior aos lobos ópticos, e na região central do encéfalo. Atua na coordenação de atividades motoras e no equilíbrio.[34]

Apesar de a *medula oblongata* ou bulbo (ou medula oblongata) ter início no metencéfalo, é no mielencéfalo que se encontra sua maior parte. Internamente ao bulbo, situa-se o 4º ventrículo, que se une ao aqueduto cerebral na altura do metencéfalo.[34] Posteriormente, o bulbo e o 4º ventrículo estão em contato, respectivamente, com a medula espinal e seu canal.[11,12,34]

Seis nervos têm origem no bulbo. O mais anterior deles é o nervo trigêmeo (V), que apresenta três ramos sensoriais (ramo oftálmico superficial, na região superior ao olho; oftálmico profundo, na região do rostro; ramo maxilar, com fibras na pele da região do rostro) e um ramo motor (ramo mandibular, que atua nas fibras musculares do músculo *constritor dorsalis*, no complexo *adductor mandibulae* e nos derivados de ambos).[12,34] O VI nervo tem função motora e atua exclusivamente no

músculo *rectus externus*.

O VII nervo, chamado de *facialis*, também tem quatro ramos. O ramo bucal é sensorial (linha lateral e ampolas de Lorenzini abaixo dos olhos) e encontra-se associado ao ramo maxilar do nervo trigêmeo, formando o tronco infraorbital. O ramo oftálmico superficial também tem função sensorial (linha lateral e ampolas de Lorenzini acima dos olhos) e forma o tronco oftálmico superior com seu homônimo do nervo trigêmeo. Os ramos palatino e hiomandibular têm origem comum. O primeiro tem função na percepção do paladar, enquanto o segundo tem função motora, atuando nos músculos hioides e sensorial no assoalho da boca, na linha lateral e nas ampolas de Lorenzini na região da boca.

Os nervos trigêmeo e *facialis* têm origem semelhante à do nervo ótico (VIII). Os três emergem de um mesmo tronco, e o nervo ótico se dirige à cápsula ótica para exercer sua função sensorial (acústica e equilíbrio) no labirinto do ouvido interno.[12,34]

O IX nervo, glossofaríngeo, não apresenta ramificações e tem função sensorial em uma pequena área da linha lateral, na faringe e na hemibrânquia. A função motora ocorre apenas na primeira holobrânquia (segundo arco branquial). Já o X nervo, o vago, tem função motora nos arcos branquiais seguintes (sendo três holobrânquias) e no músculo *cucullaris*, além de um ramo mais longo que atua nas vísceras (p. ex., coração e parte anterior do sistema digestório). Também há função sensorial em todas as holobrânquias, na boca e na linha lateral.[12,34]

Órgãos dos sentidos

Os sistemas sensoriais dos tubarões e das raias são altamente diversificados, utilizados, sobretudo, para localizar, identificar e atacar uma presa.

Os tubarões apresentam um senso de olfato muito desenvolvido, sendo geralmente o primeiro sentido a alertá-los de uma presa em potencial, que pode ser detectada a longas distâncias. A percepção química aguçada possibilita que algumas espécies respondam a compostos químicos em baixas concentrações, como de uma parte em 1 bilhão. De modo interessante, os tubarões-martelo (*Sphyrna*) podem ter aprimorado sua capacidade olfatória com o posicionamento das narinas distantes uma da outra nas expansões laterais da cabeça (cefalofólios).

Tubarões também podem detectar presas a médias distâncias por meio de mecanorreceptores do sistema da linha lateral e do ouvido interno, extremamente sensíveis a vibrações transmitidas pela água, como aquelas produzidas por um peixe em agonia. O sistema da linha lateral, encontrado em outros grupos basais de vertebrados aquáticos, consiste em uma série de canais superficiais, poros e agrupamentos de células sensoriais, interconectados, distribuídos na cabeça e ao longo dos lados do corpo dos tubarões, e nas superfícies dorsal e ventral da cabeça e da nadadeira peitoral das raias (Figura 4.24). Os órgãos básicos do sistema são os neuromastos, um conjunto de células sensoriais e de sustentação encontrado no interior dos canais da linha lateral.[36]

Outros elementos com possível função mecanorreceptora são os órgãos em cripta (pit *organs*), constituídos de neuromastos individuais situados em poros espalhados pela superfície dorsal e lateral do corpo dos elasmobrânquios (Figura 4.25). Sua função provavelmente está relacionada com a locomoção, detectando variações de velocidade e direção do fluxo laminar de água que percorre a superfície do animal.

Um mecanismo sensorial característico dos elasmobrânquios é a capacidade de detectar campos elétricos. O sistema eletrorreceptor é formado por estruturas tubulares que se bioelétricos criados por elas.[35] Ele também atua na detecção de parceiros sexuais, especialmente em raias cujas fêmeas costumam enterrar-se no sedimento. Acredita-se ainda que o sistema eletrorreceptor atue na detecção de variações do campo geomagnético da Terra, favorecendo a orientação espacial dos elasmobrânquios, particularmente durante migrações.

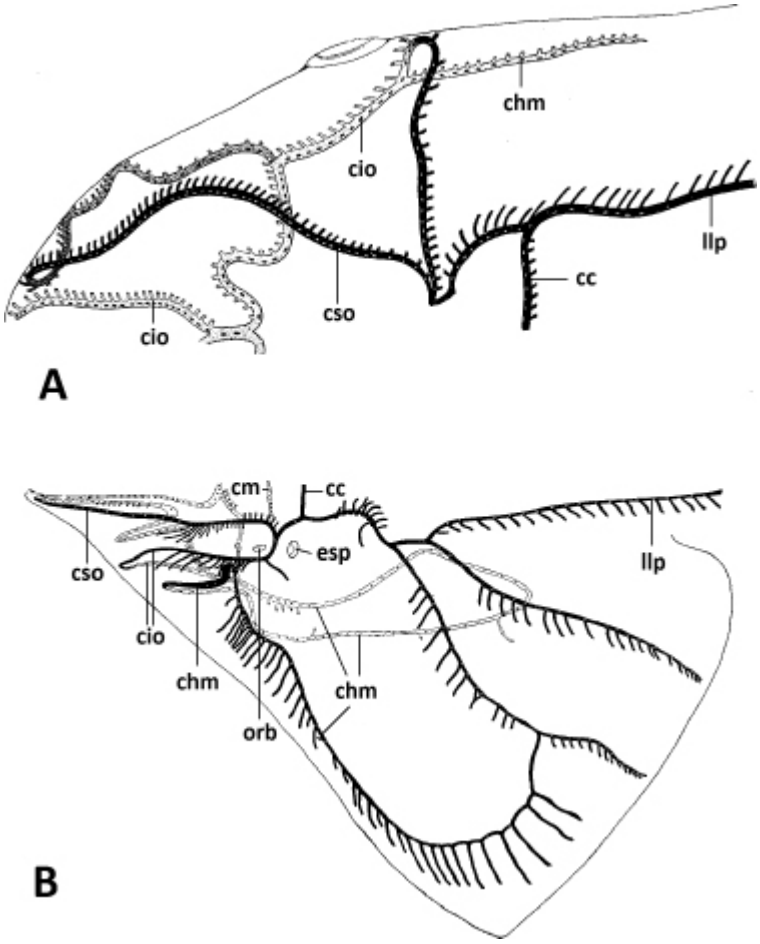


Figura 4.24 Disposição dos canais do sistema da linha lateral no tubarão *Somniosus* (**A**) e na raia *Dipturus batis* (**B**), em vista dorsal. Linhas mais claras = canais com disposição ventral, vistos por transparência; cc = canal supratemporal ou comissural; chm = canal hiomandibular; cio = canal infraorbital; cm = canal mandibular; cso = canal supraorbital; esp = espiráculo; llp = linha lateral posterior; orb = órbita. (Adaptada de Daniel.[11]) abrem por poros na superfície da pele, conhecidas como ampolas de Lorenzini. Esse órgão sensorial é composto por um túbulo de fundo cego, com paredes isolantes e cheio de um gel condutor de eletricidade (Figura 4.26). No interior de sua base alargada, situam-se as células eletrorreceptoras ligadas a neurônios aferentes. Nos tubarões, as ampolas de Lorenzini estão mais concentradas ao redor da boca e no focinho, assim como nos cefalofólios dos tubarões-martelo. Nas raias, elas se espalham pela superfície ventral anterior da nadadeira peitoral.

O sistema eletrorreceptor é extremamente sensível a diferenças de potencial elétrico (< 0,01 microvolt cm^{-1}) e pode detectar presas em curtas distâncias pelos fracos campos



Figura 4.25 Órgão em cripta (*pit* organ) na superfície da pele de um tubarão. (Arquivo pessoal, fotomicrografia original por Patricia Charvet.)

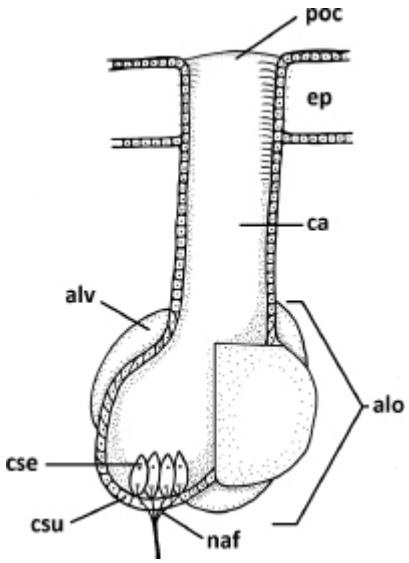


Figura 4.26 Esquema representativo da estrutura microscópica de uma ampola de Lorenzini em corte. alo = ampola de Lorenzini; alv = alvéolo; ca = canal ampular; cse = célula sensorial; csu = célula suporte; ep = epiderme; naf = nervos aferentes; poc = poro do canal.

Durante o processo predatório entre os tubarões, uma vez que se aproxima de uma fonte de estímulo, seja pelo olfato ou pela detecção de vibrações, a visão assume papel importante na identificação da presa, sendo especialmente adaptada para baixas intensidades luminosas. Essa sensibilidade se deve à retina, rica em bastonetes e em células com inúmeros cristais de guanina, em forma de placa, localizadas atrás da retina, na camada coroide. Coletivamente chamadas de *tapetum lucidum*, as células que contêm os cristais agem como um espelho, refletindo a luz de volta para a retina e aumentando sua chance de ser absorvida. Esse mecanismo, embora de grande benefício à noite ou em grandes profundidades, tem desvantagens óbvias na superfície clara do mar durante o dia. Nessa situação, as células que contêm o pigmento escuro, a melanina, se expandem sobre a superfície refletora para absorver a luz que atravessa a retina.

Quando uma presa é facilmente reconhecida, o tubarão pode atacar imediatamente. Contudo, se a presa é desconhecida, em

vez de abrir a mandíbula para o ataque, o animal bate ou despedaça a superfície do objeto com seu rostro. Não se sabe ao certo se essa é uma tentativa de determinar a textura, por meio de receptores mecânicos, ou de romper o tegumento, liberando pistas olfatórias frescas. Após circular e avaliar todas as pistas sensitivas da presa potencial, o tubarão pode desistir ou partir para o ataque. No segundo caso, com o rostro elevado, as mandíbulas se sobressaem, e nos últimos momentos antes do contato, muitos tubarões recobrem os olhos com uma pálpebra opaca (membrana nictitante) para protegê-los. Nesse ponto, possivelmente esses animais dependam totalmente da eletrorrecepção para orientar-se com relação à presa. Aparentemente, os sentidos do olfato e das vibrações mecânicas são de pouca utilidade a uma distância curta, restando apenas eletrorrecepção como orientação para o tubarão em ataque.

Com tantos mecanismos sensoriais sofisticados, não é de todo surpreendente que o encéfalo de muitas espécies de tubarões seja proporcionalmente mais pesado do que o de outros peixes, aproximando-se da razão encéfalo/massa corpórea de alguns vertebrados tetrápodes ou mesmo ultrapassando-a.

■ Reprodução e desenvolvimento

Estratégias reprodutivas

Todos os Chondrichthyes apresentam fecundação interna por meio de órgãos intromitentes dos machos, os clásperes ou mixopterígios (Figura 4.27), que são estruturas pares originadas das nadadeiras pélvicas. A fecundação concomitante de uma fêmea por vários machos, resultando em uma prole com paternidade múltipla, foi constatada para algumas espécies como o tubarão-limão, *Negaprion brevirostris,*[37] e é possível que esse fenômeno seja de ocorrência generalizada entre os elasmobrânquios.

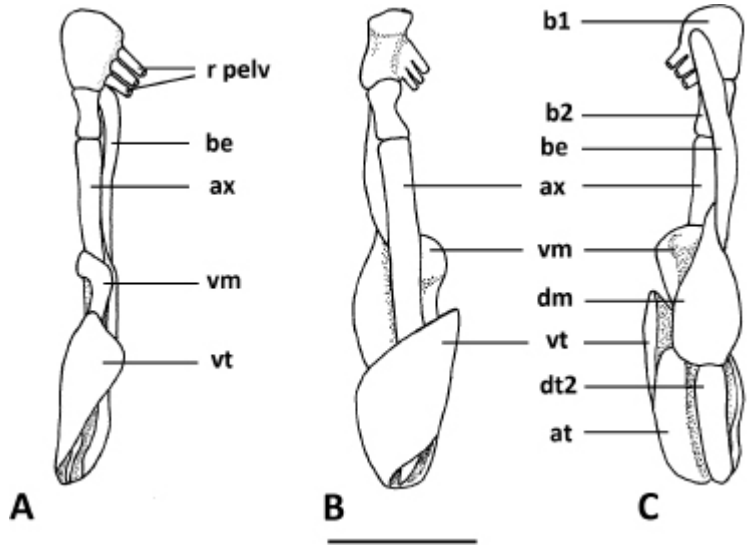


Figura 4.27 Estrutura esquelética do clásper ou mixopterígio da raia *Paratrygon aiereba*. at = cartilagem acessória terminal; ax = cartilagem axial; b1 e b2 = cartilagens basais 1 e 2; be = cartilagem beta; dm = cartilagem dorsal marginal; dt2 = cartilagem dorsal terminal 2; r pelv = raios pelvinos; vm = cartilagem ventral marginal; vt = cartilagem ventral terminal. Barra de escala = 30 mm. (Ilustrações de Ricardo S. Rosa.)

As estratégias reprodutivas encontradas entre os Chondrichthyes são diversas e incluem oviparidade, viviparidade lecitotrófica (anteriormente denominada **ovoviviparidade**), na qual os ovos são retidos no interior da fêmea e a nutrição dos embriões depende exclusivamente do vitelo, e viviparidade matrotrófica, na qual os embriões recebem um aporte adicional de nutrientes a partir do organismo materno.

Nas espécies ovíparas, o ovo é revestido por uma casca que forma uma cápsula, geralmente contendo projeções para fixá-la ao substrato (Figura 4.28), e o desenvolvimento embrionário ocorre externamente ao corpo da mãe. A casca da cápsula ovígera protege o embrião e possibilita trocas gasosas. Como exemplos de Chondrichthyes ovíparos, existem as quimeras (Holocephali), as raias da famíla Rajidae e os tubarões das famílias Heterodontidae e Scyliorhinidae.

Entre os tubarões que apresentam viviparidade lecitotrófica, particularmente em algumas espécies da ordem Lamniformes, ocorrem modalidades nutricionais adicionais, como o consumo de ovos (oofagia) ou de outros embriões (adelfofagia ou canibalismo intrauterino).[38]

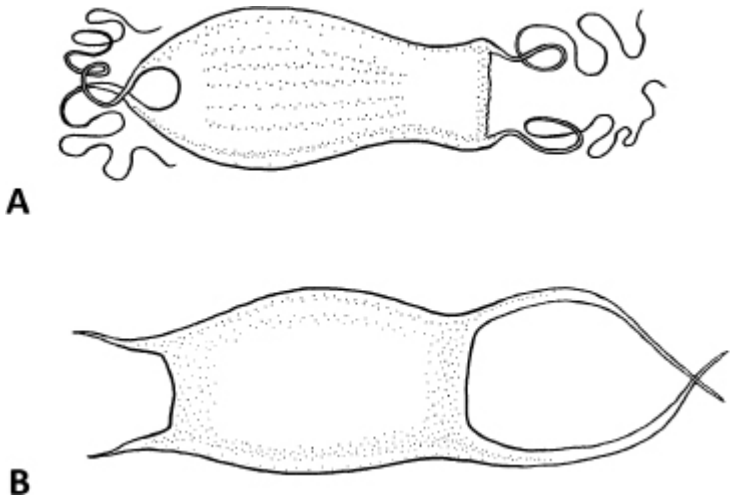


Figura 4.28 Cápsulas ovígeras de tubarão *Scyliorhinus* sp. (**A**) e da raia *Raja* sp. (**B**). (Ilustrações de Ricardo S. Rosa.)

Dentre as modalidades de viviparidade matrotrófica, ocorre a viviparidade placentária nos tubarões das famílias Sphyrnidae e na maioria dos Carcharhinidae (Carcharhiniformes), e a viviparidade por trofonemas, encontrada em raias da subordem Myliobatoidei. Os trofonemas são projeções viliformes da parede do útero, que penetram nas cavidades oral e espiracular dos embriões, por onde ocorre a transferência de nutrientes.

Nas espécies ovíparas, a produção de ovos pode ocorrer durante todo o ano, embora observações sejam ainda muito escassas. Entre as espécies vivíparas, a maioria apresenta ciclos reprodutivos anuais, enquanto outras apresentam ciclos bienais (*Squalus acanthias*) ou, ainda, de até 5 anos ou mais (*Clamydoselachus anguineus).*[38]

A fecundidade real das espécies ovíparas em termos de filhotes produzidos é pouco conhecida devido à falta de observações, mas a quantidade de folículos no ovário (fecundidade ovariana) pode chegar a milhares. Nas espécies vivíparas, a quantidade de embriões produzidos (fecundidade uterina) varia de 2 a 135, sendo a forma mais prolífica o tubarão-azul (*Prionace glauca*). Apesar de contarem com maiores reservas de vitelo para o seu desenvolvimento, os embriões a termo e neonatos das espécies ovíparas são comparativamente menores que os de espécies vivíparas de mesmo porte.[39]

Comportamentos reprodutivos

A cópula geralmente é precedida por comportamentos de corte nupcial, que podem incluir nados sincronizados e mordidas (*nipping*) do macho na fêmea. Durante a cópula, o macho obtém apoio adicional segurando a fêmea com mordida nas nadadeiras, no flanco ou no abdome. Como resposta adaptativa ao comportamento de morder, as fêmeas de elasmobrânquios desenvolveram pele mais espessa que a dos machos, de modo a resistir a ferimentos.

Evolução, sistemática e filogenia

Os primeiros registros fósseis atribuídos aos Chondrichthyes são escamas do Siluriano superior (cerca de 420 Ma) encontradas na Ásia Central e descritas no gênero *Elegestolepis* †. No Devoniano médio (cerca de 390 Ma), uma variedade de espécies é representada apenas por dentes e espinhos. Já em camadas do Devoniano superior (370 a 360 Ma), aparecem os primeiros fósseis completos, dos tubarões *Cladoselache* † (Figura 4.29), *Ctenacanthus* † e *Xenacanthus* †. No Carbonífero (cerca de 345 Ma), aparece *Denaea* †.

Todos esses tubarões paleozoicos apresentavam características consideradas primitivas, como notocorda persistente, suspensório mandibular anfistílico, dentes multicuspidados denominados **cladodontes**, espinhos precedendo as nadadeiras dorsais e elementos basais das nadadeiras peitorais formados por múltiplos segmentos cartilaginosos. Os *Cladoselache* não apresentavam clásperes, mas esse fato pode representar um viés de que apenas fêmeas fossilizadas tenham sido encontradas. Vários gêneros de tubarões paleozoicos foram anteriormente reunidos em um táxon denominado Cladodontia, que hoje não é mais reconhecido como um grupo monofilético, justamente por ter sido definido com base em características primitivas.

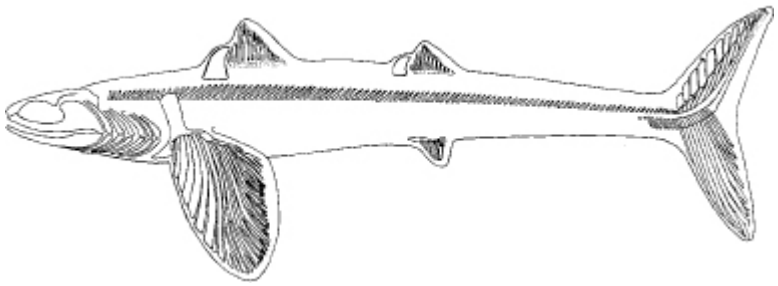


Figura 4.29 Reconstituição tubarão *Cladoselache* †, em vista lateral. (Adaptada de Zangerl.[40])

No período Carbonífero (340 a 320 Ma), aparecem os Chondrichthyes possivelmente relacionados com as quimeras, como *Deltoptychius* †, os Iniopterygii, Bradyodontii, Echinochimaeridae e petalodontes.

No período Triássico inferior (cerca de 230 Ma), surge o tubarão *Hybodus* †, que perdura por todo o Mesozoico. Essa espécie mostrava diferenciação em relação aos tubarões mesozoicos, incluindo boca em posição subterminal, aparecimento do suspensório mandibular hiostílico, redução na quantidade de elementos basais das nadadeiras peitorais e existência de dentes hibodontes.

No Jurássico médio (cerca de 165 Ma), são encontrados os primeiros fósseis que podem ser associados às quimeras modernas (Chimaeriformes), como *Ischyodus* †. No período Jurássico superior (cerca de 150 Ma), são encontrados os primeiros fósseis de raias, como *Spathobatis* †, semelhantes às raias-viola modernas (Rhinobatoidei). No Cretáceo (135 a 65 Ma), surgem as demais linhagens de raias (Pristoidei, Rajoidei e Myliobatoidei), e as duas linhagens de tubarões modernos (Galea e Squalea) já se mostram diferenciadas. No Terciário, a partir do Paleoceno (63 Ma), aparecem as raias-elétricas (Torpedinoidei), e no Eoceno são abundantes os registros das raias-de-espinho (Myliobatoidei), incluindo espécies de água doce.

■ Sistemática e filogenia

A classificação dos Chondrichthyes mostrou substanciais avanços na segunda metade do século 20, especialmente com o advento da sistemática filogenética. Desde as abordagens primordiais no século 18 (Francis Willughby) até as classificações tradicionais dos séculos 19 e 20 (Duméril, Müller e Henle, Garman, Bigelow e Schroeder), a dicotomia clássica entre tubarões e raias prevaleceu para os elasmobrânquios sob diferentes denominações: Pleurotremata e Hypotremata, Squali e Rajae, Antacea e Platostomia, Selachii e Batoidei. As quimeras também foram incluídas entre os peixes cartilaginosos nas classificações tradicionais dos séculos 19 e 20, em um grupo à parte dos tubarões e raias (Elasmobranchii), sob diferentes denominações (Holocephala, Chismopnea ou Holocephali).

Na década de 1970, o ictiólogo norte-americano Leonard Compagno reconheceu não apenas uma, mas três linhagens distintas de tubarões (Galeomorphi, Squalomorphi, Squatinomorphi) em adição à linhagem das raias (Batoidea). Todavia, o mesmo não postulou quais seriam as relações filogenéticas entre essas linhagens, tratadas então como superordens. Apenas na década de 1990, com a utilização da metodologia filogenética, essas relações foram postuladas nos trabalhos de Shirai,[40] nos quais as raias (Batoidea) e os cações-anjo (Squatinomorphi) foram incluídos em um clado denominado Hypnosqualea, por sua vez subordinado aos Squalea. Isso indicava que tanto as raias como os cações-anjo eram mais próximos dos tubarões Squalomorphi do que dos Galeomorphi.

Em relação à classificação dos Elasmobranchii em seus níveis taxonômicos superiores, incluindo também os grupos extintos, ocorreram avanços do conhecimento no final do século 20. Em 1967, Schaeffer[41] dividiu os Elasmobranchii em três agrupamentos artificiais (*grades*) com base em seus níveis de organização morfológica:

- Cladodontia: tubarões cladodontes paleozoicos
- Hybodontia: tubarões hibodontes mesozoicos
- Euselachii: tubarões e raias modernos.

Compagno[42] incluiu os tubarões hibodontes entre os Euselachii, que redefiniu com base em caracteres derivados: nadadeira peitoral com três elementos basais e fusão das hemimaxilas na sínfise. Em 1977, Compagno[9] definiu um grupo formado exclusivamente pelos elasmobrânquios modernos, o qual denominou de Neoselachii com base nos seguintes caracteres derivados:

- fusão das metades da cintura pélvica (barra puboisquiática)
- fusão das metades da cintura peitoral (escapulocoracoide)
- existência de um a três segmentos cartilaginosos entre o clásper e a cartilagem basal da nadadeira pélvica.

Em 1996, Carvalho[16] reavaliou a filogenia dos Euselachii e incorporou a hipótese dos Hypnosqualea de Shirai em seu cladograma (Figura 4.30 A). Em 2004, Maisey *et al.,*[43] com base em dados moleculares e paleontológicos, refutaram a hipótese dos Hypnosqualea e indicaram as raias como um grupo basal dos elasmobrânquios (Figura 4.30 B). Mais recentemente, Maisey,[44] ao revisar os registros paleontológicos dos tubarões e das raias, indicou que, em termos cladísticos, diversos grupos de tubarões paleozoicos e mesozoicos extintos, como os hibodontes, não deveriam ser incluídos entre os elasmobrânquios, e que estes últimos equivaleriam aos Neoselachii, conforme definidos por Compagno.

Estudos de filogenia molecular dos Chondrichthyes têm apresentado resultados amplamente variáveis, geralmente refutando a origem das raias dentro dos Squalea (Figura 4.30 C).[45-47] No entanto, um estudo mais recente com base molecular[48] corroborou a relação próxima dos cações-anjo (*Squatina* spp.) com tubarões Squalomorphi (*Echinorhinus* spp.), e desses dois grupos reunidos com os tubarões-serra (*Pristiophorus* spp.), conforme a hipótese inicial de Shirai.

A classificação interna mais aceita dos Neoselachii inclui duas linhagens irmãs: Galea e Squalea. Os Galea correspondem ao grupo anteriormente denominado Galeomorphi por Leonard Compagno, que inclui os tubarões Heterodontiformes, Orectolobiformes, Lamniformes e Carcharhiniformes. Os Squalea correspondem ao conjunto das superordens Squalomorphi, Squatinomorphi e Batoidea, de Compagno, e incluem os tubarões Hexanchiformes, Squaliformes, Squatiniformes (cações-anjo) – Pristiophoriformes (tubarões-serra) -eas raias, cuja denominação passou a ser Rajiformes em vez de Batoidea.[2,16]

Com relação à posição filogenética e à classificação das quimeras, Zangerl[49] estabeleceu a subclasse Subterbranchialia, que incluía os Holocephali e diversos Chondrichthyes paleozoicos, como os Iniopterygiformes e os Bradyodontiformes. Segundo Pradel *et al.,*[50] o principal caráter utilizado para definir os Subterbranchialia (posição anterior dos arcos branquiais) é plesiomórfico no nível dos gnatostomados. Todavia, existem diversos caracteres derivados que suportam as relações entre os Iniopterygiformes, os Bradyodontiformes e as quimeras, como o suspensório mandibular holostílico, a existência de dentina tubular, a perda das artérias carótidas internas e a perda da fontanela pré-cerebral. Mais recentemente, Grogan e Lund[10] estabeleceram como grupo-irmão dos Elasmobranchii a subclasse Euchondrocephali, que, além dos Holocephali, Iniopterygiformes e Bradyodontiformes, incluía outros representantes paleozoicos como os petalodontes.

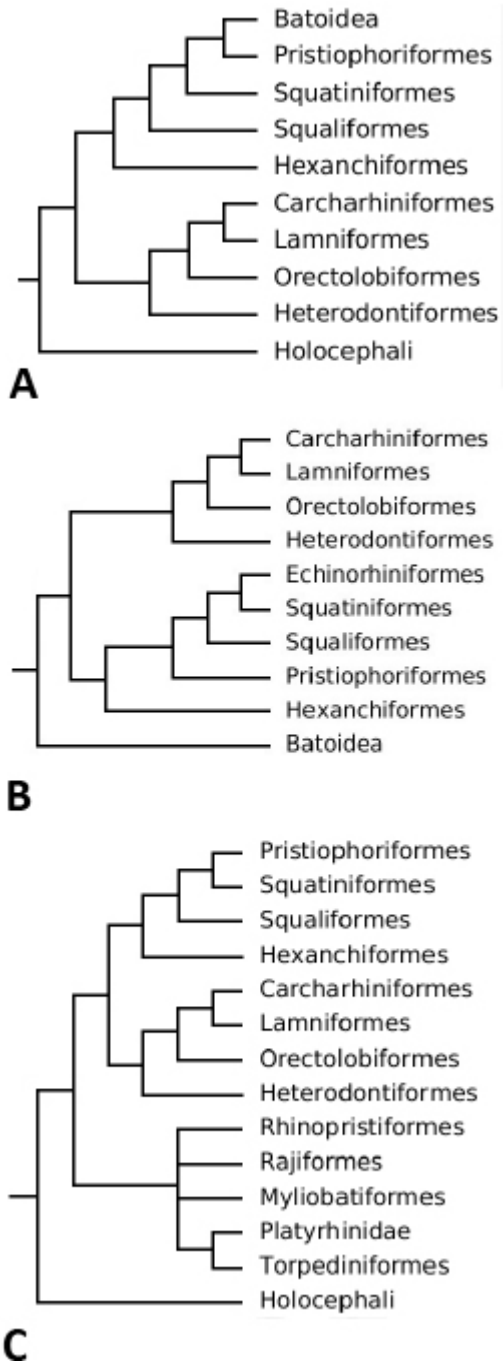


Figura 4.30 Cladogramas explicitando relações filogenéticas internas dos Elasmobranchii e Chondrichthyes, com base morfológica (**A**), molecular e paleontológica (**B**) e molecular (**C**). (Adaptadas respectivamente de Carvalho,[16] Maisey *et al.*,[44] e Naylor *et al.*[48])

Classificação atualizada

As classificações modernas dos Chondrichthyes derivam essencialmente daquelas propostas com base morfológica por Leonard Compagno na década de 1970,[9,42] acrescidas da hipótese dos Hypnosqualea, de Shirai.[40] No entanto, conforme apontado anteriormente, alguns estudos moleculares refutaram a proximidade dos cações-anjo e das raias em relação aos tubarões Squaliformes, e, diante dessas incongruências, alguns autores recentes preferiram reestabelecer a dicotomia tradicional entre tubarões (Selachii) e raias (Batoidea).[3,51] Outras variações são encontradas em relação ao nome e ao nível taxonômico atribuídos às raias (coorte ou superordem Batoidea, Batidoidimorpha, Rajomorphi, ou ainda, ordem Rajiformes), assim como no tratamento de grupos extintos, particularmente aqueles relacionados com as quimeras.

A classificação apresentada no Quadro 4.1 constitui uma modificação daquelas estabelecidas com base morfológica por alguns autores recentes.[2,10,16]

Quadro 4.1 Classificação geral dos Chondrichthyes recentes.

- Classe Chondrichthyes
  - Subdasse Euchondrocephali (quimeras e espécies paleozoicas relacionadas)
    - Ordem Chimaeriformes
  - Subclasse Elasmobranchii (tubarões e raias)
    - Infraclasse Neoselachii (elasmobrânquios modernos)
      - Divisáo Galea (tubarões galeomorfos)
        - Superordem Heterodontoidea
          - Ordem Heterodontiformes
        - Superordem Galeoidea
          - Ordem Oreaolobiformes
          - Ordem Lamniformes
          - Ordem Carcharhiniformes
      - Divisáo Squalea (tubarões squalomorfos, cações-anjo e raias)
        - Superordem Notidanoidea
          - Ordem Hexanchiformes
            - Subordem Chlamydoselachoidei
            - Subordem Hexanchoidei
        - Superordem Echinorhinoidea
          - Ordem Echinorhiniformes
        - Superordem Squaloidea
          - Ordem Squaliformes
            - Subordem Squaloidei
            - Subordem Dalatioidei
        - Superordem Hypnosqualea
          - Ordem Squatiniformes
          - Ordem Pristiophoriformes
          - Ordem Rajiformes (Batoidea, raias)
            - Subordem Pristoidei
            - Subordem Rhinoidei
            - Subordem Rhynchobatoidei
            - Subordem Rhinobatoidei
            - Subordem Platyrhinoidei
            - Subordem Zanobatoidei
            - Subordem Torpedinoidei
            - Subordem Rajoidei
            - Subordem Myliobatoidei

Adaptado de Carvalho, 1996; Grogan e Lund, 2000; Compagno, 2005.

Diversidade da condrofauna brasileira

Uma das abordagens faunísticas pioneiras, embasada no exame de material biológico, constitui-se do catálogo dos

Chondrichthyes marinhos do sudeste do Brasil.[52] Um diagnóstico realizado para o Ministério do Meio Ambiente em 1999 apresentou um histórico sobre o conhecimento da diversidade de elasmobrânquios no Brasil e indicou a ocorrência de 136 espécies marinhas, sete das quais não haviam sido formalmente descritas à época, totalizando 84 tubarões e 52 raias.[53] Outra publicação tratou das espécies de raias marinhas brasileiras junto com as do Uruguai e as da Argentina.[54] Um catálogo publicado e uma tese de doutorado abordaram as espécies brasileiras de tubarões.[55,56] As espécies válidas de raias de água doce no Brasil foram listadas por Rosa e Carvalho.[57]

Com base em dados da literatura, a quantidade de Chondrichthyes brasileiros recentes até 2007 foi apontada como 139 espécies marinhas e 16 de água doce.[4] Esses totais, acrescidos dos táxons mais recentemente descritos e mediante a revisão de dados não publicados, foram elevados para 165 espécies marinhas e 18 de água doce.[5]

Segundo a ordem sistemática da classificação apresentada no Quadro 4.1, a riqueza de espécies brasileiras por família é indicada entre parênteses na lista que se segue:

- Chimaeriformes: Callorhinchidae (1), Rhinochimaeridae (2), Chimaeridae (3)
- Orectolobiformes: Ginglymostomatidae (1), Rhincodontidae (1)
- Lamniformes: Mitsukurinidae (1), Odontaspididae (3), Pseudocarchariidae (1), Megachasmidae (1), Alopiidae (2), Cetorhinidae (1), Lamnidae (4)
- Carcharhiniformes: Scyliorhinidae (11), Pseudotriakidae (1), Triakidae (6), Carcharhinidae (21), Sphyrnidae (6)
- Hexanchiformes: Hexanchidae (3)
- Squaliformes: Echinorhinidae (1), Squalidae (6), Centrophoridae (2), Etmopteridae (5), Somniosidae (4), Dalatiidae (4)
- Squatiniformes: Squatinidae (4)
- Rajiformes: Pristidae (2), Rhinobatidae (4), Narcinidae (6), Torpedinidae (2), Rajidae (30), Urotrygonidae (1), Potamotrygonidae (18), Dasyatidae (11), Gymnuridae (2), Myliobatidae (4), Rhinopteridae (2), Mobulidae (6).

Biologia da conservação

Comparativamente aos Osteichthyes, os Chondrichthyes não tinham importância pesqueira generalizada até a década de 1970, sendo geralmente descartados quando capturados de maneira acessória em pescarias voltadas para outros recursos, tais como os atuns. Alguns subprodutos, incluindo o óleo do fígado, o esqualeno e a própria pele, chegaram a ter alguma importância econômica como matériasprimas para a indústria. No entanto, com o declínio de estoques de espécies de peixes ósseos em função da sobrepesca e com o aumento da demanda de carne e subprodutos de peixes cartilaginosos no mercado oriental, especialmente as barbatanas, diversas espécies de Chondrichthyes passaram a ser alvo de pesca intensiva.

As características biológicas intrínsecas desse grupo, como a baixa fecundidade e a maturação sexual tardia, tornam a maioria das espécies vulneráveis à sobre-exploração. De fato, populações de uma considerável quantidade de espécies mostraram declínios acentuados em função da pesca nas últimas décadas, tornando-as ameaçadas de extinção. Esse histórico de declínios devido à sobre-exploração repete-se em diferentes partes do mundo, incluindo o Brasil. As regiões que concentram a maior quantidade de espécies ameaçadas de Chondrichthyes são:

- sudeste da América do Sul
- Europa Ocidental e mar Mediterrâneo
- África Ocidental
- sul do mar da China e sudeste Asiático
- sudeste da Austrália.[58]

Tipicamente, a exploração pesqueira de Chondrichthyes resulta em um pico acentuado de produtividade, seguido de um rápido colapso do recurso, já que os estoques não conseguem compensar a mortalidade por pesca devido ao baixo potencial reprodutivo. Esse fenômeno ocorreu em várias partes do mundo, inclusive com as populações do tubarão-pere-grino (*Cetorhinus maximus*) e do cação *Squalus acanthias?*[9] No sul do Brasil, o acompanhamento de pescarias comerciais e os dados de cruzeiros de pesquisa desde a década de 1980 revelaram declínios populacionais acentuados de diversas espécies de elasmobrânquios, incluindo o cação *Galeorhinus galeus* e a raia-viola *Rhinobatos horkelii*, considerados criticamente em perigo de extinção.[60] Algumas espécies já foram apontadas como regionalmente extintas no Brasil, como o tubarão-das-Galápagos, (*Carcharhinus galapagensis*), o tubarão-dente-de-agulha (*Carcharhinus isodon*) e o tubarão-lagarto (*Schroederichthys bivius)*.[5,61]

Dentre a condrofauna brasileira, o processo de avaliação do estado de conservação, conduzido pelo Instituto Chico Mendes

(ICMBio) entre 2011 e 2012, detectou 55 espécies ameaçadas, 28 delas em estado crítico, e duas espécies regionalmente extintas.[5] Entre as medidas de conservação que estão sendo atualmente adotadas pelos órgão ambientais ou discutidas pela sociedade civil no Brasil estão a elaboração de um Plano de Ação Nacional para os Chondrichthyes (PAN Tubarões), a cargo do ICMBio; a criação de novas áreas protegidas que incluam hábitats críticos para as espécies, como locais de agregação, reprodução e berçários; e a proposta de uma moratória para a pesca de elasmobrânquios.

Considerações finais

Os Chondrichthyes representam um maravilhoso e bem-sucedido exemplo da evolução de linhagens de animais vertebrados, que combina a persistência no tempo geológico, desde sua origem na era Paleozoica, e adaptações que levaram tanto à simplificação de características ancestrais, incluindo a perda dos elementos ósseos, quanto à extrema especialização, como a diferenciação de um complexo aparato sensorial e de diversificadas estratégias reprodutivas e comportamentais.

Infelizmente, o resultado desse processo evolutivo não os habilitou a suportar as pressões do ser humano moderno, uma vez que a maioria das espécies não tem capacidade de reposição populacional para compensar a mortalidade por pesca. O histórico das pescarias comerciais de tubarões e raias nos vários oceanos é uma sucessão de eventos caracterizados por um pico de produtividade com curta duração, seguido de colapso ou extinção local da população. Como decorrência desses processos, uma considerável proporção de espécies tornou-se ameaçada de extinção, enquanto algumas efetivamente foram extintas, evidenciando claramente que os Chondrichthyes não podem ser tratados da mesma maneira que os demais recursos pesqueiros.

Como desafios de curto e médio prazo para os pesquisadores e a sociedade, encontra-se a necessidade de revelar a biodiversidade oculta desse grupo por meio da descrição dos táxons ainda desconhecidos e ampliar o conhecimento sobre a biologia das espécies e as ações de proteção às mesmas, de modo que as futuras gerações possam ainda desfrutar deste patrimônio vivo insubstituível.

Sugestão de aulas práticas

Aula prática 1 | Diversidade e classificação dos Elasmobranchii recentes

Material necessário. Espécimes de tubarões e raias conservados em álcool etílico, representando as principais linhagens de elasmobrânquios recentes (Galea, Squaliformes, Squatiniformes e Rajiformes).

Desenvolvimento. Observe nos espécimes em demonstração as principais características morfológicas externas e sua variação nos táxons disponibilizados, como: forma da cabeça e do tronco, existência e forma das nadadeiras, espinhos nas nadadeiras, existência e posição dos espiráculos, posição dos olhos, quantidade e posição das aberturas branquiais, e forma da cauda. Elabore uma matriz indicando a distribuição dos caracteres observados nesses táxons e, com base nela, tente reconhecer as possíveis características derivadas compartilhadas entre os diferentes táxons, construindo um cladograma que expresse suas relações filogenéticas.

Aula prática 2 | Morfologia externa dos Chondrichthyes

Material necessário. Espécimes conservados em álcool etílico, incluindo pelo menos um representante de tubarão e um de raia dos dois sexos; cortes quadrangulares da superfície da pele do tubarão e da raia, montados sobre lâmina de vidro, para observação em microscópio estereoscópico; cauda isolada de raia da subordem Myliobatoidei.

Desenvolvimento. Represente um espécime de raia e um de tubarão com ilustrações (em vista lateral e ventral para os tubarões, e em vista dorsal e ventral para as raias), indicando as principais estruturas macroscópicas da morfologia externa (boca, narinas, olhos, espiráculos, aberturas branquiais, nadadeiras, clásperes). Observe na lupa e represente com desenhos os dentículos dermoepidérmicos da pele de tubarão e de raia. Quais as principais diferenças observadas entre eles? A que diferentes funções tais dentículos podem estar adaptados? Observe na cauda da raia os espinhos, o ferrão serrilhado e os tubérculos derivados dos dentículos dermoepidérmicos. Por que tais estruturas são comumente encontradas na superfície dorsal das raias?

Aula prática 3 | Sistema esquelético

Material necessário. Preparações esqueléticas na forma de espécimes de tubarões e raias dissecados e conservados em álcool etílico glicerinado, espécimes de tubarões e raias corados com azul alciano, diafanizados e conservados em glicerina, e peças

esqueléticas de tubarões e raias conservadas a seco, incluindo o neurocrânio, as maxilas e o arco hioide.

Desenvolvimento. Reconheça as distintas regiões do neurocrânio e observe nelas as principais características (rostro, cápsulas olfatórias, fontanela craniana, órbitas e processos orbitais, cápsulas óticas, fossa e forames endolinfáticos, forame magno e côndilos occipitais). Discuta o papel funcional das principais aberturas encontradas na superfície do neurocrânio. Reconheça as principais cartilagens nas maxilas e no arco hioide (cartilagem de Meckel, palatoquadrado e hiomandibular), como se articulam entre si e com o neurocrânio. Observe nos espécimes dissecados e diafanizados as cinturas e as nadadeiras peitoral e pélvica. Compare a extensão dos elementos basais e dos raios das nadadeiras peitorais entre tubarões e raias. A que aspectos funcionais podem ser atribuídas as diferenças observadas? Compare a margem interna das nadadeiras pélvicas de machos e fêmeas. Que diferenças são observadas? Como se forma uma estrutura reprodutiva dos machos nessa região?

Aula prática 4 | Sistemas digestório e circulatório

Material necessário. Espécimes jovens ou embrionários de tubarões, preparados na forma de cortes sagital e frontal na região da cabeça e do tronco e conservados em álcool etílico; espécimes jovens ou embrionários de tubarões, dissecados ventralmente na forma de evidenciar o coração e arcos aórticos e o tubo digestório e anexos.

Desenvolvimento. Observe e reconheça as principais estruturas do sistema circulatório (cavidade pericárdica, coração, cone arterioso, artérias branquiais aferentes). Para onde o sangue é conduzido após passar pelas brânquias? Observe nos cortes sagital, frontal e nos espécimes dissecados ventralmente as principais estruturas e os anexos do tubo digestório (boca, faringe, estômago, válvula espiral, fígado, intestino, ânus). Por que o fígado se apresenta hipertrofiado nos elasmobrânquios? Qual o papel funcional da válvula espiral?

Agradecimentos

A Otto B. F. Gadig, pela disponibilização de sua base bibliográfica, e a Robson T. C. Ramos, pela revisão crítica do texto.

Sugestão de leitura

Carrier, J. C.; Musick, J. A.; Heithaus, M. R. Sharks and their relatives II. Biodiversity, adaptative physiology and conservation. Boca Raton: CRC Press, 2010.

_____. Biology of sharks and their relatives. 2. ed. Boca Raton: CRC Press, 2012.

Garman, S. The Plagiostomia (sharks, skates, and rays). Mem Mus Comp Zool. 1913; 36:1-515.

Gomes, U. L.; Signori, C. N.; Gadig, O. B. F. *et al*. Guia para identificação de tubarões e raias do Rio de Janeiro. Rio de Janeiro: Technical Books, 2010.

Gruber, S. H. (ed.). Discovering sharks: A volume honoring the work of Stewart Springer. Highlands, NJ: American Littoral Society, 1991.

Hamlett, W. C. (ed.). Sharks, skates and rays: The biology of elasmobranch fishes. Baltimore: The John Hopkins University Press, 2004.

Helfman, G. S.; Collette, B. B.; Facey, D. E. *et al*. The diversity of fishes: Biology, evolution and ecology. Chichester, UK: Wiley-Blackwell, 2009.

Hildebrand, M.; Goslow, G. Análise da estrutura dos vertebrados. 2. ed. São Paulo: Atheneu, 2006.

Musick, J. A.; McMillan, B. The shark chronicles: A scientist tracks the consummate predator. New York: Henry Holt and Co., 2002.

Szpilman, M. (ed.). Tubarões no Brasil. Rio de Janeiro: Mauad, 2003.

Referências bibliográficas

1. Grogan, E.; Lund, R. The origin and relationships of early Chondrichthyes. In: Carrier, J.; Musick, J.; Heithaus, M. (eds.). Biology of sharks and their relatives. Boca Raton, Florida: CRC Press, 2004. pp. 3-31.
2. Compagno, L. J. V. Checklist of living Chondrichthyes. In: Hamlett, W. C. (ed.). Reproductive biology and phylogeny of Chondrichthyes: sharks, batoids, and chimaeras. New Hampshire: Science Publishers, 2005. pp. 501-48.
3. Ebert, D. A.; Stehmann, M. F. W. Sharks, batoids and chimaeras of the North Atlantic. FAO Species Catalogue for Fishery Purposes. Rome: FAO, 2013; n.7.
4. Rosa, R. S. Elasmobranchii. In: Rocha, R. M.; Boeger, W. A. (orgs.). Estado da arte e perspectivas para a zoologia no Brasil.

Curitiba: Sociedade Brasileira de Zoologia, Ed. UFPR, 2009. pp. 203-10.

5. Rosa, R. S.; Gadig, O. B. F. Conhecimento da diversidade dos Chondrichthyes marinhos no Brasil: a contribuição de José Lima de Figueiredo. Arq Zool S Paulo. 2014; 45:89-104.
6. Camhi, M.; Fowler, S.; Musick, J. *et al*. The biology of the Chondrichthyan fishes, in sharks and their relatives. Ecology and conservation. Gland, Switzerland and Cambridge. UK: IUCN, 1998.
7. Rosa, R. S.; Charvet-Almeida, P.; Quijada, C. C. D. Biology of the South American potamotrygonid stingrays. In: Carrier, J. C.; Musick, J. A.; Heithaus, M. R. (eds.). Sharks and their relatives II: Biodiversity, adaptive physiology and conservation. New York: Taylor & Francis Group, 2010. pp. 241-86.
8. Carvalho, M. R.; Maisey, J. G.; Grande, L. Freshwater stingrays of the Green River Formation of Wyoming (Early Eocene), with the description of a new genus and species and an analysis of its phylogenetic relationships (Chondrichthyes: Myliobatiformes). Bull Am Mus Nat Hist. 2004; 284:1-136.
9. Compagno, L. J. V. Phyletic relationships of living sharks and rays. Am Zool. 1977; 17:303-22.
10. Grogan, E. D.; Lund, R. *Debeerius ellefseni* (fam. nov., gen. nov., spec. nov.), an autodiastylic chondrichthyan from the Mississippian Bear Gulch Limestone of Montana (USA), the relationships of the Chondrichthyes, and comments on Gnathostome evolution. J Morphol. 2000; 243:219-45.
11. Daniel, J. F. Elasmobranch fishes. 2. ed. Berkeley: University of California Press, 1928.
12. Gilbert, S. G. Pictorial anatomy of the dogfish. Seattle and London: University of Washington Press, 1973.
13. Edgeworth, F. H. The cranial muscles of vertebrates. Cambridge: Cambridge University Press, 1935.
14. Compagno, L. Sharks of the Order Carcharhiniformes. Princeton, New Jersey: Princeton University Press, 1988.
15. Shirai, S. Squalean phylogeny: a new framework of "squaloid" sharks and related taxa. Sapporo: Hokkaido University Press, 1992.
16. Carvalho, M. R. Higher-level elasmobranch phylogeny, basal squaleans and paraphyly. In: Stiassny, M.; Parenti, L.; Johnson, G. (eds.). Interrelationships of fishes. New York: Academic Press, 1996. pp. 35-62.
17. Soares, M. C.; Carvalho, M. R. Comparative myology of the mandibular and hyoid arches of sharks of the order Hexanchiformes and their bearing on its monophyly and phylogenetic relationships (Chondrichthyes: Elasmobranchii). J Morphol, 2012; 274:203-14.
18. Nishida, K. Phylogeny of the suborder Myliobatidoidei. Mem Fac Fish Hokkaido Univ. 1990; 37:1-108.
19. Wilga, C. A. D.; Lauder, G. V. Biomechanics of locomotion in sharks, rays and chimeras. In: Carrier, C.; Musick, J. A.; Heithaus, M. R. (eds.). Biology of sharks and their relatives. Boca Raton: CRC Press, 2004. pp. 139-64.
20. Motta, P. J. Prey capture behavior and feeding mechanics of elasmobranchs. In: Carrier, J.; Musick, J.; Heithaus, M. (eds.). Biology of sharks and their relatives. Boca Raton: CRC Press, 2004. pp. 165-202.
21. Moro, G.; Charvet, P.; Rosa, R. S. Insectivory in *Potamotrygon signata* (Chondrichthyes: Potamotrygonidae), an endemic freshwater stingray from the Parnaíba River basin, northeastern Brazil. Braz. J. Biol. 2012; 72:885-91.
22. Motta, P. J.; Wilga, C. D. Advances in the study of feeding behaviors, mechanisms, and mechanics of sharks. Environ Biol Fish. 2001; 60:131-56.
23. Gelsleichter, J. Hormonal regulation of elasmobranch physiology. In: Carrier, C.; Musick, J. A.; Heithaus, M. R. (eds.). Biology of sharks and their relatives. Boca Raton, Flórida: CRC Press, 2004. pp. 288-323.
24. Holmgren, S.; Nilsson, S. Digestive systemúsculo In: Hamlett, W. C. (ed.). Sharks, skates and rays: the biology of elasmobranch fishes. Baltimore: The John Hopkins University Press, 1999. pp. 144-73.
25. Wetherbee, B. M.; Gruber, S. H. Absorption efficiency of the lemon shark *Negaprion brevirostris* at varying rates of energy intake. Copeia. 1993; 2:416-25.
26. Wetherbee, B. M.; Gruber, S. H. The effect of ration level on food retention time in juvenile lemon sharks, *Negaprion brevirostris*. Env Biol Fish. 1990; 29:59-65.
27. Wetherbee, B. M.; Gruber, S. H.; Cortés, E. Diet, feeding habits, digestion and consumption in sharks, with special reference to the lemon shark, *Negrapion brevirostris*. In: Pratt, H. L.; Gruber, S. H.; Taniuchi, T. (eds.). Elasmobranchs as living resources: advances in biology, ecology and systematics, and the status of fisheries. Springfield: NOAA Technical Report, 1990. pp. 29-47.
28. Wetherbee, B. M.; Cortés, E. Food consumption and feeding habits. In: Carrier, C.; Musick, J. A.; Heithaus, M. R. (eds.). Biology of sharks and their relatives. Boca Raton, Flórida: CRC Press, 2004. pp. 225-46.
29. Olson, K. R. Gill circulation: regulation of perfusion distribution and metabolism of regulatory molecules. J Exp Zool. 2002; 293:320-35.
30. Piiper, J.; Meyer, M.; Worth, H *et al*. Respiration and circulation during swimming activity in the dogfish, *Scyliorhinus stellaris*. Respir Physiol. 1977; 30:221-39.
31. Evans, D. H.; Piermarini, P. M.; Choe, K. P. Homeostasis: Osmoregulation, pH regulation and nitrogen excretion. In: Carrier, C.; Musick, J. A.; Heithaus, M. R. (eds.). Biology of sharks and their relatives. Boca Raton, Flórida: CRC Press, 2004. pp. 247-68.
32. Thorson, T. B.; Wotton, R. M.; Georgi, T. A. Rectal gland of freshwater stingrays, *Potamotrygon* spp. (Chondrichthyes: Potamotrygonidae). Biol Bull. 1978; 154:508-16.

33. Thorson, T. B.; Brooks, D. R.; Mayes, M. A. The evolution of freshwater adaptation in stingrays. Natl Geogr Res. 1983; 15:663-94.
34. Romer, A. S.; Parsons, T. S. Anatomia comparada dos vertebrados. São Paulo: Atheneu, 1985.
35. Northcutt, R. G. Elasmobranch central nervous system organization and its possible evolutionary significance. Am Zool. 1977; 17:411-29.
36. Hueter, R. E.; Mann, D. A.; Maruska, K. P *et al*. Sensory biology of elasmobranchs. In: Carrier, J.; Musick, J.; Heithaus, M. (eds.). Biology of sharks and their relatives. Boca Raton: CRC Press, 2004. pp. 326-68.
37. DiBattista, J. D.; Feldheim, K. A.; Thibert-Plante, X *et al*. A genetic assessment of polyandry and breeding-site fidelity in lemon sharks. Mol Ecol. 2008; 17:3337-51.
38. Hamlett, W. C.; Koob, T. J. Female reproductive systemúsculo In: Hamlett, W. C. (ed.). Sharks, skates and rays: the biology of elasmobranch fishes. Baltimore: The John Hopkins University Press, 1999. pp. 398-443.
39. Pratt, H. L.; Castro, J. I. Shark reproduction: parental investment and limited fisheries, an overview. In: Gruber, S. H. (ed.). Discovering sharks: A volume honoring the work of Stewart Springer. Highlands, NJ: American Littoral Society, 1991. pp. 56-60.
40. Shirai, S. Phylogenetic interrelationships of Neoselachians (Chondrichthyes: Euselachii). In: Stiassny, M.; Parenti, L.; Johnson, G. (eds.). Interrelationships of fishes. New York: Academic Press, 1996. pp. 9-34.
41. Schaeffer, B. Comments on elasmobranch evolution. In: Gilbert, P. W.; Mathewson, R. F.; Rall, D. P. (eds.). Sharks, skates and rays. Baltimore: Johns Hopkins Press, 1967. pp. 3-35.
42. Compagno, L. J. V. Interrelationships of living elasmobranchs. In: Greenwood, P. A.; Miles, R. S.; Patterson, C. (eds.). Interrelationships of fishes. New York: Academic Press, 1973. pp. 15-61.
43. Maisey, J. G.; Naylor, G. J. P.; Ward, D. J. Mesozoic elasmobranchs, neoselachian phylogeny and the rise of modern elasmobranch diversity. In: Arratia, G.; Tintori, A. (eds.). Mesozoic fishes 3 – systematics, paleoenvironments and biodiversity. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 2004. pp. 17-56.
44. Maisey, J. G. What is an 'elasmobranch'? The impact of palaeontology in understanding elasmobranch phylogeny and evolution. J Fish Biol. 2012; 80:918-51.
45. Douady, C. J.; Dosay, M.; Shivji, M. S. *et al*. Molecular phylogenetic evidence refuting the hypothesis of Batoidea (rays and skates) as derived sharks. Mol Phylogenet Evol. 2003; 26:215-21.
46. Naylor, G. J. P.; Ryburn, J. A.; Fedrigo, O. *et al*. Phylogenetic relationships among the major lineages of modern elasmobranchs. In: Hamlett, W. C. (ed.). Reproductive biology and phylogeny of Chondrichthyes: sharks, batoids and chimaeras. New Hampshire: Science Publishers, 2005. pp. 1-25.
47. Naylor, G. J. P.; Caira, J. N.; Jensen, K *et al*. Elasmobranch phylogeny: A mitochondrial estimate based on 595 species. In: Carrier, J. C.; Musick, J. A.; Heithaus, M. R. (eds.). Biology of sharks and their relatives. 2. ed. Boca Raton: CRC Press, 2012. pp. 31-56.
48. Naylor, G. J. P.; Caira, J. N.; Jensen, K. *et al*. A DNA sequence based approach to the identification of shark and ray species and its implications for global elasmobranch diversity and parasitology. Bull Am Mus Nat Hist. 2012; 367:1-262.
49. Zangerl, R. New Chondrichthyes from the Mazon Creek fauna (Pennsylvanian) of Illinois. In: Nitecki, M. H., (ed.). Mazon Greek fossils. New York: Academic Press, 1979. pp. 449-500.
50. Pradel, A.; Langer, M.; Maisey, J. G. *et al*. Skull and brain of a 300 million-year-old chimaeroid fish revealed by synchrotron holotomography. Proc Natl Acad Sci. 2009; 106:5224-28.
51. Nelson, J. S. Fishes of the world. 4. ed. New York: John Wiley and Sons, 2006.
52. Figueiredo, J. L. Manual de peixes marinhos do sudeste do Brasil. I. Introdução. Cações, raias e quimeras. São Paulo: Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, 1977.
53. Lessa, R.; Santana, F. M.; Rincón, G. *et al*. Biodiversidade de elasmobrânquios do Brasil. Recife: Ministério do Meio Ambiente (MMA). Projeto de Conservação e Utilização Sustentável da Diversidade Biológica Brasileira (PROBIO), 1999.
54. Menni, R. C.; Stehmann, M, F. W. Distribution, environment and Biology of batoid fishes off Argentina, Uruguay and Brazil: A review. Rev Mus Argentino Cienc Nat. 2000; 2:69-109.
55. Soto, J. M. R. Annotated systematic checklist and bibliography of the coastal and oceanic fauna of Brazil. I. Sharks. Mare Magnum. 2001; 1:51-120.
56. Gadig, O. B. F. Tubarões da costa brasileira [tese]. Rio Claro: Universidade Estadual Paulista, 2001.
57. Rosa, R. S.; Carvalho, M. R. Família Potamotrygonidae. In: Buckup, P. A.; Menezes, N. A.; Ghazzi, M. S. (eds.). Catálogo das espécies de peixes de água doce do Brasil. Rio de Janeiro: Museu Nacional, 2007. pp. 17-8.
58. Field, I. C.; Meekan, M. G.; Buckworth, R. C.; *et al*. Susceptibility of sharks, rays and chimaeras to global extinction. Adv Mar Biol. 2009; 56:275-363.
59. Stevens, J. D.; Walker, T. I.; Cook, S. F. *et al*. Threats faced by chondrichthyan fish. In: Fowler, S. L.; Cavanagh, R. D.; Camhi, M. *et al*. (eds.). Sharks, rays and chimaeras: the status of the chondrichthyan fishes. Status Survey. Gland, Switzerland and Cambridge, UK: IUCN/SSC Shark Specialist Group. IUCN – The World Conservation Union, 2005. pp. 48-57.
60. Vooren, C. M.; Klippel, S. Ações para a conservação de tubarões e raias no sul do Brasil. Porto Alegre: Igaré, 2005.

61. Luiz, O. J.; Edwards, A. J. Extinction of a shark population in the Archipelago of Saint Paul's Rocks (equatorial Atlantic) inferred from the historical record. Biol Conserv. 2011; 144:2873-81.

Capítulo 5

Osteichthyes | Diversidade Evolutiva e Ecológica

Oscar Akio Shibatta e Evanilde Benedito

- Introdução
- Classificação atual
- Peixes brasileiros
- Morfologia externa
- Morfologia interna e funcionamento geral
- Sugestão de aulas práticas
- Sugestão de leitura
- Referências bibliográficas

Introdução

Peixes constituem um grupo de animais que sempre despertou o interesse das pessoas, seja pela beleza, pelo sabor da carne, pela importância comercial, pela pesca esportiva ou por ser fonte de investigações científicas. O comércio de peixes ornamentais e de acessórios vinculados ao aquarismo movimenta cerca de 7 bilhões de dólares todos os anos.[1] São comercializados aproximadamente 1 bilhão de peixes, dos quais 4.000 espécies são de água doce, e 1.400 são marinhas.[2] O Brasil tem grande participação nesse mercado, principalmente pela exportação de espécies da região amazônica, coletadas diretamente dos ambientes naturais. Os chineses provavelmente são os mais antigos praticantes da domesticação de peixes, selecionando pacientemente formas e cores exóticas do peixe-dourado *Carassius auratus*, que hoje reside em muitos aquários domésticos ao redor do mundo.

Ao comparar o sabor da carne de várias espécies, nota-se que as opções gastronômicas são amplas, pois espécies distintas têm texturas e sabores muito diferentes. A culinária brasileira é rica em pratos que caracterizam determinadas regiões. No Pantanal consome-se caldo de piranha, ventrecha de pacu, mojica de pintado, pintado ao urucum e piraputanga frita; na Amazônia há pirarucu de casaca, caldeirada de tucunaré, jaraqui frito, matrinxã desossada e tambaqui ao molho de camarão; no litoral do Espírito Santo tem-se moqueca capixaba; e no litoral norte de São Paulo come-se o peixe azulmarinho. O valor dos peixes para a nutrição da espécie humana é frequentemente divulgado pelos meios de comunicação, o que tem servido de motivação ao incremento do seu consumo.

Outro modo de relação do homem com os peixes é a pesca. Sua antiguidade pode ser atestada nas pinturas egípcias de monumentos faraônicos, mas certamente a prática ainda faz parte da vida de muitas pessoas, seja com a pesca de lambaris em pequenos riachos ou de grandes marlins em mar aberto. A pesca mundial movimenta bilhões de dólares; porém, em decorrência da sobrepesca, observa-se que há decréscimo na quantidade de pescados nesses últimos anos. A pesca esportiva é outra atividade economicamente importante e tem exercido forte pressão sobre os estoques naturais. Propor novas alternativas para a atividade pesqueira que evitem o colapso da pesca mundial certamente será um desafio aos biólogos que se dedicarem ao assunto.

Os peixes constituem quase metade das espécies do subfilo Craniata,[3] e a zoologia, com seu arsenal metodológico tradicional, pode auxiliar na compreensão dos fatores que promoveram o sucesso evolutivo e ecológico desses animais. Devido à grande diversidade, não é surpreendente observar que existem peixes em quase todos os ambientes aquáticos, provavelmente não ocorrendo apenas em corpos de água muito salgados ou cáusticos. Há espécies abissais, que, por viverem em ambiente pobre de nutrientes, têm estratégias para atração e captura de presas às vezes maiores que eles próprios. Órgãos bioluminescentes, bocas enormes e estômagos muito elásticos são estruturas anatômicas comumente compartilhadas por esses peixes. As espécies anuais também são peculiares, pois são encontradas em poças temporárias de água doce. Nesse hábitat, elas nascem durante as cheias e, antes de morrerem, no período das secas, depositam seus ovos no substrato, onde permanecerão em estado de latência até que o brejo se encha de água novamente. Além desses ambientes, os peixes ainda podem viver em cavernas, águas subterrâneas, áreas termais, oásis, rios, lagos e mares.

O sucesso dos teleósteos, por exemplo, pode ser verificado não apenas pela riqueza de espécies, mas também pela abundância de algumas delas. Peixes forrageiros, como as sardinhas compõem populações numerosas que chegam a milhões. Além de suas características morfológicas, o comportamento de formar cardumes certamente oferece grandes vantagens à espécie, uma vez que reduz a probabilidade de ser capturada por um predador e facilita a tarefa de encontrar parceiros para o acasalamento.

Entre todas as regiões do planeta, a maior diversidade de peixes está na América do Sul, particularmente no Brasil, que tem cerca de 30% de todas as espécies conhecidas. Grande quantidade é registrada em ambiente marinho, mas uma parcela ainda maior encontra-se em águas continentais. Em função dessa exuberância, a Ictiologia é um dos ramos da Biologia com maior quantidade de especialistas e estudantes no Brasil, com expressiva participação da comunidade científica internacional.

Apesar de muitos estudos realizados no país estarem em concordância com as tendências científicas mais modernas e utilizarem tecnologias avançadas, ainda é necessário investir em pesquisas básicas. Para ressaltar essa importância, cabe advertir que muitos peixes ornamentais exportados para o mundo são coletados diretamente dos ambientes naturais e comercializados sem que ao menos tenham sido investigados cientificamente. Além disso, embora esse comércio envolva quantidades muito elevadas, a falta de conhecimentos básicos sobre a biologia da maioria dessas espécies impede seu manejo correto. Em função disso, outras espécies encontram-se ainda totalmente desconhecidas pela ciência, não tendo sido sequer descritas e nominadas.

O desconhecimento da sistemática, da biologia e da ecologia das espécies também afeta outra área comercial, como a piscicultura, que ressente de informações para a produção de espécies nativas. Isso desvia o interesse dos produtores, que procuram por espécies exóticas como a tilápia-do-Nilo (*Oreochromis niloticus*), muito tolerante às alterações da qualidade da

água e precoces quanto ao crescimento e ao ganho de peso. Além disso, as técnicas de manejo dessa espécie, que possibilitam o rápido retorno financeiro, tornam-se cada vez mais disseminadas. Com o aumento do conhecimento das características biológicas das espécies nativas e a seleção de linhagens que respondam melhor ao tratamento oferecido, talvez algum dia seja possível tornar viável a sua produção comercial de maneira sustentada e em uma escala mais expressiva do que aquela que se vê atualmente.

É fato que os estudos sobre a ictiofauna brasileira avançaram rapidamente nesses últimos 20 anos, mas o país tem um ritmo de degradação ambiental que sobrepuja a velocidade das pesquisas. Além do grande esforço necessário para preencher as lacunas do conhecimento antes que as espécies desapareçam, agrava-se o fato de existirem poucos livros brasileiros de zoologia que se dedicaram a analisar as espécies nativas. Por isso, este capítulo aborda classificação, biologia e ecologia dos peixes, utilizando informações atualizadas sobre as espécies autóctones com o intuito de conhecer e compreender melhor a diversidade da ictiofauna brasileira.

Classificação atual

A designação "peixes" é aplicada a um grupo de animais aquáticos pecilotérmicos, geralmente com corpo fusiforme, cobertos por muco, portadores de nadadeiras e comumente com respiração branquial. Entretanto, essas características agrupam organismos sem relação filogenética próxima, o que causa distorções à compreensão da evolução dos vertebrados. Segundo Wullimann e Vernier,[4] "peixes representam um modo de vida muito mais do que um grupo monofilético de craniados". Desse modo, o termo "peixes" ainda é utilizado informal e amplamente, e inclui os Agnatha, os Chondrichthyes e os Osteichthyes. Análises morfológicas e moleculares têm demonstrado o monofiletismo dos Agnatha[4] e dos Chondrichthyes,[5] mas não dos Osteichthyes.

A classificação dos peixes ósseos sofreu várias modificações nos últimos 100 anos, mas os estudos se intensificaram nos últimos 50 anos, e muitas hipóteses filogenéticas foram apresentadas após o estabelecimento da metodologia cladística e das análises de DNA. A importância das nadadeiras raiadas para a identificação de "peixes verdadeiros" já havia sido reconhecida por Aristóteles (384-322 a.C.), como pode ser verificado nos primeiros estudos das espécies do Mediterrâneo apresentados na obra *Historia Animalium*. Todavia, a ictiologia moderna foi delineada somente no século 18 por Peter Artedi (1705-1735), que morreu precocemente, mas teve sua obra publicada pelo amigo Carl Linnaeus (1707-1778) em 1738. [5]

O primeiro ictiólogo a reconhecer três níveis de organização entre os peixes de nadadeiras raiadas, aos quais denominou Chondrostei, Holostei e Teleostei, foi Louis Agassiz, em seu trabalho clássico publicado entre 1833 e 1844, intitulado *Recherches sur les poissons fossiles*. Entretanto, quem questionou a naturalidade desse grupamento foi Edward Drinker Cope, que os denominou de Actinopteri para distingui-los dos peixes de nadadeiras lobadas. A grafia utilizada atualmente, Actinopterygii, foi proposta por Arthur Smith Woodward em 1891.[6] Lagler *et al.*[7] apresentam as principais classificações propostas no século 20, resumidas a seguir.

Em 1923, Jordan[7] incluía, no grupo Pisces, os peixes pulmonados (Dipneusti), os de nadadeira lobada (Crossopterygii) e os de nadadeiras raiadas (Actinopterygii). Poucos anos depois, em 1929, Regan[7] agrupou os dois primeiros sob a designação Crossopterygii e dividiu os peixes de nadadeiras raiadas em dois grupos, denominados Paleopterygii e Neopterygii. Em 1940, Berg[7] não utilizou o nome Pisces e reconheceu apenas Dipnoi e Teleostomi, este constituído por Crossopterygii e Actinopterygii. A denominação Osteichthyes surgiu em 1958, proposta por Bertin e Arambourg no livro *Traité de Zoologie*, englobando Dipneusti, Crossopterygii, Brachiopterygii e Actinopterygii. Romer,[7] em 1959, adotou Osteichthyes como uma classe de peixes e, para a categoria subclasse, considerou apenas Sarcopterygii e Actinopterygii (o que, posteriormente, foi aceito pelos demais pesquisadores).

Osteichthyes perdurou até os anos 1980, mas, com a crescente evidência de que a relação dos peixes de nadadeiras carnosas, ou Sarcopterygii, era mais estreita com Tetrapoda do que com Actinopterygii, tornou-se evidente a natureza parafilética do grupo. Por isso, atualmente, os Actinopterygii e Sarcopterygii são considerados classes e não subclasses de Osteichthyes.

Ainda conforme a natureza inclusiva das relações filogenéticas, os Tetrapoda também deveriam ser considerados peixes; assim, mamíferos como as baleias e os humanos também pertenceriam a esse grupo. Por outro lado, é importante ressaltar que os outros peixes não pertencem ao grupo dos Tetrapoda. Logo, quando se opta por utilizar o nome Osteichthyes da maneira tradicional, parafilética, deve-se escrevê-lo entre aspas ou, em uma abordagem renovada, considerá-lo uma superclasse que inclui os Tetrapoda.

A classificação moderna dos teleósteos se tornou mais compreensível com o trabalho de Greenwood *et al.*,[8] e a organização dos peixes actinopterígios avançou bastante com os estudos de Lauder e Liem.[9] A seguir são apresentadas a classificação dos peixes e a seleção das características dos grupos propostas por Nelson, [3] além de uma nova classificação dos Teleostei apresentada por Wiley e Johnson.[10] Nessas classificações, entre as categorias taxonômicas classe e ordem, os autores utilizaram

as categorias coorte (e suas subdivisões supercoorte, subcoorte e infracoorte), seção (inclusive a subseção), divisão e série. As quantidades de espécies no Brasil seguiram Menezes *et al.*[11] e Buckup *et al.*[12]

■ Actinopterygii

A classe Actinopterygii é composta por 26.891 espécies conhecidas, o que corresponde a 49,2% do total de Craniata -um grupo com 54.711 espécies.[3] Os registros fósseis indicam que esses peixes originaram-se no Siluriano e desenvolveram-se no Devoniano, período em que os Palaeoniscoidea, um grupo de peixes já extinto, era o mais abundante. Entretanto, eles foram substituídos pelos Teleostei, que surgiram no Triássico e se diversificaram a partir do Jurássico,[6,13] tornando-se o grupo de vertebrados que hoje domina os ambientes aquáticos. Segundo estudos paleontológicos, os mamíferos também surgiram no Triássico,[12] sendo, portanto, uma linhagem que evoluiu contemporaneamente aos Teleostei. Além disso, Teleostei não pertence à linhagem que deu origem aos Tetrapoda. Logo, a antiga classificação dos Teleostei como vertebrados inferiores não é adequada.

Segundo Wiley e Johnson,[10] a classe Actinopterygii é composta por 54 ordens. Nelson[3] contabiliza 453 famílias e 4.289 gêneros. Peixes dessa classe têm as seguintes sinapomorfias:

- nadadeira dorsal única
- propterígio peitoral
- ganoína
- escamas com processo anterodorsal em formato de cavilha
- região jugal com eletrorreceptores (*pitlines*)
- canal sensorial mandibular incluído no osso dentário
- caixa craniana com ossos autosfenótico e opistótico grandes
- dentes com capa de acrodina (tecido especial)
- placa pélvica
- numerosas características da anatomia, incluindo desenvolvimento do encéfalo, musculaturas mandibulares e musculatura dos arcos branquiais.

A classe é subdividida nas subclasses Cladistia, Chondrostei e Neopterygii.

A subclasse Cladistia (Figura 5.1 A) é formada por um pequeno grupo de peixes relictos que vivem apenas no continente africano. É constituída por apenas uma ordem, Polypteriformes, com 16 espécies e 2 gêneros (*Polypterus* e *Erpetoichthyes*). São peixes alongados que apresentam duas sinapomorfias:

- numerosas nadadeiras dorsais com um espinho
- infraorbitais que se fundem com a maxila nos estágios iniciais do desenvolvimento ontogenético.

A subclasse Chondrostei (Figura 5.1 B) é composta pela ordem Acipenseriformes e pelas famílias Acipenseridae (esturjões) e Polyodontidae (peixes-espátula). Nessa subclasse observam-se três sinapomorfias:

- ausência de sulcos para a inserção dos músculos dos olhos (miódomos)
- fusão do pré-maxilar, do maxilar e do dermopalatino
- sínfise palatoquadrada localizada na região anterior da boca.

A família Acipenseridae engloba quatro gêneros (*Acipenser, Huso, Scaphirhynchus* e *Pseudoscaphirhynchus*) e 25 espécies, encontradas apenas no hemisfério norte. A família Polyodontidae tem dois gêneros monotípicos representados pelas espécies *Polyodon spathula* do rio Mississipi e *Psephurus gladius* do rio Yang-Tsé na China.

A subclasse Neopterygii engloba as infraclasses Holostei (subcoortes Ginglymodi e Halecomorphi) e Teleostei. Peixes dessa subclasse apresentam três sinapomorfias:

- raios das nadadeiras dorsal e anal com a mesma quantidade de ossos que os suportam
- dentição da faringe superior consolidada (placas faringianas bem desenvolvidas)
- clavícula ausente ou reduzida a uma pequena placa lateral ao cleitro.

A subcoorte Ginglymodi (Figura 5.1 C) contém apenas a ordem Lepisosteiformes, composta pela família Lepisosteidae, que tem dois gêneros (*Atractosteus* e *Lepisosteus*) e sete espécies distribuídas pelos EUA (rio Mississipi), pela Costa Rica e por Cuba. Os Ginglymodi têm duas sinapomorfias:

- centros vertebrais opistocélicos
- uma série de ossos infraorbitais denteados.

A subcoorte Halecomorphi (Figura 5.1 D) é representada pela ordem Amiiformes, com uma família, Amiidae, e uma espécie, *Amia calva*, do rio Mississipi. Tem quatro autapomorfias:

- osso maxilar móvel na região da face
- osso interopercular
- espinho neural mediano
- quadradojugal perdido ou fundido com o quadrado.

A infraclasse Teleostei é composta por quatro coortes: Osteoglossomorpha, Elopomorpha, Otomorpha (Otocephala, Ostarioclupeomorpha) e Euteleosteomorpha, todas com alguns representantes na região neotropical. Os Teleostei apresentam:

- uroneurais (arcos neurais urais alongados) com a função de enrijecer o lobo dorsal da cauda e suportar uma série de raios da nadadeira dorsal, o que permite natação vigorosa e grande variedade de formas corporais
- placas dentígeras basibranquiais ímpares
- pré-maxilar móvel, que se movimenta independentemente do maxilar
- forame carotídeo interno incluído no parasfenoide.

A coorte Osteoglossomorpha (Figura 5.2 A) caracteriza-se por ter língua óssea com inúmeros dentes. É composta por duas ordens (Hiodontiformes e Osteoglossiformes), cinco famílias, 29 gêneros e 220 espécies distribuídas pelos continentes asiático, africano e americano. No Brasil, está representada pelo grupo dos aruanãs (Osteoglossidae, um gênero e duas espécies: *Osteoglossum bicirrhosum* e *O. ferreirai*) e do pirarucu (Arapaimatidae, uma espécie: *Arapaima gigas*).

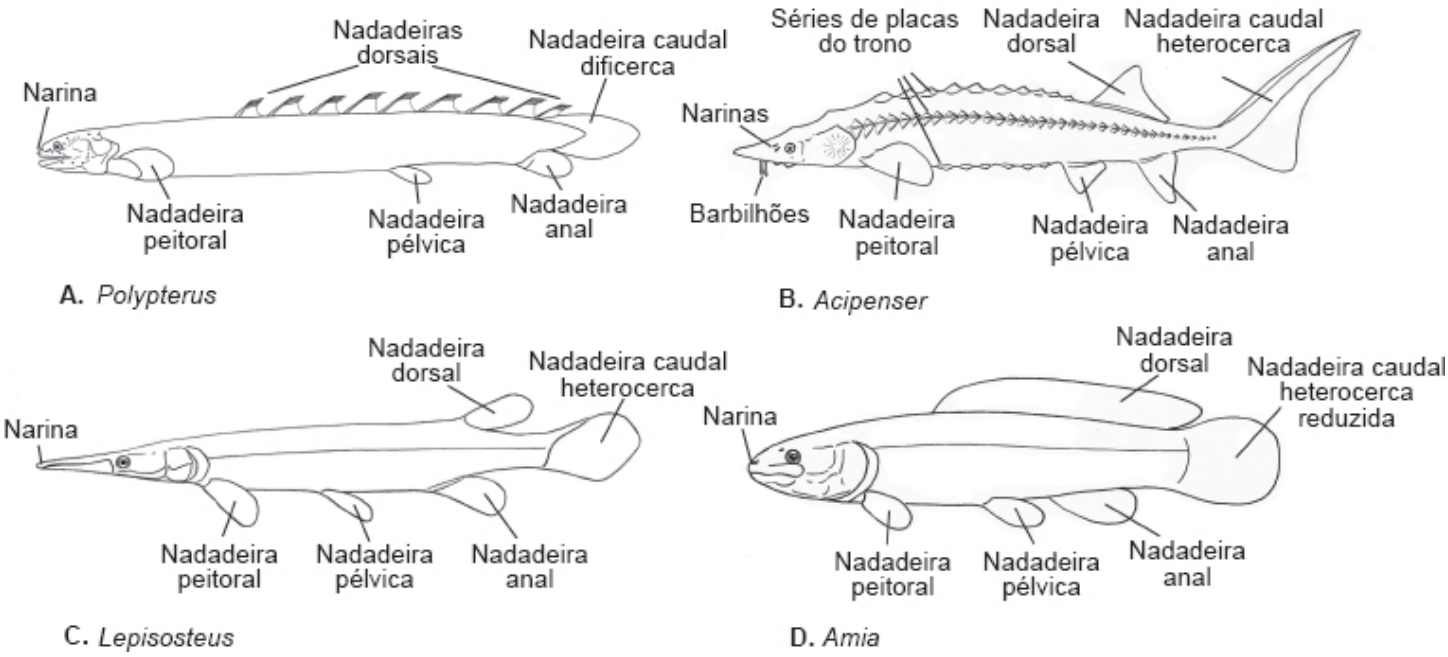


Figura 5.1 Representantes viventes das linhagens mais antigas (relictos) de Actinopterygii. **A**. Subclasse Cladistia. **B**. Subclasse Chondrostei. **C** e **D**. Subclasse Neopterygii, infraclasse Holostei: subcoorte Ginglymodi (**C**) e subcoorte Halecomorphi (**D**). (Ilustrações de O. A. Shibatta.)

A coorte Elopomorpha (Figura 5.2 B), eminentemente marinha com espécies estuarinas e anádromas (tarpão, moreias e enguias), é representada por quatro ordens (Elopiformes, Albuliformes, Notacanthiformes e Anguilliformes), 24 famílias, 156 gêneros e cerca de 850 espécies. Embora os adultos apresentem morfologias muito variadas, todas as espécies compartilham uma forma larval denominada leptocéfala, cujo comprimento pode variar de 5 cm a 2 m.

A coorte Otomorpha, também conhecida como Otocephala ou Ostarioclupeomorpha, subdivide-se em duas subcoortes: Clupei e Ostariophysi. A primeira engloba sardinhas e manjubas, e é composta apenas pela ordem Clupeiformes (Figura 5.3 A), que apresenta cinco famílias, 84 gêneros e 364 espécies, distribuídas principalmente nos oceanos, mas com algumas de água doce. A subcoorte Ostariophysi é uma das mais importantes na região Neotropical, em razão da grande quantidade de espécies. Está dividida em duas seções: Anotophysa e Otophysa. A seção Anotophysa é composta pela ordem Gonorynchiformes, um grupo atualmente distribuído no continente africano e nos oceanos Índico e Pacífico, composto por quatro famílias, sete gêneros

e 37 espécies. A seção Otophysa é composta pela superordem Cyprinae, com a ordem Cypriniformes, e a superordem Characiphysae, com as ordens Characiformes, Siluriformes e Gymnotiformes. A ordem Cypriniformes (carpas e barbos) é amplamente encontrada nas regiões Holártica, Oriental e Etiópica, e é composta por seis famílias, 321 gêneros e 3.268 espécies. A ordem Characiformes (Figura 5.3 B), constituída por peixes conhecidos popularmente como lambaris, tetras, piaus, peixes-cachorro, dourados, piranhas etc., encontra-se nas regiões Etiópica e Neotropical e está representada por 18 famílias, 270 gêneros e 1.674 espécies. Os bagres pertencem à ordem Siluriformes (Figura 5.3 C) e estão distribuídos nas regiões Paleártica, Neotropical, Etiópica e Oriental, além dos oceanos Atlântico, Índico e Pacífico. A ordem está representada por 35 famílias, 446 gêneros e 2.867 espécies. As tuviras e o poraquê (peixes-elétricos) pertencem à ordem Gymnotiformes (Figura 5.3 D), encontrada apenas na região Neotropical, com cinco famílias, 30 gêneros e 134 espécies. Estas três últimas ordens compõem a maior diversidade da ictiofauna Neotropical.

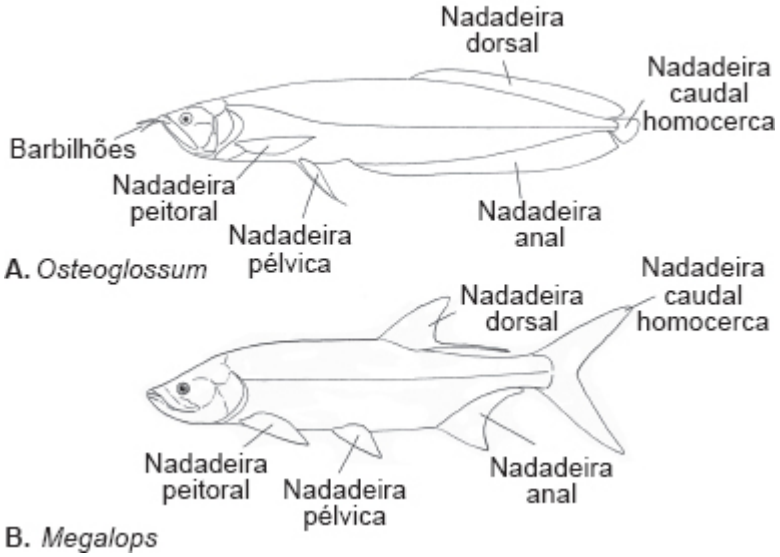


Figura 5.2 Representantes viventes de linhagens antigas de Teleostei. **A**. Coorte Osteoglossomorpha. **B**. Coorte Elopomorpha. (Ilustrações de O. A. Shibatta.)

A coorte Euteleosteomorpha inclui os grupos mais especiosos e está dividida em duas subcoortes: Protacanthopterygii e Neoteleostei. A primeira (Figura 5.4 A) tem quatro ordens, 12 famílias, 94 gêneros e 366 espécies, distribuídas principalmente no hemisfério norte. É um grupo com espécies comercialmente importantes, conhecidas popularmente como salmões e trutas. A segunda subcoorte divide-se nas infracoortes Stomiatia e Eurypterygia, além de conter a ordem *incertae sedis*, conhecida como Ateleopodiformes, com uma família, quatro gêneros e 12 espécies. Estas espécies compartilham a maior parte do esqueleto cartilaginoso, têm nadadeira pélvica com apenas um raio nos adultos, nadadeira caudal reduzida e nadadeira anal alongada. São exclusivamente marinhas, encontradas nos oceanos Atlântico e Pacífico.

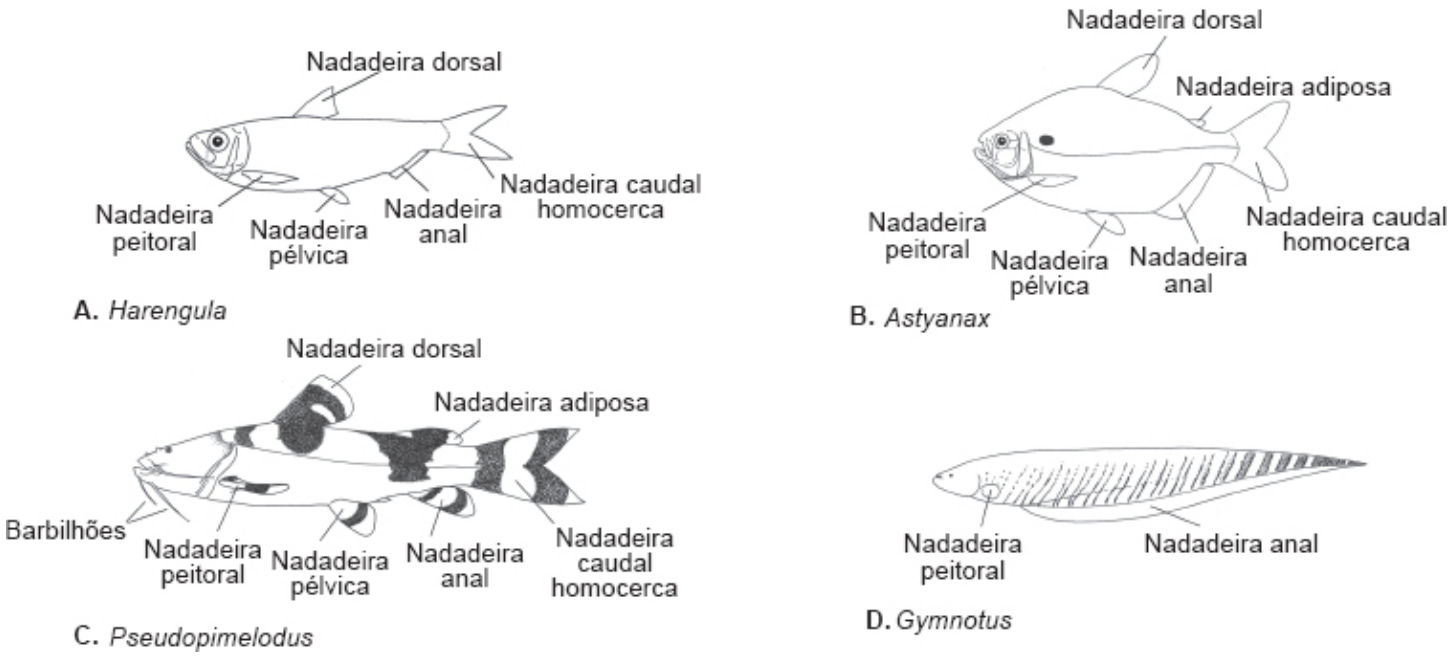


Figura 5.3 Representantes da coorte Otomorpha: **A**. Subcoorte Clupei. **B-D**. Subcoorte Ostariophysi. Seção Otophysi, superordem Characiphysae: **B**. Ordem Characiformes. **C**. Ordem Siluriformes. **D**. Ordem Gymnotiformes. (Ilustrações de O. A. Shibatta.)

Na infracoorte Stomiatia há apenas uma ordem, Stomiatiformes (Figura 5.4 B), com cinco famílias, 53 gêneros e 391 espécies. Esse grupo é conhecido pelos peixes predadores com bioluminescência. Alguns apresentam formato de machado, enquanto outros são alongados e, por isso, chamados de peixes-dragões. Sua distribuição geográfica é ampla, sendo encontrados em todos os oceanos, exceto na região polar norte.

A infracoorte Eurypterygia está dividida nas seções Aulopa e Ctenosquamata. A seção Aulopa (Figura 5.4 C) constitui-se apenas da ordem Aulopiformes, com quatro subordens (Synodontoidei, Chlorophthalmoidei, Alepisauroidei e Giganturoidei), 15 famílias, 44 gêneros e 236 espécies. Trata-se de peixes marinhos que vivem em todos os oceanos, exceto nas regiões polares. Apresentam especializações nos arcos branquiais ausentes em outros grupos de peixes, além de processos da cintura pélvica fundidos, estágio larval bastante longo e ausência de bexiga natatória. Podem ser bentônicos, pelágicos ou batipelágicos, e algumas espécies ainda são hermafroditas sincrônicos.

A seção Ctenosquamata está dividida nas subseções Myctophata e Acanthomorpha. A primeira (Figura 5.4 D) é composta apenas pela ordem Myctophiformes, com duas famílias, 35 gêneros e 246 espécies. É encontrada nas regiões tropicais e subtropicais de todos os oceanos e constitui o grupo mais rico em quantidade de espécies entre os peixes abissais. Por apresentarem bioluminescência, esses animais são conhecidos como peixes-lanterna e geralmente têm nadadeira adiposa, oito raios na nadadeira pélvica e 7 a 11 raios branquiostegais.

A subseção Acanthomorphata divide-se em Lampridacea, Polymixiacea, Percopsacea, Gadacea, Stephanoberycacea, Zeacea, Berycacea e Percomorphacea. É um grupo diagnosticado por nove sinapomorfias, sendo a mais evidente a existência de espinhos verdadeiros (ázigos, não segmentados, fundidos bilateralmente) nas nadadeiras dorsal e anal, com exceção de muitos gadiformes, lampridiformes e "Perciformes".

A divisão Lampridacea (Figura 5.5 A) é constituída apenas pela ordem Lampriformes, com sete famílias, 12 gêneros e 21 espécies, e vive em todos os oceanos. Não têm espinhos verdadeiros nas nadadeiras, mas contam com protrusão da boca, devido ao pré-maxilar extremamente móvel, e nadadeira pélvica com até 17 raios.

A divisão Polymixiacea (Figura 5.5 B) apresenta uma ordem (Polymixiiformes), uma família, um gênero e 10 espécies, encontradas nas regiões tropical e subtropical dos oceanos Atlântico, Índico e Pacífico. São conhecidas como peixes-barbudos, por apresentarem um par de barbilhões na região gular. Apresentam o ligamento palatopremaxilar passando entre os processos maxilares laterais.

A divisão Percopsacea (Figura 5.5 C) é representada pela ordem Percopsiformes, que tem três famílias, sete gêneros e nove espécies de peixes de água doce. A distribuição está restrita à América do Norte.

A divisão Gadacea (Figura 5.5 D) é composta por apenas uma ordem, Gadiformes, com três subordens (Melanonoidei, Macrouroidei e Gadoidei), nove famílias, 75 gêneros e cerca de 550 espécies. Muitas espécies comercialmente importantes como os bacalhaus e as merluzas pertencem a esse grupo.

A divisão Stephanoberycacea (Figura 5.5 E) contém apenas a ordem Stephanoberyciformes, com sete famílias (Melamphaidae, Stenoberycidae, Gibberichthyidae, Rondeletiidae, Hispidoberycidae, Barbourisiidae, e Cetomimidae = Megalomycteridae + Mirapinnidae), 28 gêneros e 75 espécies. Todas as espécies são marinhas e vivem em todos os oceanos, inclusive em regiões profundas.

A divisão Zeacea (Figura 5.5 F) contém apenas a ordem Zeiformes, com cinco famílias (Parazenidae, Macrurocyttidae, Zeidae, Oreosomatidae e Gramicolepididae), cerca de 16 gêneros e 32 espécies marinhas.

A divisão Berycacea (Figura 5.5 G) é composta pela ordem Beryciformes, com sete famílias (Holocentridae, Berycidae, Anoplogastridae, Diretmidae, Trachichthyidae, Anomalopidae e Monocentridae), 29 gêneros e 144 espécies marinhas.

A divisão Percomorphacea forma um grupo de peixes muito diversificado nos ambientes marinhos. Ela contém 30 ordens, sendo sete pertencentes à série Smegmamorpharia, enquanto 23 são *incertae sedis*. Mesmo nos Smegmamorpharia, quatro ordens são *incertae sedis:* Elassomatiformes, Mugiliformes (Figura 5.6 A), Synbranchiformes (Figura 5.6 B) e Gasterosteiformes (Figura 5.6 C). Além disso, três constituem a superordem Atherinomorphae: Atheriniformes (Figura 5.6 D), Beloniformes e Cyprinodontiformes (Figura 5.6 E). Essa série está constituída por 37 famílias, 297 gêneros e 1.013 espécies.

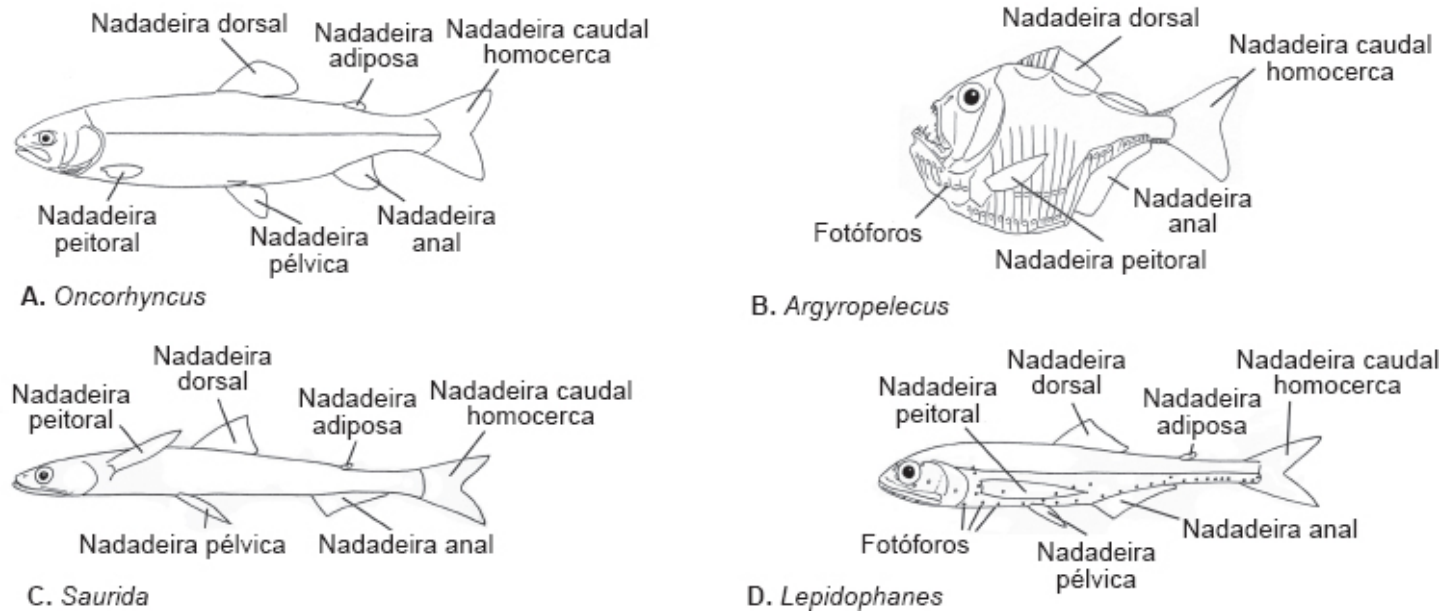


Figura 5.4 Representantes das linhagens mais antigas de Euteleosteomorpha. **A**. Subcoorte Protachanthopterygii. **B-D**. Subcoorte Neoteleostei. **B**. Infracoorte Stomiatia. **C-D**. Infracoorte Eurypterygia. **C**. Seção Aulopa. **D**. Seção Ctenosquamata subseção Myctophata. (Ilustrações de O. A. Shibatta.)

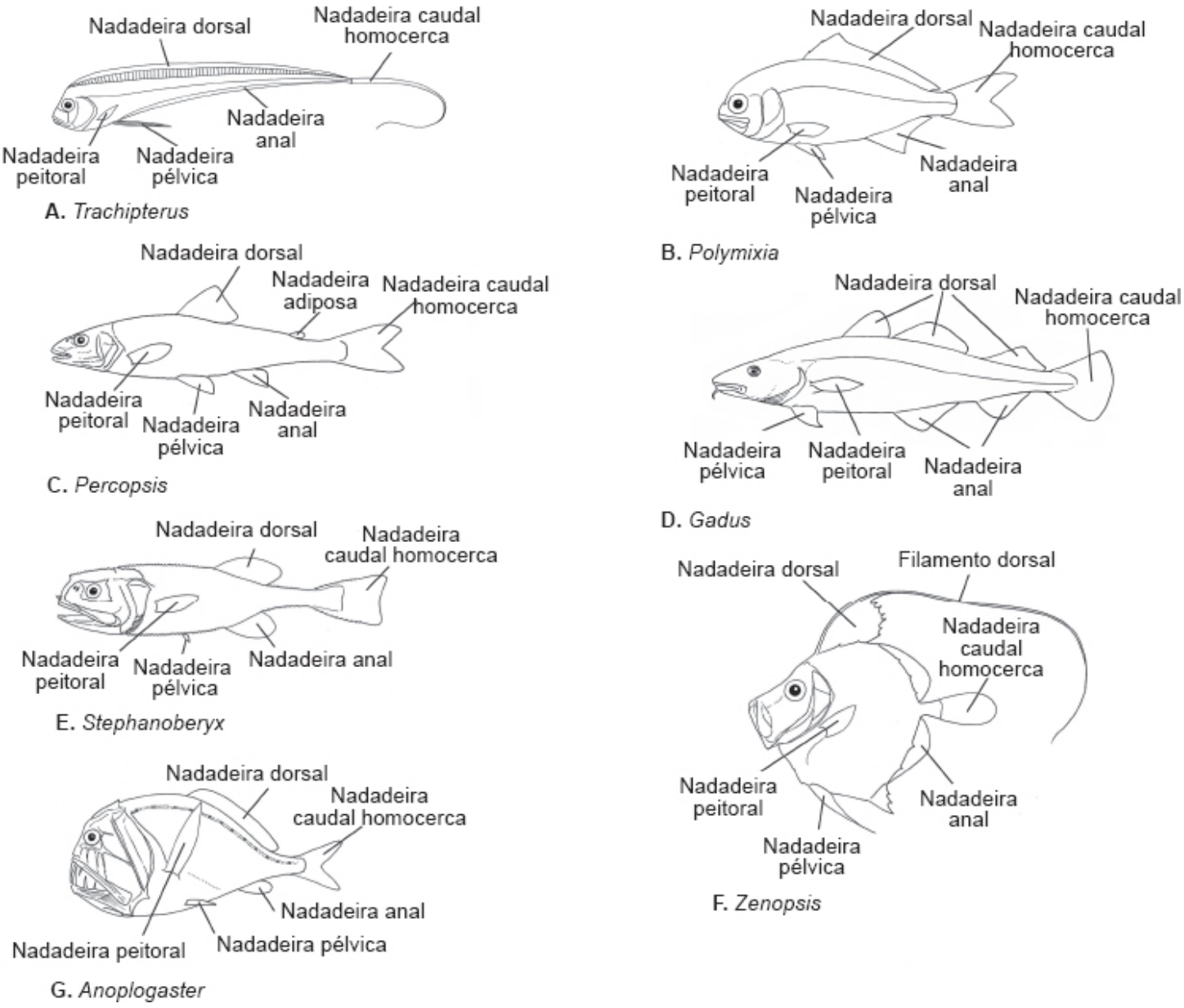


Figura 5.5 Representantes da subseção Acanthomorphata. **A**. Divisão Lampridacea. **B**. Divisão Polymixiacea. **C**. Divisão Percopsacea. **D**. Divisão Gadacea. **E**. Divisão Stephanoberycacea. **F**. Divisão Zeacea. **G**. Divisão Berycacea. (Ilustrações de O. A. Shibatta.)

Entre os Smegmamorpharia com importância comercial se encontram os Mugiliformes, com uma família, 17 gêneros e 72 espécies. Trata-se das tainhas (Figura 5.6 A) e dos paratis, muito comuns na costa brasileira e nas regiões tropicais e temperadas de todos os oceanos. Algumas espécies vivem em água doce, e os jovens de muitas outras adentram estuários. Esse grupo não apresenta a cintura pélvica articulada com a cintura peitoral, mais especificamente com o cleitro. Além disso, a parte com espinhos da nadadeira dorsal está distanciada da parte com raios moles e a nadadeira peitoral tem posição alta, linha lateral ausente ou muito discreta, rastros branquiais longos, estômago muscular e intestino muito longo. Essas são espécies planctófagas que utilizam os rastros branquiais e aparatos faríngeos para filtrar o alimento. A superordem Atherinomorphae é constituída por três ordens (Atheriniformes, Cyprinodontiformes e Beloniformes), 21 famílias e 1.552 espécies, que são conhecidas popularmente como peixes-rei (Figura 5.6 D), peixes-anuais (Figura 5.6 E), guarus e peixes-agulha.

A posição filogenética das outras 23 ordens que constituem a divisão Percomorphacea ainda não está definida. Essas ordens foram listadas alfabeticamente por Wiley e Johnston (2010):[10] Acanthuriformes (Figura 5.7 A), Anabantiformes (subordens Anabantoidei e Channoidei), Batrachoidiformes, Blenniiformes (Figura 5.7 B), "Caproiformes", Carangiformes (Figura 5.7 C), Cottiformes (subordens Cottoidei e Zoarcoidei), Dactylopteriformes, Gobiesociformes (subordens Gobiesocoidei e Callionymoidei), Gobiiformes (Figura 5.7 D), Icosteiformes, Labriformes, Lophiiformes (subordens Lophioidei, Antennarioidei, Chaunacoidei, Ogcocephaloidei e Ceratioidei), Nototheniiformes, "Ophidiiformes" (subordens Ophidioidei e Bythitoidei), "Perciformes" *sensu stricto* (anteriormente conhecida como subordem Percoidei, excluindo a família Serranidae), Pholidichtyiformes, Pleuronectiformes (subordens Psettodoidei e Pleuronectoidei) (Figura 5.7 E), Scombriformes,

Scorpaeniformes (subordens Scorpaenoidei e Serranoidei), Stromateiformes, Tetraodontiformes (Figura 5.7 F) e "Trachiniformes".

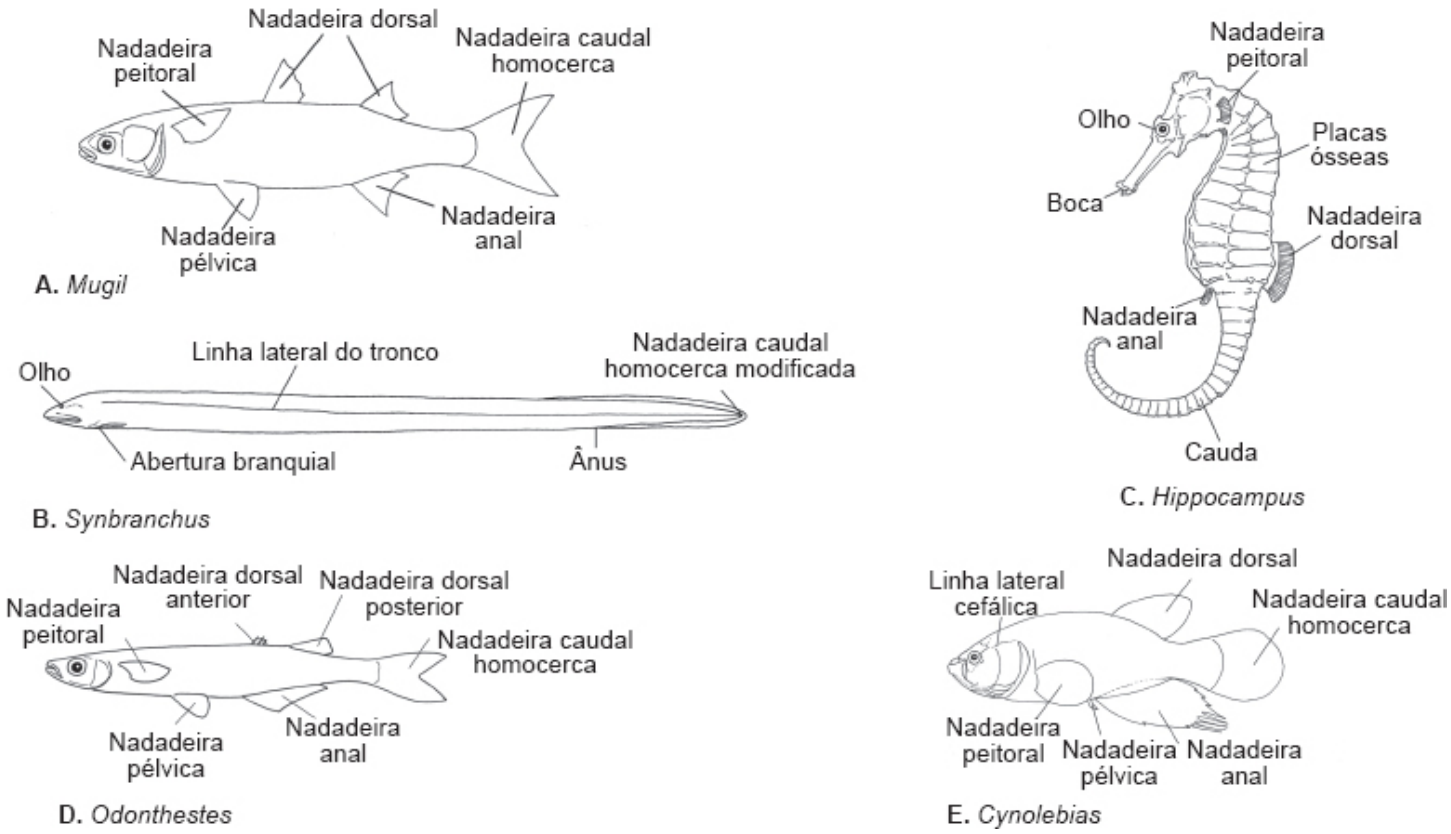


Figura 5.6 Representantes da divisão Percomorphacea, série Smegmamorpharia. **A**. Ordem Mugiliformes. **B**. Ordem Synbranchiformes. **C**. Ordem Gasterosteiformes. **D**. Ordem Atheriniformes. **E**. Ordem Cyprinodontiformes. (Ilustrações de O. A. Shibatta.)

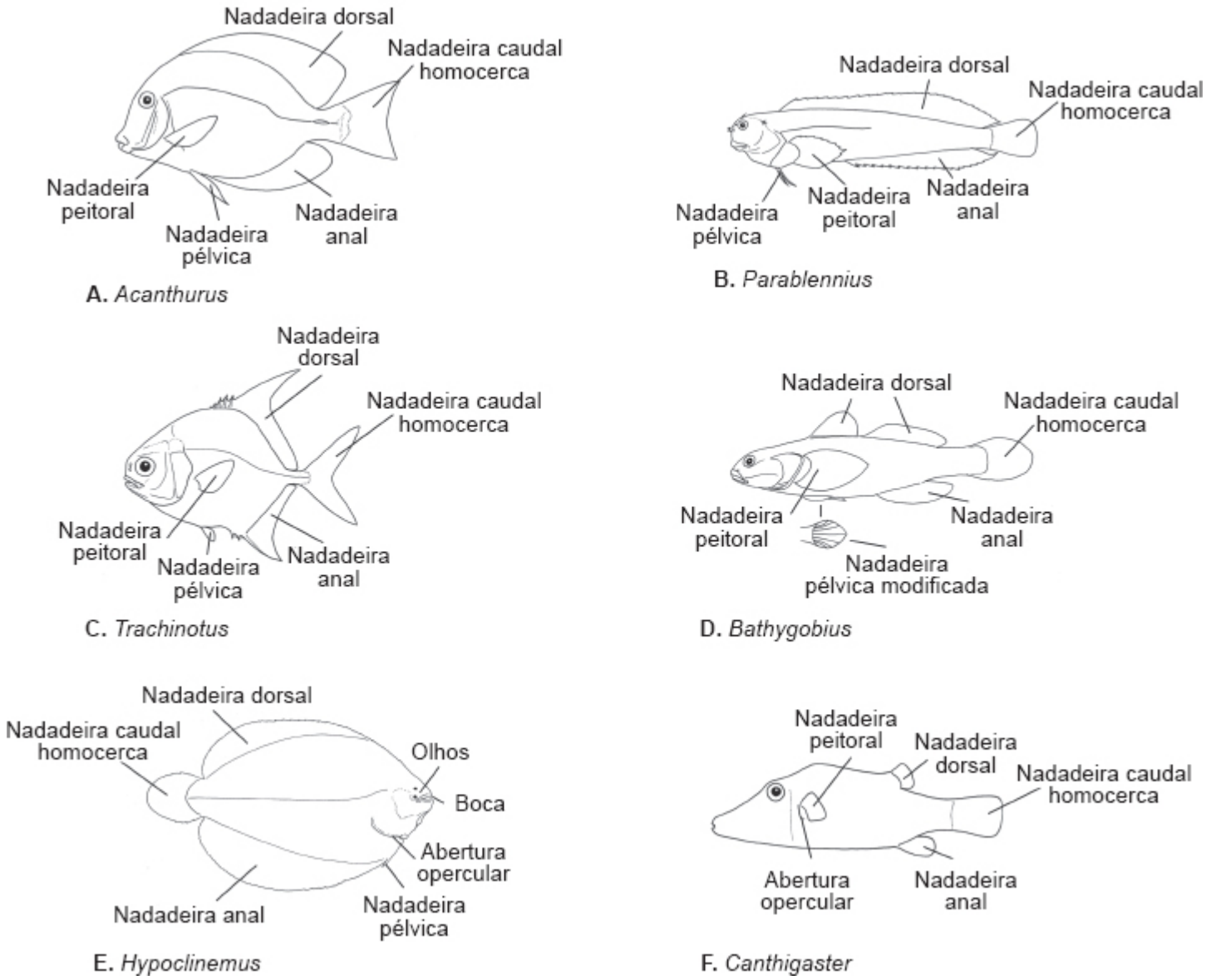


Figura 5.7 Algumas ordens *incertae sedis* de Percomorphacea. **A**. Acanthuriformes. **B**. Bleniiformes. **C**. Carangiformes. **D**. Gobiiformes. **E**. Pleuronectiformes. **F**. Tetraodontiformes. (Ilustrações de O. A. Shibatta.)

As subordens Labroidei e Percoidei estavam incluídas na ordem Perciformes. Entretanto, Wiley e Johnston[10] elevaram Labroidei ao *status* de ordem seguindo Kaufman e Liem,[14] assim como Percoidei. Atualmente, o grupo dos Labriformes compreende as famílias Labridae (Figura 5.8 A), Scaridae, Odacidae, Embiotocidae, Cichlidae (Figura 5.8 B) e Pomacentridae. "Perciformes" é constituída pelas famílias Centrarchidae, Percidae, Apogonidae, Pomatomidae, Echeneididae, Carangidae, Lutjanidae, Haemulidae, Sciaenidae (Figura 5.8 C) e Chaetodontidae (Figura 5.8 D).

■ Sarcopterygii

Representantes de outra classe de peixes são prontamente reconhecidos pelas nadadeiras lobadas e, por isso, receberam o nome Sarcopterygii (*sarco* = carne, *pterus* = asa, nadadeira). Nadadeiras peitorais e pélvicas robustas, com a base larga e carnosa, são facilmente observadas no celacanto (*Latimeria chalumnae* – Figura 5.9). Além desse caráter, o peixe-pulmonado australiano (*Neoceratodus forsteri*) apresenta pulmões, que, junto com as brânquias, possibilitam a respiração bimodal.[15] Fósseis de peixes pulmonados datam do período Devoniano, ou seja, 408 milhões de anos antes do presente (maap).[6]

A classe Sarcopterygii está dividida em duas subclasses: a Coelacanthimorpha, com uma ordem (Coelacanthiformes), uma família (Latimeriidae) e duas espécies (*Latimeria chalumnae* e *L. menadoensis);* e a Dipnotetrapodomorpha, com uma ordem (Ceratodontiformes) e três famílias de peixes (Ceratodontidae, Lepidosirenidae e Protopteridae). A infraclasse Tetrapoda também faz parte dessa subclasse, mas seus representantes serão tratados em outros capítulos.

Um dos membros atuais da subclasse Coelacanthimorpha, *Latimeria chalumnae*, vive em grandes profundidades, entre 100 e 250 m, nas águas africanas do oceano Índico, compreendendo a África do Sul até o Quênia, as ilhas Comore e Madagascar. A

outra espécie, *L. menadoensis*, foi capturada na Indonésia e descrita em 1999. Esses peixes são os únicos representantes vivos da subclasse Coelacanthimorpha, às vezes mencionada como Actinistia. Registros fósseis indicam que a morfologia das espécies desse grupo conservou-se desde o médio Devoniano (350 maap). O grupo foi muito diversificado até o final do Cretáceo (66 maap), quando a maioria das espécies esvaneceu.[6] Esses peixes eram considerados extintos até bem próximo do natal de 1938, quando, no dia 22 de dezembro daquele ano, um exemplar foi levado, por um pescador, para Marjorie Courtenay-Latimer, na época curadora do Museu Sul-Africano de História Natural. No entanto, por não conseguir identificá-lo, Marjorie procurou por James Smith, um conhecido ictiólogo sul-africano, que o reconheceu como uma espécie de celacanto. Esse peixe, cujo nome se refere à cavidade (*coele*) em alguns raios das nadadeiras (*acanthó*), tem características muito peculiares. Apesar do corpo grande, ele apresenta a notocorda inteira, e a bexiga natatória é preenchida com gordura, servindo como órgão hidrostático. A narina tubular é cheia de uma substância gelatinosa (órgão rostral) e sensível ao campo elétrico de outros organismos, o que deve ser útil para localizar suas presas. A abertura da boca é ampliada por uma articulação localizada na região dorsal do crânio. A fertilização é interna, embora haja órgão copulador. O desenvolvimento embrionário ocorre no interior do oviduto, e todo o nutriente necessário ao crescimento é obtido do saco vitelínico, ou seja, a espécie é lecitotrófica. A nadadeira caudal é dificerca e trilobada, com um lobo epicaudal (o lobo do meio) destacado.

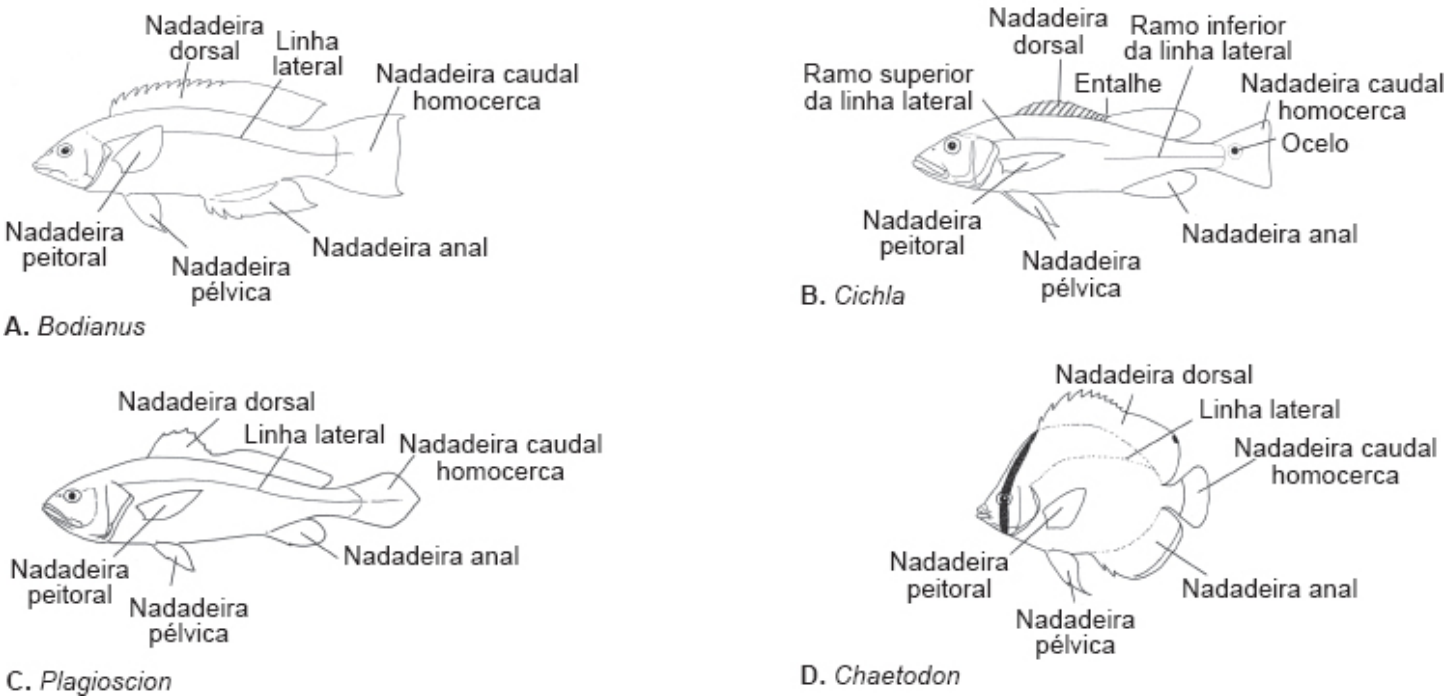


Figura 5.8 Representantes da ordem Labriformes: **A**. Família Labridae. **B**. Família Cichlidae. Representantes da ordem "Perciformes": **C**. Família Sciaenidae. **D**. Família Chaetodontidae. (Ilustrações de O. A. Shibatta.)

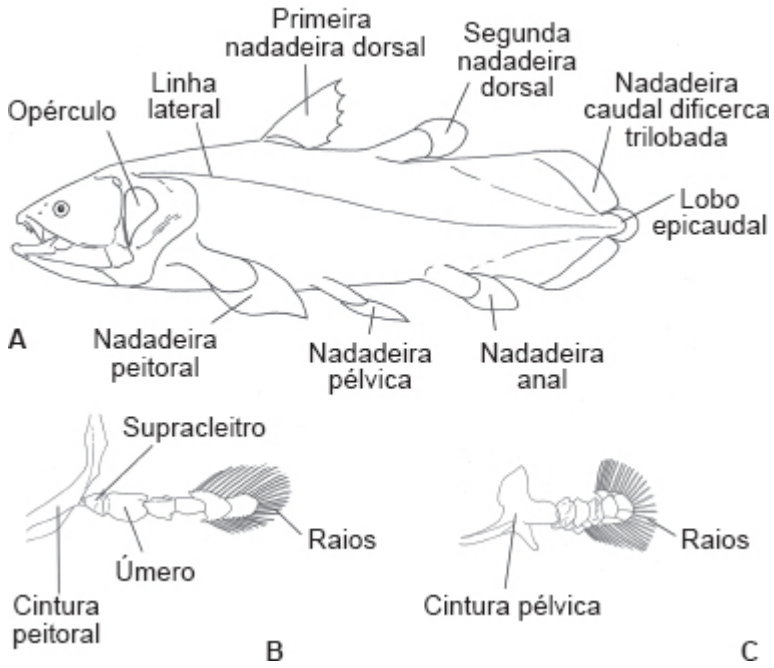


Figura 5.9 Celacanto *Latimeria chalumnae*. **A**. Principais estruturas morfológicas externas. **B**. Nadadeira e cintura peitoral. **C**. Nadadeira e cintura pélvica (raios seccionados em ambas as nadadeiras). (Ilustrações de O. A. Shibatta.)

A diversidade atual de peixes pulmonados, ordem Ceratodontiformes, é um pouco maior, embora não haja necessidade de todos os dedos das mãos para contá-los. Todas as espécies são encontradas no hemisfério sul do planeta, sendo a África o continente com a maior quantidade, contabilizando quatro espécies de Protopteridae (*Protopterus anectens, P. amphibius, P. aethiopicus, P. dolloi*). Na América do Sul encontra-se a família Lepidosirenidae, com apenas a espécie *Lepidosiren paradoxa*, considerada "irmã" das africanas. A família Ceratodontidae abrange a espécie irmã de todas as outras, *Neoceratodus forsteri*, que se encontra na Austrália.[15] Além dos pulmões, uma característica comum aos Dipnoi são as placas dentígeras no interior da boca.[6]

No Brasil, o nome popular de *Lepidosiren paradoxa* (Figura 5.10) é piramboia, de origem indígena, que significa peixe-cobra (pirá mboi), ou mussumboi (no Pantanal). A espécie está distribuída pelas bacias dos rios Amazonas, Paraguai e baixo Paraná. Sua biologia ainda é pouco conhecida, principalmente em ambiente natural. A espécie tem o hábito de construir galerias no substrato, que utiliza como abrigo para se proteger de predadores e da desidratação no auge do período de estiagem. Na época reprodutiva, os machos desenvolvem muitos filamentos nas nadadeiras pélvicas, o que serve para oxigenar os ovos.[15]

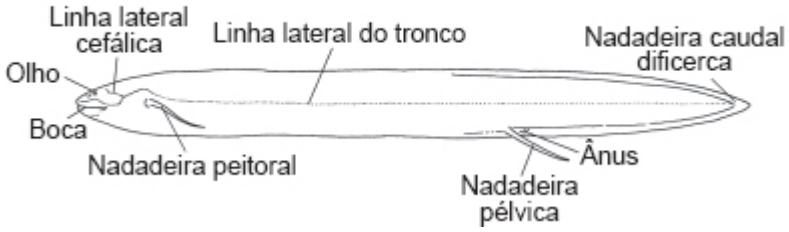


Figura 5.10 *Lepidosiren paradoxa*, conhecida popularmente como piramboia, é a única representante da ordem Ceratodontiformes no Brasil. (Ilustração de O. A. Shibatta.)

Peixes brasileiros

Segundo levantamento apresentado no Quadro 5.1,[11,12] do Brasil se conhecem 36 ordens de Actinopterygii e uma de Sarcopterygii, com 1.154 espécies de peixes de grupos marinhos e 2.479 espécies de água doce, o que totaliza 3.633 espécies. Mesmo no grupo de espécies "marinhas", nota-se que há algumas que vivem em água doce, ou seja, a diversidade de espécies de água doce é surpreendentemente maior do que a de água salgada no país. Em contrapartida, a diversidade taxonômica de peixes marinhos é muito maior, com 26 ordens contra oito de água doce.

A maior quantidade de espécies de água doce se encontra na subcoorte Ostariophysi, que é constituída por três ordens e

2.099 espécies, o que corresponde a 84,7% do total de espécies de água doce e 57,8% do total do Brasil. Os Siluriformes são os mais numerosos, com 1.056 espécies, seguidos pelos Characiformes, com 948 espécies, e finalmente por Gymnotiformes, com 95 espécies. Outros grupos menores, mas também importantes, são os Cichlidae, da ordem Labriformes, com 220 espécies, os Cyprinodontiformes, com 139 espécies, os Synbranchiformes, com sete espécies e os Osteoglossiformes, com três espécies.

Quadro 5.1 Riqueza de espécies de peixes marinhos e de água doce do Brasil,[11,12] com a classificação dos Teleostei atualizada conforme Wiley e Johnston.[10]

Táxons	Água marinha	Água doce
Classe Sarcopterygii	_	1
Ordem Lepidosireniformes		
Classe Actinopterygii		
Coorte Osteoglossomorpha		
Ordem Osteoglossiformes	-	3
Coorte Elopomorpha		
Ordem Elopiformes	2	_
Ordem Albuliformes	4	_
Ordem Anguilliformes	126	_
Coorte Otomorpha		
Subcoorte Clupei		
Ordem Clupeiformes	47	_
Subcoorte Ostariophysi		
Ordem Siluriformes	21	1.056
Ordem Characiformes	_	948
Ordem Gymnotiformes	_	95
Coorte Euteleosteomorpha		
Subcoorte Protacanthopterygii		
Ordem Salmoniformes	19	_
Subcoorte Neoteleostei		
Infracoorte Stomiatia		
Ordem Stomiatiformes	58	_
Infracoorte Eurypterigia		
Seção Aulopa		
Ordem Aulopiformes	51	_
Seção Ctenosquamata		
Subseção Myctophata		
Ordem Myctophiformes	80	_
Subseção Acanthomorphata		
Divisão Lampriacea		
Ordem Lampridiformes	8	_
Divisão Polymixiacea		
Ordem Polymixiiformes	2	_
Divisão Gadacea		
Ordem Gadiformes	33	_
Divisão Stephanoberycacea		

Ordem Stephanoberyciformes	1	_
Divisão Berycacea		
Ordem Bercyformes	14	_
Divisão Zeacea		
Ordem Zeiformes	5	_
Divisão Percomorphacea		
Ordem Perciformes + Labriformes	456	222
Ordem Pleuronectiformes	56	_
Ordem Tetraodontiformes	40	_
Série Smegmamorpharia		
Ordem Atheriniformes	14	_
Ordem Beloniformes	34	_
Ordem Cyprinodontiformes	_	139
Ordem Gasterosteiformes	18	_
Ordem Synbranchiformes	_	7
Total	1.154	2.479

No grupo marinho, a maior riqueza se encontra na subcoorte Neoteleostei, com 15 ordens e 870 espécies. Dessas ordens, destacam-se os Perciformes e Labriformes, que totalizam 456 espécies ou 39,5% de todas as espécies do grupo marinho.

Morfologia externa

A morfologia externa dos peixes é uma rica fonte de informações que ajudam a identificar as espécies, descrevê-las e compreender seus hábitos de vida. As diferentes pressões ambientais possibilitaram a evolução de formas muito bizarras, evidenciando enorme plasticidade morfológica. Os Syngnathidae são um bom exemplo desse fenômeno, com formas inusitadas como a do cavalo-marinho *Hippocampus reidi* (Figura 5.6 C), que nada com o corpo em posição vertical e se esconde em recifes de coral; ou a do dragão-marinho *Phycodurus eques*, com muitas projeções membranosas que servem para camuflá-lo em meio às algas; ou a do peixe-cachimbo *Syngnathus pelagicus*, que tem o corpo alongado e se esconde entre as partes flutuantes de algas.

Apesar dessas possibilidades, geralmente a primeira imagem que se tem de um peixe é a fusiforme, como a do atum ou da sardinha. Esse formato é altamente hidrodinâmico e comum aos peixes que desenvolvem alta velocidade natatória em mar aberto ou contra fortes correntezas.

Por outro lado, a maior variação ocorre nos peixes que não têm natação intensa e não dependem de tanta velocidade. Os ciclídeos, como o acará-disco *Symphysodon aequifasciata* (Figura 5.11 A) e o acará-bandeira *Pterophyllum scalare* (Figura 5.11 B), nadam lentamente e apresentam corpos extremamente altos e nadadeiras dorsal e anal expandidas. Segundo a Ecomorfologia,[16] ramo da Biologia que estuda a relação da forma com o ambiente, corpos altos possibilitam melhor movimentação vertical na coluna de água em ambientes de baixo hidrodinamismo.

Os Pleuronectiformes, conhecidos popularmente como linguados, também têm corpo alto, mas seus olhos são posicionados apenas em um dos lados do corpo (Figura 5.7 E). Logo, o corpo não dispõe de simetria bilateral, um caso único entre os vertebrados. Isso lhes permite nadar e se enterrar com uma das laterais voltadas para o substrato e os dois olhos para cima. Também é possível reconhecer um grupo de peixes com grande capacidade de manobras, como o baiacu-açu *Colomesus psittacus*, cujo corpo não é flexível e os movimentos natatórios se restringem apenas às nadadeiras. O peixe-borboleta *Chaetodon rostratus*, que vive em recifes de coral, também nada da mesma maneira. Em outro extremo está o mussum *Synbranchus marmoratus* (Figura 5.6 B), cujo corpo é alongado, serpentiforme. Isso lhe permite perfurar o substrato e explorar fendas à procura de abrigos e alimentos.

Externamente, o corpo dos peixes é dividido em três regiões: cabeça, tronco (tórax e cauda) e nadadeiras (Figura 5.12).

A seguir serão apresentados alguns detalhes sobre essas regiões.

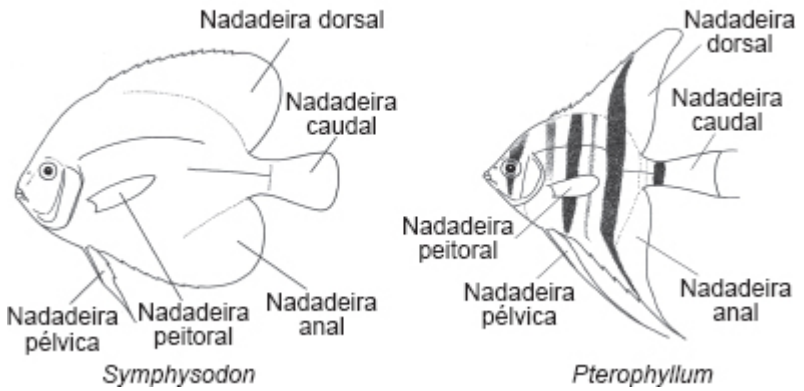


Figura 5.11 Peixes com corpo alto, adequado a ambientes com baixo hidrodinamismo. (Ilustrações de O. A. Shibatta.)

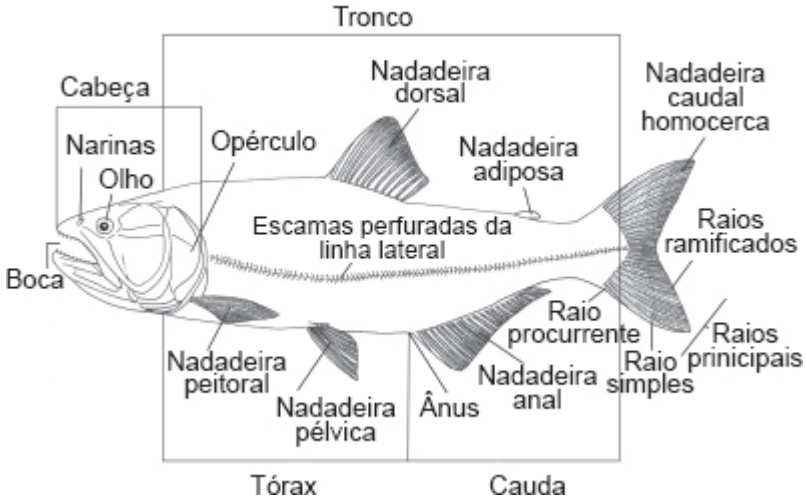


Figura 5.12 Principais regiões externas do corpo de um dourado *Salminus brasiliensis*. (Ilustração de O. A. Shibatta.)

■ Cabeça

A cabeça localiza-se na região anterior do corpo e é delimitada posteriormente pelos ossos supraoccipital e opérculo, apresentando ou não escamas. Estas geralmente se encontram na região lateral, sobre o opérculo e o pré-opérculo; porém, em algumas espécies como a corvina *Plagioscion squamosissimus* (Figura 5.8 C), há escamas por toda a cabeça. Algumas espécies ainda apresentam ornamentações, que conferem grande variedade de morfologias cefálicas. Basta observar, por exemplo, a cabeça do dragão-marinho.

Em alguns peixes surgem tubérculos sexuais (estruturas queratinizadas) em machos maduros. Geralmente, elas ficam sobre o opérculo e sobre o primeiro raio da nadadeira peitoral. Essas estruturas podem ser bastante desenvolvidas e conspícuas, como em algumas espécies de Cypriniformes, ou pequenas. Sulcos e relevos são encontrados em peixes como os Aspredinidae e formados pelos ossos do crânio. No peixe-morcego *Ogcocephalus vespertilio* há um focinho prolongado com um apêndice, o ilício, além de uma ponta bulbosa chamada esca, que é uma modificação do primeiro raio da nadadeira dorsal utilizada para atrair presas. Em rê-moras há uma estrutura alongada na cabeça que também é uma modificação da nadadeira dorsal, a fim de facilitar a adesão do peixe em outros animais que irão transportá-las. Órgãos bioluminescentes (Figura 5.4 B e D) encontram-se sob os olhos ou na escama de alguns peixes abissais.

É na cabeça que estão a boca e grande parte das estruturas responsáveis pelos sentidos, como narinas, olhos, linha lateral e papilas gustativas. O tamanho, a forma e a posição da boca diferem bastante e, geralmente, essas variações estão relacionadas com os hábitos alimentares e a localização na coluna d'água. Uma boca ampla é característica de predadores como o dourado *Salminus brasiliensis* (Figura 5.12), que lhe permite abocanhar a presa inteira. As manjubas são planctônicas, mas também têm boca grande, utilizada como cesto para filtrar a coluna dágua em busca de pequenos organismos. Já no ituí-tamanduá *Sternarchorhinchus britski* e no peixe-borboleta *Chaetodon rostratus*, que procuram o alimento em cavidades de rochas, troncos e corais, o focinho é alongado e a boca é pequena.

A posição da boca e a conformação da mandíbula e da maxila podem informar muito sobre a ecologia das espécies. Os peixes podem exibir boca superior, terminal, subterminal ou ventral (Figura 5.13), e essa posição depende do modo como a

espécie obtém o alimento do ambiente, não sendo restrita a um único hábito alimentar. Em muitos casos, a pequena oscilação angular na posição da boca possibilita que espécies ocupantes de uma mesma guilda trófica explorem itens alimentares levemente distintos, impedindo a sobreposição alimentar e, portanto, a competição efetiva entre espécies.

O aruanã *Osteoglossum bicirrhosum* (Figuras 5.2 A e 5.13 A) nada próximo à superfície da água, e sua boca é superior, ou voltada para cima, além de ser inclinada e ampla, facilitando a captura de insetos que caem na água. Espécies de boca terminal são capazes de capturar o alimento na coluna d'água ou na zona pelágica, como é o caso dos lambaris *Astyanax* spp. (Figuras 5.3 B e 5.13 B). Isso lhes confere grande versatilidade alimentar, pois capturam presas em todas as posições, desde a superfície até o substrato. Nos animais de boca subterminal, ou abaixo da posição terminal, a alimentação é realizada nas zonas mais profundas da coluna d'água. Esse é o caso de espécies exploradoras de fundo como a piapara *Leporinus obtusidens* (Figura 5.13 C), que captura sementes e larvas de insetos. A posição inferior da boca possibilita melhor exploração de fundo, como ocorre com *Hypostomus* spp. (Figura 5.13 D). Os cascudos vivem em corredeiras e utilizam a boca ventral, ou inferior, para se fixarem sobre as grandes pedras que compõem esses ambientes. A fim de facilitar essa tarefa, os lábios são hipertrofiados e formam uma estrutura que funciona como ventosa.

Outro peixe com lábios desenvolvidos é o curimbatá *Prochilodus lineatus*, que tem dieta detritívora e utiliza os lábios para revolver o substrato e obter seus nutrientes. No tambaqui (*Colossoma macropomum*) o lábio inferior hipertrofia quando os níveis de oxigênio dissolvido diminuem drasticamente e é utilizado para a realização de trocas gasosas quando em contato com a superfície da água. Todavia, geralmente os lábios dos peixes são pouco desenvolvidos e cobrem as mandíbulas superior e inferior de maneira muito discreta, além de terem sensibilidade tátil e papilas gustativas.

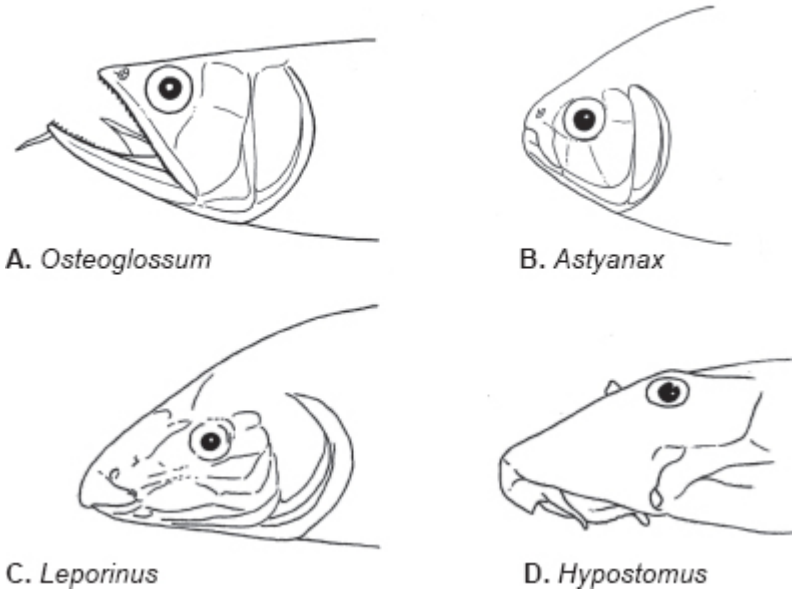


Figura 5.13 Posição relativa da boca. **A**. Superior. **B**. Terminal. **C**. Subterminal. **D**. Inferior. (Ilustrações de O. A. Shibatta.)

Os órgãos sensoriais da cabeça são úteis à percepção de estímulos em diferentes distâncias. A olfação possibilita a percepção de odores liberados a grandes distâncias. As narinas localizam-se na região dorsal do focinho (porção da cabeça entre a boca e o olho) e se apresentam como um ou dois orifícios de cada lado da cabeça – os ciclídeos, como o tucunaré, apresentam apenas um. Quando há dois orifícios, anterior e posterior, eles são interligados por um canal e podem ficar muito próximos um do outro, como na traíra, ou bastante separados, como no bagre (*Pseudopimelodus mangurus* – Figura 5.3 C). Na base do canal existem células sensoriais que formam uma estrutura denominada roseta olfatória. Ainda nesses peixes, há uma abertura tubular na narina anterior e uma aba membranosa na borda anterior da narina posterior, que impede o retorno da água. Essas narinas nunca se ligam com a cavidade faríngea, servindo apenas como órgão olfatório, e não respiratório.

Um meio de percepção importante para os peixes é a audição. Entretanto, não há uma estrutura externa destacada, pois a parede do corpo é a principal estrutura receptora dos estímulos sonoros. O órgão responsável pela percepção sonora se localiza na região posterior da caixa craniana.

Qualquer objeto que provoque movimentos vibratórios na água pode ser percebido pela linha lateral cefálica (Figura 5.14), que pode ter canais simples, como na traíra, ou ramificados, como nos mandis (*Pimelodus maculatus*). Vários orifícios, ou poros, favorecem a entrada da água nos canais e localizam-se, geralmente, nos ossos ao redor dos olhos, nas margens dos ossos operculares e nas mandíbulas inferiores. Alguns neuromastos, que são as unidades funcionais da linha lateral, apresentam-se na superfície da pele, e não dentro dos canais.

Ao aproximar-se dos objetos, a visão é o sentido utilizado pelos peixes. Os olhos podem ter tamanhos variados; porém, em

espécies troglóbias como o lambaricego-das-cavernas (*Astyanax jordani*), estão ausentes. Enquanto esses peixes estão na fase de alevinos, há uma estrutura ocular; entretanto, à medida que crescem, o olho regride e é coberto por tegumento. Por outro lado, os olhos dos lambaris epígeos da mesma espécie são funcionais. Os peixes não apresentam pálpebras nem membrana nictitante; por isso, os olhos permanecem sempre abertos e podem ter a margem orbital livre, com o tegumento dobrado para dentro da cavidade ocular, ou ser totalmente coberto por pele. Alguns peixes como *Corydoras aeneus* aparentam piscar, mas essa impressão é decorrente do movimento rápido dos olhos para baixo. O olho apresenta uma córnea convexa, o que lhe dá um aspecto ligeiramente saltado. A pupila é arredondada, mas há formatos diferentes em espécies como os cascudos, em que a íris tem uma aba dorsal. A cor dos olhos pode variar, mas é comum haver uma mancha escura na íris dorsal e ventralmente.

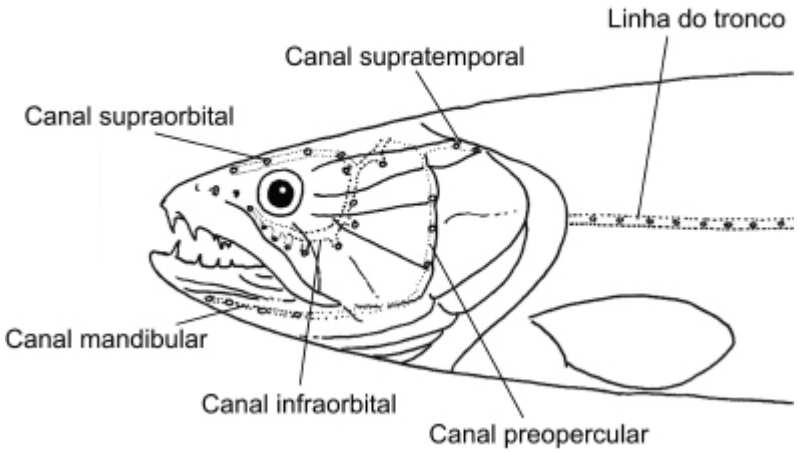


Figura 5.14 Disposição dos ramos da linha lateral cefálica em traíra *Hoplias malabaricus*. (Ilustração de O. A. Shibatta.)

Já com o objeto muito próximo da cabeça, as papilas gustativas possibilitam que os peixes identifiquem o alimento para a ingestão. Essas papilas são observadas apenas com microscópio e estão na cavidade oral, na língua, nos arcos branquiais, nos lábios e até na parte externa da cabeça e ao longo do corpo. Nos bagres, os barbilhões são ricos dessas estruturas, que servem de recursos táteis para inspeção do meio. A quantidade de barbilhões varia conforme o grupo de bagres, mas, em Pimelodidae, como no mandi *Pimelodus maculatus*, há um par de barbilhões maxilares (suportado pelo osso maxilar) e dois pares mentonianos (localizados na região inferior da cabeça).

■ Tronco

O tórax compreende a região posterior da cabeça até o orifício anal. Em algumas espécies, como a tuvira *Gymnotus carapo* (Figura 5.3 D), esse orifício se desloca para a região do istmo, sob as aberturas branquiais, não servindo para delimitar essa região. É no tórax que se localizam a cavidade visceral e a maioria dos órgãos internos. Posteriormente ao orifício anal, mas confluente ao tórax, está a cauda.

O tronco pode ter escamas, placas ósseas ou ser completamente nu. As escamas têm origem dérmica e são recobertas por uma fina camada de epiderme. Nesta, há glândulas mucosas que produzem um muco para proteger o peixe, diminuindo o atrito e servindo de barreira para possíveis organismos patogênicos. Desse modo, as escamas são protegidas e não ficam diretamente em contato com a água. Em alguns peixes, as escamas localizam-se apenas em determinadas partes do corpo. O esturjão (*Acipenser nudiventris* – Figura 5.1 B), por exemplo, tem fileiras únicas de escamas nas regiões dorsal, lateral e ventral.

As escamas dos actinopterígios são de dois tipos: ganoides ou elasmoides.[21] As escamas ganoides são encontradas nas linhagens mais antigas, como os esturjões, e apresentam uma camada óssea na base, uma camada de dentina e uma camada superficial de ganoína, que confere um aspecto esmaltado à estrutura. As escamas elasmoides (Figura 5.15) são características dos teleósteos e são mais leves e flexíveis do que as ganoides. Elas são formadas, superficialmente, por uma camada óssea que tem uma matriz orgânica fundida com sais de cálcio e, inferiormente, por uma camada fibrosa constituída principalmente por colágeno. Essas escamas podem ser cicloides, espinoides e ctenoides (Figuras 5.15 A, B e C, respectivamente). As escamas cicloides têm a margem posterior arredondada e lisa e são encontradas em peixes como a traíra, os lambaris e as sardinhas. As escamas espinoides são ásperas e apresentam prolongamentos pontiagudos na margem posterior. Elas são comuns no curimbatá (*Prochilodus lineatus*). As escamas ctenoides encontram-se, por exemplo, no acará e no tucunaré, e têm pequenos espinhos (*cteni* = pente) na borda externa, o que confere aspereza ao corpo, que é percebida quando se passa o dedo sobre o peixe na direção da cauda para a cabeça. Esses tipos de escamas não indicam necessariamente relação de parentesco entre os peixes. Na ordem Characiformes, apesar de a maioria das espécies ter escamas cicloides, há algumas com escamas espinoides.

As escamas elasmoides desenvolvem-se com o acréscimo de material ósseo e colágeno nas suas margens, formando os *circuli* (Figura 5.15 B). Entretanto, em épocas frias ou reprodutivas, o peixe reduz sua taxa de crescimento, assim como a deposição de material na escama, formando áreas demarcadas. Como esses episódios ocorrem uma vez ao ano, essas marcas são conhecidas como *annuli*, plural de *annulus* (Figura 5.15 C). Relacionando o tamanho e o peso do peixe a esses anéis etários, determina-se a sua idade. Essas escamas ainda têm raios ou *radii*, que as tornam mais flexíveis.

Alguns peixes, como cascudos, coridoras (Figura 5.16) e tamboatás, têm placas ósseas em vez de escamas, o que constitui uma armadura muito forte e resistente. Nos Doradidae as placas se dispõem ao longo da linha lateral e apresentam espinhos retrorsos (voltados posteriormente), que servem como proteção, especialmente contra predadores.

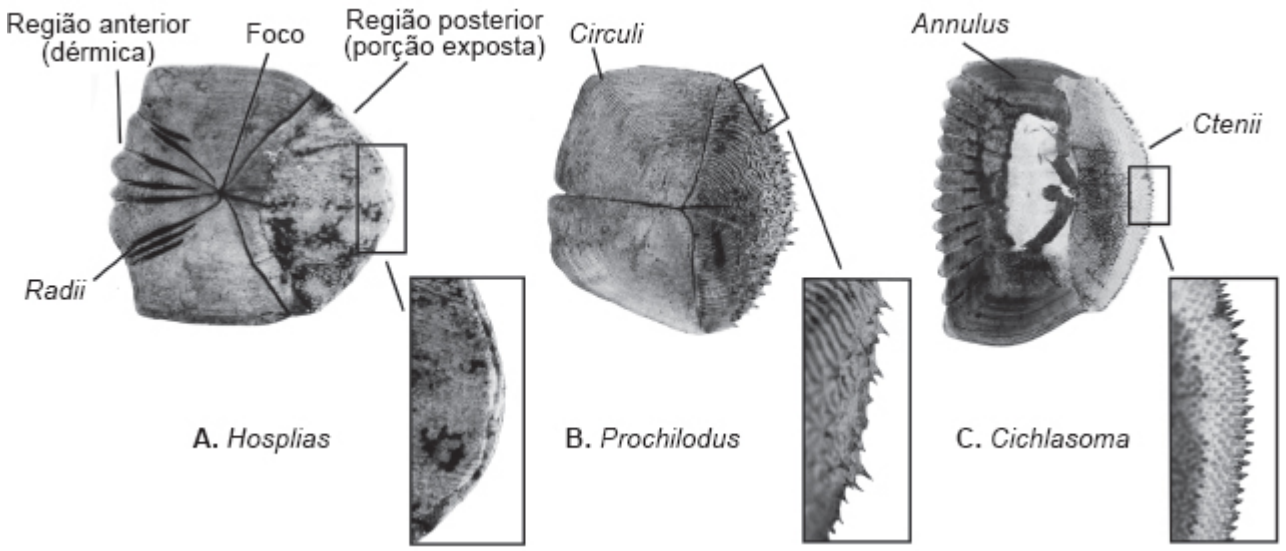


Figura 5.15 Diferentes tipos de escamas elasmoides. **A**. Cicloide. **B**. Espinoide. **C**. Ctenoide. (Microfotografias de O. A. Shibatta.)

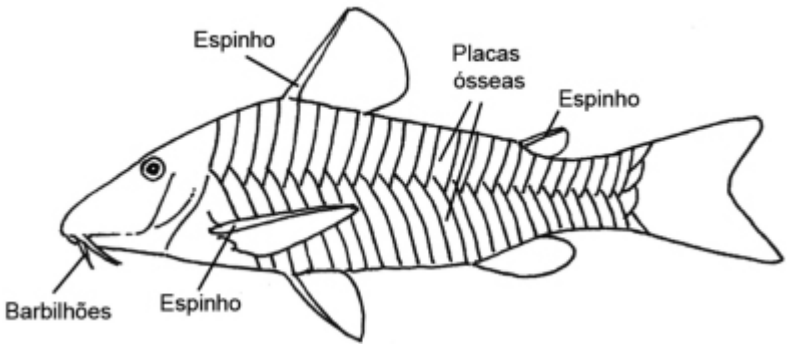


Figura 5.16 *Corydoras*, um pequeno peixe da ordem Siluriformes com duas séries de placas ósseas ao longo do tronco. (Ilustração de O. A. Shibatta.)

Na margem posterior das escamas, a que fica exposta e coberta pelo epitélio, estão os cromatóforos, responsáveis pelo padrão de cores. Os melanóforos conferem coloração preta ou castanho-escura, os xantóforos são amarelados e avermelhados, e os iridócitos são responsáveis pela coloração azulada ou iridescente. Neste último caso, os grânulos de guanina das células funcionam como coloides que refletem os comprimentos de onda azulados, um fenômeno conhecido como efeito Tyndall. A cor verde de alguns peixes é decorrente da combinação dos efeitos dos xantóforos e dos iridócitos.

■ Nadadeiras

As nadadeiras são classificadas em pares e ímpares. As pares são as peitorais e pélvicas, e as ímpares são a dorsal, a adiposa, a anal e a caudal. As nadadeiras servem para manter o equilíbrio do corpo, controlando os movimentos de rotação (ao redor do eixo do corpo), arfagem (para cima e para baixo) e guinada (para os lados), além de serem utilizadas para impulsionar a natação. São constituídas de raios e membranas e, em certos grupos como os bagres e os acarás, alguns raios são duros e pungentes como espinhos.

A nadadeira peitoral geralmente tem formato triangular, e seu comprimento e posição estão relacionados com o hábito de

vida da espécie. Ela fica na região ventral e é ampla em espécies que vivem no fundo de rios e em corredeiras, como na mocinha (*Characidium fasciatum*) e no canivete (*Apareiodon affinis*). Espécies que nadam por toda a coluna d'água, como o lambari *Astyanax altiparanae*, apresentam essa nadadeira em posição mais alta, aproximadamente na linha longitudinal. Já em espécies que vivem próximas à superfície, como o peixe-agulha *Potamorrhaphis eigenmanni*, a nadadeira fica acima da linha longitudinal. A nadadeira peitoral pode também estar hipertrofiada, como no peixe-voador *Exocoetus volitans*, que a utiliza para planar sobre a água do mar. Ainda é possível haver outros formatos, como um leque no peixe-leão (*Pterois volitans*), cujos raios são espinhos longos e as membranas interradiais são desenvolvidas e coloridas.

A nadadeira dorsal é única na traíra (*Hoplias malabaricus*), dividida em duas no peixe-rei (*Odonthestes bonariensis*) e em três no bacalhau-do-atlântico (*Gadus morhua*). Algumas espécies ainda apresentam parte dos raios em formato de espinho, como no tucunaré, ou apenas um espinho pungente, como no mandi. A nadadeira dorsal pode ter uma base alongada, como nos tucunarés *Cichla* spp., ou curta, como na traíra. Modificações nos raios dessa nadadeira podem produzir estruturas como o ilício do peixe-morcego (*Ogcocephalus vespertilio*) e a ventosa das rêmoras (*Remora remora*). As espécies do gênero *Thalassophryne* dispõem de glândulas venenosas nos espinhos da nadadeira dorsal, as quais provocam ferimentos doloridos.[17]

A nadadeira adiposa localiza-se posteriormente à nadadeira dorsal em peixes como lambaris e bagres. Ela é pequena nos lambaris e alongada em muitos bagres. Tem essa denominação devido à sua consistência macia, e não por causa de sua constituição. Apesar do nome, em *Prochilodus lineatus* não há adipócitos; logo, a nadadeira é constituída de tecido conjuntivo frouxo, coberto por epitélio estratificado suportado por fibras colágenas. Além disso, existem células pigmentares e produtoras de substância de alarme.[18] A nadadeira adiposa ainda pode ser precedida por um espinho nos cascudos ou apresentar raios, como no tambaqui (*Colossoma macropomum*).

A nadadeira pélvica tem forma triangular e está posicionada em diferentes locais da região ventral. Na traíra ela se localiza no final da região abdominal, mas no tucunaré fica logo após a nadadeira peitoral, e no niquim, antes. Nos gobiídeos as nadadeiras pélvicas direita e esquerda fundiram-se na região medial, formando uma ventosa.

O comprimento da nadadeira anal é determinado pela sua base, sendo curta nos cascudos ou muito longa na tuvira (*Gymnotus carapo*). Ainda pode apresentar espinhos anteriormente nos Perciformes, ou ser confluente com a nadadeira caudal no bagre *Heptapterus mustelinus*.

A nadadeira caudal é heterocerca nas linhagens mais antigas de Actinopterygii, como os esturjões, o peixe-espátula, o lepisosteus e a amia. Assim como nos Chondrichthyes, a região posterior da coluna vertebral curva-se para cima, compondo seu lobo superior. Nos teleósteos, a nadadeira caudal é homocerca, com os raios articulando-se à placa hipural. Esses raios são alongados e conhecidos como principais, antecedidos pelos raios procurrentes, que são mais curtos. A nadadeira caudal pode ter formatos variados, sendo a bifurcada a mais conhecida. Ela apresenta uma furca, que é o ângulo entre os lobos superior e inferior. No peixe-voador, o lobo inferior é mais largo e forte que o superior, sendo utilizado para impulsionar o animal para fora da água. A traíra tem nadadeira caudal arredondada, característica de peixes sedentários ou com movimentos muito suaves. Outras nadadeiras encontradas em peixes de natação lenta são a emarginada e a truncada. A nadadeira emarginada apresenta os lobos superior e inferior com margens arredondadas e apenas um entalhe suave entre eles. A truncada apresenta a margem posterior reta. A corvina tem uma nadadeira caudal lanceolada, ou seja, com a região mediana pontiaguda. Já os cascudos apresentam a nadadeira caudal com uma concavidade pronunciada, que lembra uma lua crescente e, por isso, é chamada de lunada.

O conjunto de estruturas externas proporcionam à espécie as condições necessárias para explorar o ambiente, obtendo dele o máximo de energia e reduzindo seus gastos com manutenção, quer seja para a fuga de predadores ou para a obtenção de recursos. A ecomorfologia tem sido amplamente utilizada na investigação dos usos que cada espécie faz de seu ambiente e as adaptações morfológicas associadas.

Morfologia interna e funcionamento geral

■ Esqueleto

É no esqueleto que se verificam muitas inovações que possibilitaram o sucesso dos Actinopterygii. É a parte do corpo que mais se preserva após a morte e tem a maior chance de se fossilizar. Por isso, é um ótimo material para os anatomistas, em especial sistematas que desenvolvem estudos sobre a diversidade e a evolução dos vertebrados. O esqueleto pode ser estudado mais facilmente se for dividido em três conjuntos: craniano, axial e apendicular.

O crânio é bastante complexo e é onde se concentra a maioria dos ossos. A parte axial é formada pelas vértebras, costelas e nadadeiras ímpares (dorsal, anal e caudal). O conjunto apendicular é composto pelas nadadeiras pares e está relacionado com as

cinturas peitoral e pélvica. Essa configuração geral já existia nos Chondrichthyes, mas detalhes indicam grandes avanços evolutivos nos Actinopterygii. Um deles, compartilhado com os Sarcopterygii, é o endoesqueleto com ossificação endocondral, ou seja, formado a partir de matriz cartilaginosa. O esqueleto cartilaginoso sustentou o corpo desde os primeiros Craniata, mas a substituição desse tecido pelos ossos possibilitou novas estruturas, além da locomoção com manobras mais arrojadas. Em Actinopterygii, os tecidos ósseos ainda podem ter origem dérmica, surgindo diretamente do mesênquima da derme. O tecido ósseo de origem dérmica, no entanto, não é uma novidade evolutiva, já que, nos registros fósseis, observa-se que ele já existia em um grupo de Agnatha, os Ostracodermes. Apesar disso, alguns ossos dérmicos em Actinopterygii, como os lepidotríquios (raios das nadadeiras), são únicos entre os Craniata.

Cabe mencionar que, mesmo nas espécies atuais, nem todos os Actinopterygii desenvolvem endoesqueleto ósseo. Os Chondrostei, grupo dos esturjões, têm grande parte do esqueleto cartilaginoso. O que os diferencia dos Chondrichthyes pode ser observado no esqueleto craniano – um opérculo cobrindo a cavidade branquial.

Os ossos cranianos (Figura 5.17) podem ser analisados segundo sua origem filogenética ou sua topografia. Em relação à origem, é necessário observar inicialmente o esqueleto craniano dos Chondrichthyes, que é formado por condrocrânio, cartilagem palatoquadrada (mandíbula superior), cartilagem de Meckel (mandíbula inferior) e cartilagem hiosimplética. Nos actinopterígios, muitos desses elementos cartilaginosos podem ser observados em seu estágio inicial de vida; porém, à medida que se desenvolvem, ocorre ossificação de várias partes, além da adição de ossos dérmicos para formar uma estrutura mais complexa, constituída por condrocrânio, esplancnocrânio e dermatocrânio. O condrocrânio (Figura 5.17 A) engloba o sistema nervoso central e muitos órgãos dos sentidos. A partir dele, formam-se os ossos mesetmoide, orbitosfenoide, supraoccipital, basioccipital, proótico e opistótico. O esplancnocrânio, ou esqueleto visceral (Figura 5.17 B), é a ossificação das cartilagens palatoquadrada, de Meckel e hiosimplética, formando os ossos autopalatino, quadrado, metapterigoide, articular, angular, hiomandibular e simplético. O dermatocrânio (Figura 5.17 A) é a estrutura craniana externa, composta de pré-maxilar, maxilar, lacrimal, pré-frontal, nasal, frontal, parietal, vômer, dermopalatino, ectopterigoide, endopterigoide, parasfenoide, dentário, opérculo, pré-opérculo, subopérculo e interopérculo.

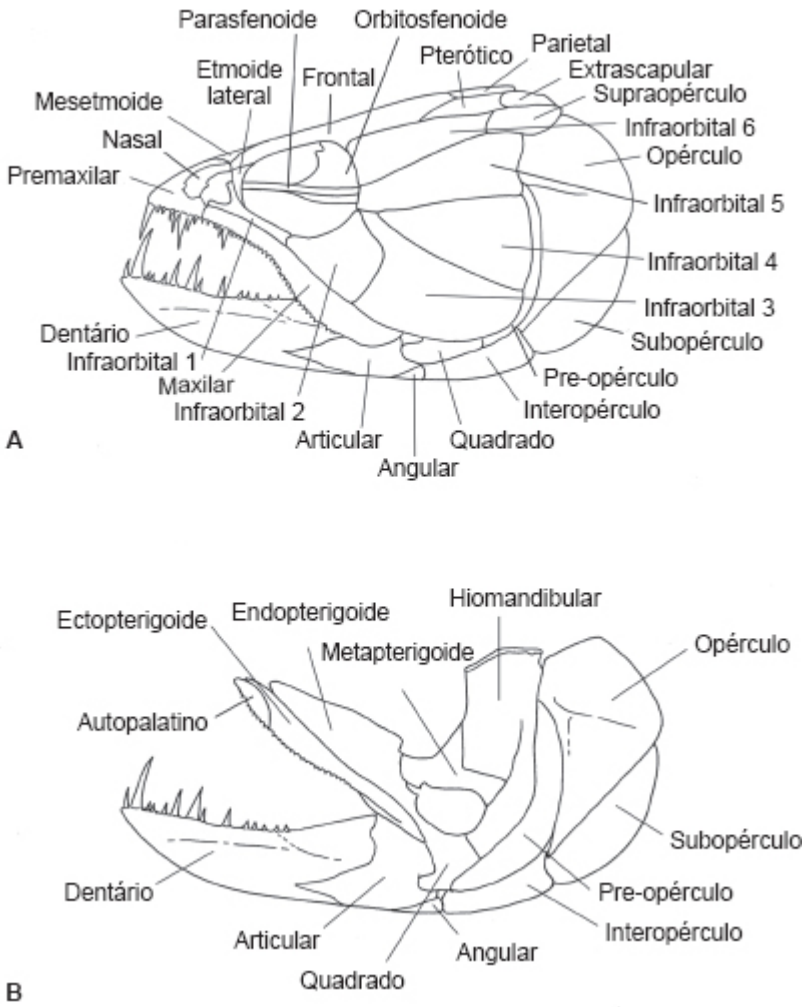


Figura 5.17 Esqueleto craniano de traíra *Hoplias malabaricus* em vista lateral. **A**. Elementos ósseos do condrocrânio (mesetmoide e orbitosfenoide) e do dermatocrânio (pré-maxilar, maxilar, nasal, frontal, parietal, parasfenoide, dentário, opérculo, pré-opérculo, subopérculo e interopérculo). **B**. Elementos do esplancnocrânio (pelo autopalatino, quadrado,

metapterigoide, articular, angular, hiomandibular) e do dermatocrânio (pelo ectopterigoide, endopterigoide, dentário, opérculo, pré-opérculo, subopérculo e interopérculo). (Ilustrações de O. A. Shibatta.)

Em relação à topografia, o teto do crânio é formado pelos ossos nasais, frontais e parietais. Anteriormente, está a região etmoidal, com os ossos mesetmoide e etmoides laterais; ventralmente, fica o vômer. A região do olho é formada pelos ossos parasfenoide, orbitosfenoide, rinosfenoide e pterosfenoide. A região ótica é formada pelos ossos pterótico, proótico e opistótico. O esfenótico localiza-se entre o olho e o ouvido. A região occipital é formada pelos ossos supraoccipital, exoccipitais, basioccipital e epioccipitais (epióticos).

Os elementos laterais da cabeça, que margeiam a órbita em sentido anti-horário, são o prefrontal, o lacrimal, os infraorbitais e os supraorbitais. Removendoos, é possível observar o suspensório, que é composto pelos ossos hiomandibular, quadrado, metapterigoide, endopterigoide, ectopterigoide e autopalatino. Esses elementos se integram a outras partes do crânio, com o hiomandibular articulando-se superiormente com a caixa craniana e posteriormente com o pré-opérculo. O quadrado se encaixa no articular da mandíbula inferior, e o metapterigoide, o endopterigoide, o ectopterigoide e o autopalatino formam o teto da boca. A mandíbula inferior é formada pelos ossos angular, articular e dentário. A mandíbula superior é constituída pelos ossos pré-maxilar e maxilar. Na série opercular, podem ser observados opérculo, pré-opérculo, interopérculo e o subopérculo. Abaixo do subopérculo encontram-se os raios branquiostegais.

Entre os ossos localizados medialmente aos dentários, está o uro-hial (Figura 5.18 A), que se articula com o basi-hial, o qual, por sua vez, articula-se com o hipo-hial. Ao longo da região ventral dos cerato-hiais anterior e posterior, articulam-se os raios branquiostegais, e, na região posterior, está o inter-hial.

A região branquial é formada medialmente pelos ossos basi-hial e basibranquiais. Articulando-se lateralmente com o basi-hial está o hipo-hial, seguido posteriormente pelos ossos cerato-hial, epi-hial e inter-hial (Figura 5.18 B). Articulando-se lateralmente com os basibranquiais, formando os arcos branquiais, estão, ventralmente, os hipobranquiais e os ceratobranquiais, e, dorsalmente, os epibranquiais e os faringobranquiais. Perpendicularmente aos ossos ceratobranquiais e epibranquiais encontra-se a maioria dos rastros branquiais (Figura 5.18 C). Em Actinopterygii são cinco arcos branquiais, embora o quinto esteja transformado em placas dentígeras faringianas.

A abertura da boca e o fechamento do opérculo, ou vice-versa, são realizados de maneira sincronizada, e o esqueleto exerce um papel muito importante nesse processo, não apenas emoldurando o mecanismo, mas agindo como um sistema integrado de alavancas. Assim, a razão do comprimento da mandíbula inferior em relação ao suspensório é diferente entre as espécies conforme seus distintos comportamentos alimentares. Peixes que necessitam de grande força nas mandíbulas, como o tambaqui (*Colossoma macropomum*), têm mandíbula curta e suspensório longo, semelhante a um alicate. Já nos peixes carnívoros, como o dourado (*Salminus brasiliensis*), a mandíbula é proporcionalmente maior, como uma tesoura. Quem age como a mão que manobra o alicate ou a tesoura é o músculo adutor da mandíbula, que será apresentado adiante. Em grupos considerados evolutivamente mais avançados, como os Perciformes, o pré-maxilar e o maxilar se articulam de tal modo que a boca pode projetar-se para frente (protrátil), aumentando a capacidade de sucção de alimentos pelo peixe.

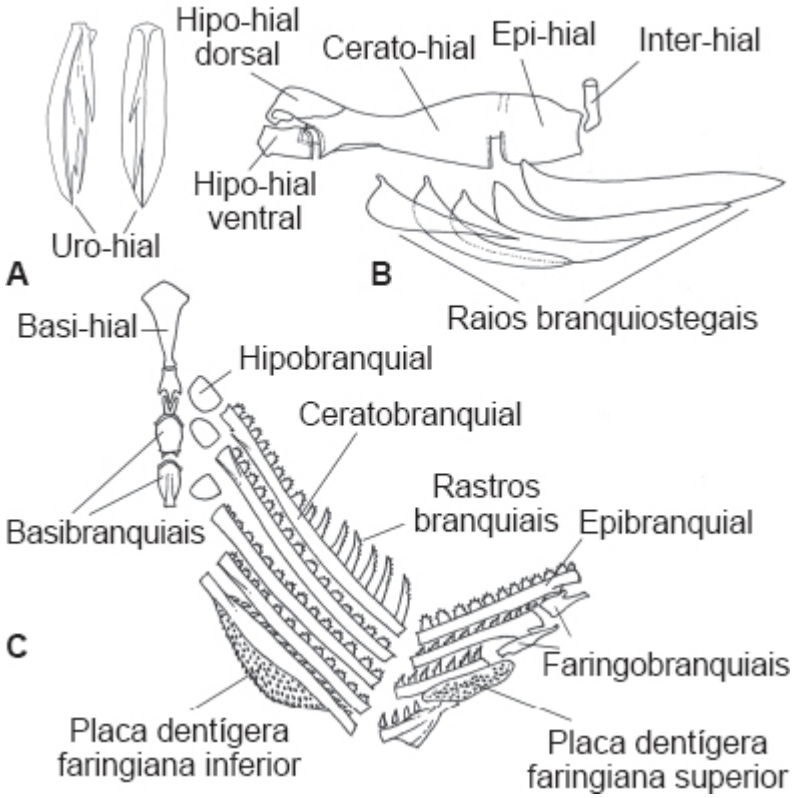


Figura 5.18 Arcos hiobranquiais de traíra *Hoplias malabaricus*. **A**. Vista lateral e ventral do uro-hial. **B**. Vista lateral do arco-hial e dos raios branquiostegais. **C**. Vista parcial dos arcos branquiais (odontoides no basi-hial não representados). (Ilustrações de O. A. Shibatta.)

O esqueleto axial inicia-se embrionariamente como uma notocorda, que é como um bastão rígido, porém flexível. À medida que o indivíduo cresce, a notocorda é substituída pelas vértebras, ficando restrita entre os centros vertebrais. Entretanto, nos Chondrostei, como os esturjões (*Acipenser* spp.), e no Sarcopterygii (*Latimeria chalumnae*), a notocorda inteira persiste por toda a vida. As vértebras podem ser classificadas como torácicas e caudais, e são facilmente identificadas. As da região torácica têm costelas e espinhos neurais, mas não os hemais; as da região caudal apresentam os dois espinhos, mas não tem costelas. Os centros vertebrais nos Actinopterygii são anficélicos, pois apresentam concavidade nas regiões anterior e posterior.

Nos Otophysi (carpas, lambaris, bagres e tuviras), há uma modificação nas quatro primeiras vértebras, formando uma ponte entre a bexiga natatória e o ouvido interno. A estrutura é conhecida como aparelho de Weber e é constituída, no sentido anteroposterior, pelos ossos *claustrum, scaphium, intercalarium* e *tripus*. A bexiga natatória funciona como uma caixa de ressonância e, em muitos peixes do grupo dos Otophysi, fica em contato com a parede do corpo. Nesses peixes, geralmente há uma fenda entre a musculatura logo após a cabeça, coberta apenas pelo epitélio, chamada pseudotímpano. Muitos autores[19] atribuem o sucesso dos Otophysi nos ambientes de água doce do mundo à amplificação da capacidade auditiva proporcionada por essa estrutura.

As últimas vértebras caudais (Figura 5.19) são especialmente modificadas para sustentar os raios caudais e compreendem um uróstilo, dois uroneurais, três epurais e seis hipurais. É exatamente a articulação da placa hipural com os raios que marca o final do comprimento padrão, uma medida que se inicia na ponta do focinho e é muito utilizada nos estudos morfométricos de peixes.

As nadadeiras dorsal e anal são sustentadas por ossos radiais e pterigióforos. Os radiais podem ser divididos em três regiões: distal (próxima aos raios), medial e proximal. A nadadeira dorsal difere entre os principais grupos de peixes, com a base curta na maioria deles, mas podendo cobrir quase toda a região dorsal do tronco nos Percomorpha, como o tucunaré (*Cichla monoculus*). Nestes, quase a metade dos raios anteriores é simples e em forma de espinhos; os demais são ramificados. Em Siluriformes com espinho na nadadeira dorsal, os pterigióforos estão ancorados em espinhos neurais bifurcados, e alguns se alargam na superfície dorsal, formando placas pré-dorsais que reforçam a estrutura defensiva. A nadadeira anal dos Percomorpha também é munida de espinhos. Nos guarus, que são peixes Atherinomorpha, a nadadeira anal de machos pode transformar-se em um órgão copulador denominado gonopódio.

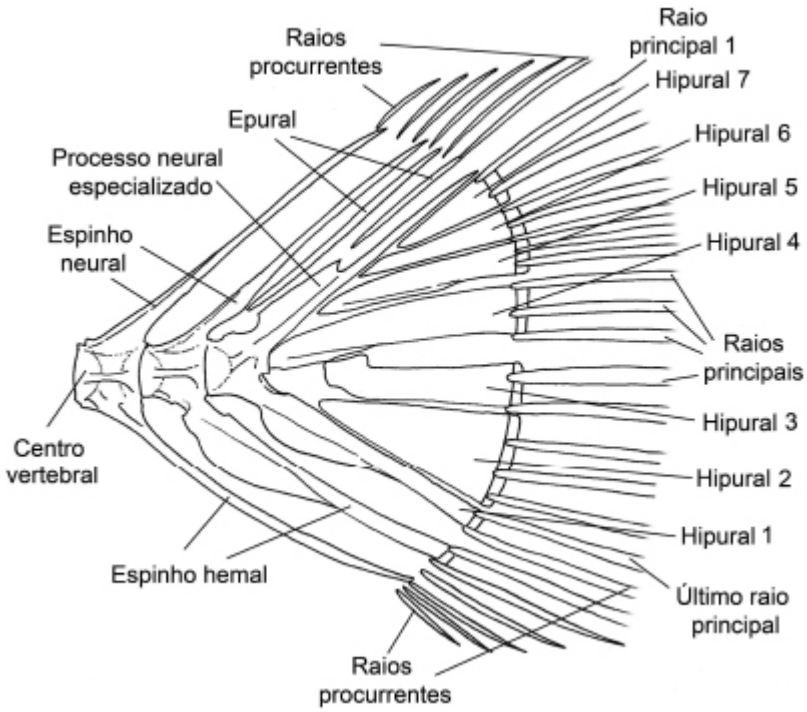


Figura 5.19 Ossos caudais de traíra (*Hoplias malabaricus*). (Ilustração de O. A. Shibatta.)

A cintura peitoral (Figura 5.20) é constituída pelos ossos postemporal, supracleitro, poscleitros (1 e 2), cleitro, coracoide, escápula, mesocoracoide e radiais. Destes, o coracoide, a escápula e o mesocoracoide são de origem cartilaginosa e os demais são de origem dérmica. A cintura peitoral dos peixes está fortemente fixada à cabeça pelo postemporal, o que impede movimentos nessa região. As nadadeiras peitorais são constituídas por raios (lepidotríquios)sustentados por pequenos ossos radiais.

A cintura pélvica (Figura 5.21) é bastante simples, constituída por apenas um par de ossos denominados basipterígios, que sustentam os raios das nadadeiras pélvicas. A quantidade e a disposição dos elementos ósseos das nadadeiras peitoral e pélvica indicam que os Actinopterygii não estão relacionados filogeneticamente com os Tetrapoda, grupo que conquistou o ambiente terrestre. A quantidade de radiais articulando-se com a escápula não encontra correspondência entre esses dois grupos de vertebrados.

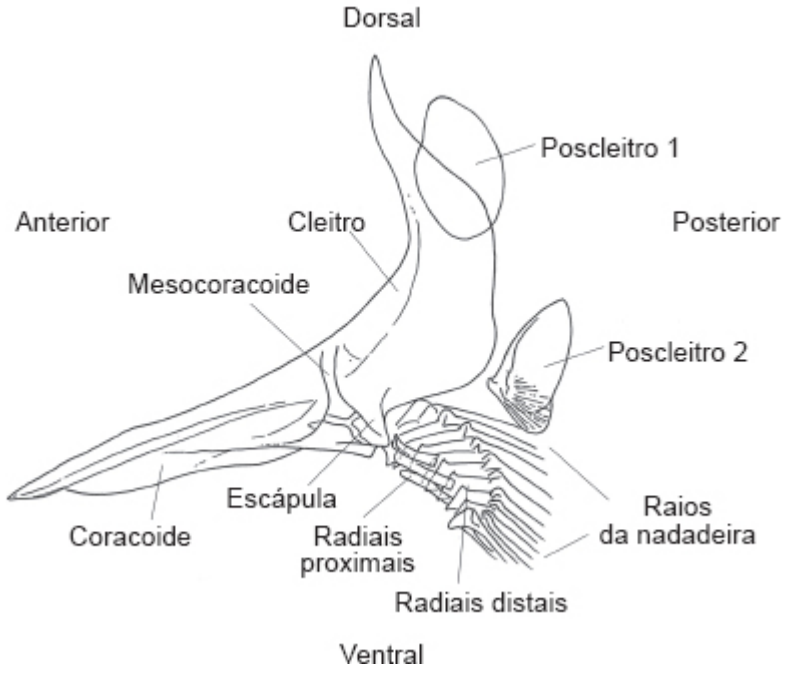


Figura 5.20 Vista medial da cintura e parte da nadadeira peitoral de traíra (*Hoplias malabaricus*). (Ilustração de O. A. Shibatta.)

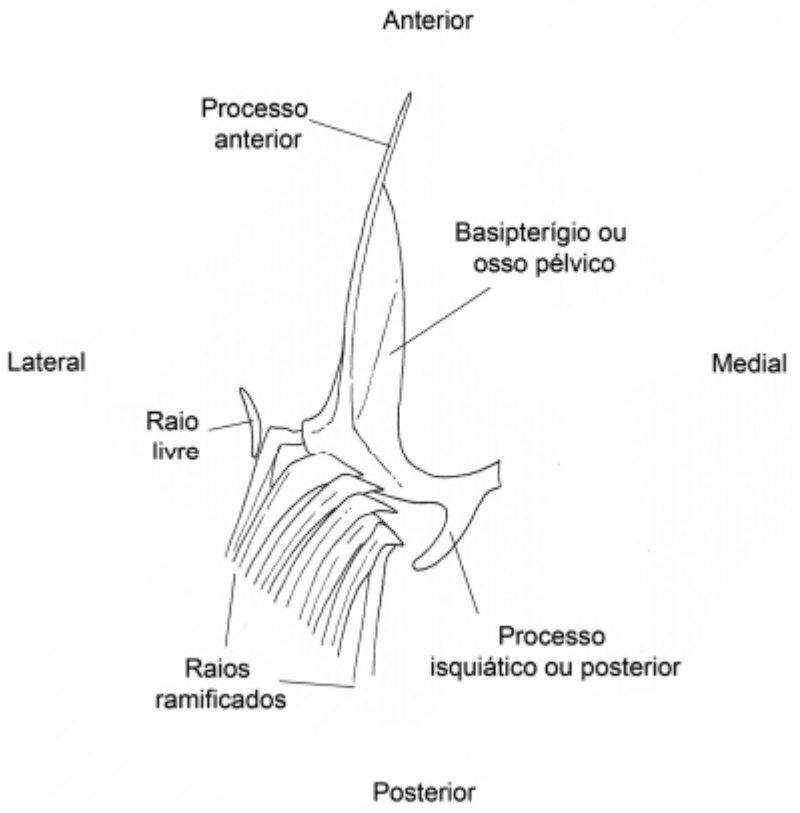


Figura 5.21 Cintura e parte da nadadeira pélvica de traíra (*Hoplias malabaricus*). (Ilustração de O. A. Shibatta.)

■ Musculatura

Assim como o esqueleto, a musculatura dos peixes é mais complexa na cabeça, região em que os músculos são envolvidos principalmente com a abertura e o fechamento da boca e do opérculo, além da movimentação dos olhos. Neste capítulo, a traíra (*Hoplias malabaricus*), que é um peixe amplamente distribuído pelos rios do Brasil e de fácil obtenção, será utilizada como modelo de musculatura, uma vez que contém os principais músculos.

Para abocanhar o alimento, a traíra abre a boca por meio da atividade sincrônica dos músculos epaxial, levantador do opérculo, esterno-hióideo, gênio-hióideo e oblíquo superior.[20] Dorsalmente, a musculatura epaxial se contrai e puxa a cabeça para trás, aumentando a capacidade de abertura da mandíbula superior. Lateralmente, o músculo levantador do opérculo possibilita a retração do ligamento localizado entre o interopérculo e a mandíbula inferior, auxiliando na abertura desta última. A mandíbula inferior ainda é auxiliada ventralmente por uma ponte de músculos e ligamentos, iniciando posteriormente pela retração do músculo hipaxial, mais especificamente o oblíquo superior (que se liga à cintura peitoral), seguido mais anteriormente pelos músculos esterno-hióideo (localizado entre a cintura peitoral e o aparato hioide), e gênio-hióideo (que se prende ao aparato hioide e à mandíbula inferior).

Logo abaixo dos ossos infraorbitais, localizam-se os grandes blocos de músculos adutores do opérculo, responsáveis pelo seu fechamento. Acima e posteriormente a esses músculos estão, respectivamente, o dilatador e o levantador do opérculo. Abaixo dos adutores do opérculo está o levantador do arco palatino, e o adutor do arco palatino fica abaixo do olho.

Os olhos apresentam os oculomotores, três pares de músculos que possibilitam amplos movimentos dos olhos. Os oblíquos superior e inferior estão ligados ao olho e na região anterior da cavidade orbital. Os músculos reto superior, inferior, interno (anterior) e externo (posterior) se ligam no fundo da cavidade orbital. É devido à presença desses músculos que o peixe limpa-fundo (*Corydoras aeneus*) consegue movimentar os olhos rapidamente para baixo, dando a impressão de que estão piscando.

No tronco, o maior conjunto muscular (Figura 5.22) é formado pelos músculos epaxiais e hipaxiais, que se dispõem em blocos verticais, os miótomos, com formato de um W deitado, e com os dois vértices apontados para a cauda. Os miótomos são separados por septos de tecido conjuntivo, os miosseptos. Em corte transversal, na região imediatamente anterior à nadadeira dorsal, observam-se os músculos *supracarinalis*, na região dorsal superior, seguidos inferiormente por blocos de músculos epaxiais, que estão separados dos músculos hipaxiais por um septo horizontal. Na região ventral inferior média estão os músculos *infracarinalis*.

Os músculos epaxial e hipaxial são formados por um tecido de cor clara e, por isso, são denominados musculatura branca. Essa musculatura, na qual o glicogênio é convertido em lactato por vias anaeróbicas,[21] é pobre em irrigação sanguínea e,

portanto, mais adequada para natações curtas. Em peixes com natação ativa, que precisam de muita oxigenação, os músculos são ricos em mioglobina e vascularizados por capilares. Em razão disso, são denominados músculos vermelhos. Nos peixes moderadamente ativos esses músculos encontram-se ao longo da lateral do corpo, entre os epaxiais e os hipaxiais, logo abaixo do tegumento. Entre a musculatura vermelha e a branca, podem existir músculos róseos, que têm desempenho intermediário. A traíra tem muita musculatura branca; no atum, predomina a musculatura vermelha; a carpa dispõe dos três tipos.

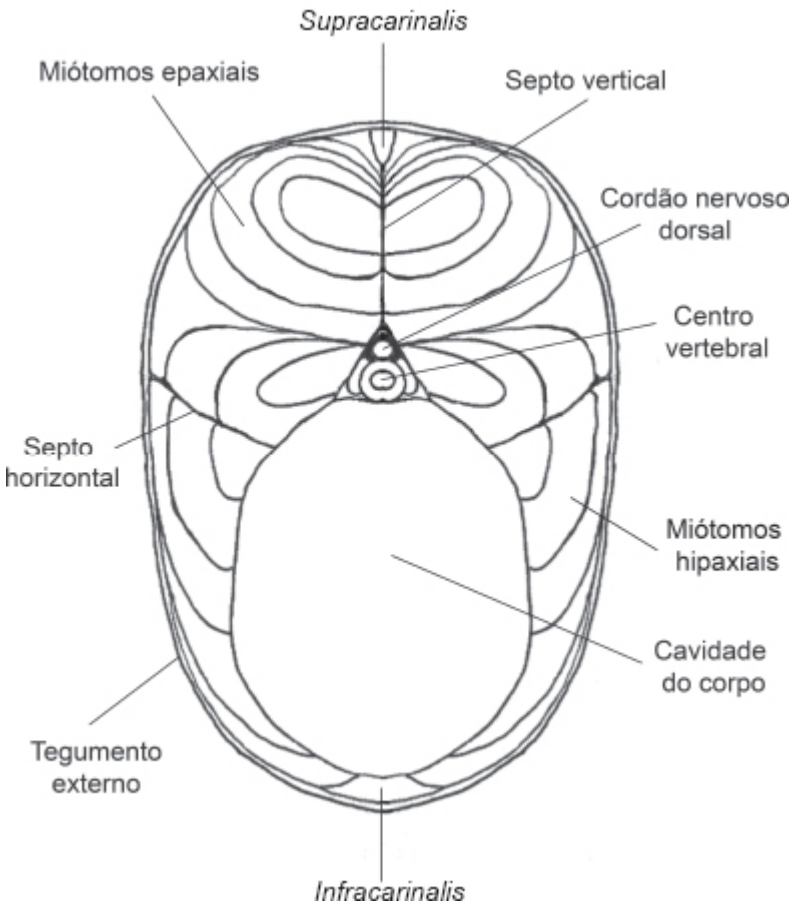


Figura 5.22 Corte transversal na região abdominal de traíra (*Hoplias malabaricus*), apresentando a musculatura. (Ilustração de O. A. Shibatta.)

Além dessas musculaturas, os peixes ainda apresentam músculos associados aos raios das nadadeiras, que proporcionam movimentos muito precisos. Na camada mais superficial dos lados direito e esquerdo da nadadeira dorsal estão os músculos inclinadores, que movimentam os raios lateralmente. Na camada mais profunda estão os músculos depressores e eretores, responsáveis, respectivamente, pela depressão e elevação dos raios.

Na lateral da nadadeira peitoral encontram-se os músculos adutores superficiais e profundos, que afastam a nadadeira do corpo, além dos músculos arrectores ventrais, que têm a função de levantar os raios ou promover sua rotação. Na região medial, estão os músculos responsáveis por aproximar a nadadeira do corpo, que são os adutores superficiais, na região dorsal, e os adutores mediais e profundos, na região ventral. Abaixo dos adutores superficiais e mediais, estão os músculos arrectores dorsais e os adutores radiais, os quais, em geral, estão ligados ao cleitro anteriormente, e aos raios posteriormente.

A nadadeira caudal é composta dos músculos flexores dorsal e ventral, que a movimentam lateralmente. Em alguns grupos o adutor dorsal tem a função de movimentar cada raio individualmente. Os inter-radiais mantêm os raios unidos, e o hipocordal longitudinal, em particular, mantém os raios superiores juntos, além de agir em contraposição aos interradiais.

A tuvira e seus parentes Gymnotiformes têm a estrutura muscular do tronco modificada, de tal modo que possibilitam descargas elétricas. Suas células, conhecidas como eletrócitos, têm uma das faces inervada, cujo estímulo faz com que a região se despolarize, provocando uma diferença de potencial em relação à face oposta. Como essas células são dispostas em sequência, forma-se uma estrutura similar a uma bateria, com polos opostos. Esse órgão elétrico geralmente produz descargas fracas, mas com força suficiente para formar um campo magnético ao redor do corpo. Esse campo favorece a comunicação intraespecífica e a percepção do ambiente, em decorrência da deformação provocada por obstáculos.

No poraquê ou peixe-elétrico (*Electrophorus electricus*), a descarga é de alta voltagem, podendo chegar a 650 V, conforme o tamanho do animal, servindo para defesa e atordoamento da presa. Esses peixes têm respiração aérea acessória e realizam as trocas gasosas na boca, que é ricamente vascularizada. Alguns autores explicam que o atordoamento da presa é importante para

que ela não se agite quando abocanhada, o que poderia prejudicar a mucosa oral do peixe-elétrico. O órgão elétrico evoluiu independentemente entre os peixes, podendo ser observado em espécies tão distintas quanto a raia-elétrica *Narcine brasiliensis* (Chondrichthyes), o peixe-elefante *Gnathonemus petersii* (Osteoglossiformes) e o bagre-elétrico *Malapterurus electricus* (Siluriformes).

■ Locomoção

Para se locomover, o peixe utiliza os músculos do tronco e das nadadeiras. O somatório dos vetores formados pelas forças de compressão da água com o da movimentação da nadadeira caudal cria um vetor que impulsiona o corpo para frente. As nadadeiras peitorais auxiliam no impulso do corpo, mas também servem para dar equilíbrio, em conjunto com as nadadeiras pélvicas. As nadadeiras dorsal e anal impedem a rotação do corpo em relação ao seu eixo. Nas tuviras, que produzem eletricidade, os movimentos ondulatórios da nadadeira anal são utilizados na natação, uma vez que o corpo é pouco flexível devido à musculatura modificada.

O movimento de ondulação é o mais comumente utilizado durante a natação, com movimentos sinusoidais do corpo, da nadadeira dorsal ou da anal. Outro tipo é o movimento de oscilação, em que as nadadeiras movem-se para frente e para trás. Esses dois tipos podem estar distribuídos entre as espécies de peixes, formando um triângulo com três tipos extremos e vários intermediários. Em um dos pontos há o movimento anguiliforme, típico dos peixes serpentiformes, como o mussum, a moreia e a enguia. Seu corpo é muito flexível, possibilitando movimentos sinusoidais e formação de alças. Em outro extremo estão os peixes ostraciformes, que não têm flexibilidade no corpo, com oscilação apenas no final da região caudal. Os peixes-cofre (*Acanthostracion* spp.) e os peixes-borboleta (*Chaetodon* spp.) apresentam esse tipo de corpo, o que possibilita manobras muito precisas em meio aos recifes de coral. Finalmente, há os Carangiformes, que movimentam a metade posterior do corpo, como os xaréus (*Caranx* spp.).

■ Equilíbrio hidrostático

Para que o peixe permaneça equilibrado e mantenha-se em uma determinada profundidade sem gasto energético adicional, há um órgão de equilíbrio hidrostático conhecido como bexiga natatória. Essa estrutura localiza-se na região dorsal da cavidade abdominal e é extraperitoneal, com uma parede de tecido conjuntivo fibroso. Nos Chondrichthyes essa função é desempenhada pelo grande fígado, que é rico em lipídio, embora com eficiência menor que a da bexiga natatória.

De acordo com a necessidade do peixe, há dois mecanismos para inflar ou esvaziar a bexiga. O primeiro, encontrado em espécies como as sardinhas e os lambaris, apresenta uma ligação dessa bexiga ao esôfago por um ducto pneumático. Esses peixes são classificados como fisóstomos. Nesse caso, para encher a bexiga, o peixe sobe à superfície a fim de abocanhar o ar e, para esvaziar, libera o gás acumulado pela boca. O segundo sistema não dispõe dessa conexão, e o processo envolve vários componentes, tornando-se um mecanismo mais elaborado. Esses peixes são denominados fisóclistos. No caso deles, quando há necessidade de encher a bexiga, há liberação de ácido láctico pela glândula de gás, estimulando a saída de oxigênio das hemoglobinas que passam pelos vasos sanguíneos da *rete mirabile* (rede admirável), que entra para a bexiga por difusão. Quando há necessidade de esvaziá-la, a válvula oval, que é controlada por músculos, abre-se para uma área irrigada por vasos da veia cardinal posterior, que absorve o excesso de gás.

■ Tomada de alimento

Se a morfologia externa, a osteologia e a miologia são uma rica fonte de informações aos ictiólogos evolucionistas, a análise das estratégias adotadas pelas espécies de peixes para a tomada de alimento, a ingestão e a digestão é essencial aos ecólogos, uma vez que representa um conjunto de mecanismos adotados para a obtenção de energia. Sua eficiência é resultado das interações intra e interespecíficas, assim como a relação dos organismos com o ambiente. Além disso, o fluxo energético no ecossistema pode ser mais bem compreendido quando se identificam e se quantificam as espécies que compõem as diferentes categorias tróficas em uma rede alimentar.

Segundo Karr,[22] um dos indícios da integridade de um ecossistema é quando todas as categorias tróficas estão representadas. Geralmente, espera-se que haja grande quantidade de representantes das espécies herbívoras, uma quantidade intermediária de espécies onívoras e uma quantidade menor das carnívoras. Entretanto, em muitos ambientes aquáticos da região neotropical há predominância de detritívoros. A mata ciliar exuberante disponibiliza bastante matéria orgânica de origem vegetal e provoca a redução da produtividade primária aquática pelo sombreamento. Regiões com inundações periódicas, como o Pantanal e as várzeas da Amazônia, também são ricas em matéria orgânica em decomposição.

A análise do conteúdo estomacal de espécies de peixes especialistas ainda pode revelar organismos raros ou mesmo desconhecidos em determinada localidade. Desse modo, se houver interesse em conhecer a riqueza de espécies de um ambiente

aquático, o estudo da dieta dos peixes pode ser muito informativo. Essas pesquisas ainda podem revelar problemas taxonômicos devido à impossibilidade de identificar itens, muitas vezes porque ainda não foram descritos cientificamente.

Nos peixes, a ampla gama de hábitos alimentares está acompanhada por uma série de adaptações anatômicas no sistema digestório. Assim, ao se estudar a anatomia e relacioná-la com o conteúdo gástrico, é possível reconhecer os atributos das espécies que compõem as diferentes categorias tróficas. O tamanho e o formato da boca; a existência ou não dos dentes, sua forma e sua disposição; a quantidade e a morfologia dos rastros branquiais; a forma do estômago e o comprimento do intestino podem variar conforme o hábito alimentar.

Embora as espécies de peixes mostrem tendência a se especializarem em determinado tipo de alimento, elas podem ser bastante flexíveis quanto à escolha dos itens, com possibilidade de variações na dieta conforme a disponibilidade dos alimentos. Por isso, os peixes são classificados em grupos tróficos de acordo com a maior porcentagem de determinados itens consumidos.

Quando a porcentagem de alimento é predominantemente de origem animal, mesmo que vegetais façam parte da dieta, a espécie é classificada como carnívora. Conforme o item preferencial, os carnívoros ainda podem ser piscívoros (peixes), insetívoros (insetos) e invertívoros (invertebrados de diversos grupos). Se a quantidade de animais e vegetais forem similares, a espécie será onívora; se os vegetais forem em maior porcentagem, a espécie será herbívora.

Em muitas espécies de peixes, a boca, além de ser o local de passagem dos alimentos, é utilizada para segurá-los antes da deglutição. Muitas espécies utilizam um sistema de sucção, criando pressão negativa ao expandir a cavidade oral e fazendo um movimento coordenado ao fechar o opérculo antes de abrir a boca e, depois, ao fechar a boca e abrir o opérculo de maneira forte e rápida. Esse mecanismo é facilmente observado em peixes com boca protrátil (que se expande para frente), como em muitos Percomorphacea (Figura 5.23). Em peixes cujas bocas não são protráteis, como o tambaqui, a musculatura adutora da mandíbula e os dentes são fortes, o que possibilita quebrar sementes muito duras.

Os dentes podem estar ausentes, variar em tamanho, quantidade, forma e localização (boca, língua ou faringe), mas sempre têm a função se agarrar, prender, triturar, cortar e rasgar. É possível encontrar dentes no vômer, na pré-maxila, na maxila, no palato, nos ossos parasfenoides, pterigoide, basibranquial e dentário, na língua e na faringe. Quanto ao formato, destacam-se os cônicos, caninos, aciculados, cuspidados, serrilhados, multicuspidados, molariformes, entre outros. Cada espécie de peixe geralmente apresenta um tipo de dente, ao contrário dos mamíferos; entretanto, pode haver espécies com dentes de vários formatos. Embora a forma e a quantidade estejam associadas ao hábito alimentar, espécies com dentes similares podem ingerir itens alimentares distintos.

Os dentes dos peixes frugívoros como a piraputanga (*Brycon hillari*) são cuspidados e ligeiramente molariformes. Peixes ficófagos como o cascudo (*Hypostomus regani*) têm uma fileira com grande quantidade de dentes pequenos e afilados, apropriados para raspar superfícies. O cascudo-abacaxi (*Megalancistrus parananus*) é um xilófago que arranca lascas de madeira com seus dentes espatulados, e o tambaqui, um granívoro, quebra sementes duras com seus dentes molariformes. Em espécies cujos dentes estão ausentes, como o planctófago mapará (*Hypophthamus edentatus*), a dieta é baseada em organismos de pequenas dimensões, com paredes ou corpos finos e delicados.

Recursos alimentares como folhas de plantas, algas e madeira são relativamente fáceis de obter do ambiente. Entretanto, flores, frutos e sementes são ingeridos esporadicamente, uma vez que nem sempre estão disponíveis. Peixes frugívoros podem ter uma participação importante na dispersão de certas espécies de plantas ao transportar sementes rio acima. Goulding[23] sugere que a diversificação de peixes amazônicos que vivem em regiões de florestas inundáveis está grandemente relacionada com a diversidade de plantas. O fato de existirem tantas espécies de plantas possibilita a ocorrência de muitas espécies herbívoras, além de providenciar riqueza de insetos, que são importantes alimentos para os peixes insetívoros e onívoros.

Para mastigar o alimento e reduzi-lo a pequenos pedaços, os peixes ainda utilizam um segundo conjunto de dentes localizados na faringe, os quais podem ser fortes o suficiente para quebrar conchas de moluscos e carapaças de crustáceos. Os ciclídeos são ótimos exemplos de diversificação morfológica dos dentes faringianos, com diferentes quantidades, formas e tamanhos (Figura 5.24).

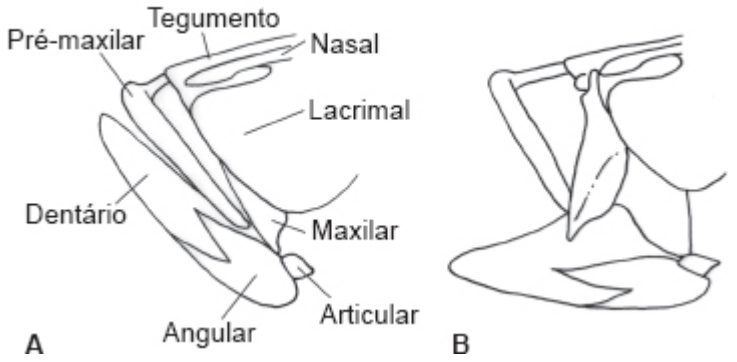


Figura 5.23 Protração da boca. **A**. Boca fechada com a indicação dos elementos ósseos. **B**. Boca aberta, protraída, evidenciando a movimentação do pré-maxilar e do maxilar (Ilustrações de O. A. Shibatta.)

Em geral, a boca de um piscívoro como o dourado (*Salminus brasiliensis*) é grande e os dentes são cônicos. Em insetívoros como o lambari (*Astyanax paranae*), a abertura bucal não é ampla e os dentes geralmente são multicuspidados. Já na piramboia (*Lepidosiren paradoxa*), a alimentação durófaga invertívora é possível graças às fortes placas dentígeras, que são capazes de quebrar carapaças de animais como os gastrópodes. Nos bagres os dentes são pequenos, viliformes e dispostos em uma placa dentígera.

No pirarucu a língua tem pequenos dentes posteriorizados, o que ajuda a segurar o alimento e evitar a fuga das presas. Como a língua é imóvel, não participa do processo de movimentação do alimento, como fazem os mamíferos.

Ainda com relação à cavidade oral, o alimento pode ser retido pelos rastros branquiais, que são formações cartilaginosas ou ósseas, em geral alongadas e enfileiradas, na parte anterior dos arcos branquiais[24] e opostas aos filamentos branquiais. Os rastros têm a função de proteger os filamentos branquiais, impedir que o alimento capturado escape pela abertura opercular[7] e auxiliar na preensão do item ingerido. Dependendo do hábito alimentar, os rastros branquiais variam quanto a forma, número, comprimento e espaçamento. Em carnívoros os rastros são rígidos, relativamente curtos e não muito numerosos. Em herbívoros e detritívoros eles são um pouco mais longos, mas é em planctófagos que esses rastros são numerosos e alongados, formando uma verdadeira barreira filtrante.

Uma vez ingerido, o alimento passa para a cavidade oral junto com a água, que escoa pela abertura branquial. O alimento, então, segue para o esôfago, que é curto, musculoso e serve como uma válvula, favorecendo a passagem do alimento e impedindo seu retorno espontâneo.

No estômago, inicia-se a digestão química dos alimentos. Nos peixes, sua forma é similar a um J, sendo a região anterior mais alongada, chamada fúndica, e a posterior, logo após a dobra, pilórica. O órgão pode variar no formato, no tamanho e no desenvolvimento muscular, de acordo com o hábito alimentar da espécie. O intestino, de estrutura geralmente tubular, completa a digestão e realiza a absorção dos nutrientes. Seu comprimento está associado ao hábito alimentar, sendo menor em carnívoros e onívoros e mais alongado em herbívoros e detritívoros. Cecos pilóricos, constituídos de formações tubulares de fundo cego, abrem-se no estômago ou no intestino,[25] aumentando a superfície de absorção de nutrientes, de secreção e de armazenamento do alimento. Em quantidade variável, podendo chegar a milhares, estão ausentes em peixes que não têm estômago.

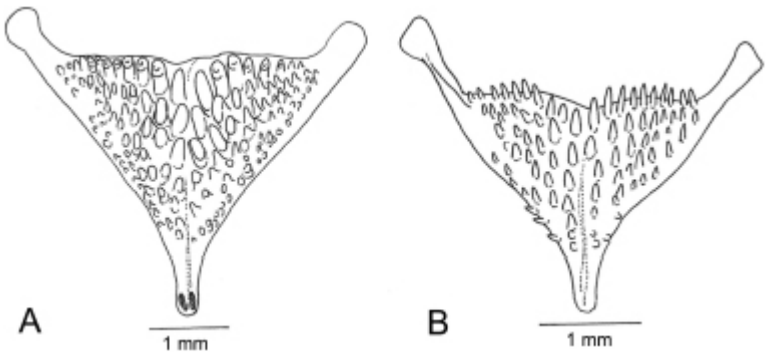


Figura 5.24 Dentes faringianos de duas espécies de ciclídeos do Pantanal do Mato Grosso do Sul. **A**. *Cichlasoma dimerus*, com dentes mais robustos. **B**. *Laetacara dorsigera*, com dentes mais finos. (Ilustrações de O. A. Shibatta.)

O estômago dos carnívoros é grande, saculiforme e muito musculoso, com grande capacidade para se distender. O intestino é o mais curto em todos os grupos troncos (Figura 5.25). O estômago grande e o intestino curto provavelmente estão relacionados

com a necessidade de ingerir presas inteiras e grandes, e associados à facilidade de digerir e aproveitar seus nutrientes. Na traíra (*Hoplias malabaricus*), a região fúndica apresenta musculatura forte, e a quantidade de cecos pode chegar a algumas dezenas.

O estômago dos herbívoros é relativamente menor, e o intestino é mais longo que o dos carnívoros (Figura 5.26). Em herbívoros como os timborés (*Schizodon borelli*), o estômago tem forma similar ao do curimba (*Prochilodus lineatus*), mas não tem a região pilórica em forma de moela. O intestino tem apenas três alças, e a quantidade de cecos é pouco superior a 20.

Em peixes onívoros, o comprimento do intestino em relação ao estômago é mais equilibrado, considerando que os itens ingeridos podem ter origem variada (Figura 5.27). Nas espécies onívoras, como o bagre (*Rhamdia quelen*), o lambari (*Astyanax altiparanae*) e a piapara (*Leporinus obtusidens*), o estômago tem formato saculiforme. No bagre não há cecos; em lambaris e piaparas os cecos são em menor quantidade que nos herbívoros.

Em outra categoria, a dos detritívoros (comedores de detritos), o estômago é, proporcionalmente, muito mais curto que o intestino e pode ter a musculatura bastante desenvolvida. Como a absorção dos nutrientes ocorre no intestino, justifica-se a necessidade de tal comprimento intestinal para uma alimentação relativamente pobre em nutrientes. Nesse grupo, os dentes são diminutos, como em *Prochilodus lineatus*, ou estão completamente ausentes, como em *Steindachnerina insculpta*. Em peixes detritívoros como o curimba (*Prochilodus lineatus*), o estômago está claramente dividido em duas partes (Figura 5.28): a anterior, ou fúndica, que tem a função de armazenar o alimento; e a posterior, ou pilórica, que é musculosa e tem a função de triturar o alimento. Na região inicial do intestino dessa espécie há de centenas a milhares de cecos filiformes. O intestino é longo e tem várias alças, o que lhe confere aspecto enovelado. Peixes do grupo trófico planctívoro também apresentam anatomia similar.

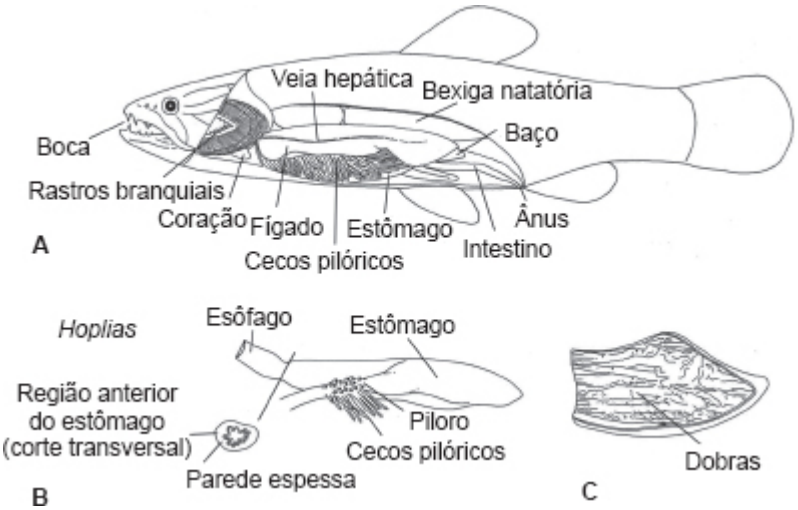


Figura 5.25 Sistema digestório de um peixe carnívoro. **A**. Vista lateral esquerda evidenciando os rastros branquiais curtos e a disposição dos órgãos. **B**. Detalhe do trato digestório com corte transversal, evidenciando a parede musculosa espessa. **C**. Corte longitudinal do estômago para exibir as dobras da parede interna (Ilustrações de O. A. Shibatta.)

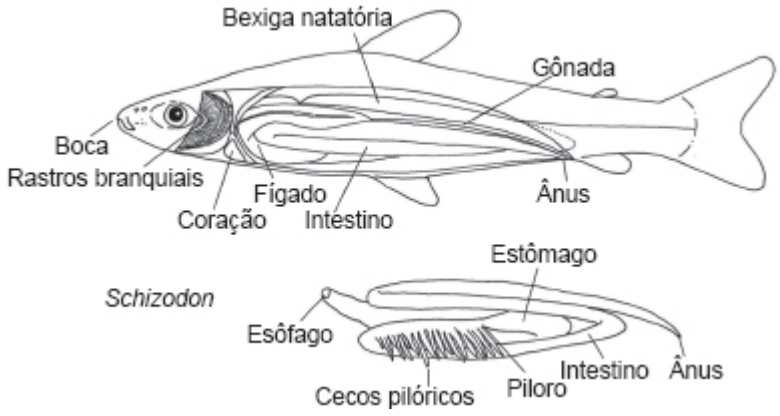


Figura 5.26 Sistema digestório de um peixe herbívoro. **A**. Vista lateral esquerda evidenciando os rastros branquiais curtos e a disposição dos órgãos. **B**. Detalhe do trato digestório com intestino relativamente longo e com grande diâmetro. (Ilustrações de O. A. Shibatta.)

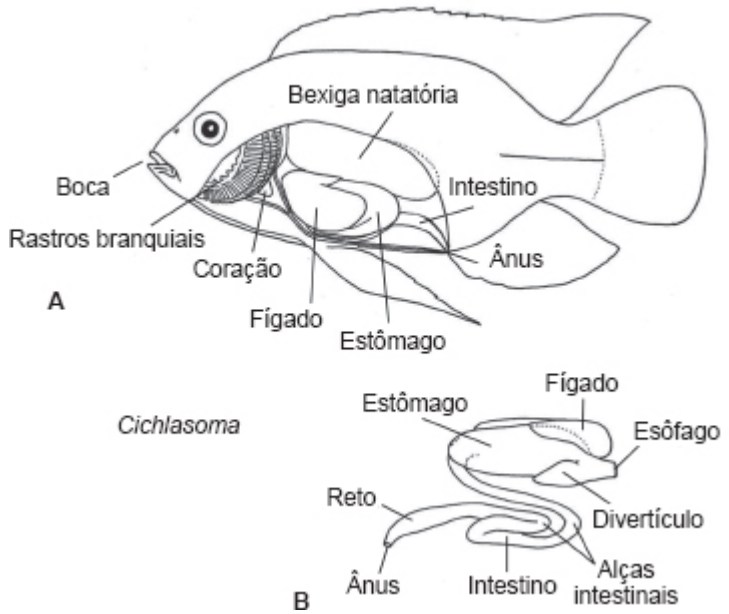


Figura 5.27 Sistema digestório de um peixe onívoro. **A**. Vista lateral esquerda evidenciando os rastros branquiais curtos e a posição dos órgãos. **B**. Vista lateral direita do trato digestório, em que se podem notar as proporções entre o estômago e o intestino. (Ilustrações de O. A. Shibatta.)

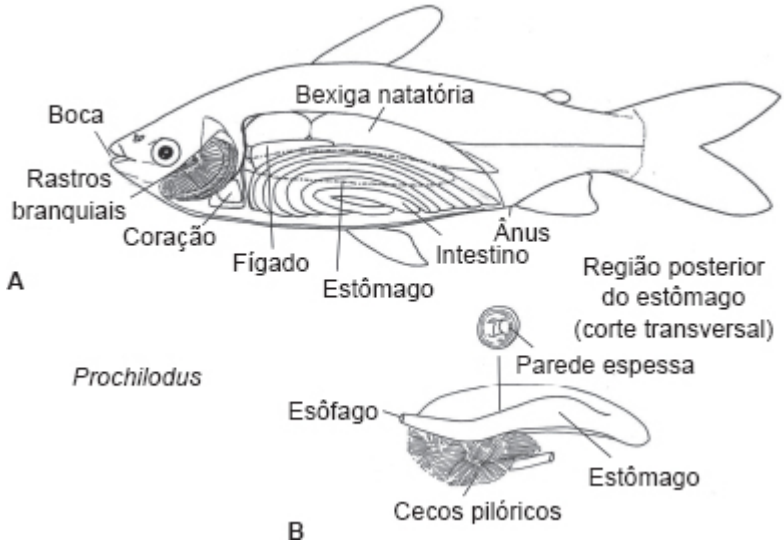


Figura 5.28 Sistema digestório de um peixe detritívoro. **A**. Vista lateral esquerda evidenciando os rastros branquiais filiformes e o intestino longo e enovelado. **B**. Detalhe do estômago com corte transversal na região fúndica para expor a parede musculosa espessa. (Ilustrações de O. A. Shibatta.)

Resumidamente, os peixes podem ser classificados segundo o grupo trófico, o hábito, a estratégia e a tática alimentar. Em relação aos grupos tróficos, o timboré (*Schizodon borelli*) pertence ao grupo dos herbívoros; a traíra (*Hoplias malabaricus*), ao dos carnívoros; o curimba (*Prochilodus lineatus*), ao dos detritívoros; e o lambari (*Astyanax altiparanae*), ao dos onívoros.

Dentro desses grupos tróficos, ainda é possível distinguir os hábitos generalista, especialista e oportunista. O generalista, como o lambari, consome vários tipos de alimentos, tanto de origem animal quanto vegetal; o especialista, como a pescada-de-água-doce (*Plagioscion squamosissimus*), consome apenas alimentos de origem animal, sendo insetívoro quando jovem e ictiófago quando adulto. O oportunismo pode ocorrer tanto nas espécies generalistas quanto nas especialistas e caracteriza-se pelo aproveitamento de alimentos não corriqueiros, abundantes e facilmente disponíveis em determinado momento.

Como estratégias alimentares, os peixes podem morder, sugar, filtrar ou raspar. O dourado morde a presa com seus inúmeros dentes cônicos; o acará suga seu alimento protraindo a boca; a sardinha filtra o plâncton com seus rastros branquiais numerosos, longos e afilados; o cascudo raspa as algas com seus pequenos dentes bicuspidados.

Peixes ainda podem ter táticas alimentares, apresentando a busca ativa, na qual se desloca até sua fonte de alimentos, ou permanecendo em espreita e aguardando a passagem da presa. Na busca ativa, ainda é possível observar que a captura do alimento pode ocorrer na superfície, na coluna d'água ou no fundo. Os recursos alimentares podem ser procurados ao longo do

dia, em diferentes horários, mas há espécies que se alimentam predominantemente ao amanhecer ou ao anoitecer.

■ Digestão

O processamento do alimento pode iniciar ainda na cavidade oral, com a ação dos dentes faríngeos, que servem como trituradores. No estômago, há liberação de ácido clorídrico, que age sobre as estruturas ricas em cálcio e sobre a proteína. Entretanto, é apenas no intestino que enzimas proteolíticas agem em nível molecular, possibilitando a absorção dos aminoácidos. O ducto biliar desemboca no início do intestino, e a bile liberada é responsável pela emulsificação das gorduras. Entre o estômago e o intestino, podem existir cecos, que alojam microrganismos para auxiliar na digestão.

O fígado é o maior órgão acessório do aparelho digestório e se encontra laterodorsalmente ao estômago. Actinopterígios não têm pâncreas organizado, mas as células pancreáticas se encontram dispersas pela cavidade abdominal, no mesentério e no fígado. Devido a essa associação com o fígado, a designação hepatopâncreas é erroneamente utilizada. Alguns peixes obtêm o açúcar necessário ao metabolismo de vias gliconeogênicas e não glicolíticas, não dependendo, portanto, da insulina produzida pelo pâncreas.

Após a absorção dos nutrientes ao longo do intestino, as fezes se direcionam para um reto curto e são liberadas no ambiente pelo ânus. Ao contrário dos Chondrichthyes, que têm cloaca, a abertura urogenital e o ânus dos actinopterígios são separados.

■ Trocas gasosas

Para que ocorra maior rendimento energético a partir dos alimentos, organismos aeróbicos como os peixes conseguem oxidar a glicose até CO_2 e H_2O. Nesse processo, há participação do O_2, que é obtido do ambiente por meio dos órgãos respiratórios. É necessário que parte do CO_2 produzido pelo metabolismo aeróbico seja transportado até esses órgãos e liberado no ambiente. Outra parte continua no sistema circulatório, atuando como um importante sistema tampão do pH sanguíneo, na forma de bicarbonato. Nos peixes ósseos, os principais órgãos respiratórios são as brânquias, o tegumento externo e, em algumas espécies, os pulmões. O oxigênio dissolvido na água não alcança concentrações tão elevadas quanto no ambiente aéreo; por isso, as brânquias são estruturas exteriorizadas e, mesmo que estejam protegidas em uma cavidade branquial, ficam em contato direto com a água. A respiração branquial envolve sempre um fluxo unidirecional da água, favorecendo uma economia energética maior que o mecanismo de inspiração-expiração característico de animais com respiração pulmonar (embora o fluxo também seja unidirecional nas aves e nos crocodilianos).

O aparelho branquial é constituído pelo arco branquial, por filamentos branquiais e rastros branquiais. O arco branquial é constituído pelos ossos epibranquial e ceratobranquial, e sustenta os rastros e os filamentos branquiais. No interior dos arcos passam os vasos aferente (que traz o sangue rico em CO_2) e eferente (que leva o sangue rico em O_2).

As trocas gasosas são realizadas nos filamentos branquiais, que são dispostos em fileiras duplas ao longo de quatro pares de arcos branquiais. Os filamentos, ou lamelas primárias, são subdivididos em lamelas secundárias, que são ricas em capilares. O sangue com alta concentração de CO_2 chega ao seio venoso do coração, de onde é enviado pela aorta ventral aos vasos aferentes das brânquias. Ao circular pelos filamentos branquiais, o CO_2 na hemoglobina é substituído pelo O_2 por um mecanismo de contracorrente. Dos filamentos branquiais o sangue segue para o corpo pela aorta dorsal.

Ao contrário dos vertebrados terrestres, muitos peixes não morrem afogados porque o órgão respiratório não é o pulmão, que tem dificuldades para realizar trocas gasosas quando cheio de água. Em contrapartida, há o risco de os peixes morrerem asfixiados fora da água, devido ao colabamento dos filamentos branquiais, que dificulta as trocas gasosas.

Além da utilização das brânquias, alguns actinopterígios como *Polypterus, Lepisosteus* e *Amia* apresentam respiração pulmonada; apenas os esturjões e os teleósteos têm bexiga natatória. O pulmão também está presente no grupo-irmão, Sarcopterygii, o que pode indicar que a novidade evolutiva é a bexiga natatória e não o pulmão. Farmer[27] apresenta uma hipótese interessante sobre a função da respiração pulmonar, explicando que essa estrutura pode ter evoluído em um ancestral que necessitava de uma natação rápida para capturar suas presas. O desenvolvimento de uma estrutura vascularizada, o pulmão, originada de um divertículo do esôfago, possibilitou maior oxigenação do coração, uma vez que o sangue oxigenado no pulmão passa primeiro pelo coração antes de ser enviado para as brânquias. No entanto, a explicação do sucesso dos teleósteos está relacionada com o fato de esse grupo não mais necessitar de visitas periódicas à superfície para respirar, o que os protegeria dos predadores. Além disso, a bexiga natatória, uma estrutura hidrostática, ajuda a regular a flutuação sem que ocorram grandes gastos energéticos.

A concentração do O_2 no meio aquático é bastante variável, dependendo de altitude, temperatura, turbulência, profundidade e ventilação. Para que os peixes pudessem enfrentar essas grandes alterações no suprimento de oxigênio do meio, houve seleção de alta diversidade de estratégias adaptativas.[28] Dentre elas, destacam-se: redução do nível de atividade para diminuir o requerimento de O_2; movimentos para locais com maiores concentrações de O_2; produção de hemoglobinas com diferentes

propriedades funcionais; modulação das propriedades funcionais das hemoglobinas por efeitos alostéricos (ligação e liberação do oxigênio reguladas pela mudança na estrutura provocada pelo próprio oxigênio); aumento da ventilação das brânquias e alteração dos parâmetros hematológicos, como, por exemplo, da quantidade de eritroblastos no sangue circulante. Além disso, dependendo da espécie, as células sanguíneas podem ser formadas no rim, no baço ou em ambos os órgãos.

Outros tipos de respiração estão presentes nos peixes, principalmente naqueles de climas tropicais, em que a concentração de oxigênio na água pode alcançar níveis muito baixos. O tambaqui (*Colossoma macropomum*), um peixe amazônico de tamanho grande, aproxima o lábio hipertrofiado da superfície da água, onde a concentração de oxigênio é maior. O mussum (*Synbranchus marmoratus*) e a tuvira (*Gymnotus carapo*) realizam trocas gasosas na cavidade oral, que é muito irrigada por vasos sanguíneos. O tamboatá (*Callichthys callichthys*) utiliza o intestino, e, no cascudo, as trocas gasosas são realizadas com o auxílio do estômago.

■ Circulação

O sistema circulatório dos peixes ósseos pode ser dividido em coração, sistema arterial e sistema venoso. Nos Actinopterygii, o sangue chega ao coração pelo seio venoso. Depois, ele passa para o átrio, de onde é bombeado para o ventrículo, que bombeia para o bulbo arterioso, a aorta ventral, as brânquias, a aorta dorsal e, finalmente, para o corpo. O coração está alojado na cavidade pericárdica, localizada na região anterior e ventral do tronco, posteriormente ao sistema branquial, e é separado da cavidade abdominal por um septo transverso. Este é uma sinapomorfia dos Osteichthyes e exerce papel importante na separação das cavidades pericárdica e visceral. Apesar de as câmaras cardíacas estarem dispostas em uma sequência e serem esquematicamente representadas linearmente, a forma do coração em vista lateral é sigmoidal. Entre as câmaras existem válvulas que evitam o retorno do sangue. O seio venoso é o que se encontra mais posterior e dorsalmente e que recebe o sangue das veias cardinal e hepática. A pressão desse sangue nessa região é muito baixa, uma vez que já circulou por quase todo o corpo. Em seguida, o sangue é acumulado no átrio, cuja contração possibilita o envio do sangue ao ventrículo, que tem uma parede musculosa espessa. O sangue, então, passa ao bulbo arterioso, que é elástico e reduz as pulsações provocadas pelo ventrículo (Figura 5.29). A pressão do sangue tende a diminuir após a passagem pelas brânquias, mas isso não é um problema para os peixes, haja vista que eles não precisam enfrentar a força da gravidade como os animais terrestres.

O sistema arterial (Figura 5.30) é composto pela parte ventral dos cinco arcos aórticos (2 a 6) que restaram do embrião e formam as artérias branquiais aferentes. As artérias carótidas internas, que suprem a maior parte da cabeça de sangue, são extensões rostrais do par de aorta dorsal embrionário. Um ramo entra no crânio e supre o encéfalo; pelo outro ramo, a artéria estapedial supre os olhos e a parte externa da cabeça. A artéria dorsal continua posteriormente pela coluna vertebral até a cauda, sendo conhecida, nessa região, como artéria caudal. Várias artérias viscerais medianas, chamadas artérias celíacas e mesentéricas, estendem-se pelo mesentério e para a maioria das vísceras. As gônadas e os rins são supridos por artérias pares gonadais e renais, respectivamente. Os músculos do tronco e da cauda são irrigados por artérias pares intersegmentares. Dois pares de artérias intersegmentares, as subclávias e as ilíacas, chegam às artérias branquiais e femorais, que entram nas nadadeiras peitorais e pélvicas.

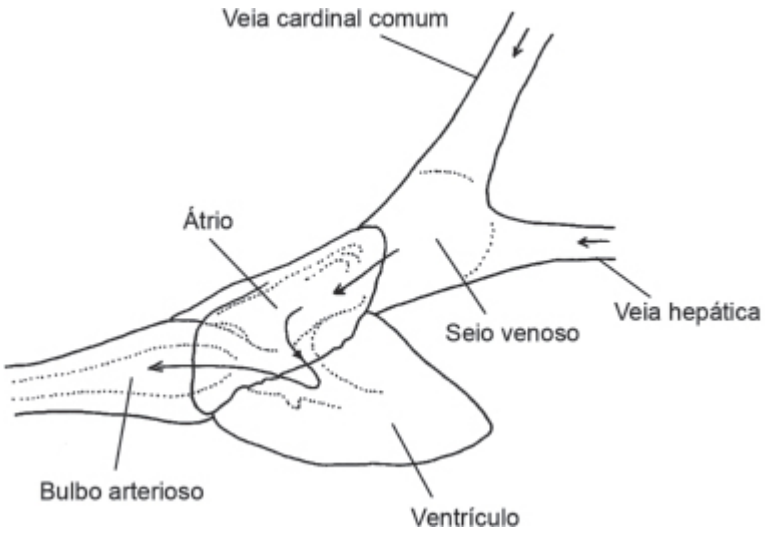


Figura 5.29 Vista lateral do coração da traíra (*Hoplias malabaricus*) com seus compartimentos. As *setas* indicam o percurso do sangue. (Ilustração de O. A. Shibatta.)

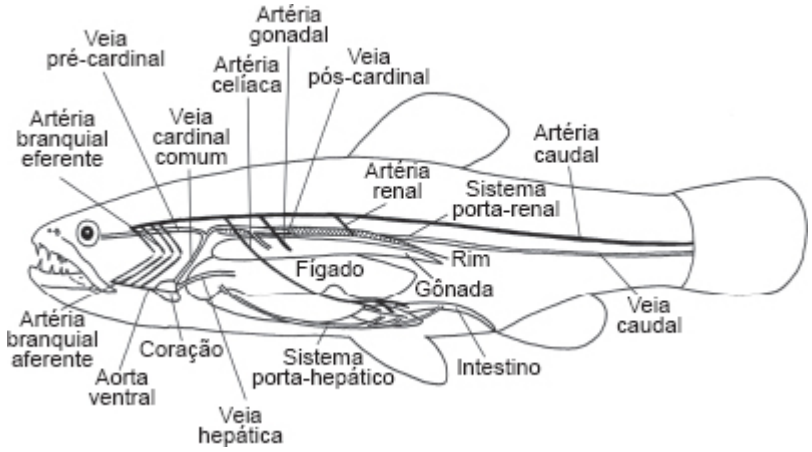


Figura 5.30 Representação esquemática das principais vias do sistema circulatório de um Actinopterygii. Sistema arterial representado pelos vasos escuros, e sistema venoso, pelos vasos claros. (Ilustração de O. A. Shibatta.)

O sistema venoso (Figura 5.30) atua no retorno do sangue ao coração. O sangue deixa o sistema branquial pela aorta dorsal, que se estende até a região caudal do peixe. Por meio de veias e capilares, ele drena toda a região visceral e posterior do corpo. A musculatura, as gônadas, os rins e a bexiga natatória recebem muito sangue, que é transportado desses órgãos pela veia pós-cardinal, que desemboca na veia cardinal comum (ou ducto de Cuvier), até o seio venoso do coração. Já o sangue do sistema digestório dirige-se ao fígado pelo sistema porta-hepático e, deste, ao coração, pela veia hepática. Há também o sistema linfático, em que a linfa é coletada por ductos pares e ímpares e seios, que se esvaziam no sistema circulatório sanguíneo principal. Alguns peixes ósseos, assim como os Agnatha, têm "corações" linfáticos contráteis.[29]

O coração dos Actinopterygii possibilita o fluxo unidirecional do sangue; porém, nos Sarcopterygii, em que os pulmões desempenham função respiratória, há um circuito duplo, no qual o sangue que chega do corpo é direcionado aos pulmões e, após as trocas gasosas, retorna ao coração para ser conduzido ao corpo. Nesses peixes, as trocas gasosas branquiais são muito baixas, exceto no peixe-pul-monado australiano (*Neoceratodus forsteri*), em que a respiração branquial ainda é muito importante.

Em peixes, assim como em outros vertebrados, o sangue está em equilíbrio osmótico com todos os outros tecidos, além de ser relacionado com a homeostase, pois promove a estabilidade do ambiente interno. Alterações morfológicas, funcionais e quantitativas são provocadas por doenças, patologias e poluição. Alterações no quadro sanguíneo podem ocorrer em condições endógenas (sexo, estádio de maturação gonadal, estado nutricional, idade, entre outras) e exógenas (temperatura da água, salinidade, concentração de oxigênio dissolvido). A exposição a poluentes químicos ou à hipoxia ambiental também pode induzir alterações nos parâmetros hematológicos, como aumento ou decréscimo do conteúdo de hemoglobina e da quantidade de hemácias. O chumbo, por exemplo, pode causar anemia em peixes pela inibição da enzima **ô** aminolevulinato desidratase (**8** ALAD), que é necessária nos estágios iniciais da síntese de hemoglobina; já o alumínio, em pH ácido, pode promover aumento do hematócrito.[30]

Segundo Silva-Souza *et al.,*[31] a hematologia de peixes brasileiros iniciou-se em 1932 com José Oria e, embora tenha sido realizada, posteriormente, por diversos autores, o conhecimento da maioria das espécies ainda é muito escasso.

As células sanguíneas dos teleósteos são produzidas no tecido hematopoiético localizado no rim anterior e, possivelmente, no baço. De modo diferente dos mamíferos, não existem nódulos linfáticos nem medula óssea. As hemácias (ou eritrócitos) dos peixes são nucleadas, ao contrário das que existem na maioria dos mamíferos. Essas células contêm hemoglobina, que aumenta a capacidade de transporte de oxigênio, e geralmente têm forma elíptica ou ligeiramente arredondada, com núcleo central e cromatina compacta. Os eritrócitos imaturos são chamados de eritroblastos, comuns no sangue periférico dos peixes em todas as fases de vida. Esses eritroblastos são produzidos pelos órgãos hematopoiéticos e sofrem maturação quando estão em circulação. O citoplasma dessas células contém menor concentração de hemoglobina.

Além das hemácias, os peixes ainda contam com células brancas como leucócitos (linfócitos, monócitos e granulócitos) e trombócitos. Os leucócitos têm tamanho semelhante ao dos eritrócitos e também se desenvolvem a partir do tecido formador de células sanguíneas, o hemocitoblasto.

■ Sistema nervoso

O sistema nervoso central (SNC) dos peixes subdivide-se em cinco partes, no sentido anterior ao posterior (Figura 5.31). O telencéfalo é a região localizada mais anteriormente e abrange principalmente o lobo e os nervos olfatórios. O diencéfalo é o centro de correlação de entrada e saída de mensagens relacionadas com a homeostase e o sistema endócrino. É nessa região,

dorsalmente, que se encontra o corpo pineal, cuja função está aparentemente relacionada com a percepção da luz, a mudança de cor e a regulação do ritmo circadiano. Há também a hipófise ventralmente, uma glândula importante à regulação do metabolismo e de onde é extraído o hormônio utilizado na indução da reprodução de peixes em cativeiro. A técnica por aplicação de hormônios gonadotróficos foi idealizada e testada pelo brasileiro Rodolpho von Ihering, por volta dos anos 1930.[32]

Durante o desenvolvimento do SNC, há evaginação dos hemisférios telencefálicos nos Actinopterygii e invaginação nos Sarcopterygii. Como a invaginação também ocorre nos Chondrichthyes, a condição encontrada em Actinopterygii é autapomórfica.[4]

Na parte intermediária do SNC encontra-se o mesencé-falo, no qual se localiza o cérebro e o lobo óptico – parte responsável pela correlação das mensagens provenientes de outros receptores sensoriais. O mesencéfalo tem a função de manter o equilíbrio natatório e o tônus muscular. O cerebelo fica no mesencéfalo e é facilmente identificado por ser único e relativamente grande. Nos peixes elétricos o cerebelo é ainda mais desenvolvido e está relacionado com a percepção do campo elétrico. O metencéfalo sem o cerebelo junto com o mielencéfalo constituem a medula oblonga que é uma parte alargada na região anterior do cordão nervoso. Os nervos V a X saem dessa região e, nos peixes ósseos, é onde estão os centros da respiração e da osmorregulação. Além disso, é o centro de retransmissão de todo o sistema sensorial, não atuando apenas na olfação e na visão.

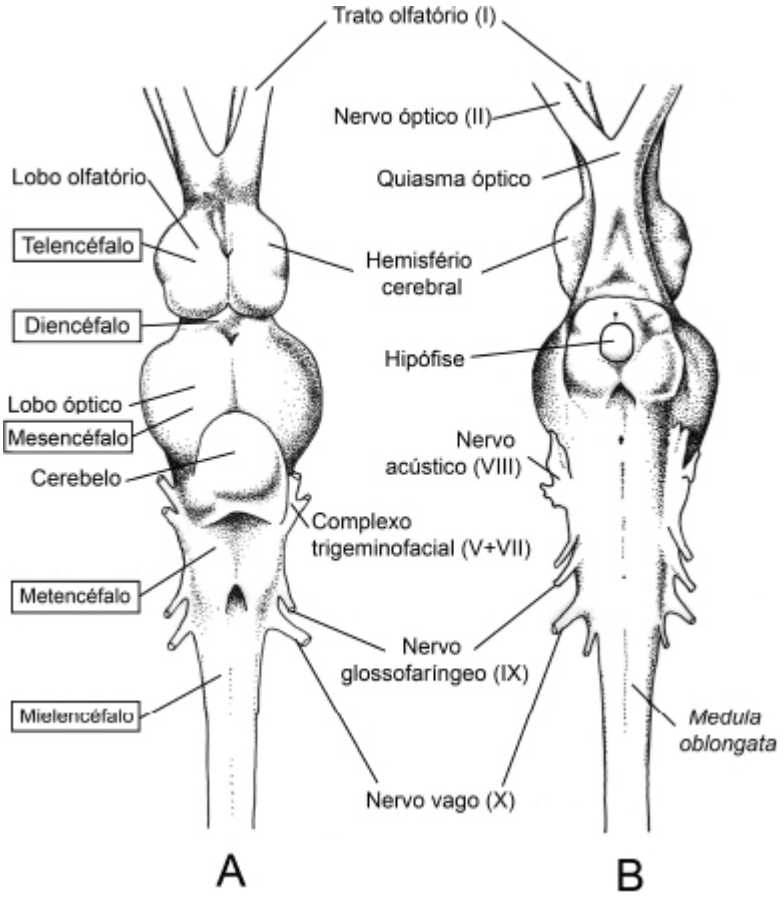


Figura 5.31 Sistema nervoso central da traíra (*Hoplias malabaricus*). **A**. Vista dorsal. **B**. Vista ventral. (Ilustrações de O. A. Shibatta.)

Dez nervos saem do encéfalo e constituem o sistema nervoso periférico: nervo olfatório (I); nervo óptico (II); nervo oculomotor (III); nervo troclear (IV); nervo trigêmeo (V); nervo *abducens* (VI); nervo facial (VII); nervo *octavius* ou estatoacústico (VIII); nervo glossofaríngeo (IX); e nervo vago (X).

Os órgãos dos sentidos são inervados pelos nervos I (olfação), II (visão) e VIII (audição e equilíbrio). A inervação da musculatura estriada externa dos olhos é feita pelos nervos III (músculos reto medial, reto dorsal, reto ventral e oblíquo ventral), IV (músculo oblíquo dorsal) e VI (músculo reto lateral). O nervo V serve como nervo somático sensorial e motor da porção anterior da cabeça. Os nervos VII e VIII se juntam para formar o nervo acústico-facial, que se divide em quatro grupos para atuar na região temporal e branquial da cabeça. O nervo IX age na região branquial e pode se fundir ao X, que é o ramo anterior do vago. O vago é um nervo misto conectado à linha lateral do corpo e das vísceras.

Olfação

As narinas têm função olfatória, e não respiratória, tendo fundo cego, sem conexão com a boca. Elas podem se apresentar

como um par de orifícios em cada lado da cabeça, como nos ciclídeos, ou ser constituídas por dois pares, um anterior e outro posterior, como nos bagres. Os orifícios anterior e posterior são interligados por um canal.

A olfação é muito desenvolvida, e as células sensoriais se encontram no interior das narinas, formando uma roseta olfatória com forma e tamanho que variam entre as espécies. O salmão tem sensibilidade olfatória que possibilita a percepção de moléculas odoríferas diluídas na água em uma concentração de 1 ppb. Essa sensibilidade possibilita-lhe retornar ao local de nascimento pela localização dos odores particulares.

Em Ostariophysi, a olfação pode servir para a percepção de uma substância de alarme, liberada na água quando a epiderme de um indivíduo do grupo é lesionada. Aparentemente, a reação de medo que essa substância provoca tem valor adaptativo, uma vez que o indivíduo que a percebe pode fugir de um suposto predador. Entretanto, esse raciocínio não funciona quando aplicado ao indivíduo que a liberou, porque a lesão não dá nenhum benefício a ele. Em alguns grupos como o Serrasalmidae, das piranhas, a capacidade de perceber essa substância foi perdida ou não é importante. A substância relacionada com a reação de alarme provavelmente é a 3(N)-óxido de hipoxantina, que não é espécie-específica.[33,34]

Visão

Os olhos são funcionais, mas alguns peixes cavernícolas perderam completamente a visão. Em geral, os peixes são míopes e não conseguem enxergar objetos localizados a longas distâncias. O olho tem um cristalino esférico, apropriado para que a luz alcance a retina dentro do ambiente aquático. Como a densidade do olho é próxima à da água, o índice de refração da luz não se altera quando atravessa o cristalino, que é sustentado dorsalmente por um ligamento e ventralmente por um músculo. A retina, por sua vez, é constituída por cones e bastonetes. Alguns peixes, principalmente machos, cortejam a fêmea exibindo corpos e nadadeiras coloridas. Nesse caso, fica evidente a importância da visão colorida; logo, se a retina for analisada, será verificada grande quantidade de cones com pigmentos que possibilitam a visão das cores. Em peixes noturnos ou que vivem na penumbra, cuja visão colorida não é a mais importante, a luz escassa pode ser capturada por grande quantidade de bastonetes.

Alguns peixes apresentam uma camada entre a retina e a esclera, chamada *tapetum lucidum*, que reflete a luz, melhorando ainda mais a visão em baixas intensidades luminosas. A forma globosa do olho é mantida por uma esclera fibrosa, que apresenta uma rica irrigação sanguínea para nutrir as células da retina. Um dos peixes sul-americanos, o tralhoto (*Anableps anableps*), tem uma estrutura ocular única, que o possibilita enxergar, simultaneamente, dentro e fora da água. Para isso, a parte superior dos olhos fica exposta ao ar, e o cristalino é elíptico e disposto de tal maneira que o eixo mais curto receba a iluminação provinda de fora da água. Além disso, a distância entre o cristalino e a retina é maior na parte relacionada com a visão aérea.

Audição e equilíbrio

O sistema acústico-vestibular também é bem desenvolvido e está relacionado com a audição, a percepção da posição do corpo, a aceleração e a rotação. O labirinto membranoso é formado por três canais semicirculares, dois orientados verticalmente e um horizontalmente. O labirinto também apresenta três pequenas bolsas ventrais denominadas sáculo, utrículo e lagena, cada uma com uma estrutura calcificada chamada de otólito, que recebe nomes diferentes: *sagita, asteriscus* e *lapilus*, respectivamente. Os canais horizontal e vertical posterior são envolvidos pelos ossos proótico, opistótico e epiótico, e o canal vertical anterior, o sáculo e o utrículo ficam na câmara craniana. A região auditiva é denominada *pars inferior* e é formada pelo sáculo e pela lagena, que contém células ciliadas inervadas sensíveis às vibrações sonoras. O equilíbrio relaciona-se com o *pars superior*, formado pelos canais semicirculares e o utrículo, que tem células ciliadas sensíveis às mudanças de orientação do corpo.

Nos Ostariophysi, que são os peixes dominantes em água doce no mundo, há o aparelho de Weber (Figura 5.32), constituído pela modificação das quatro primeiras vértebras em pequenos ossos, o que possibilita a transmissão das vibrações sonoras captadas pela bexiga natatória até o ouvido interno. Esses ossículos, conectados por ligamentos, são: cláustro, intercalar, escáfio e *tripus*. O cláustro está em íntimo contato com a janela oval do ouvido interno, e o *tripus*, com a bexiga natatória. Devido ao aumento da capacidade auditiva, alguns autores atribuem a essa estrutura o sucesso desse grupo de peixes em rios de águas turvas.

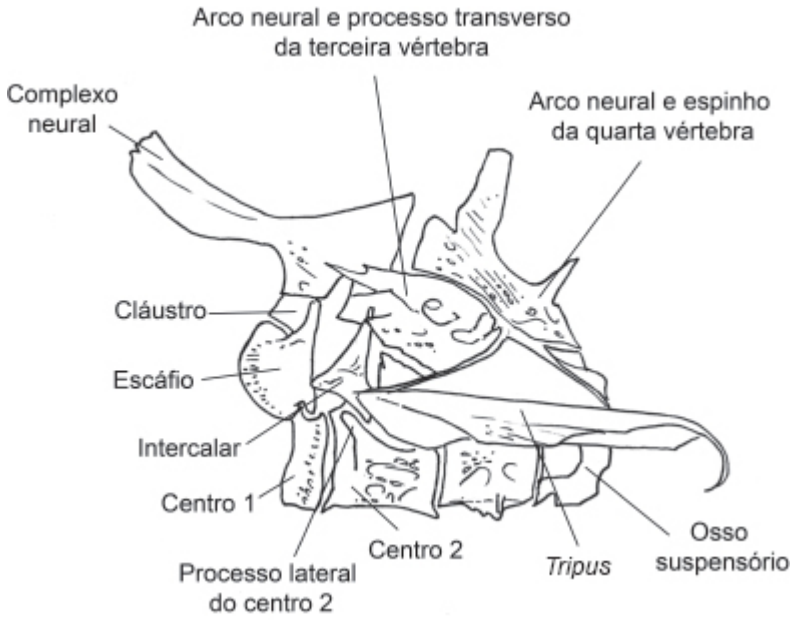


Figura 5.32 Aparelho de Weber de traíra (*Hoplias malabaricus*). (Ilustração de O. A. Shibatta.)

Alguns peixes desse grupo, como as piranhas (*Pygocentrus nattereri*), aparentemente comunicam-se por meio de sons produzidos pela rápida contração de uma musculatura associada a um largo tendão que circunda ventralmente a região cranial da bexiga natatória. Foram identificados três tipos de sons que puderam ser associados a três tipos diferentes de comportamento – apresentação frontal, comportamento de circulação e combate, e comportamento de perseguição.[35] Na época reprodutiva, o som produzido pelo curimba (*Prochilodus lineatus*) é conhecido popularmente como "canto da piracema".

Linha lateral

A percepção de vibrações na água é possível graças aos neuromastos isolados ou àqueles que se encontram dentro de linhas laterais. Esses neuromastos são constituídos por conjuntos de células ciliadas de diferentes comprimentos, os cinecílios e esterecílios, cobertos por uma cúpula gelatinosa. Como os cílios se dispõem assimetricamente, é a leitura do movimento de suas inclinações que possibilita ao sistema nervoso central interpretar o sentido da vibração.

Os neuromastos isolados existem em várias regiões do corpo sobre o epitélio. A linha lateral, por sua vez, é um canal com vários poros, por onde a água penetra e chega aos neuromastos alinhados em seu interior. Além das laterais do corpo, esta linha pode ser encontrada na cabeça, em ossos dérmicos, constituindo a linha lateral cefálica. Geralmente, há linhas laterais em peixes ativos, nos quais os neuromastos superficiais não podem sentir as vibrações com precisão devido à turbulência da água. Por outro lado, em peixes que formam grandes cardumes, como as sardinhas, há apenas neuromastos superficiais, que podem ser o arranjo mais eficiente para sentir rapidamente as vibrações produzidas pela natação dos parceiros que estão imediatamente ao lado.

Gustação

A gustação é realizada por papilas gustativas, que são células especializadas na cavidade bucal, na língua, nos arcos branquiais, na superfície da cabeça, nas nadadeiras peitorais e nos barbilhões. Essas células têm microvilosidades apicais e são inervadas por nervos cranianos. Aparentemente, há uma divisão de tarefas do sistema gustatório, com as papilas gustativas superficiais sendo inervadas pelos nervos VII (facial) e IX (glossofaríngeo), enquanto o X (vago) inerva as papilas gustativas da faringe. Assim, as papilas gustativas da superfície do corpo detectam o alimento, e as da faringe identificam sua qualidade no interior da boca.[33]

Órgãos elétricos e eletrorrecepção

É provável que os peixes sejam o único grupo de animais com espécies providas de órgãos adaptados para criar descargas elétricas. Os órgãos elétricos são estruturas derivadas de tecido muscular, glandular ou nervoso, e são efetores habilitados a produzir descargas elétricas, normalmente repetitivas, que podem variar de menos de 1 até 700 volts. Na água do mar, as correntes elétricas ainda podem alcançar a ordem de vários ampères. Geralmente, esses órgãos são pares, situados bilateralmente em diferentes partes do animal. Nas espécies de Malapteruridae, a família dos bagres-elétricos africanos, há numerosos órgãos alargados na pele de origem glandular, e em *Astroscopus* (Uranoscopidae), estão situados em cavidades orbitais e se derivaram de alguns músculos oculomotores.

A evolução dos órgãos elétricos ocorreu independentemente, 6 ou 7 vezes entre as várias espécies, tanto na classe Chondrichthyes quanto na classe Actinopterygii. A raia-elétrica *Torpedo torpedo* era bem conhecida pelos antigos habitantes do litoral do mar Mediterrâneo devido à capacidade de produzir choques relativamente fortes. O nome dessa raia está relacionado com o torpor causado pelas descargas elétricas; por isso, ela era utilizada pelos antigos romanos com propósitos terapêuticos, no auxílio ao controle da dor. Além de seu suposto valor medicinal, no século 18, esses peixes estimularam os primeiros experimentos com eletricidade. Mais recentemente, estudos sobre as células produtoras de eletricidade ajudam a entender a fisiologia do sistema nervoso e muscular.

Entre os Actinopterygii, há quatro ordens com espécies portadoras de órgãos elétricos: Osteoglossiformes (Mormyridae), Trachiniformes (Uranoscopidae), Siluriformes (Malapteruridae) e Gymnotiformes (Gymnotidae, Apteronotidae, Sternopygidae, Rhamphichthyidae e Hypopomidae).

Destas, a que tem maior quantidade de espécies é a ordem Gymnotiformes, um grupo de peixes exclusivamente neotropical. No poraquê (*Electrophorus electricus*), esse órgão compreende todo o flanco e toma cerca de 80% do corpo. Ele está dividido em três porções: órgão principal, órgão de Sachs e órgão de Hunter. A descarga mais forte é fornecida pelo órgão principal, ao qual está ligado o órgão de Hunter, de menor voltagem. O órgão de Sachs, mais posterior, provoca descargas fracas que são utilizadas para a formação de um campo elétrico ao redor do corpo. Esses órgãos originam-se de fibras de músculo estriado, como indicado pela existência de células multinucleadas e de estruturas estriadas em eletroplacas não desenvolvidas. O desenvolvimento dos três órgãos ocorre em sucessão e não simultaneamente, embora haja certa sobreposição de tempo. O primeiro a se desenvolver é o órgão de Sachs, seguido pelo órgão principal e, finalmente, pelo de Hunter. Em todos os casos, a extremidade anterior dos órgãos se desenvolve por último.[36]

O Brasil é especialmente rico em peixes elétricos da ordem Gymnotiformes, com 95 das 150 espécies conhecidas. Destas, apenas o poraquê tem descarga forte e a utiliza na defesa e na captura de presas, paralisando-as. O mesmo não ocorre com as espécies que produzem descarga fraca, como na tuvira (*Gymnotus carapo*). Apesar de as descargas não ultrapassarem algumas centenas de milivolts, é suficiente para a formação de um campo elétrico. A existência de órgãos eletrorreceptores, sensíveis ao próprio campo elétrico, capacita esses peixes a sentirem corpos condutores ou não condutores, mediante a percepção do campo elétrico criado por eles ou das alterações que eles produzem nos campos elétricos. Assim, forma-se um sistema de eletrolocação, que possibilita ao peixe deslocar-se e localizar suas presas em águas turvas ou em ausência total de luz. Os Gymnotiformes têm órgãos eletrorreceptores tuberosos, constituídos por células com microvilosidades e cobertos de epitélio especializado, com notável sensibilidade às taxas de alta frequência das descargas elétricas, maior que a sensibilidade direta dos nervos que os inervam. Os eletrorreceptores percebem descargas permanentes ou lentas, inclusive as procedentes de fontes externas ao próprio peixe, como de outros indivíduos da mesma espécie ou de espécies que produzam impulsos elétricos. Também foi demonstrada a utilização das descargas e sua detecção na eletrocomunicação, um sofisticado sistema de comunicação que favorece desde o reconhecimento dos indivíduos de uma mesma espécie até a determinação da sua posição hierárquica dentro do grupo.

Em peixes marinhos não elétricos, como cações, e em bagres de água doce, os eletrorreceptores são ampulares, constituídos de células ciliadas de porções definidas do sistema laterossensorial, e percebem frequências menores. Nos tubarões, os eletrorreceptores são as ampolas de Lorenzini, localizadas especialmente ao redor da boca. Elas ajudam a encontrar presas e orientam durante as migrações por percepção dos campos elétricos derivados do campo magnético terrestre.

Os órgãos elétricos são compostos por unidades denominadas eletrócitos ou eletroplacas, e cada um cria o seu próprio potencial. Os eletrócitos são células com uma conformação geralmente achatada, circundados por tecido conjuntivo, com uma característica especial que é a inervação de uma de suas faces. A face não inervada apresenta aspecto papiliforme e é altamente vascularizada. A quantidade de eletrócitos em série, assim como em paralelo, e a distância entre eles determinam a voltagem de cada espécie.

O cálculo da descarga de um peixe elétrico é relativamente simples. Na raia-elétrica (*Torpedo torpedo*) há colunas de eletrócitos em série e várias colunas em paralelo. Nessa espécie existem cerca de 200 colunas, cada uma formada por cerca de 1.000 eletrócitos. Se todos os eletrócitos de uma mesma coluna descarregarem em fase, a voltagem total será a soma da voltagem produzida por cada um. Admitindo-se a voltagem de cada eletrócito como cerca de 70 mV, tem-se entre as duas extremidades da coluna uma diferença de potencial (DDP) de aproximadamente 70 volts. A disposição das colunas em paralelo faz com que a corrente da descarga seja maior. Assim, *T. torpedo* produz uma descarga de 70 V, com uma corrente que pode chegar a 50 ampères, o que corresponderá a uma potência de 3.500 W (a mesma que faz um chuveiro elétrico funcionar). Em *Electrophorus electricus* existem cerca de 8.000 unidades, o que pode totalizar uma descarga superior a 500 volts. No entanto, em água doce a corrente é relativamente baixa, o que reflete na menor potência da descarga.

Peixes com fortes descargas elétricas têm camadas de tecido adiposo e conjuntivo que isolam seus órgãos vitais das correntes produzidas por suas próprias descargas. Como a corrente elétrica tende a seguir caminhos de menor resistência, ela passa ao redor e não através dos tecidos com alta resistência.

Três tipos fundamentais de resposta são reconhecidos nos eletrócitos. O tipo 1 ocorre em *Uranoscopus* e em raias, cujas células são eletricamente inexcitáveis. A estimulação nervosa (ou a aplicação de acetilcolina) produz inversão do potencial somente na face inervada. Esta se encontra em série com a face não inervada, o que possibilita a soma dos potenciais de cada membrana. O potencial que aparece tem as características de um potencial póssináptico excitador graduado e não conduzido. Supõe-se que esse tipo de eletrócito seja derivado da união neuromuscular (placa motora), uma vez que o processo é inibido pela tubocurarina e prolongado pela eserina (inibidora da acetilcolinesterase).

Nos Gymnotiformes há dois tipos de resposta nos eletrócitos. Um dos tipos (tipo 2) é encontrado em *Electrophorus, Eigenmannia* e *Apteronotus*, nos quais existe um potencial de ação póssináptico excitador na superfície inervada da célula. A superfície não inervada não responde eletricamente ao potencial de ação e não muda o seu potencial. Esse potencial de ação tem características similares ao das fibras musculares, o que pode indicar a origem desse tipo de eletrócito. Outro tipo (tipo 3) está presente em *Gymnotus*, no qual, além dos potenciais póssinápticos, são criados potenciais de ação na face inervada e na não inervada. A resposta desse tipo de eletrócito é bifásica, porque existe atraso no aparecimento do potencial na face não inervada.

Dependendo da espécie, as descargas têm taxas de repetições variadas. Porém, existem duas categorias que caracterizam esses peixes: os onduladores, em que o intervalo de tempo entre uma descarga e outra tem aproximadamente o mesmo tempo de duração; e os pulsadores, em que o intervalo entre as descargas é bem superior ao tempo de duração da descarga. Os pulsadores são capazes de variar a frequência das duas descargas em diversas circunstâncias, mas o mesmo não ocorre com os onduladores, que mantêm uma frequência bastante estável. Peixes com descargas fortes são pulsadores, pois necessitam de intervalos de tempo para criar as descargas. Já os de descargas fracas podem ser pulsadores (p. ex., *Gymnotus, Rhamphichthys, Hypopygus* e *Steatogenys*) ou onduladores (p. ex., *Eigenmannia, Sternarchogiton, Oxyrhynchus* e *Apteronotus*). Nesse caso, os onduladores são mais comuns em ambientes com águas mais correntes, pela necessidade de sentirem as rápidas alterações do ambiente, e os pulsadores são mais comuns em ambientes com águas mais lentas.

Esses órgãos são controlados pelo SNC por meio de uma série de ajustes fisiológicos e morfológicos que possibilitam a sincronização de milhares de eletrócitos, com um atraso de aproximadamente 3 milissegundos. Os ajustes para essa sincronização são conseguidos por meio de sinapses elétricas, que diminuem consideravelmente o retardo sináptico, e pelo aumento do diâmetro das fibras nervosas que inervam as porções mais distais do órgão elétrico (o aumento do diâmetro da fibra nervosa proporciona maior velocidade de condução).

O SNC desses peixes também sofreu adaptações ao modo de vida. Muitas espécies são noturnas e utilizam principalmente a eletrolocação e a eletrocomunicação. Nos peixes elétricos, as regiões associadas ao senso elétrico são desenvolvidas ou muito desenvolvidas, os nervos da linha lateral são grossos e os nervos relacionados com olfação e visão são finos, quando comparados aos dos peixes não elétricos.[37]

■ Reprodução e desenvolvimento

A fantástica diversidade de espécies de peixes tem reflexos na incrível variedade de padrões comportamentais e reprodutivos. As estratégias exibidas por determinada espécie correspondem a uma soma de forças seletivas que atuaram e que continuam a atuar ao longo de sua história de vida, resultando em otimização de tempo e energia na obtenção do alimento, além de manutenção e conversão em desempenho máximo. O sucesso desse processo pode ser identificado pela persistência da espécie no ambiente.

As diversas estratégias adotadas pelos peixes são expressas pelo modo de fecundação e fecundidade, pelas oscilações no tamanho e na idade do início da atividade reprodutiva, pelo cuidado parental, pelo tipo de desova, pelo tipo de ovócito, pelo período reprodutivo, pelas migrações etc.

Em geral, as espécies de peixes são dioicas, embora possa haver espécies monoicas. Logo, os peixes exibem as mais diversas alternativas para a reprodução sexual se comparados aos demais vertebrados.

As gônadas são estruturas pares alongadas que se localizam na região dorsal da cavidade abdominal, entre o sistema digestório e a bexiga natatória. Os testículos são alongados e normalmente lisos; porém, em algumas espécies de bagres, como o mandi *Pimelodus maculatus*, podem ser digitiformes, com muitas franjas. O volume varia conforme o estágio de maturação, sendo finos e transparentes na época não reprodutiva e tornando-se mais volumosos e esbranquiçados quando maduros. Após o período reprodutivo, eles reduzem novamente o volume e entram em repouso.

Os ovários são mais volumosos que os testículos em função do desenvolvimento dos ovócitos. Eles podem preencher quase toda a cavidade abdominal, tornando saliente a região ventral. Também são alongados como os testículos, mas a coloração varia conforme a espécie, sendo comuns os ovários róseos, alaranjados e esverdeados.

Em peixes de piracema, que têm desova total, os ovócitos são pequenos e muito numerosos; já naqueles que têm desova parcelada, os ovários podem conter ovócitos de diferentes tamanhos e estágios de maturação.

De modo geral, os ovócitos se desenvolvem em cinco ou seis fases. Resumidamente, as transformações são observadas por

meio do aumento do volume de citoplasma, pela formação e migração das vesículas lipídicas e proteicas, pela formação dos polos animal e vegetativo e pela migração do núcleo. Macroscopicamente, os ovários podem ser classificados em cinco estágios:[38]

- imaturo: filamentosos, translúcidos, com ovócitos não visíveis a olho nu e sem sinais de vascularização
- em maturação: maiores, ocupando até 2/3 da cavidade celomática, com ovócitos opacos, pequenos e médios, e intensamente vascularizados
- maduro: ovários ocupando mais de 2/3 da cavidade celomática, com ovócitos grandes, translúcidos a opacos, e vascularização reduzida ou imperceptível
- esvaziado: ovários flácidos, ovócitos formando grumos esbranquiçados e zonas hemorrágicas
- em repouso: ovários de tamanho reduzido, translúcidos, com pouca vascularização e ovócitos não visíveis a olho nu.

Nas fêmeas, o desenvolvimento dos ovócitos até a ovulação (amadurecimento final) é regulado pelos hormônios gonadotróficos, os quais são formados e armazenados na glândula pituitária ou hipófise. Alguns hormônios da hipófise, como o hormônio folículo estimulante (FSH) e o hormônio luteinizante (LH), são produzidos continuamente e secretados na corrente sanguínea. Em contrapartida, os estrógenos secretados pela cápsula (teca) do folículo informam ao cérebro acerca do estágio de desenvolvimento do ovócito.

No período reprodutivo, todas as informações ambientais são recolhidas pelo sistema sensorial do peixe, como temperatura, velocidade da água, profundidade, local adequado para desova, presença de parceiros do sexo oposto etc. Quando as condições ambientais alcançam nível ótimo, o hipotálamo ordena que a hipófise libere gonadotrofina no sangue por meio do hormônio liberador da gonadotrofina, que alcança as gônadas e desencadeia os processos de pré-ovulação e ovulação. Os machos também necessitam dos estímulos externos para que os espermatozoides sejam produzidos e liberados.

Em peixes que desovam (ovíparos e ovulíparos), os ovos e gametas, respectivamente, são liberados pelo orifício urogenital que se localiza posteriormente ao ânus. Nos ovoviví-paros e vivíparos, o espermatozoide é introduzido por meio de um órgão copulador (gonopódio) ou pelo contato entre poros urogenitais.

O desenvolvimento do ovo pode ser dividido em clivagem inicial (formação das primeiras células), embrião inicial (diferenciação do embrião), cauda livre (desprendimento da cauda do vitelo) e embrião final (pronto para eclosão). Os estágios larvais são classificados em:[39]

- larval vitelínico: da eclosão até o início da alimentação exógena
- pré-flexão: início da alimentação exógena e da flexão da notocorda, e surgimento dos elementos de suporte da nadadeira caudal
- flexão: do início até a completa flexão da notocorda, o surgimento do botão da nadadeira pélvica e o início da segmentação dos raios das nadadeiras dorsal e anal (Figura 5.33 A e B)
- pós-flexão: completa segmentação dos raios da nadadeira peitoral, absorção da nadadeira embrionária e surgimento de escamas (quando existentes na espécie).

A fase juvenil (Figura 5.33 C) caracteriza-se pela forma de um pequeno adulto, com todos os raios formados e escamação completa, estendendo-se até a primeira maturação sexual.

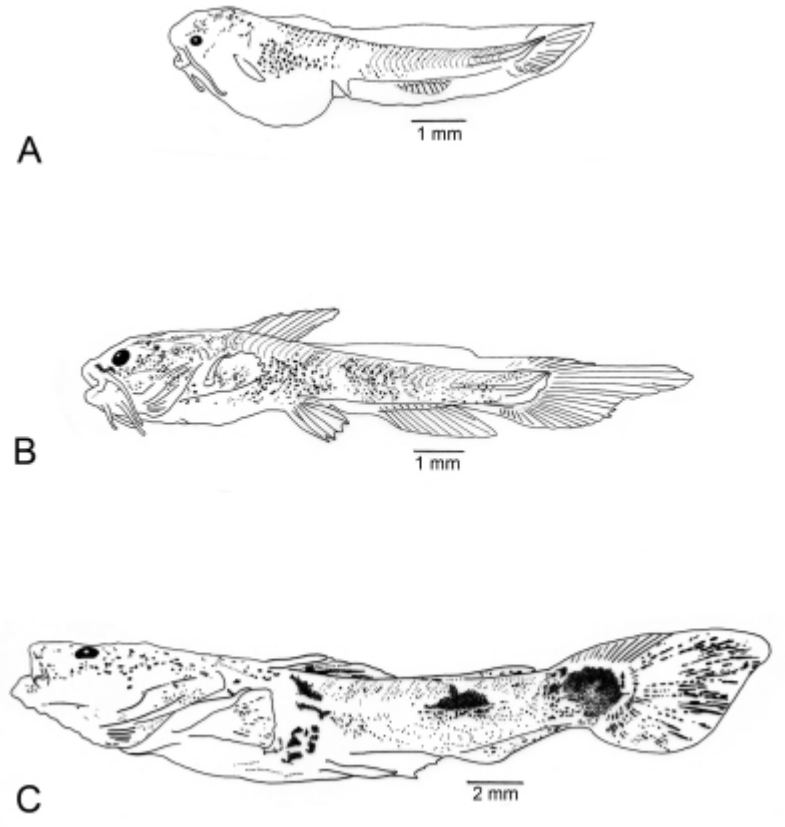


Figura 5.33 Estágios iniciais do desenvolvimento ontogenético do pacamã (*Lophiosilurus alexandri*). **A**. Início de flexão. **B**. Final de flexão. **C**. Juvenil. (Ilustrações de O. A. Shibatta.)

Estratégias reprodutivas

Os peixes desenvolveram diferentes estratégias de vida, que se ajustaram aos diferentes tipos de ambientes. Entende-se como estratégia reprodutiva o conjunto de características apresentadas por uma espécie que garantem o seu sucesso reprodutivo, possibilitando a manutenção das populações. Essas características estão associadas a condições favoráveis de desenvolvimento de ovos e larvas, como locais e épocas que apresentam maior disponibilidade de alimento e abrigo.

MacArthur e Wilson[40] correlacionaram essas estratégias ao ambiente e chamaram-na de teoria da seleção r e k. Animais que vivem em um ambiente instável são chamados de estrategistas r, que é a medida da taxa intrínseca de aumento da população, ou seja, o peixe r estrategista destina maior energia à reprodução. Em peixes com estratégia r, os pais liberam grande quantidade de ovos, pois precisam investir no rápido crescimento da população. Já os organismos que vivem em ambientes estáveis, com tamanho populacional próximo do máximo que o ambiente pode manter, são os estrategistas k, que é a medida para a capacidade de suporte do ambiente. Assim, esses peixes alocam mais energia para o investimento somático.

Um organismo ou prole que não são bem protegidos contra o ambiente físico, ou que sofram intensas flutuações em seus recursos potenciais, serão beneficiados se houver intensa produção de zigotos. Grande parte da mortalidade será não seletiva, e a competição intraespecífica tenderá a se limitar a certos estágios de vida. Inversamente, quanto mais um organismo for protegido contra as vicissitudes do ambiente, maior será o papel da competição intraespecífica dos indivíduos. Sob essas condições, é de vantagem seletiva produzir descendentes bem equipados, em vez de produzi-los em grande quantidade.[41]

É possível observar que peixes adaptados a ambientes lóticos dificilmente reproduzem em ambientes lênticos, ou vice-versa, pela falta de estímulos ambientais. No Brasil, dezenas de barragens foram e estão sendo construídas para o aproveitamento hidrelétrico. Com o represamento, as espécies reofílicas (que sobem os rios para se reproduzirem) ficam ameaçadas e necessitam percorrer longas distâncias para metabolizar a gordura acumulada e encontrar locais adequados para a desova.

Estações de piscicultura tentam reproduzir espécies de importância comercial como o tambaqui (*Colossoma macropomum*), a pirapitinga (*Colossoma mitrei*), o dourado (*Salminus brasiliensis*), a piapara (*Leporinus obtusidens*) e outras que não se reproduzem em ambientes lênticos. Nesse caso, para que os adultos liberem os gametas, é necessário aplicar hormônios gonadotróficos obtidos da hipófise.

Táticas reprodutivas

Táticas definem determinada estratégia de reprodução, e entre elas estão o período reprodutivo, o comprimento médio da primeira maturação, o comprimento médio em que toda a população se apresenta madura, a proporção de ambos os sexos ao

longo do tempo e em diferentes fases de desenvolvimento. Conhecer as táticas reprodutivas é importante para o manejo pesqueiro das populações de peixes. A época de defeso (proibição à pesca), o tamanho do indivíduo permitido para captura e a quantidade de peixes a serem capturados de modo a não comprometer a manutenção de populações viáveis ao longo do tempo são determinados por estudos das táticas. Esse conhecimento também pode ser útil em programas de reprodução de peixes em pisciculturas.

As táticas de duas espécies muito comuns na bacia do alto rio Paraná serão apresentadas a seguir. O lambari *Astyanax altiparanae* (Figura 5.3 B) é uma espécie forrageira muito importante nos ambientes aquáticos (rios, riachos e reservatórios) da bacia do alto rio Paraná. Na bacia do rio Paranapanema, há uma espécie que chega a aproximadamente 11,3 cm de comprimento padrão, mas que apresenta comprimento médio de primeira maturação gonadal aos 6,5 cm (machos) e 7,3 cm (fêmeas). A proporção entre machos e fêmeas dessa espécie é de aproximadamente 1:2, o que significa que a quantidade de fêmeas é o dobro da de machos. Já a traíra (*Hoplias malabaricus*), uma possível predadora de *Astyanax altiparanae*, pode chegar a 33,2 cm de comprimento padrão, com comprimento médio de primeira maturação aos 12,5 cm (machos) e 12 cm (fêmeas). A proporção de fêmeas também é aproximadamente o dobro da de machos.[42]

Modos reprodutivos

Peixes podem ter dois modos reprodutivos: fertilização externa e interna. A fertilização externa é característica de 90% das espécies de Actinopterygii e ainda se divide em desova total ou parcelada. A desova total caracteriza-se pela liberação de todos os ovócitos de uma vez e é muito comum nos peixes de piracema, como *Salminus maxillosus* e *Prochilodus lineatus*. Machos e fêmeas se encontram na época reprodutiva e ambos liberam seus gametas na água, onde ocorre a fertilização. Apesar da grande quantidade de ovos formados, há baixa taxa de sobrevivência, o que funciona como meio de controle populacional. Os peixes com desova parcelada liberam seus gametas em diferentes lotes durante a época reprodutiva. O lambari *Astyanax paranae*, que vive em cabeceiras de riachos, apresenta esse tipo de desova.

Além dos peixes que desovam livremente, existem os que apresentam cuidado parental, no qual duas subcategorias são observadas: ativo e passivo. No cuidado parental ativo, os pais, ou apenas um deles, cuidam dos ovos e dos filhotes até que estes estejam aptos para procurar alimentos. Mesmo nessa subcategoria, existem tipos completamente diferentes de comportamento protetor em Cichlidae, Callichthyidae, Loricariidae e outros.

Os Cichlidae geralmente põem os ovos em uma superfície de pedra, tronco, folha ou os escondem. Todos os membros desta família protegem a prole. Os *open breeders* (*Cichlasoma, Pterophyllum* e *Symphysodon*) depositam seus pequenos ovos em uma pedra ou folha grande, em quantidade moderada, e ambos os pais cuidam deles. O dimorfismo sexual é pouco evidente. Já nos *shelter breeders* o dimorfismo sexual é conspícuo, sendo o macho maior e mais colorido que a fêmea. Os casais formam-se somente durante o período de desova, e os ovos são maiores do que os dos *open breeders*, com um colorido intenso. A proteção da prole é feita principalmente pela fêmea. Quando os *shelter breeders* guardam seus ovos em buracos no substrato, são chamados de *cave brooders*, e quando guardam os ovos na boca, *mouth brooders.*[43]

Muitos Callichthyidae desovam em ninhos de bolhas de ar e vivem em águas com baixo teor de oxigênio de rios e lagos brasileiros. Baddock e Baddock (1959, *apud* Mannig[44]) sugerem que o cuidado que os pais têm de colocar os ovos em ninhos de bolhas evoluiu de modo oportuno do hábito de respirar o ar. Esses autores observam que, quando o peixe se direciona à superfície para abocanhar o ar, algumas bolhas escapam e ficam intactas na superfície. A partir disso, supõem que tal comportamento evoluiu até tornar as bolhas um abrigo bem oxigenado para o desenvolvimento dos ovos.

O macho do cascudo-chinelo, *Loricariichthys platymetopon*, protege a massa de ovos transportando-os em uma aba expandida do lábio inferior. Próximos à boca, há garantias de oxigenação intensa devido à circulação constante da água. Entretanto, quando se sente ameaçado, ele larga os ovos e nada para longe, provavelmente em uma tentativa de chamar a atenção do predador sobre si, aumentando as chances de sobrevivência das larvas.

Um notável exemplo de cuidado parental ativo é a incubação dos ovos por Syngnathidae. Em todas as espécies os ovos são sempre carregados pelo macho, seja aderidos à superfície ventral do abdome, depositados sob a cauda ou isolados em uma matriz esponjosa, protegidos por uma membrana ou por placas laterais do abdome. No cavalo-ma-rinho *Hippocampus reidi* os óvulos são alojados em uma bolsa incubadora do macho. Além disso, alguns machos recebem óvulos de mais de uma fêmea, o que torna possível o aumento na variabilidade genética dos indivíduos da população. Entretanto, é a fêmea que dispõe de amplo território, por onde busca um macho que possa fertilizar seus ovos e cuidar deles. Esse grupo representa um perfeito casamento de funções reprodutivas: a fêmea despende energia, formando os óvulos, e o macho, cuidando deles.

Peixes com cuidado parental passivo caracterizam-se pelo ovo com maior quantidade de vitelo, que possibilita um desenvolvimento corporal que favorece a independência dos cuidados parentais imediatamente após o nascimento, ou por depositarem os ovos em locais em que as condições ambientais sejam ideais e fora do alcance de inimigos. Um grupo em que ocorre esse comportamento é o dos Cyprinodontiformes Rivulidae sul-americanos. Por viverem em brejos sazonais que secam por determinado período do ano, e por terem curto período de vida, são conhecidos como peixes-anuais. Eles desovam

enterrando-se no substrato, local em que os ovos ficam até a estação chuvosa do ano seguinte. Durante o período de estiagem, as larvas se desenvolvem em etapas, mas permanecem em diapausa (estado de vida latente que independe das condições ambientais); entretanto, quando o brejo se enche de água novamente, elas eclodem. Oito coortes podem surgir de desovas ocorridas simultaneamente, devido ao retardamento diferenciado na dormência dos embriões.[45] Isso significa que peixes provenientes de uma mesma desova podem nascer em épocas diferentes. Trata-se de uma adaptação necessária a um ambiente cujo nível de água pode ser extremamente instável. *Simpsonichthys* é um dos gêneros mais especiosos, e amplamente distribuído no Brasil, a apresentar esse modo reprodutivo. A primeira espécie descrita foi *S. boitonei*, descoberta na época da construção da nova capital do Brasil. Por isso, ficou conhecida popularmente como pirá-brasília. Dessa espécie se conhece o modo reprodutivo de observações em cativeiro, principalmente por aquaristas especializados em peixes anuais.

Outro modo reprodutivo está relacionado com a fertilização interna dos óvulos. Para isso, os machos podem ter um órgão copulador em forma de papila (em Auchenipteridae) ou de gonopódio (em Poeciliidae – Figura 5.34), mas também ocorrendo pelo simples contato entre os orifícios genitais (em Characidae).

Mesmo nesses peixes com fertilização interna, quando o desenvolvimento embrionário ocorre fora do corpo da mãe, eles são classificados como ovíparos. No entanto, quando esse desenvolvimento ocorre no interior do corpo, eles podem ser vivíparos ou ovovivíparos. Em peixes vivíparos há transferência de nutrientes da mãe ao embrião para o seu desenvolvimento. Os ovovivíparos desenvolvem-se por meio do consumo do vitelo. Em peixes ósseos, não há formação de placenta, o que deveria caracterizá-los sempre como ovovivíparos, e não vivíparos. Todavia, a distinção entre ovoviviparidade e viviparidade nesses peixes é difícil do ponto de vista fisiológico, uma vez que pode existir um gradiente de contribuição materna para nutrição do feto. Embora existam peixes cujo oviduto possa disponibilizar nutrientes, o volume de vitelo pode ser maior (20 a 40%) que o do animal ao nascer; portanto, a mãe fornece proteção, mas não nutrientes ao embrião. No outro extremo, há espécies cujos ovos contêm grande quantidade de material nutritivo, mas o desenvolvimento embrionário depende exclusivamente de nutrientes de origem materna.

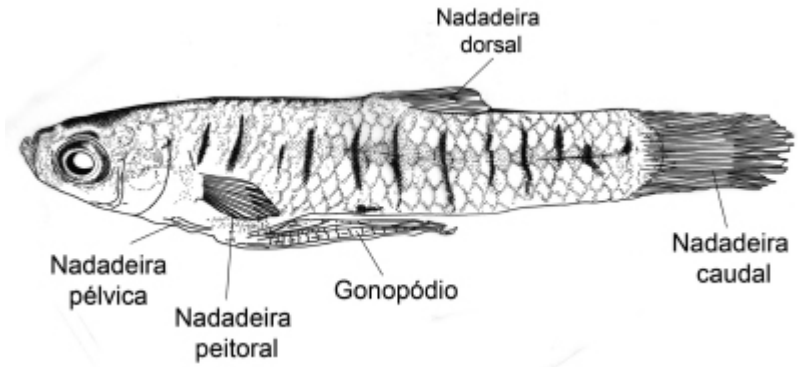


Figura 5.34 Macho de *Cnesterodon hypselurus*. (Ilustração de O. A. Shibatta.)

Parece não haver relação entre o desenvolvimento da viviparidade ou da ovoviviparidade com as condições ecológicas. Ambas podem ser características tanto de peixes marinhos como de água doce, além de peixes que vivem em profundezas frias e sem luz, cavernas escuras de água doce, hábitat de praia, águas quentes de lagoas tropicais, córregos e lagos. Também não há qualquer relação com a distribuição geográfica, ocorrendo tanto em famílias amplamente distribuídas como em pequenos grupos isolados que apresentam variações geográficas muito limitadas, como os Goodeidae termofílicos do platô mexicano. Essa ausência de correlação com hábitats específicos ou regiões geográficas sugere que a viviparidade evoluiu independentemente em mais de uma ocasião.[38]

Entre os ovovivíparos, há casos de superfetação, em que uma fêmea conta com um reservatório de espermatozoides (espermateca) que possibilita a fertilização de vários grupos de ovócitos em meses seguidos, sem necessitar de novas cópulas. A fêmea de *Poecilia reticulata*, por exemplo, pode gerar até 60 filhotes por mês, em 3 ou 4 meses seguidos. Isso faz com que essa espécie colonize áreas novas, formando uma população viável com apenas uma fêmea fertilizada. Esse é mais um fator que possibilita o sucesso dessa espécie em várias partes do planeta onde foi introduzida.

A partenogênese do tipo gimnogenético foi verificada pela primeira vez em *Poecilia formosa*, que parece ser uma forma híbrida de duas espécies dioicas simpátricas, *P. latipinna* e *P. sphenops*. Os caracteres do macho não são transmitidos à prole, que é exclusivamente feminina. O macho só promove o estímulo ao desenvolvimento do ovo, sem singamia.

A partenogênese tem importância na especiação instantânea; porém, devido ao abandono da recombinação genética, ela apenas concede vantagem de curta duração. Similarmente à superfetação, sua maior vantagem parece ser a de possibilitar a um único colonizador o estabelecimento de uma população nova em uma área previamente desocupada pela espécie.[41]

Quando um indivíduo tem tecidos ovarianos e testiculares reconhecíveis e funcionais, é denominado hermafrodita, como é o caso dos Serranidae, Centrarchidae e Synbranchidae. Quando os animais de uma população iniciam sua vida sexual como machos, a espécie é classificada como protândrica (*p. ex*., o Sciaenidae *Sparus auratus*). Em contrapartida, se forem com fêmeas, a espécie será classificada como protogínica, como em outro Sciaenidae, *Centropristis striatus*. Provavelmente, é vantajoso que a espécie seja protândrica se fêmeas maiores forem importantes para a produção de grande quantidade de descendentes. Porém, se for necessário que o macho seja grande e capaz de defender um grupo de fêmeas, será mais apropriado que a espécie seja protogínica.

Sugestão de aulas práticas

A melhor maneira de adquirir peixes para estudos é realizar uma visita ao campo para uma pesca experimental, munido de anzóis de diferentes tamanhos, vara de pesca, linhas e diferentes tipos de iscas (minhoca, massa, milhoverde, peixe, coração de boi). No Brasil, exceto na estação reprodutiva, a pesca de espécies não ameaçadas de extinção é permitida nas margens sem que haja necessidade de licença para isso. Observe o tamanho do peixe, o tipo de alimento que o atraiu e as características do local onde a espécie foi coletada.

Os peixes capturados devem ser anestesiados antes do sacrifício. Um anestésico indicado é o MS-222 (tricaína metano sulfonado) ou a benzocaína, por serem eticamente aceitáveis para promover a eutanásia em peixes (AVMA, 2007). No caso do uso da benzocaína, será necessário diluir 5 ml em 100 ml de etanol 96º GL, dissolvendo 1 ml dessa solução para cada litro de água do recipiente em que se encontra o peixe. Em cerca de 2 a 5 min o peixe estará anestesiado e poderá ser transferido para o gelo, que será o meio de preservá-lo até o momento dos estudos.

Também é possível dissecar peixes fixados por imersão em solução de formol a 4% (1 parte de formol a 40% para 9 de água). Peixes com comprimento superior a 15 cm ainda devem receber injeções dessa solução na cavidade visceral, na musculatura e na caixa craniana. Após 72 h, deve-se lavá-los em água corrente para retirar o excesso de formol, mantendoos em frasco de vidro com solução de álcool a 70% (7 partes de etanol 96º GL para 3 partes de água). Esse procedimento também deve ser adotado se houver interesse em uma coleção de referência. Nesse caso, também é muito importante preparar um rótulo com papel resistente ao álcool, como sulfite grosso e papel vegetal. Esse papel ficará dentro do frasco, contendo as seguintes informações: identificação detalhada do local de coleta (nome, município, estado, coordenadas geográficas), data da coleta e nome de quem coletou o material.

Para os estudos, sugerem-se os procedimentos a seguir.

Anatomia externa

1. Por uma questão de padronização, o exame de peixes é sempre feito no lado esquerdo.
2. Observe a forma do corpo, identificando suas partes (cabeça, tronco, cauda). Meça o comprimento da cabeça, a altura do corpo e a altura do pedúnculo caudal, e calcule a proporção dessas medidas em relação ao comprimento padrão. Compare essas proporções entre diferentes espécies e selecione aquelas que possibilitam distingui-las.
3. Analise a cabeça, observando a posição da boca (superior, terminal, subterminal ou inferior), a sua largura em relação ao comprimento da cabeça, a existência de lábios, a protração e os dentes.
4. Examine as narinas, inclusive o seu interior, para observar a roseta olfatória. Note se existem membranas externas que auxiliam no direcionamento da água.
5. Examine os olhos quanto ao seu tamanho relativo ao comprimento da cabeça e à coloração da íris.
6. Observe a abertura branquial (número e tamanho da abertura).
7. Examine os poros da linha lateral cefálica e do tronco.
8. Retire uma escama, coloque-a em uma lâmina com uma gota de água e cubra com uma lamínula. Identifique o seu tipo (cicloide ou ctenoide). Observe os anéis de crescimento (*circuli*) e determine a idade do peixe pelos *annuli*. Observe forma, cor e distribuição dos cromatóforos.
9. Identifique as nadadeiras pares (peitoral e ventral) e as ímpares (dorsal, anal e caudal). Diferencie os raios simples dos ramificados. Observe se alguns raios simples são modificados em espinhos.
10. Diferencie as aberturas anal (anterior) e urogenital (posterior).

Anatomia interna

1. Com a tesoura de ponta fina, faça uma incisão na região ventral do peixe, iniciando pela abertura anal. Com a tesoura de

ponta romba, siga o corte até a região do istmo (próxima às aberturas branquiais).

2. Corte a lateral esquerda do peixe seguindo um arco delimitado pela região dorsal da cavidade visceral. Retire essa parte.

3. Conforme a condição do peixe pode haver uma capa de gordura branca envolvendo as vísceras. Retire essa gordura para evidenciar os órgãos.

4. Observe o fígado de coloração castanho-avermelhada cobrindo o estômago. Anexado ao fígado encontra-se a vesícula biliar, de coloração esverdeada. O trato digestório é constituído por esôfago, estômago (com as regiões fúndica e pilórica), cecos intestinais, intestino e ânus. Corte o intestino e verifique que não há válvula espiral. O pâncreas está difuso na cavidade visceral, não sendo possível reconhecê-lo prontamente.

5. Na extremidade posterior do estômago encontra-se o baço, que apresenta coloração mais escura que a do fígado.

6. Na época reprodutiva as gônadas se tornam bem evidentes. O testículo é filamentoso e de coloração esbranquiçada. Os ovários com óvulos são grandes e alongados, com a coloração típica de cada espécie. Podem ser amarelados, esverdeados e até negros. Também é possível verificar a membrana e os vasos sanguíneos do ovário.

7. O rim apresenta coloração vermelho-vivo, é alongado e localiza-se dorsalmente na cavidade abdominal, abaixo da coluna vertebral.

8. Sob o rim encontra-se uma vesícula cheia de ar denominada bexiga natatória. Ela pode ser alongada ou globosa, dependendo da espécie.

9. Com a tesoura de ponta romba, corte os ossos operculares e retire o opérculo. Dessa maneira, expõem-se os arcos, os filamentos (lamelas primárias) e os rastros branquiais. Destaque alguns filamentos, coloque-os em uma lâmina com uma gota de água e cubra com a lamínula para observar as lamelas secundárias. Observe que o arco é formado por dois ossos alongados, o epibranquial (dorsal) e o ceratobranquial (ventral). Cortando-se transversalmente o arco branquial, é possível observar as artérias aferente (que traz sangue da aorta ventral para as lamelas branquiais) e eferente (que leva sangue das lamelas para a aorta dorsal).

10. Retire o olho esquerdo do peixe e examine sua consistência, a cor da esclera, a posição do nervo óptico e dos músculos estriados. Observe a córnea, a íris e a pupila. Corte o olho e verifique a coloração e a viscosidade do humor vítreo. Observe forma, transparência e consistência do cristalino, além da coloração da retina.

11. Corte a região dorsal da cabeça com a tesoura de ponta romba e retire cuidadosamente o encéfalo e o ouvido interno. Identifique as cinco porções do encéfalo (telencéfalo, diencéfalo, mesencéfalo, metencéfalo e mielencéfalo). Examine o tamanho relativo e os nervos que compõem cada região. Observe os três canais semicirculares do ouvido interno.

Osteologia

O método tradicionalmente utilizado para preparação de pequenos peixes para osteologia é conhecido como diafanização, em que os ossos são corados em vermelho com alizarina, e a cartilagem, com azul alciano. Os músculos são digeridos por enzima proteolítica, como a pancreatina, ou com uma base forte (KOH). Após imersão em glicerina, esses tecidos tornam-se transparentes, facilitando a visualização do esqueleto. Exemplares grandes podem ser descarnados, desidratados e postos para serem limpos em colônia de besouro dermestídeo. Entretanto, para os propósitos dessa atividade, será possível separar os elementos esqueléticos dos músculos em exemplares não fixados em formol, submetendo o exemplar a um breve cozimento em água fervente (cerca de 5 min) ou em forno de microondas. Após o esfriamento do exemplar, deve-se seguir os procedimentos a seguir.

1. Localize e desenhe cada elemento ósseo. Inicie examinando o esqueleto craniano. Os elementos laterais da cabeça, que margeiam a órbita em sentido anti-horário, são o pré-frontal, o lacrimal, os infraorbitais e os supraorbitais. Removendoos, é possível observar o suspensório e a caixa craniana. O suspensório é composto pelo hiomandibular, quadrado, metapterigoide, ectopterigoide e autopalatino. O hiomandibular se articula com o pré-opérculo, e este ao opérculo. Na série opercular ainda podem ser observados o interopérculo e o subopérculo. Abaixo do subopérculo estão os raios branquiostegais. O quadrado se articula com o articular, que faz parte da mandíbula inferior. Essa mandíbula ainda é formada pelos ossos ângulo-articular e dentário. A mandíbula superior é constituída pelo pré-maxilar e pelo maxilar.

Em vista dorsal, localize o osso mesetmoide anteriormente, seguido pelos ossos etmoide lateral, nasal, frontais, parietais, supraoccipital e o processo supraoccipital. Na região posterior e lateral do crânio encontram-se o orbitosfenoide, o esfenótico, o pterosfenoide, o pterótico, o proótico, o opistótico, o exoccipital e o epiótico. Na região ventral do crânio são localizados o vômer, o pré-vômer, o parasfenoide e o basioccipital. O condrocrânio consiste dos ossos mesetmoide, orbitosfenoide, supraoccipital, basioccipital, proótico e opistótico. O dermatocrânio é composto pelo pré-maxilar, maxilar, lacrimal, pré-frontal, nasal, frontal, parietal, vômer, autopalatino, ectopterigoide, pterigoide, paraesfenoide, dentário e angular. O esplancnocrânio é formado pelos arcos hioide, hiomandibular, quadrado e articular.

2. Além da cabeça, o esqueleto axial ainda é composto pelas vértebras abdominais e caudais. As vértebras abdominais

sustentam as costelas e apresentam arcos neurais, mas não os arcos hemais. As vértebras caudais têm tanto os arcos neurais quanto os hemais. As últimas vértebras caudais são especialmente modificadas para sustentar os raios caudais e compreendem o uróstilo, os uroneurais (2), os epurais (3) e os hipurais (6).

3. A cintura peitoral apresenta os ossos postemporal, supracleitro, cleitro, coracoide, escápula, mesocoracoide, radiais e poscleitro. A cintura pélvica é constituída pelo basipterígio. Os raios da nadadeira dorsal são sustentados pelos pterigióforos, que podem ser divididos em três regiões: distal, próxima aos raios, medial e proximal.

Sugestão de leitura

Albert, J. S.; Crampton, W. G. R. Electroreception and electrogenesis. The physiology of fishes. 3ª ed. Boca Raton: CRC Press, 2005.

Alves-Gomes, J. A. The evolution of electroreception and bioelectrogenesis in teleost fish: a phylogenetic perspective. Journal of fish biology. 2001; 58:1489-511.

Berra, T. Freshwater fish distribution. San Diego: Academic Press, 2001.

Cailliet, G.; Love, M.; Ebeling, A. Fishes: a field and laboratory manual on their structure, identification and natural history. Long Grove: Waveland Press Inc., 1996.

Gerking, S. D. Feeding ecology of fish. San Diego: Academic Press, 1994.

Maisey, J. G. Discovering fossil fishes. New York: Henry Holt and Company, 1996.

Malabarba, L. R. *et al*. Phylogeny and classification of Neotropical fishes. Porto Alegre: Edipucrs, 1998.

Nikolwisk, G. V. The ecology of fishes. Londres: Academic Press, 1977.

Paxton, J. R.; Eschmeyer, W. N. Encyclopedia of fishes. San Diego: Academic Press, 1994.

Stiassny, M. L. J.; Parenti, L. R.; Johson, D. G. Interrelationships of fishes. San Diego: Academic Press, 1996.

Wootton, R. J. Ecology of teleost fishes. London: Chapman & Hall, 1990.

Referências bibliográficas

1. Andrews, C. The ornamental fish trade and fish conservation. Journal of Fish Biology. 1990; 37(Supl.):53-9.
2. Whittington, R. J.; Chong, R. Global trade in ornamental fish from an Australian perspective: the case for revised important risk analysis and management strategy. Preventing Veterinary Medicine. 2007; 81:92-116.
3. Nelson, J. S. Fishes of the world. 4ª ed. New Jersey: John Wiley & Sons Inc., 2006.
4. Wullimann, M. F.; Vernier, P. Evolution of the nervous system in fishes. Evolutionary neuroscience. Amsterdam: Elsevier, 2009. pp. 147-68.
5. Heinicke, M. P. *et al*. Cartilaginous fishes (Chondrichthyes). The time-tree of life. Oxford: Oxford University Press, 2009. pp. 320-27.
6. Long, J. A. The rise of fishes. Baltimore: The Johns Hopkins University Press, 1995.
7. Lagler, K. F.; Bardach, J. E.; Miller, R. R. Ichthyology. The study of fishes. New York: John Willey, 1962.
8. Greenwood, P. H. *et al*. Phyletic studies of teleostean fishes, with a provisional classification of living forms. Bull. Amer Mus Natur Hist. 1966; 131:339-456.
9. Lauder, G. V.; Liem, K. F. The evolution in the feeding mechanisms of actinopterygian fishes. Amer Zool. 1983; 22:275-85.
10. Wiley, E. O.; Johnston, G. D. A teleost classification based on monophyletic groups. Origin and phylogenetic interrelationship of Teleosts. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 2010. pp. 123-82.
11. Menezes, N. A. *et al*. Catálogo das espécies de peixes marinhos do Brasil. São Paulo: Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, 2003.
12. Buckup, P. A. *et al*. Catálogo das espécies de peixes de água doce do Brasil. Rio de Janeiro: Museu Nacional, 2007.
13. Carroll, R. L. Vertebrate paleontology and evolution. New York: W.H. Freeman and Company, 1988.
14. Kauffman, L. S.; Liem, K. F. Fishes of suborder Labroidei (Pisces: Perciformes): phylogeny, ecology & evolutionary significance. Breviora. 1982; 472:1-19.
15. Graham, J. B. Air-breathing fishes: adaptation, diversity and adaptation. San Diego: Academic Press, 1997.
16. Gatz Jr., A. J. Ecological morphology of freshwater stream fishes. Tulane studies in Zoology and Botany. 1979; 21:91-124.
17. Haddad Jr., V. Animais aquáticos de importância médica no Brasil. Revista da Sociedade Brasileira de Medicina Tropical. 2003; 36:591-7.
18. Alves, R. M. S. *et al*. Histology, histochemistry and stereology of the adipose fin of *Prochilodus lineatus*. Microscopy research and

technique. 2012; 75:615-9.
19. Briggs, J. C. The biogeography of otophysian fishes (Ostariophysi: Otophysi): a new appraisal. Journal of Biogeography. 2005; 32:287-94.
20. Lauder, G. V. Intraspecific functional repertoires in the feeding mechanism of the characoid fishes *Lebiasina, Hoplias* and *Chalceus*. Copeia. 1981; (1):154-68.
21. Moyle, P. B.; Cech, Jr., J. J. Fishes: an introduction to ichthyology. Upper Saddle River: Prentice Hall, 2004.
22. Karr, J. R. Assessment of biotic integrity using fish communities. Fisheries. 1981; 6:21-7.
23. Goulding, M. The fishes and the forest: explorations in Amazonian natural history. Berkeley and Los Angeles: University of California Press, 1980.
24. Zavala-Camin, L. A. Introdução aos estudos sobre alimentação natural em peixes. Maringá: Eduem, 1996.
25. Harder, W. Anatomy of fishes. Stuttgart: E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, 1975.
26. Bennemann, S. T.; Shibatta, O. A.; Garavello, J. C. Peixes do rio Tibagi: uma abordagem ecológica. Londrina: Eduel, 2000.
27. Farmer, C. Did lungs and the intracardiac *shunt* evolve to oxygenate the heart in vertebrates? Paleobiology. 1997; 23:358-72.
28. Riggs, A. Studies of the hemoglobins of Amazonian fishes: an overview. Comp. Bioch. Physiol. 1979; 62A:257-72.
29. Helfman, G. S. *et al*. The diversity of fishes: biology, evolution, and ecology. Oxford: John Wiley & Sons Ltd., 2009.
30. Martinez, C. B. R.; Cólus, I. M. S. Biomarcadores em peixes neotropicais para o monitoramento da poluição aquática na bacia do rio Tibagi. A bacia do rio Tibagi. Londrina: M. E. Medri, 2002. pp. 551-77.
31. Silva-Souza, A. T.; Ranzani-Paiva, M. J. T.; Machado, P. M. Hematologia: o quadro sanguíneo de peixes do rio Tibagi. A bacia do rio Tibagi. Londrina: M. E. Medri, 2002. pp. 449-71.
32. Gomes, A. L. Rodolpho von Ihering. A permanência de Rodolpho von Ihering. Rio de Janeiro: Fundação Brasileira para a Conservação da Natureza, 1984. pp. 35-44.
33. Bone, Q.; Marshall, N. B.; Blaxter, J. H. S. Biology of fishes. London: Blackie Academic & Professional, 1995.
34. Duboc, L. F. Análise comparativa e aspectos ecológicos da reação de alarme em duas espécies de *Mimagoniates* (Ostariphysi, Characidae, Glandulocaudinae). Revista brasileira de Zoologia. 2007; 24:1163-85.
35. Millot, S.; Vandewalle, P.; Parmentier, E. Sound production in red-belied piranhas (*Pygocentrus nattereri*, Kner): an acoustical, behavioural and morphofunctional sudy. The journal of Experimental Biology. 2011; 214:3613-8.
36. Szabo, T. The origin of electric organs of *Electrophorus electricus*. The Anatomical Record. 1966; 155:103-10.
37. Lissmann, H. W. Electric location by fishes. Animal behavior: readings from Scientific American, 1975. pp. 180-9.
38. Vazzoler, A. E. A. M. Comportamento reprodutivo em peixes de água doce. Anais do I Encontro Paulista de Etologia, 1983. pp. 195-207.
39. Nakatani, K. *et al*. Ovos e larvas de peixes de água doce: desenvolvimento e manual de identificação. Maringá: Eduem, 2001.
40. MacArthur, R.; Wilson, E. O. The theory of island biogeography. Princeton: Princeton University Press, 1967.
41. Mayr, E. Populações, espécie e evolução. São Paulo: Editora da Universidade de São Paulo, 1977.
42. Orsi, M. L., Shibatta, O. A., Silva-Souza, Â. T. Caracterização biológica de populações de peixes do rio Tibagi, localidade de Sertanópolis. A bacia do rio Tibagi. Londrina: M. E. Medri, 2002. pp. 425-32.
43. Sterba, G. Aquarium handbook. Londres: The Pet Library Ltd., 1973.
44. Manning, A. Introdução ao comportamento animal. Rio de Janeiro: Livros Técnicos e Científicos Editora S.A., 1979.
45. Wourms, J. P. The developmental Biology of annual fishes. III. Pre-embryonic and embryonic diapause variable duration in the eggs of annual fishes. J Exp Zool. 1972; 182:389-414.

Capítulo 6

Diversidade de Anfíbios e Adaptações para a Conquista do Meio Terrestre

Daniel Loebmann, Cynthia P. A. Prado, Anne Taffin d'Heursel Baldisseri, Kênia Cardoso Bícego, Luciane Helena Gargaglioni Batalhão e Célio F. B. Haddad

- Introdução,
- Origem e morfologia,
- Ecologia reprodutiva dos anfíbios,
- Fisiologia dos anfíbios,
- Taxonomia de anfíbios,
- Considerações finais,
- Sugestão de aulas práticas,
- Agradecimentos,
- Sugestão de leitura,
- Referências bibliográficas,

Introdução

Não é difícil se lembrar de alguém que, durante a infância, teve a curiosidade de capturar girinos em brejos para colocá-los em aquário e observar sua transformação em diminutas rãs. Talvez seja por essa razão – e que não deixa de ser verdade para muitas espécies – que os anfíbios sejam vistos como animais dependentes do meio aquático em pelo menos uma parte de seu ciclo de vida. O próprio termo Amphibia, que significa vida dupla, é bem apropriado para esse grupo, pois não deixa dúvidas de que esses animais têm "duas vidas" distintas ao longo de sua ontogenia (= desenvolvimento).

O ciclo de vida na maioria dos anfíbios pode ser encarado como uma herança filogenética desse grupo. Isso porque todos os anfíbios modernos descendem de linhagens de tetrápodes (= vertebrados terrestres com quatro membros e dígitos) não amniotas que tiveram origem a partir de um ancestral aquático comum, as quais, juntamente com outras linhagens de tetrápodes basais, tornaram-se os primeiros grupos de vertebrados a conquistar o meio terrestre.

Todavia, como veremos ao longo deste capítulo, parte dos anfíbios atuais não tem uma fase larval em seu ciclo de vida, necessitando apenas da umidade do solo para completar seu desenvolvimento. Esses anfíbios, conhecidos como espécies de desenvolvimento direto, não são raros como se poderia imaginar em um primeiro momento, sendo que das 6.800 espécies atualmente conhecidas, aproximadamente 1.000 não apresentam estágio larval no seu ciclo de vida.

Estudar anfíbios em seu ambiente natural é uma tarefa que requer paciência e dedicação, mas pode render boas surpresas, dada a diversidade de comportamentos existente nesse grupo. Nesse contexto, não há dúvidas de que os comportamentos ligados à reprodução e à defesa ganham destaque nesse cenário tão fascinante e ainda tão pouco conhecido. Para os biólogos que trabalham em laboratório, uma situação similar é observada. Todos os anos, são apresentadas centenas de novidades à comunidade científica nas áreas de fisiologia, biologia molecular, farmacologia, toxicologia, dentre outras. Os principais aspectos biológicos referentes a esse grupo, com ênfase na fauna Neotropical, serão apresentados a seguir.

Origem e morfologia

Conhecer a anatomia básica dos principais grupos de organismos é fundamental para entender sua biologia e os processos evolutivos responsáveis pela diversificação dos seres vivos. Isso não é diferente para os anfíbios e, neste capítulo, iremos explorar aspectos relacionados com osteologia, tegumento, bioacústica, além dos principais grupos fósseis que deram origem aos tetrápodes.

Escamas estão entre as características morfológicas mais importantes para identificar e diagnosticar peixes e répteis, grupos filogeneticamente mais próximos dos anfíbios. Formas, tipos, posições e quantidade de escamas são características morfomerísticas relativamente fáceis de serem obtidas, sendo amplamente utilizadas na taxonomia desses grupos. Entretanto, a ampla maioria dos anfíbios atuais é desprovida de escamas e, mesmo naqueles que as mantêm, como é o caso de alguns Gymnophiona (cobras-cegas), essas escamas são rudimentares e não são bons caracteres diagnósticos.

Por outro lado, como veremos ao longo deste capítulo, os anfíbios apresentam diversas características que os distinguem dos demais vertebrados. Essas características podem ser morfológicas (p. ex., glândulas na pele e corpos gordurosos associados às gônadas), comportamentais (p. ex., seus modos reprodutivos), fisiológicas (p. ex., trocas gasosas e de água pelo seu tegumento permeável), bioquímicas (p. ex., centenas de compostos tóxicos), entre outras. Todos os aspectos que tornam possível classificarmos os anfíbios como um grupo distinto dos demais vertebrados são resultado de uma soma de processos evolutivos que vêm ocorrendo desde o Período Devoniano, nos últimos 400 milhões de anos.

■ Saída da água e evolução

Existe um consenso de que a origem dos tetrápodes tenha ocorrido no Período Devoniano, uma vez que fósseis de formas terrestres de vertebrados não são conhecidos do período anterior, o Siruliano. Concentrações de oxigênio na atmosfera superiores às encontradas na água, mares rasos interiores e áreas brejosas, bem como a ausência de predadores terrestres e o clima favorável do Devoniano tornaram o ambiente terrestre, pela primeira vez na história da evolução da Terra, um lugar interessante para a evolução dos vertebrados terrestres.

Não é correto afirmar que os anfíbios foram os primeiros tetrápodes a ocupar o ambiente terrestre. Isso porque os primeiros tetrápodes compreendiam várias linhagens que, durante os primeiros 200 milhões de anos de evolução dos Tetrapoda, eram morfologicamente muito diferentes de qualquer uma das formas atualmente viventes.

Os tetrápodes evoluíram a partir dos sarcopterígeos, peixes de nadadeiras lobadas, divididos em três grandes grupos:

- Actinistia ou Coelacanthimorpha: grupo que atualmente está representado pelos Celacantos (*Latimeria* spp.)
- Dipnoi: grupo atualmente representado pelos peixes-pulmonados
- Rhipidistia: grupo parafilético, representado por diversas linhagens, todas extintas.

O parentesco entre Sarcopterygii e tetrápodes é sustentado por diversos caracteres compartilhados entre esses dois grupos, principalmente aqueles relacionados com a estrutura do crânio e das vértebras, e semelhanças entre a estrutura das nadadeiras e dos membros dos tetrápodes, bem como a provável existência de pulmões. Apesar de não haver evidência fóssil direta dos pulmões em linhagens extintas de sarcopterígeos, acredita-se que existiam porque os pulmões ou remanescentes deles são verificados em todos os grupos relacionados atuais (Dipnoi, Actinistia e Amphibia). Aliás, os pulmões provavelmente surgiram muito cedo na evolução dos vertebrados, pois tanto os peixes de nadadeiras raiadas (Actinopterygii) quanto os de nadadeiras lobadas (Sarcopterygii) apresentam pulmões ou estruturas derivadas (p. ex., bexiga natatória).

A linhagem sarcopterigiana que deu origem aos primeiros tetrápodes, por muitas vezes, foi assunto controverso e rendeu muitas discussões no meio científico, não havendo um consenso sobre o grupo-irmão dos tetrápodes, se Dipnoi ou Rhipidistia. Atualmente, acredita-se que os tetrápodes tenham se originado a partir de peixes ripidísteos incluídos em Tetrapodomorpha, a qual inclui as linhagens Osteolepidida e Elpistostegalia (= Panderichthyida) (Figura 6.1). Os Panderichthyida são considerados os peixes mais próximos dos vertebrados terrestres. As características que sugerem o parentesco entre Rhipidistia e tetrápodes incluem elementos ósseos nas nadadeiras pares, isto é, nadadeiras peitorais e pélvicas, homólogos aos ossos dos membros dos primeiros tetrápodes, focinho alongado e dentes grandes dotados de pregas labirínticas na dentina em ambos os grupos.

Em contrapartida, um grande problema que permaneceu até recentemente era a inexistência de formas fósseis intermediárias conhecidas entre os peixes Rhipidistia e os primeiros tetrápodes. Esse problema foi solucionado há pouco tempo. Seguindo as pistas conhecidas sobre a origem dos tetrápodes, o paleontólogo Neil H. Shubin e sua equipe realizaram diversas expedições pelas terras geladas do ártico canadense. Após inúmeras tentativas sem sucesso, veio a grande surpresa: a descoberta de um fóssil com características intermediárias entre os peixes sarcopterígios e os tetrápodes. O elo perdido entre os peixes e os tetrápodes foi, finalmente, encontrado em 2005 e descrito em 2006. O espécime, batizado como *Tiktaalik roseae*, estava fossilizado em um depósito sedimentar datado do Devoniano superior.

O *Tiktaalik*, sob diversos aspectos, era muito semelhante a *Panderichthys*, outro peixe elpistostegídeo (Figura 6.1). Ambos continham arcos branquiais bem desenvolvidos, nadadeiras peitorais, nadadeiras pélvicas lobadas e rudimentares, ausência de nadadeiras dorsais, além de apresentarem escamas sobrepostas e rômbicas. Por outro lado, *Tiktaalik* apresentava alguns caracteres derivados, tais como um corpo achatado, crânio largo, olhos dorsais, possibilitando enxergar fora da água, além do pescoço e juntas dos pulsos móveis e funcionais. Tanto a cintura peitoral (ou escapular) como as nadadeiras peitorais eram mais robustas, sugerindo que *Tiktaalik* era capaz de suportar o próprio peso. Esse conjunto de características sugere que o *Tiktaalik* habitava águas rasas e, talvez, pudessem fazer pequenas incursões em terra firme.

Como teria, então, ocorrido a evolução de um vertebrado terrestre a partir de um peixe? Pela análise da morfologia dos fósseis, o seguinte cenário foi proposto para explicar a origem dos terápodes: acredita-se que os peixes osteolepidídeos viviam em ambientes aquáticos rasos à espreita de presas. O focinho alongado está associado a movimentos laterais da cabeça para a captura de presas, como ocorre atualmente em crocodilianos, o que deveria ser vantajoso para peixes que dependiam da espera de presas. Contudo, nos peixes, a ligação da cintura peitoral à extremidade posterior do crânio enrijece o tronco anterior e reduz a mobilidade lateral da cabeça; portanto, os peixes não apresentam um pescoço funcional e, para capturarem uma presa com uma mordida lateral, necessitam girar todo o corpo. O pescoço é formado quando a cintura peitoral perde sua ligação com a extremidade posterior do crânio, exatamente como ocorreu posteriormente com o peixe elpistostegídeo *Tiktaalik*. O fortalecimento das nadadeiras pode ter ocorrido em resposta a este tipo de movimento e para sustentar o peso do peixe em águas muito rasas.

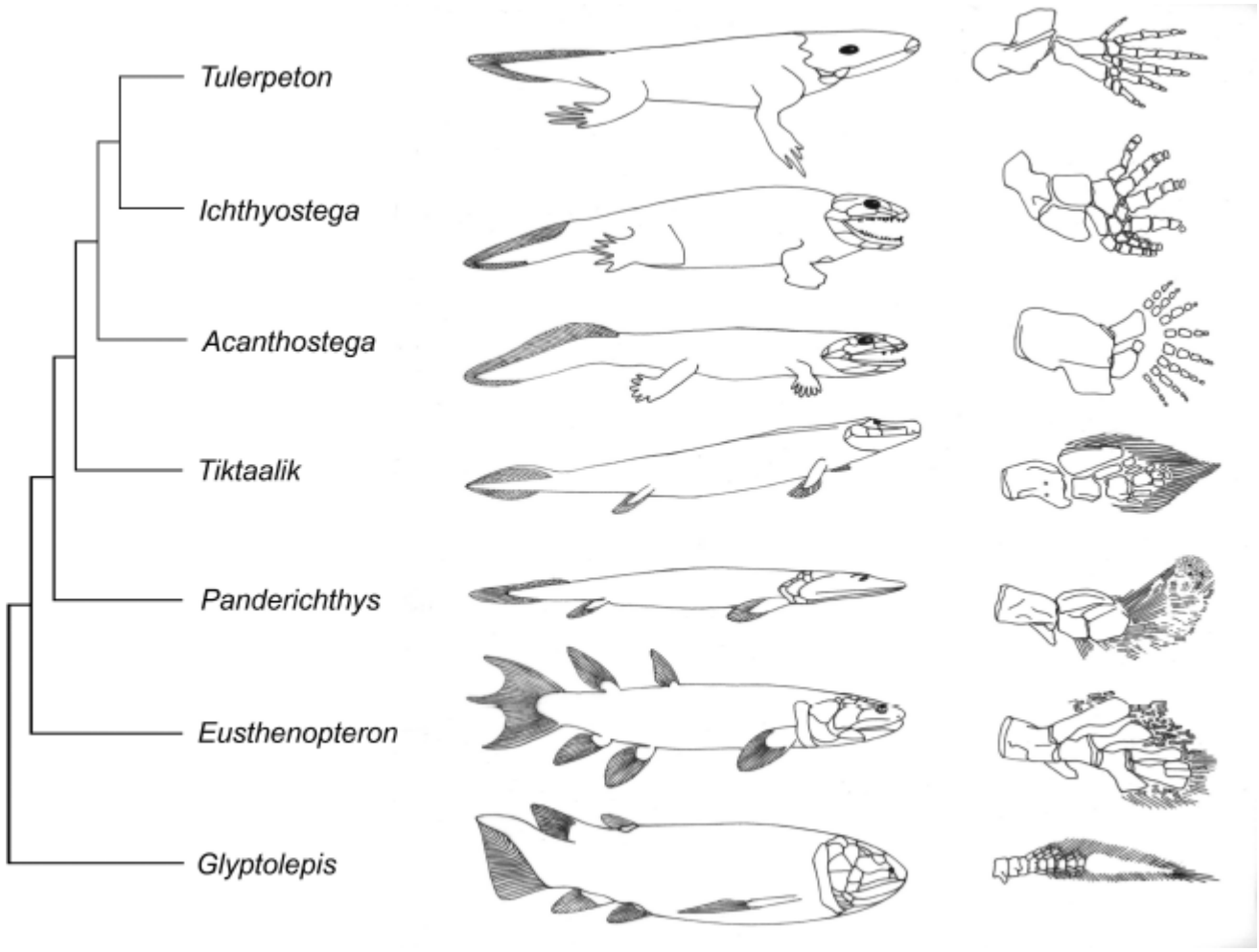


Figura 6.1 Fósseis-chave que representam a evolução dos peixes sarcopterígios e tetrápodes labirintodontes conhecidos do Devoniano. *Eusthenopteron* (Rhipidistia, Osteolepidida); *Panderichthys* e *Tiktaalik* (Rhipidistia, Elpistostegalia ou Panderichthyida) até os primeiros tetrápodes (*Acanthostega, Ichthyostega* e *Tulerpeton*). As principais características do formato do corpo e as mudanças osteológicas que ocorreram entre as nadadeiras pares dos peixes sarcopterígeos e os membros locomotores dos tetrápodes são apresentadas. (Adaptada de Vitt e Caldwell.[1])

Qual era, então, a vantagem em ocupar o meio terrestre? A invasão do meio terrestre pelos tetrápodes foi supostamente motivada por três principais razões. A primeira é que, no meio terrestre, ao contrário do meio aquático, não havia predadores para os tetrápodes. A segunda razão era a farta disponibilidade de alimentos e a ausência de competidores no uso de recursos. A terceira era a farta disponibilidade e a relativa constância de oxigênio na atmosfera. Na água, as concentrações de O_2 variam de próximo de zero até aproximadamente 50 mm/ℓ, enquanto no ar as concentrações de O_2 permanecem próximas de 209 mm/ℓ. Além disso, nas áreas alagadas e quentes habitadas pelos sarcopterídeos do Devoniano, os níveis de oxigênio eram provavelmente baixos a maior parte do tempo e os ambientes aquáticos rasos formados na época chuvosa poderiam secar no período de estiagem. Supostamente, esses peixes poderiam respirar o oxigênio atmosférico através dos pulmões, nadando até a superfície e engolindo o ar ou, em águas rasas, apoiando-se nas nadadeiras peitorais e elevando a cabeça até a superfície. As nadadeiras robustas também poderiam ser utilizadas pelos peixes para arrastarem-se de uma lagoa que estava secando para outra com água disponível. Ao contrário, os peixes ficariam confinados e condenados à morte.

É importante ressaltar que a transição peixe-anfíbio foi lenta e cumulativa. Foram necessários aproximadamente 60 milhões de anos para que ocorressem as modificações entre os primeiros peixes sarcopterígios até o surgimento dos primeiros tetrápodes no Devoniano. Estudos recentes fundamentados em pegadas fósseis sugerem que o primeiro tetrápode andou em terra firme há aproximadamente 395 milhões de anos. Até o momento atual, todavia, os registros fósseis contendo ossos mineralizados de tetrápodes conhecidos são de aproximadamente 35 milhões de anos depois.

Dentre os tetrápodes basais conhecidos do final do Devoniano, destacam-se *Acanthostega* e *Ichthyosthega*. Embora *Acanthostega* seja considerado um tetrápode, ainda apresentava detalhes anatômicos muito similares aos peixes sarcopterígeos e adaptados à vida aquática. Ele apresentava, por exemplo, uma linha lateral que o possibilitava perceber as ondas de pressão como qualquer peixe. Apresentava também arcos branquiais em formato de lua crescente, semelhante aos dos peixes, formando um sulco no qual se encaixavam os vasos sanguíneos.

A existência de quatro membros parecia não ser suficiente para o *Acanthostega* andar em terra firme. Os membros anteriores e a cintura peitoral ainda eram muito fracos para suportar os efeitos muito mais intensos da gravidade no meio terrestre. Da mesma maneira, suas pernas e seus quadris eram mal sustentados e ainda não eram fundidos à coluna vertebral. Seus joelhos e tornozelos eram achatados, e somente podiam sustentar os membros traseiros em movimentos laterais de remo. As costelas eram rudimentares e seriam incapazes de sustentar as vísceras. Apresentava uma cauda longa que, tanto em cima como embaixo, tinha uma alta complexidade de ossos e músculos recobertos por uma fina pele desprovida de escamas. Essa cauda parecia ser muito útil para movimentos dentro da água, mas em terra o delicado tecido da parte inferior acabaria se desgastando e formando feridas. Por essas razões, é muito provável que o *Acanthosthega* fosse um animal de vida inteiramente aquática.

O *Ichthyosthega* era um tetrápode labirintodonte, caracterizado por apresentar membros curtos, cotovelos, joelhos e dígitos bem definidos. Apresentava um tronco mais robusto que o *Acanthostega*, com uma coluna vertebral composta de 26 vértebras pré-sacrais, além de costelas. A porção inferior da cauda do *Ichthyostega* tinha uma forma simplificada, de tetrápode, mas a porção superior ainda preservava toda a complexidade de um peixe. Provavelmente, o *Ichthyostega* tinha a capacidade de flexionar-se dorsoventralmente. Devido a essas características, acredita-se que o *Ichthyostega* fosse um animal que vivia em riachos de água doce, com habilidade de caminhar por pequenas distâncias em terra firme.

Diferentemente das formas atuais, o *Acanthosthega* e o *Ichthyostega* apresentavam polidactilia, isto é, apresentavam mais do que cinco dígitos nos pés. Enquanto o *Acanthosthega* tinha oito dígitos, o *Ichthyostega*, sete (Figura 6.1). Ao longo desses quase 400 milhões de anos de evolução dos tetrápodes, o número de dígitos foi gradativamente diminuindo, sendo que nenhuma forma atual apresenta mais do que cinco dígitos.

A primeira radiação dos tetrápodes ocorreu no período Carbonífero, entre 360 e 286 milhões de anos. Naquela época, mais de 100 espécies de vertebrados terrestres habitavam as margens dos pântanos que cobriam grandes extensões continentais. No Carbonífero superior, tetrápodes labirintodontes gigantes de até 4 m de comprimento começaram a explorar formações florestais recém-surgidas e, pela primeira vez, formas mais independentes do meio aquático surgiram no planeta. No Período Permiano, o número de espécies e formas continuava aumentando, variando desde pequenas formas nadadoras desprovidas de pernas (*Aistopoda*) até estranhas formas com chifres (*Nectridea*). Outros tetrápodes paleozoicos assemelhavam-se às salamandras atuais externamente, mas diferenciavam-se em detalhes na estrutura do esqueleto. De modo geral, entre o Carbonífero e o Permiano, os tetrápodes não amniotas estavam divididos entre formas mais aquáticas, os Temnospondyli e os Lepospondyli, provavelmente as linhagens que originaram os anfíbios modernos, e vários tetrápodes mais terrestres, denominados de reptilomorfos, mais relacionados com os amniotas.

A grande maioria das famílias de anfíbios atuais se originou no início do Cenozoico entre 65 e 50 milhões de anos. Algumas famílias, todavia, têm estado presentes desde o Mesozoico (180 milhões de anos), com representantes do período Jurássico e Cretáceo. Fósseis de Gymnophiona são mais raros; o mais antigo data do Cretáceo superior, ou seja, tem aproximadamente 70 milhões de anos. É possível que anfíbios ápodes tenham estado na terra desde o Jurássico; entretanto, seu hábito fossorial e seu esqueleto reduzido reduzem as chances de fossilização.

■ Principais características dos anfíbios atuais

Os anfíbios atuais estão incluídos em Lissamphibia e provavelmente correspondam a um arranjo monofilético. Todos os anfíbios são vertebrados ectotérmicos, apresentam um tegumento rico em glândulas e respiram através de pulmões, brânquias ou da pele. A maioria das espécies apresenta um ciclo de vida bifásico, com uma fase larval aquática que, após a metamorfose, origina um jovem terrestre ou semiaquático que é uma miniatura do adulto. Apesar de estudos recentes mostrarem que Lissamphibia é um grupo monofilético, as formas viventes de anfíbios são facilmente distinguíveis, sendo representadas pelas ordens descritas a seguir.

Gymnophiona ou Apoda. Conhecidos popularmente como cecílias ou cobras-cegas, os Gymnophiona são caracterizados por serem animais que passam praticamente sua vida inteira em galerias no subsolo, exceto por algumas espécies que são predominantemente aquáticas. Seu hábito fossorial faz com que este grupo apresente pouca variação morfológica em relação às outras ordens, sendo que todos apresentam corpos serpentiformes, tentáculos sensoriais na cabeça, olhos reduzidos pouco funcionais, além da perda dos membros locomotores (Figura 6.2 A).

Anura. Anfíbios anuros certamente correspondem ao grupo mais conhecido, em virtude de sua forma, da diversidade de espécies e da história de vida. Conhecidos também como sapos, rãs e pererecas, são caracterizados, sobretudo, por serem animais com tronco relativamente curto, desprovidos de cauda e com quatro membros locomotores na fase adulta, sendo os posteriores geralmente maiores e adaptados para a locomoção em saltos. Outra característica importante desse grupo é a capacidade da maioria das espécies de emitir vocalizações com diferentes funções (Figura 6.2 B).

Urodela ou Caudata. Como o próprio nome sugere, os caudados ou urodelos são aqueles anfíbios que exibem cauda. Popularmente são denominados salamandras, tritões e proteus. Além da cauda, geralmente do mesmo tamanho ou maior que o

tronco, os representantes dessa ordem caracterizam-se por apresentar um corpo longilíneo, geralmente com membros posteriores e anteriores de tamanho similar, e cabeça relativamente pequena (Figura 6.2 C).

Por outro lado, os anfíbios existentes compartilham algumas características que são únicas entre os vertebrados. Segundo Duellman e Trueb,[2] as principais características morfológicas em comum para todos os grupos são as seguintes:

- número de dígitos: dentre os vertebrados viventes, os anfíbios (anuros e caudados) são os únicos que exibem quatro dígitos nas mãos. Algumas espécies, como os anuros do gênero *Brachycephalus*, tiveram uma redução do número de dígitos, mas assim como os gimnofionos que não apresentam membros, essa é uma característica derivada
- bastonetes verdes: estruturas que ocorrem na retina de anuros e caudados, não sendo encontradas em outros vertebrados. A função desse tipo especial de célula ainda não é bem conhecida
- músculo *levator bulbi:* anuros e caudados são os únicos vertebrados capazes de abaixar e levantar seus olhos dentro da órbita. Poder baixar os olhos dentro das órbitas tem a função de ajudar a empurrar o alimento em direção ao fundo da boca e do esôfago. Assim, pode-se dizer que os anfíbios são os únicos animais que usam os olhos para engolir. Isso ocorre devido ao músculo *levator bulbi*, que consiste em uma lâmina contida no assoalho da órbita, que é inervada pelo quinto nervo craniano. Em cecílias o músculo está rudimentarmente presente, uma vez que seus olhos são reduzidos e pouco funcionais, adaptados à vida fossorial

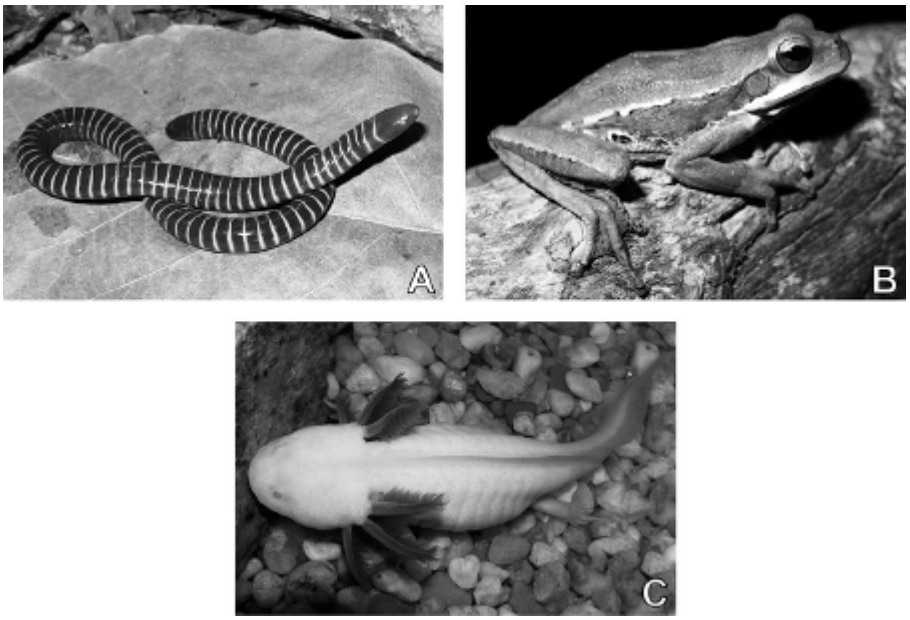


Figura 6.2 Representantes dos anfíbios atuais. **A.** Ordem Gymnophiona ou Apoda. **B.** Ordem Anura. **C.** Ordem Urodela ou Caudata. (Fotografias de Daniel Loebmann.) (Esta figura encontra-se reproduzida em cores no Encarte.)

- estrutura tegumentar: os anfíbios têm a pele bastante permeável às trocas de gases e água. Para conseguir manter a pele sem estruturas que protegem o tegumento como, por exemplo, escamas e pelos, os anfíbios apresentam dois tipos de glândulas: as glândulas mucosas, responsáveis por manter a pele úmida, e as glândulas granulares, que secretam substâncias que agem como defesa química contra possíveis infecções e contra predadores. A manutenção da umidade é imprescindível para a respiração cutânea que, em muitas espécies, é a via mais eficiente de trocas gasosas, sendo que em diversas espécies os pulmões são pouco funcionais ou até mesmo foram perdidos
- papilla amphibiorum: área sensorial no ouvido interno capaz de captar frequências sonoras inferiores a 1.000 Hertz. Caudados e gimnofionos não têm tímpano e, salvo algumas exceções, são incapazes de produzir som. Mesmo assim, a *papilla amphibiorum* é também verificada nesses grupos, pois todas as ordens apresentam ouvido interno, embora às vezes reduzido
- elemento opercular associado à columela: a transmissão de sons para o ouvido interno é feita por meio de dois ossos, a columela e o opérculo. A columela é derivada do arco hioide e o opérculo desenvolve-se em associação com a *fenestra ovalis*. Ambos os ossos estão fusionados em anuros e gimnofionos. Em caudados podem estar fusionados ou separados. A columela está ausente em alguns anuros, mas na maioria das espécies está ligada ao tímpano
- corpos gordurosos associados às gônadas: as três ordens de anfíbios viventes são caracterizadas por apresentar corpos gordurosos associados às gônadas. Os corpos gordurosos são reservas energéticas para todos os anfíbios e são essenciais para o desenvolvimento dos ovários e testículos
- dentes pedicelados: a maioria dos anfíbios modernos apresenta dentes que são formados pela coroa (região exposta) e pelo pedicelo (base do dente inserida na maxila). Ambas as estruturas são primariamente compostas por dentina calcificada. A

coroa e o pedicelo são separados por uma fina camada de dentina não calcificada ou tecido conjuntivo fibroso. Se a coroa é perdida, uma nova coroa nasce pelo pedicelo e a substitui. Algumas espécies não apresentam dentes, como por exemplo, os anuros dos gêneros *Ceratophrys* e *Phyllodytes*, sendo essa uma condição derivada.

■ Estrutura do corpo | Adaptação ao ambiente terrestre

Como visto anteriormente, o processo evolutivo que proporcionou a saída dos tetrápodes da água durou muitos milhões de anos. Durante esse processo, para que os tetrápodes se tornassem animais efetivamente terrestres, foram necessárias diversas mudanças morfológicas e fisiológicas.

O primeiro problema enfrentado pelos tetrápodes no meio terrestre estava relacionado com a sustenção e o deslocamento do corpo em terra firme. Diferentemente do meio aquático, no qual a alta densidade da água faz com que a força de gravidade torne-se praticamente anulada, no meio aéreo seu efeito é intenso. A água também é muito mais viscosa que o ar, possibilitando que o empuxo gerado seja suficiente para o deslocamento na coluna na água. Portanto, para deslocar-se em meio terrestre os tetrápodes sofreram diversas adaptações, dentre elas, duas tiveram destaque:

- o desenvolvimento de coluna vertebral mais reforçada e diferenciada. A "nova" coluna vertebral possibilitou a diferenciação de um pescoço flexível, além de ancorar com mais eficiência os músculos que movem a cabeça. Além disso, parte das vértebras da coluna tinha de suportar uma forte caixa de costelas, utilizadas para o suporte das vísceras, e outra parte precisava fusionar-se para formar o quadril
- a transformação das nadadeiras pares dos peixes em quatro patas. O deslocamento por meio de movimentos ondulatórios laterais, como ainda é feito pelos peixes atuais e outros animais, é eficaz em meios extremamente densos como na água, pois gera empuxo suficiente para criar o deslocamento. No meio aéreo, todavia, esse tipo de deslocamento é ineficaz. Como consequência, membros reforçados e ligados às cinturas peitorais e pélvicas desenvolveram-se para que fosse possível vencer a força gerada pela gravidade.

■ Osteologia

Esqueleto axial

Conforme mencionado, a coluna vertebral dos anfíbios é reforçada se comparada à dos peixes, tendo a função de auxiliar na sustentação da cabeça, cinturas peitoral e pélvica, além dos órgãos viscerais. Apesar disso, a coluna vertebral dos anfíbios, e da grande maioria dos tetrápodes viventes, é mais flexível do que a de seus ancestrais, tornando possível não só movimentos laterais, mas também dorsoventrais. Nos anuros, todavia, em função da redução de seu tronco, a coluna vertebral modificou-se para uma estrutura mais compacta, rígida e com adaptações que possibilitaram a esses animais se tornarem saltadores.

A forma e o número de vértebras diferem consideravelmente em cada ordem de anfíbio. Gimnofionos têm de 60 a 285 vértebras, incluindo um atlas, numerosas vértebras do tronco e alguns nódulos ósseos irregulares na região posterior do tronco. As vértebras da região mediana do tronco são robustas. A maioria das vértebras dos gimnofionos contém costelas, exceto as vértebras terminais e o atlas.

Os caudados apresentam de 10 a 60 vértebras pré-sacrais, sendo um atlas e um número variado de vértebras no tronco. Essas vértebras são morfologicamente semelhantes, tendo zigapófises (apófise que articula uma vértebra a outra) bem desenvolvidas, espinhos neurais, além de costelas. Na região sacral existe uma vértebra expandida com processos transversos. Entre a região sacral e a caudal há de duas a quatro vértebras, dependendo da espécie, geralmente sem costelas. Por fim, a região caudal apresenta de 20 até mais de uma centena de vértebras que diminuem gradualmente de tamanho.

A coluna vertebral dos anuros está dividida em três regiões: pré-sacral, sacral e pós-sacral. A região pré-sacral apresenta de 5 a 8 vértebras, geralmente com processos transversos presentes em todas as vértebras, exceto na primeira, o atlas. Na grande maioria dos anuros não há costelas, sendo estas encontradas somente nas famílias mais basais Alytidae, Bombinatoridae, Leiopelomatidae e Pipidae. A região sacral contém uma única vértebra que geralmente apresenta processos transversos expandidos, denominados diapófises sacrais. A vértebra sacral se articula posteriormente com um uróstilo bastante alongado (= cóccix), formado por uma fusão de vértebras pós-sacrais.

Crânio

O esqueleto do crânio dos anfíbios está compartimentado em três unidades que apresentam diferentes origens embriológicas, sendo dividido em *dermatocrânio, condrocrânio* e *esplancnocrânio*. O *dermatocrânio* é a única unidade que não tem origem cartilaginosa, isto é, os centros de ossificação se desenvolvem diretamente na derme (ossos dérmicos). Esses ossos revestem o *esplancnocrânio* e o *condrocrânio*, contribuindo também para a formação da caixa craniana, da mandíbula e dos

elementos ósseos da boca; o *condrocrânio*, também conhecido como neurocrânio, compreende os elementos que formam o assoalho do crânio e as cápsulas que envolvem os órgãos dos sentidos (cápsulas das órbitas, óticas, nasais). Exceto pelo esfenoetmoide, o condrocrânio permanece cartilaginoso durante toda a vida de um anfíbio; o *esplancnocrânio*, também chamado de esqueleto visceral, inclui elementos das maxilas inferior e superior, o hyobranchial, além dos arcos branquiais e suas derivações. Os principais elementos ósseos que compõem o crânio dos anfíbios são apresentados na Figura 6.3.

Como sabemos, as maxilas dos peixes atuais e demais tetrápodes é uma estrutura derivada do primeiro par de arcos branquiais dos vertebrados ancestrais. Portanto, o arco mandibular pode ser considerado um arco branquial modificado. Da mesma maneira, o segundo par de arcos branquiais dos vertebrados ancestrais originou o hiomandibular, que pode ter como principal função dar sustentação às maxilas de diversos vertebrados. O hiomandibular dos anfíbios migrou para o ouvido médio, tornando-se a columela, que auxilia, junto com o osso opérculo, na transmissão do som até o ouvido interno. Os arcos branquiais dos girinos de anfíbios são como os dos peixes, sendo modificados na fase pós-metamórfica. O número de elementos do arco mandibular dos anfíbios metamorfoseados é menor se comparado ao dos peixes, sendo que somente os elementos mentomeckeliano, articular e quadrado são remanescentes ósseos do primeiro arco.

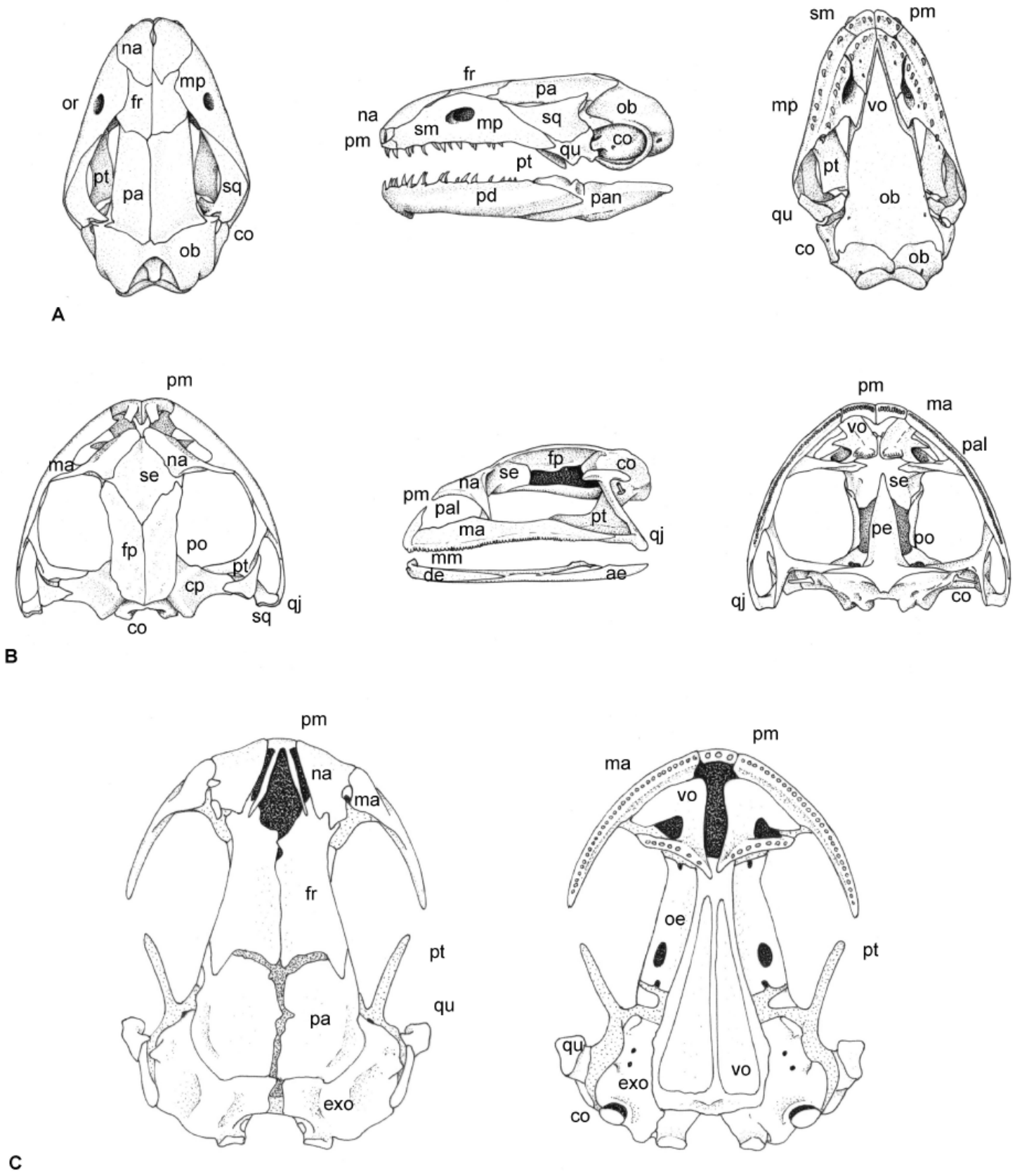


Figura 6.3 Principais elementos ósseos do crânio das três ordens viventes de anfíbios. **A.** Crânio de Gymnophiona. **B.** Crânio de Anura. **C.** Crânio de Caudata. ae = angulo-esfenoidal; co = columela; cp = crista parótica; de = dentário; exo = exoccipital; fr = frontal; fp = frontoparietal; ma = maxilar; mm = mentomeckeliano; mp = maxilopalatino; na = nasal; ob = os basale; oe = órbita-esfenoide; or = órbita; pa = parietal; pal = palatino; pan = pseudoangular; pd = pseudodentário; pe = paraesfenoide; pm = pré-maxilar; po = pró-ótico; pt = pterigoide; qj = quadradojugal; qu = quadrado; se = esfenoetmoidal; sm = septomaxilar; sq = esquamosal; vo = vômer. (Adaptada de Duellman e Trueb.[2])

A porção ventral do segundo arco persiste como parte do aparato hioide. Os arcos branquiais conseguintes podem existir, ao menos em parte, como arcos branquiais em larvas, guelras em adultos ou como elementos do osso hioide em jovens e adultos. Alguns elementos do arco branquial posterior tornam-se apoios estruturais na glote, laringe e traqueia. O aparato hioide

encontra-se no assoalho da boca, servindo como apoio estrutural para a língua. Em cecílias, o hioide dos adultos apresenta pouca mudança em relação às larvas, uma vez que a língua é pouco utilizada na alimentação.

Esqueleto apendicular

Os membros dos anfíbios e outros tetrápodes evoluíram para a locomoção em terra firme a partir das nadadeiras peitorais e pélvicas dos peixes. A cintura peitoral, que está ligada ao osso pós-temporal do crânio dos peixes, passa a se ligar com a coluna vertebral em todos os tetrápodes. Além disso, ocorre a redução do número de elementos que compõem a cintura peitoral em relação ao número de ossos encontrados nos peixes. Da mesma maneira, a cintura pélvica, que geralmente não tem contato com a coluna vertebral em peixes, passa a ser apoiada na coluna vertebral nos anfíbios e demais tetrápodes.

Os gimnofionos perderam todos os componentes do esqueleto apendicular. Na maioria dos caudados, há membros e cinturas (peitoral e pélvica), embora possam ser reduzidos em tamanho ou até perderem elementos distais. Todos os anuros apresentam membros bem desenvolvidos, além de cinturas (peitorais e pélvicas). Caudados e anuros têm geralmente quatro dígitos na mão, mas algumas espécies podem apresentar redução no número de dígitos. O número de falanges na maioria dos anfíbios é 1-2-3-2 ou 2-2-3-3 nos membros anteriores (Figura 6.4), enquanto nos posteriores o número de falanges geralmente é 1-2-3-3-2 em Caudata e 2-2-3-4-3 em Anura.

A locomoção por meio de saltos realizada pelos anuros requer um esqueleto resistente, tanto para realizar os saltos como para aterrissar. Como consequência, a cintura pélvica dos anuros é diferente de qualquer outro tetrápode. Posterodorsalmente, uma lâmina formada pelo ísquio e púbis está comprimida em um bloco semicircular ósseo, formando a borda ventral. A parte anterior do bloco pélvico é formada pelo ílio que se projeta para frente por meio de duas lâminas alongadas, que se unem às diapofises da vértebra sacral. Os membros posteriores são alongados e geralmente bem maiores que os anteriores. A tíbia e a fíbula também são fusionadas e, geralmente, de tamanho similar ou mais longas que o fêmur. O astrágalo e o calcâneo são muito alongados, conferindo aos anuros um longo tornozelo. Os principais elementos ósseos do esqueleto de anuros são apresentados na Figura 6.5.



Figura 6.4 Membro anterior direito diafanizado do anuro *Adelophryne baturitensis*. Além dos elementos carpais (C) e

metacarpais (M), é possível observar um exemplo de fórmula das falanges, nesse caso 2-2-3-3. (Fotografia de Daniel Loebmann.) (Esta figura encontra-se reproduzida em cores no Encarte.)

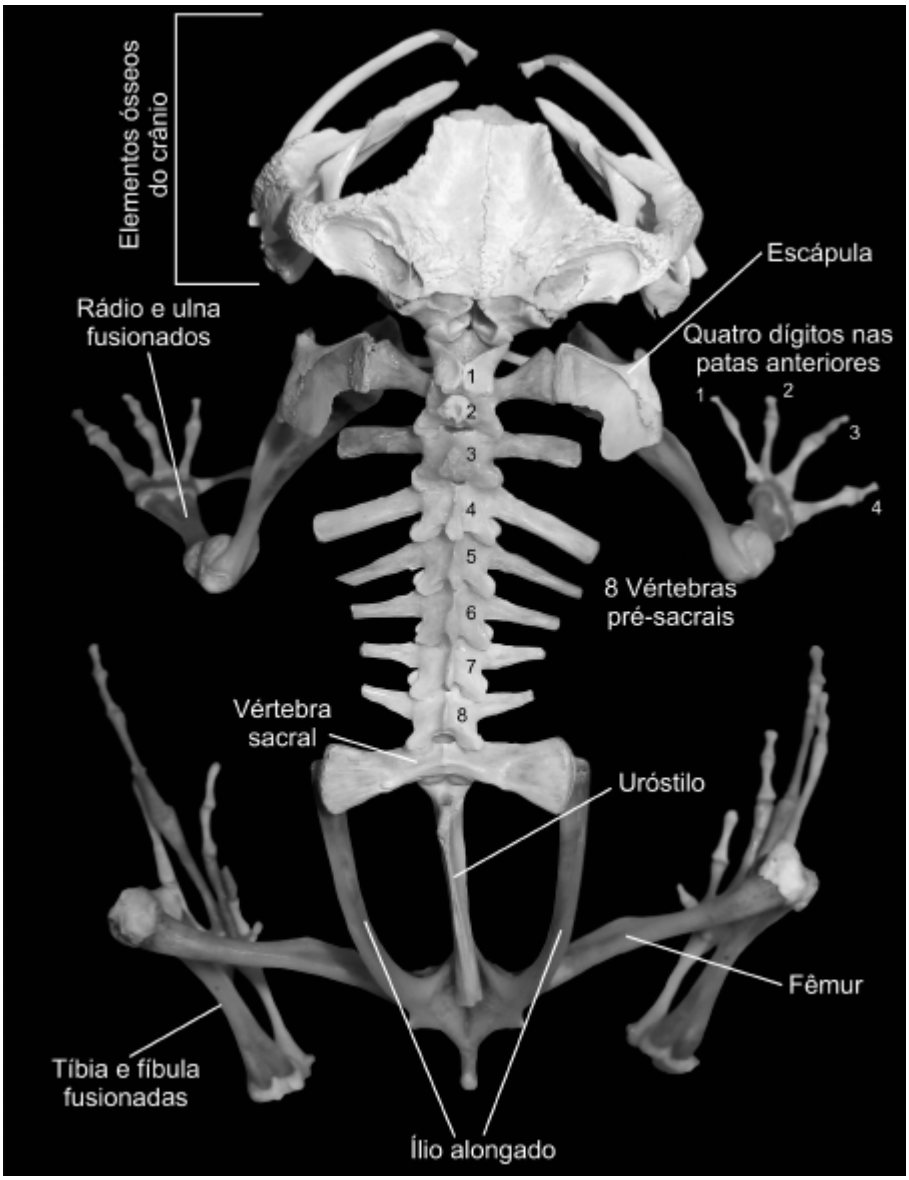


Figura 6.5 Principais elementos ósseos do esqueleto de um anuro. (Fotografia de Daniel Loebmann.) (Esta figura encontra-se reproduzida em cores no Encarte.)

■ Tegumento

A pele dos anfíbios difere da dos demais vertebrados terrestres, pois carece de estruturas especializadas no controle fisiológico mais elaborado de entrada ou saída de água, sendo, portanto, altamente permeável. Consequentemente, a capacidade dos anfíbios para tolerar ambientes extremos é limitada, embora algumas espécies tenham desenvolvido mecanismos para minimizar a troca de água com o ambiente, conseguindo habitar ambientes inóspitos como, por exemplo, áreas semiáridas da região do Chaco e da Caatinga na América do Sul, ou os desertos do México e EUA, entre outros.

Por outro lado, um tegumento permeável torna possível que os anfíbios realizem parte de suas trocas gasosas através da pele. Para tanto, a pele necessita manter-se constantemente umedecida e, por essa razão, todos os anfíbios têm glândulas mucosas na pele que secretam muco. Ademais, os anfíbios têm glândulas granulares que secretam substâncias com ação antibiótica ou substâncias venenosas, que servem com defesa contra potenciais predadores.

As glândulas de veneno estão espalhadas pelo corpo, principalmente na região dorsal, e suas posições e quantidades variam consideravelmente entre as espécies. Da mesma maneira, as toxinas contidas nas glândulas apresentam composições químicas diferentes entre as espécies, sendo que já foram descobertos centenas de compostos tóxicos diferentes. Alguns anuros e caudados concentram pequenas glândulas de veneno, formando macroglândulas e, desse modo, podem armazenar grande quantidade de veneno em regiões mais vulneráveis ao ataque de predadores. A espécie brasileira de sapo-cururu, *Rhinella jimi*, por exemplo, além de ter pequenas glândulas espalhadas pelo dorso, apresenta também glândulas mais desenvolvidas, entre elas

a paracmenis, a parotoide e a do antebraço (Figura 6.6).

Apesar da diversidade surpreendente de compostos tóxicos, a grande maioria das espécies é incapaz de expelir o veneno contra algum predador, sendo que o veneno é expelido via ação mecânica, produzida diante de um ataque predatório. Todavia, algumas espécies apresentam mecanismos facilitadores que fazem o veneno entrar em contato com o predador. A salamandra asiática *Echinotriton andersoni*, por exemplo, é capaz de voluntariamente perfurar a parede do corpo com as pontas das costelas, que também perfuram glândulas de veneno, machucando e inoculando veneno no seu agressor. De modo similar, a perereca brasileira *Corythomantis greeningi*, é conhecida por usar espinhos do crânio, que estão associados a glândulas de veneno, para ferir e envenenar seus agressores.

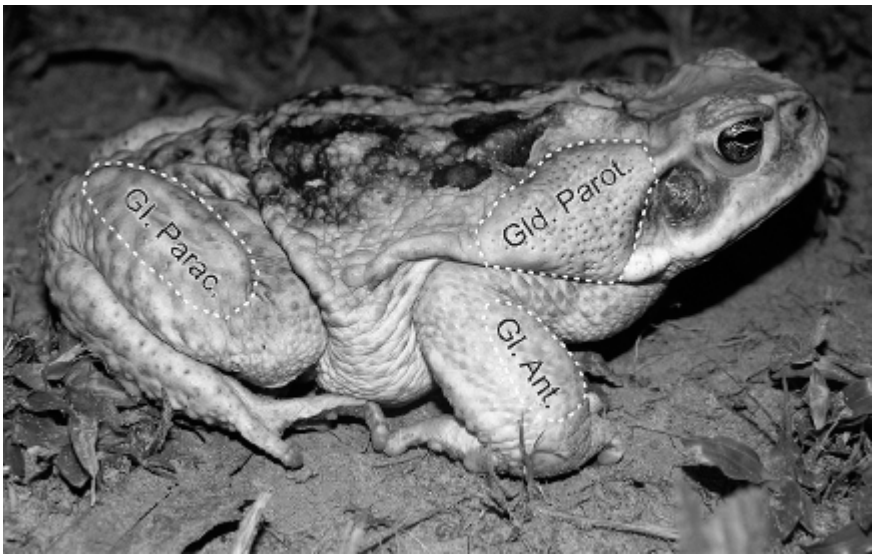


Figura 6.6 Principais glândulas de veneno encontradas no sapo-cururu (*Rhinella jimi*). Gl. Parac. = glândula paracmenis; Gl. Parot. = glândula parotoide; Gl. Ant. = glândula do antebraço. (Fotografia de Daniel Loebmann.) (Esta figura encontra-se reproduzida em cores no Encarte.)

Os anfíbios têm basicamente duas camadas de tecidos que formam seu tegumento, a epiderme e a derme. A epiderme é a camada mais externa do tegumento e é formada basicamente por cinco a sete camadas de células epiteliais. As células mais externas ao tegumento, que estão em contato com o meio, são mortas e queratinizadas, além de ter a função de proteção contra lesões. As células mais internas da epiderme são vivas, dividem-se continuamente e, conforme as camadas mais externas vão se perdendo, essas células vão migrando para a camada externa para substituir o tecido perdido.

A derme, por sua vez, é uma camada mais espessa, formada por diversos tipos de células especializadas, tecidos e glândulas, além de ter uma rede vascularizada e nervosa inserida em uma matriz de tecido conjuntivo. A derme está dividida em:

- *Stratum spongiosum:* localizado logo abaixo da epiderme, onde é possível localizar glândulas mucosas e de veneno, células pigmentárias ou cromatóforos, vasos sanguíneos e nervos
- *Stratum compactum:* localizado na camada mais interna do tegumento, onde existe predomínio de tecido conjuntivo denso.

■ Textura da pele

A textura da pele dos anfíbios é bastante variada, podendo inclusive ser usada como caráter diagnóstico para identificar alguns grupos. A maioria das espécies apresenta uma combinação de texturas da pele e, geralmente, a textura do dorso é diferente daquela do ventre em função de apresentarem diferentes graus de permeabilidade e vascularização. Além disso, a variação na textura da pele pode ser intraespecífica, sendo em muitas espécies um dimorfismo sexual. A diferenciação na textura da pele entre os sexos pode ser permanente, como acontece em algumas espécies de sapos do gênero *Rhinella*, em que o macho é mais áspero no dorso que a fêmea, ou temporária, como ocorre em algumas espécies de rãs do gênero *Leptodactylus*, em que o macho desenvolve espículas queratinizadas durante o período reprodutivo, conferindo à região ventral um aspecto de lixa. Os principais tipos de texturas encontrados na pele dos anfíbios são classificados em seis categorias:

- lisa: não apresenta protuberâncias ou glândulas associadas
- rugosa: textura levemente áspera ao toque, coberta com muitos tubérculos diminutos justapostos
- granular: coberta por pequenos grânulos de tamanho similar
- tuberculada: semelhante à anterior; no entanto, os tubérculos são de tamanho variado e maiores do que os grânulos

- verrugosa: com protuberâncias e/ou glândulas de diversos tamanhos, frequentemente com as extremidades dessas protuberâncias queratinizadas
- areolada: tipo de textura geralmente encontrada na região ventral ou nos flancos de algumas espécies; protuberâncias arredondadas e levemente elevadas estão dispostas próximas umas das outras e separadas por uma fina linha de tecido, formando um padrão semelhante a uma "teia".

■ Coloração da pele

Anfíbios apresentam uma gama extremamente diversificada de cores na pele, as quais podem variar desde tons esbranquiçados até enegrecidos, passando por uma infinidade de cores, tons e intensidades. Isso é resultado de uma combinação de células pigmentares contidas na camada dermal, denominadas cromatóforos. Cinco classes de cromatóforos são encontradas na derme dos anfíbios (xantóforos, eritróforos, iridóforos, melanóforos e cianóforos).

A capacidade de mudança de cor varia consideravelmente de uma espécie para outra. A mudança de cor pode ser um processo lento, com duração de vários meses, ou rápido, podendo ocorrer em poucos minutos. Geralmente, a mudança de cor rápida está associada a um ajuste realizado pelo anfíbio para permanecer camuflado ao ambiente, enquanto as mudanças lentas estão associadas a um processo ontogenético (Figura 6.7). A mudança lenta de coloração é controlada por um estímulo hormonal ou nervoso e é resultado de uma variação na concentração de pigmentos dentro dos cromatóforos. A mudança de cor rápida é controlada por um processo nervoso, sendo resultado da expansão ou retração da eumelanina dentro dos melanóforos, ou seja, quando ocorre retração da eumelanina, a pele adquire uma coloração mais clara e, conforme se expande a eumelanina, vai gradativamente escurecendo a pele.

Além de poderem exibir várias cores, os anfíbios podem apresentar diversos padrões de coloração dorsal, tanto no âmbito interespecífico como também dentro de uma mesma espécie. É comum observar em uma mesma espécie combinações de diferentes padrões de coloração. Os principais padrões em anfíbios são:

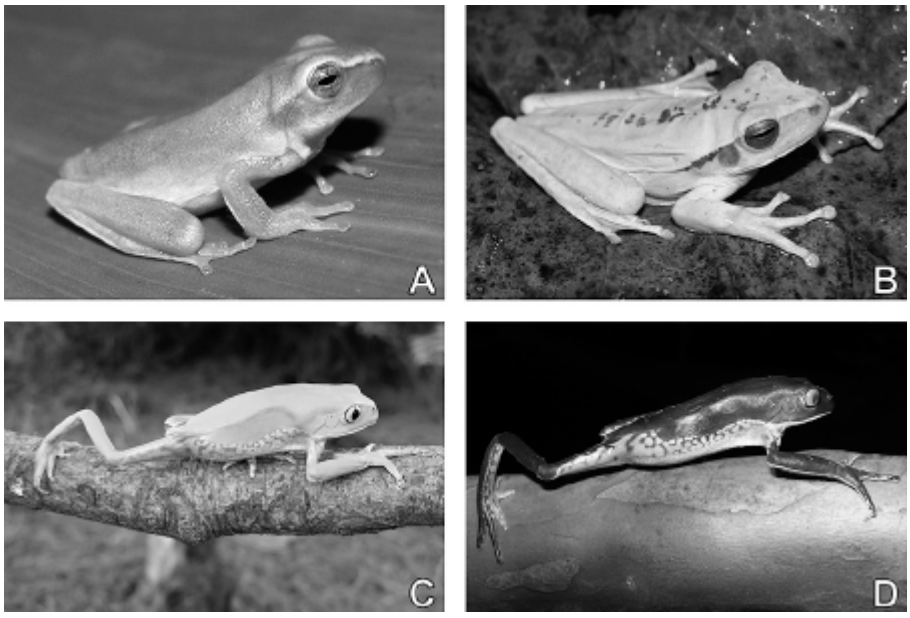


Figura 6.7 Mudanças de coloração intraespecífica, evidenciando processo lento (ontogenético) em *Hypsiboas raniceps* jovem **(A)** e adulto **(B),** e processo rápido (ajuste à luminosidade ambiental) em indivíduo de *Phyllomedusa iheringii* fotografado durante o dia **(C)** e logo após as primeiras horas da noite **(D).** (Fotografias de Daniel Loebmann.) (Esta figura encontra-se reproduzida em cores no Encarte.)

- padrão de listras ou bandas: espécies que apresentam linhas que contrastam com a coloração predominante, podendo ser tanto transversal como longitudinal
- padrão reticulado: espécies que apresentam uma rede interligada, formando um padrão reticulado, contrastando com a coloração predominante
- padrão de pontos: espécies que apresentam marcas regulares e arredondadas, pequenas ou médias, que diferem da coloração predominante
- padrão manchado: espécies com manchas de tamanho e formato variados em contraste com a coloração do fundo
- padrão ocelado: espécies com padrão similar ao manchado. No entanto, as manchas do padrão ocelado são contornadas por uma fina linha de cor diferenciada, conferindo uma aparência mais contrastante às manchas.

Muitas vezes, a coloração da pele está ligada a mecanismos de defesa dos anfíbios, os quais podem ser separados em dois principais grupos. O primeiro grupo compreende as espécies que exibem *coloração críptica*, ficando camufladas em seu hábitat; o padrão de coloração dessas espécies imita a coloração do substrato onde se encontram (Figura 6.8 A). O segundo grupo mostra um padrão inverso ao primeiro, ou seja, as espécies exibem uma coloração viva e contrastante com o substrato onde se encontram. Esse tipo de coloração é denominada *coloração aposemática* e tem como principal função alertar potenciais predadores de que as espécies de cores vívidas apresentam características desagradáveis, tais como compostos impalatáveis ou tóxicos em sua pele e, assim, desestimulando a predação (Figura 6.8 B). Algumas espécies conseguem ter uma mistura desses dois padrões; isto é, apresentam o dorso com uma coloração de camuflagem e o ventre com coloração aposemática. Quando molestados, indivíduos dessas espécies contorcem seu corpo, exibindo a coloração viva de seu ventre. Esse comportamento é denominado *unken reflex*. Diversas espécies de anuros e de urodelos exibem esse comportamento. No Brasil, o comportamento de *unken reflex* está associado às espécies do gênero *Melanophryniscus* (Figura 6.8 C).

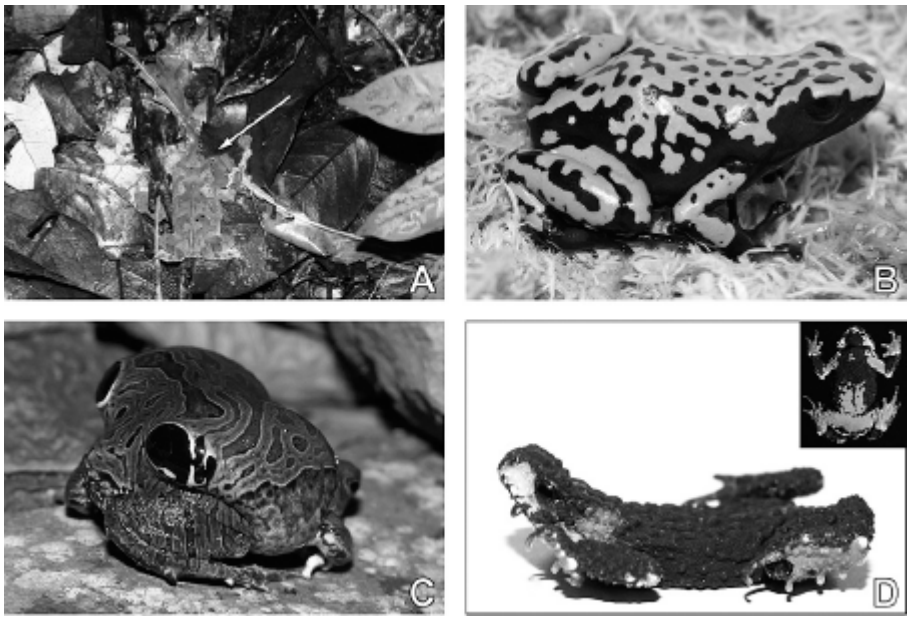


Figura 6.8 Mecanismos de defesa ligados aos padrões de coloração em anfíbios. **A.** Sapo da espécie *Rhinella hoogmoedi* camuflado na serapilheira (coloração críptica). **B.** Anuro *Adelphobates galactonotus* exibindo coloração vívida e contrastante, alertando sobre as toxinas contidas na sua pele. **C.** *Eupemphix nattereri* mostrando manchas inguinais em formato de olhos na tentativa de intimidar potencial predador; sob as manchas, há concentrações glandulares que secretam um potente veneno. **D.** Sapo da espécie *Melanophryniscus spectabilis* exibindo comportamento *unken reflex*, exibindo coloração aposemática observada somente na superfície ventral de seu corpo. (Fotografias de Daniel Loebmann.) (Esta figura encontra-se reproduzida em cores no Encarte.)

Um caso extremamente interessante de comportamento de defesa que alia padrão de coloração à existência de glândulas de veneno pode ser observado na rã sul-americana *Eupemphix nattereri*, conhecida popularmente como rã-de-quatro-olhos. Indivíduos dessa espécie apresentam manchas sobre glândulas inguinais salientes que lembram dois grandes olhos. Muitas vezes, quando molestados, esses animais escondem a cabeça, inflam os pulmões e levantam a parte posterior do corpo, exibindo essas glândulas recobertas de secreção viscosa e de aspecto leitoso (Figura 6.8 D). Esse tipo de comportamento de defesa que inclui mudança brusca de postura ou exibição repentina de estruturas de defesa é denominado de *comportamento deimático*. A possível função defensiva da exibição deimática em *E. nattereri* deve ser analisada separadamente para seus diversos componentes. Inflar os pulmões, comportamento comumente observado em anuros, aumenta o tamanho corpóreo e pode desencorajar o predador de ingerir a presa. Abaixar a cabeça e levantar a parte posterior do corpo pode dificultar o apresamento do anuro por uma cobra, por exemplo; exibir glândulas vistosas pode advertir o predador sobre a presença de substâncias tóxicas ou desagradáveis e, neste caso, em que as glândulas se assemelham a olhos, a sua exibição repentina pode simular a cabeça de um animal maior e assustar o potencial predador.

■ Vocalização em anuros

O coaxar ou canto dos sapos, ou seja, a capacidade das espécies de produzirem som, certamente é uma das mais notáveis características encontradas na maioria das espécies de anuros. Enquanto a grande maioria apresenta um repertório acústico relativamente elaborado, os caudados e cecílias são bastante limitados para produzirem som e, aparentemente, o uso de sons

nestes dois grupos está associado a mecanismos de defesa e orientação. Mesmo assim, existem poucos exemplos na literatura que demonstram a produção de som em anfíbios não anuros. Por essa razão, as informações a seguir serão voltadas apenas para os anuros.

Tanto os machos como as fêmeas de anuros têm capacidade de produzir algum tipo de som, embora a maioria dos cantos seja produzida pelos machos. Apesar de aves e mamíferos apresentarem maior capacidade de produzir diferentes tipos de sons, muitos anuros têm repertórios acústicos relativamente complexos, podendo apresentar tipos de sons diferentes para determinadas situações, como veremos a seguir.

Uma das características mais interessantes do canto, em especial do canto utilizado para atrair fêmeas, é o fato de que cada espécie apresenta um canto distinto. O canto específico fornece duas importantes vantagens para as espécies. A primeira é que a comunicação sonora aumenta a probabilidade de encontro entre machos e fêmeas da mesma espécie, com um custo energético menor se comparado a uma situação em que os parceiros tivessem de se deslocar aleatoriamente para se encontrarem. A segunda é que, com o canto específico, uma primeira barreira reprodutiva entre diferentes espécies é formada, tornando-se assim um mecanismo de isolamento reprodutivo, pois as fêmeas geralmente só são atraídas pelos cantos de sua própria espécie. O fato de ser específico acaba sendo muito útil para estudos em bioacústica, especialmente nas áreas de taxonomia, ecologia de populações e comunidades. Por exemplo, espécies muito semelhantes morfologicamente, muitas vezes, podem ser diferenciadas com base nas características de seus cantos.

Para um pesquisador, o período em que os machos vocalizam buscando fêmeas é uma maneira indireta de determinar o período reprodutivo de cada espécie. Dependendo do número de dias de vocalização, dentre outras características avaliadas para cada espécie, a reprodução dos anuros pode ser *prolongada* ou *explosiva*. As espécies de reprodução prolongada são aquelas que se reproduzem de algumas semanas até praticamente o ano todo, enquanto as espécies de reprodução explosiva vocalizam de um a poucos dias por ano. A perereca do sul do Brasil *Hypsiboas pulchellus* é um exemplo de espécie que pode ser observada em atividade de vocalização praticamente o ano todo, enquanto *Dermatonotus muelleri*, uma espécie semifossorial que ocorre em áreas abertas do Pantanal, Cerrado e Caatinga, costuma se reproduzir de 1 a 3 dias por ano, sempre associada às primeiras tempestades do início da estação chuvosa. Existe uma tendência em ambientes mais estáveis, como as florestas tropicais, de predominar espécies de reprodução prolongada. Por outro lado, em ambientes com períodos sazonais mais marcantes, como é o caso da Caatinga brasileira, o número de espécies com reprodução explosiva tende a prevalecer frente às espécies de reprodução prolongada. Este tema será discutido em detalhes mais adiante no tópico sobre ecologia reprodutiva dos anfíbios.

Mas como os anuros produzem sons? O mecanismo de produção do som é relativamente simples na grande maioria dos anuros. A cada ciclo respiratório o ar é bombeado para dentro dos pulmões pelos músculos ao redor da cavidade bucal. Com os pulmões repletos, o ar é expelido em direção à laringe, vibrando as cordas vocais que produzem o som. O som é transmitido para o ambiente através de um saco vocal inflado sob a cavidade bucal, servindo assim como um propagador do som. Algumas espécies, no entanto, não têm saco vocal e parte do som produzido em anuros independe da passagem do ar pelo saco vocal para que o som seja transmitido.

Dentre as espécies com saco vocal, existe uma variação considerável na forma e no tamanho desta estrutura. Existem quatro tipos básicos de sacos vocais (Figura 6.9). A grande maioria das espécies tem um único saco vocal subgular. Em algumas espécies, como é o caso das espécies do gênero *Pseudis*, o saco vocal é subgular e bilobado. Vários representantes da família Hylodidae apresentam saco vocal pareado subgular. Finalmente, em algumas espécies, como é o caso das pererecas do gênero *Trachycephalus*, o saco vocal é duplo e lateralmente disposto.

Como mencionado anteriormente, a comunicação sonora em anuros tem função primária na reprodução. Todavia, os anuros são capazes de emitir outros tipos de cantos utilizados para outras funções. Uma breve descrição dos principais tipos de cantos conhecidos na comunicação de anuros é apresentada a seguir:



Figura 6.9 Tipos de sacos vocais encontrados em anfíbios anuros. **A.** Saco vocal subgular simples (*Rhinella granulosa*). **B.** Saco vocal bilobado subgular (*Pseudis minuta*). **C.** Saco vocal pareado subgular (*Hylodes phyllodes*). (Fotografia de Luis Felipe Toledo.) **D.** Saco vocal duplo ou pareado lateral (*Trachycephalus typhonius*). (Fotografias **A, B** e **D** de Daniel Loebmann.) (Esta figura encontra-se reproduzida em cores no Encarte.)

- canto de anúncio: produzido por machos e importante no reconhecimento específico. Geralmente, apresenta dupla função: atração de fêmeas coespecíficas e demarcação territorial em relação a machos coespecíficos. Em geral, é o tipo de coaxo mais escutado no ambiente (Figura 6.10 A)
- canto agressivo: na maioria das espécies, os machos defendem o seu território contra machos invasores que desejam ocupar o seu lugar. Frequentemente, a disputa pelo território pode acabar em combates entre os machos. Todavia, a primeira tática usada pelos machos de muitas espécies é emitir o canto territorial, na tentativa de intimidar o macho invasor. Este tipo de canto foi por muito tempo denominado canto territorial. No entanto, descobertas recentes apontam que em alguns casos, o canto agressivo é emitido na tentativa de defender fêmeas ou até mesmo outros recursos, e não somente o território, como previamente acreditava-se

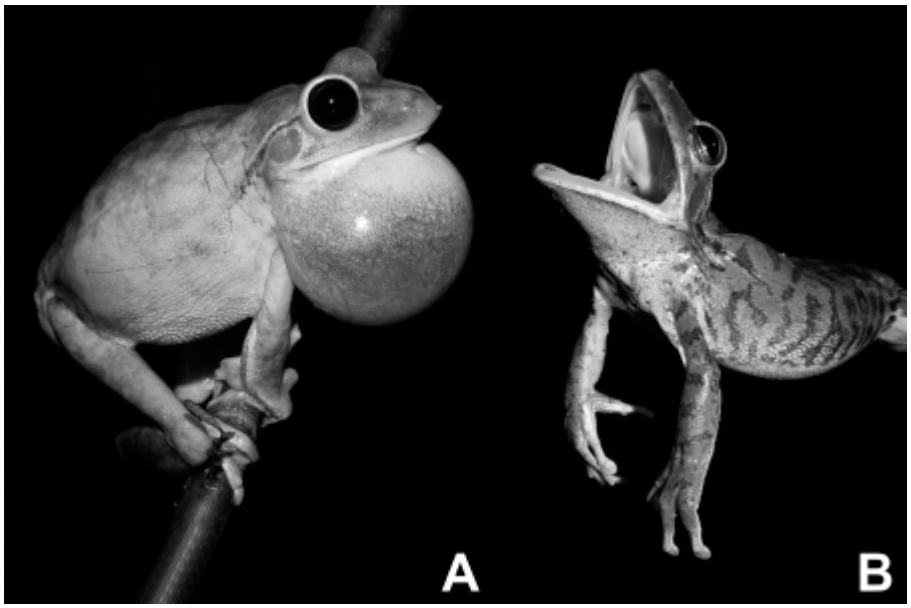


Figura 6.10 Indivíduos de *Hypsiboas raniceps* vocalizando em duas situações distintas e para diferentes propósitos. **A.** Espécime com saco vocal subgular simples inflado, emitindo cantos de anúncio, buscando atrair fêmeas para a reprodução. **B.** Espécime em situação de estresse – pois foi agarrado por um predador – com boca aberta, emitindo grito de agonia. (Fotografias de Daniel Loebmann.) (Esta figura encontra-se reproduzida em cores no Encarte.)

- canto de reciprocidade (ou resposta): emitido pelas fêmeas receptivas em resposta ao canto de anúncio dos machos (conhecido

apenas em poucas espécies)

- canto de libertação: produzido por machos e fêmeas não receptivas em resposta a uma tentativa de acasalamento. Muitas vezes, é acompanhado por vibrações do corpo. Esse tipo de canto também pode ser emitido quando um macho tenta se acasalar com uma fêmea de outra espécie ou até com outro macho da mesma ou de diferentes espécies
- grito de agonia: emitido por várias espécies em resposta a uma situação de estresse, como, por exemplo, na tentativa de evitar ser predado. Normalmente, o grito de agonia é muito intenso. Diferentemente dos outros cantos, o grito de agonia é geralmente emitido com a boca aberta e sem auxílio do saco vocal (Figura 6.10 B).

Bioacústica

A bioacústida é o ramo da ciência que estuda os sons produzidos pelos organismos. Ela é fundamentada na propagação sonora que, por definição, consiste em ondas mecânicas que se propagam em qualquer meio físico. O som apresenta três características principais:

- frequência: medida em Hertz, é definida pelo número de oscilações produzidas em um segundo. Frequências baixas formam som grave e frequências altas formam som mais agudo
- amplitude: medida em decibéis, é definida como a intensidade do som, ou seja, está diretamente relacionada com o volume do som
- timbre: responsável pelo formato da onda sonora gerada, isto é, um som com mesma frequência e amplitude pode ser diferente, dependendo do timbre que apresenta. Um exemplo prático pode ser observado em instrumentos musicais, em que uma nota musical tocada em instrumentos diferentes é facilmente distinguível em função de estes apresentarem timbres diferentes.

Desde o século 20, os estudos relacionados com a bioacústica vêm sendo amplamente realizados com os anfíbios anuros. A captura do som é feita por meio de um gravador analógico ou digital, geralmente com um microfone acoplado. Com as gravações obtidas é possível fazer análises gráficas e, assim, medir os parâmetros físicos do som. A difusão e modernização dos computadores pessoais e a criação de programas específicos para análises bioacústicas nos últimos anos tornaram possível um aumento dos estudos nessa área. Existem dois tipos básicos de informação gráfica que são utilizados em bioacústica, o oscilograma e o espectrograma, sendo que cada um desses gráficos mostra parâmetros físicos sonoros que são utilizados nas análises de bioacústica (Figura 6.11). Os principais parâmetros obtidos dos gráficos são:

- amplitude: intensidade do som que pode ser visível no oscilograma
- nota: unidade básica do canto. O canto pode consistir de uma única nota ou ser composto por um ou mais conjuntos de notas. As notas podem variar em frequência e intensidade ao longo do canto

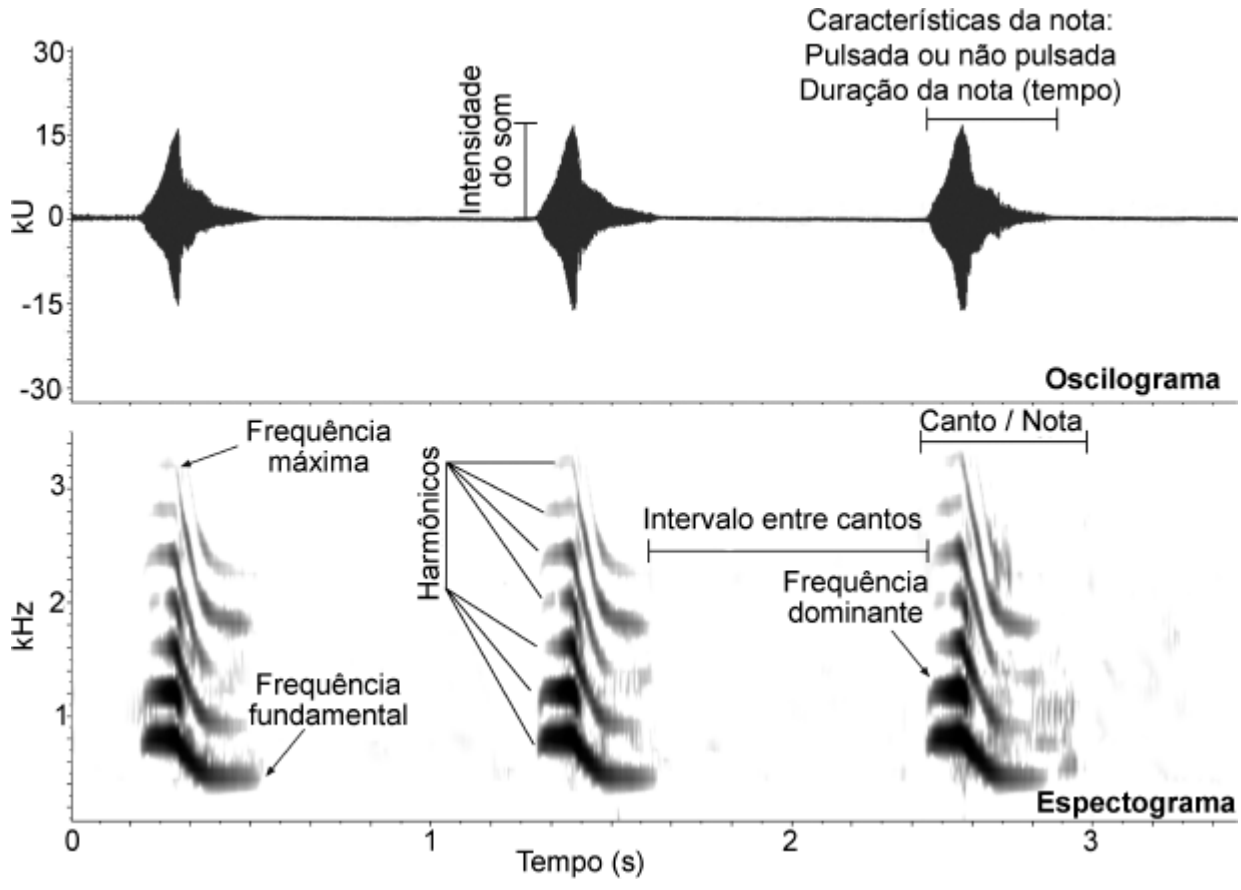


Figura 6.11 Oscilograma e espectrograma de uma gravação de três cantos de anúncio da rã-cachorro, *Physalaemus cuvieri* (Leptodactylidae), mostrando os principais parâmetros acústicos utilizados nos estudos do som. Note que nesse exemplo cada canto é composto por uma única nota.

- pulsos: as notas dos cantos produzidos pelos anuros podem ser pulsadas ou não pulsadas; ou seja, a cada nota emitida os impulsos energéticos resultantes apresentam de 1 a "n" picos, sendo consideradas não pulsadas as notas com um único pico e pulsadas as notas que apresentem dois ou mais picos
- harmônicos: ocorrem em cada nota, se existem faixas de frequências separadas por espaços, formando frequências que são múltiplos da frequência fundamental, em que cada faixa é considerada como um harmônico frequência: cada canto apresenta três principais tipos de frequências identificáveis, sendo elas:
- *frequência fundamental*, que consiste no harmônico de menor frequência; *frequência dominante*, caracterizada pela faixa de frequência em que está concentrada a maior quantidade de energia; *frequência máxima*, sendo aquela em que, dentro de uma nota, encontra-se a quantidade máxima de Hertz. Em alguns casos a frequência fundamental pode ser a mesma que a dominante.

Ecologia reprodutiva dos anfíbios

Os anfíbios exibem uma enorme diversidade de comportamentos e estratégias reprodutivas e, devido ao grande número de espécies pouco estudadas, certamente ainda há muito por se descobrir. Os anfíbios são extremamente dependentes de ambientes aquáticos e úmidos, não só pelo fato de terem uma pele úmida e permeável, mas também por serem organismos anamniotas, isto é, seus ovos são desprovidos de casca e anexos embrionários. Os ovos de anfíbios são envoltos por cápsulas gelatinosas (Figura 6.12 A), as quais conferem proteção mecânica e dificultam o ataque de predadores, principalmente invertebrados. Em geral, ovos depositados em locais expostos apresentam o polo animal pigmentado (p. ex., pela presença de melanina), enquanto ovos depositados em locais protegidos (p. ex., no interior de tocas, entre frestas de rochas, envoltos por folhas) são despigmentados, apresentando coloração branca ou amarelada (Figura 6.12 B e C). As principais funções da pigmentação dos ovos, entre muitas propostas, seriam de:

- promover maior absorção de calor pelos ovos, elevando a taxa de desenvolvimento embrionário
- conferir proteção contra os efeitos deletérios da radiação ultravioleta.[3]

O evento reprodutivo é a característica mais conspícua dos anfíbios e muitas espécies são observadas na natureza apenas neste período. Geralmente na época das chuvas, os adultos reúnem-se nos ambientes aquáticos, onde ocorrem comportamentos reprodutivos, tais como os de corte e de defesa de território. A fertilização é externa na maioria dos anuros e algumas salamandras e interna na maioria dos urodelos e todas as cecílias. A maioria das espécies é ovípara, mas a viviparidade evoluiu independentemente dentro das três linhagens atuais de anfíbios. O desenvolvimento pode ser indireto, por meio de uma larva, geralmente aquática, que sofre metamorfose, ou direto, quando do ovo emerge uma miniatura do adulto.[4] O tamanho da desova pode variar de poucos (3 a 10 ovos) a milhares de ovos, e o cuidado parental de ovos e/ou larvas está presente em muitas espécies, podendo ser exercido pelo macho, pela fêmea ou por ambos os sexos.

Entre os anfíbios, os anuros são os que apresentam a maior diversidade de modos reprodutivos entre os vertebrados tetrápodes. O conceito de modo de reprodução em anfíbios, como definido por Salthe e Duellman,[5] é uma combinação de fatores que incluem o local de desova, características da desova e do ovo, taxa e duração do desenvolvimento larval, estágio e tamanho da larva recém-eclodida e tipo de cuidado parental, se existir.

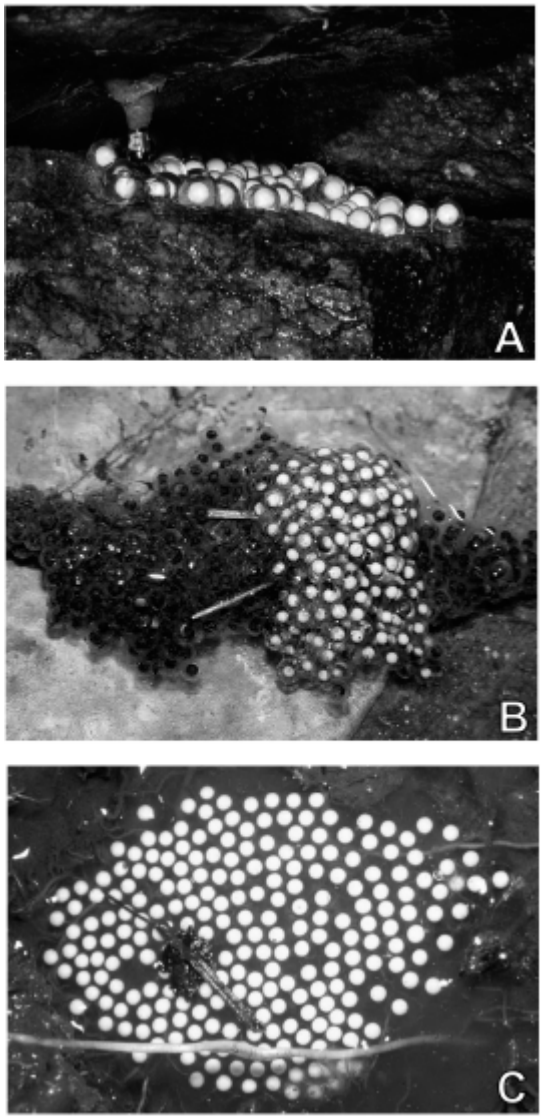


Figura 6.12 Exemplos de desovas de anfíbios. **A.** Desova de *Cycloramphus* em que pode ser evidenciada a cápsula gelatinosa que os envolve. (Fotografia de Márcio Martins.) **B.** Desova de *Odontophrynus* depositada em local exposto a radiação solar, apresentando ovos pigmentados no polo animal. (Fotografia de Daniel Loebmann.) **C.** Desova de *Aplastodiscus* apresentando ovos despigmentados depositados em câmaras subterrâneas protegidos da radiação solar. (Fotografia de Célio F. B. Haddad.) (Esta figura encontra-se reproduzida em cores no Encarte.)

Em virtude das diferenças morfológicas e ecológicas, as três linhagens de anfíbios atuais diferem bastante em relação aos comportamentos e modos reprodutivos. Deste modo, a seguir, aspectos da ecologia e comportamento reprodutivo serão discutidos separadamente para cada linhagem, com maior ênfase para Anura, pelo fato de ser o grupo mais bem estudado e com o maior número de espécies no Brasil.

■ Reprodução em cecílias

Devido ao hábito fossorial, muito pouco se conhece sobre os comportamentos reprodutivos do grupo. Em cecílias, a fertilização é sempre interna por meio do órgão copulador dos machos, o falodeu (= *phallodeum*). A cloaca dos machos é modificada, e o órgão copulador permanece dobrado no interior do macho, sendo evertido com o auxílio de músculos no momento da cópula. Glândulas acessórias, chamadas glândulas müllerianas, produzem o fluido que transporta os espermatozoides e nutrientes para nutri-los. Tanto o órgão copulador quanto as glândulas que produzem esse fluido seminal não são encontrados nos outros anfíbios, anuros e salamandras, tendo evoluído independentemente em Gymnophiona. Detalhes da corte e cópula são desconhecidos,[4] porém, como a maioria das espécies tem olhos reduzidos, sendo quase ou completamente cegas, é improvável que ocorra comunicação visual, como também não existem evidências de comunicação acústica. Algumas observações de indivíduos em cativeiro sugerem que a comunicação envolvendo sinais químicos e táteis sejam mais importantes no contexto das interações sociais de cecílias.[4]

Os ovos, larvas e juvenis da maioria das espécies de cecílias nunca foram vistos na natureza. Grande parte do que se conhece sobre a biologia reprodutiva destes animais provém de estudos realizados em cativeiro. Existem espécies ovíparas e vivíparas, e

o desenvolvimento pode ser direto ou indireto, por meio de uma larva, em geral, aquática. Entre as 10 famílias atuais de cecílias, a família sul-americana Rhinatrematidae é considerada a mais basal e todas as espécies aparentemente são ovíparas e apresentam larvas aquáticas, assim como os membros da família Ichthyophiidae do Sudeste Asiático.

Entre as cecílias ovíparas, larvas foram descritas para poucas espécies, mas muitas espécies depositam seus ovos no solo, e o desenvolvimento é direto; do ovo já nasce uma cecília formada. A viviparidade parece ter evoluído independentemente em diferentes famílias, porém, os detalhes desta evolução são desconhecidos devido à falta de informações sobre a reprodução em diversas espécies e de estudos sobre as relações filogenéticas entre as espécies.[4] Das 32 espécies de cecílias conhecidas para o Brasil, duas pertencem à família Rhinatrematidae e as demais estão distribuídas entre as famílias Caeciliidae, Siphonopidae e Typhlonectidae. Entre essas espécies, algumas são ovíparas com larvas aquáticas, outras são ovíparas com desenvolvimento direto e há algumas vivíparas.

Em todas as espécies vivíparas, o desenvolvimento embrionário ocorre no interior do oviduto da fêmea, em uma região denominada útero. No início, o embrião se nutre das reservas de vitelo do ovo, o qual se esgota rapidamente. Nessa fase, o embrião desenvolve dentes fetais especializados e a parede do oviduto da fêmea começa a secretar uma substância branca leitosa rica em lipídios, chamada de leite uterino. Os embriões passam então a se alimentar raspando a parede do útero materno. A gestação pode durar meses e os filhotes nascem com um tamanho relativamente grande, que pode chegar a 60% do tamanho da fêmea. As trocas gasosas parecem ser realizadas pelo contato íntimo entre as brânquias do embrião e a parede do oviduto. Os embriões de espécies vivíparas desenvolvem enormes brânquias arborescentes ou saculiformes (Figura 6.13) altamente vascularizadas. Tais estruturas provavelmente desempenham funções de absorção de nutrientes e de trocas gasosas entre o embrião e a parede do útero da mãe, a qual é também muito vascularizada.

O cuidado parental varia desde o cuidado com os ovos até o cuidado com os neonatos (Figura 6.14). Na família Ichthyophiidae, os ovos são comumente depositados em cavidades no solo ou sob a vegetação marginal dos corpos d'água e, pelo menos para uma espécie, sabe-se que os ovos são cuidados pelas fêmeas. Depois da eclosão as larvas deslocam-se para a água, onde completam seu desenvolvimento. A maioria dos casos de cuidado parental de ovos foi descrita para espécies ovíparas, todas apresentando desenvolvimento direto, como é o caso da espécie sul-americana *Siphonops paulensis*.

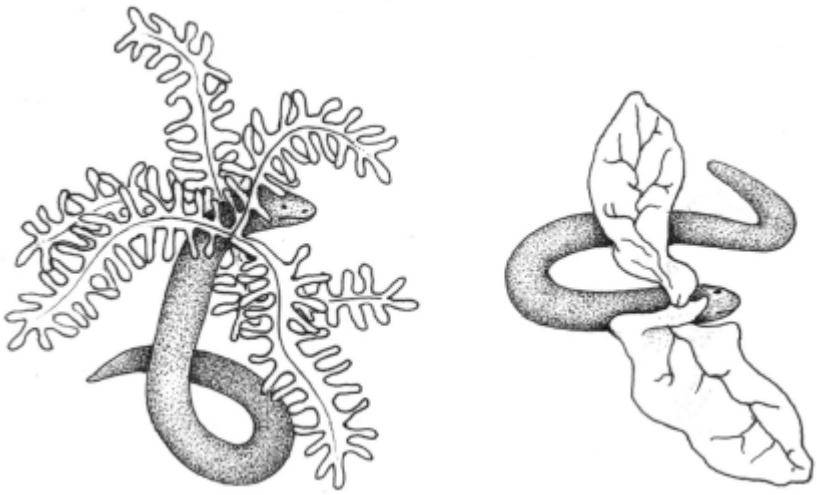


Figura 6.13 Embriões de espécies vivíparas de cecílias (Gymnophiona) com brânquias externas arborescentes **(A)** ou saculiformes **(B),** as quais permanecem em contato íntimo com a parede do oviduto materno, por onde ocorrem as trocas gasosas e de nutrientes. (Adaptada de Pough *et al*[7]

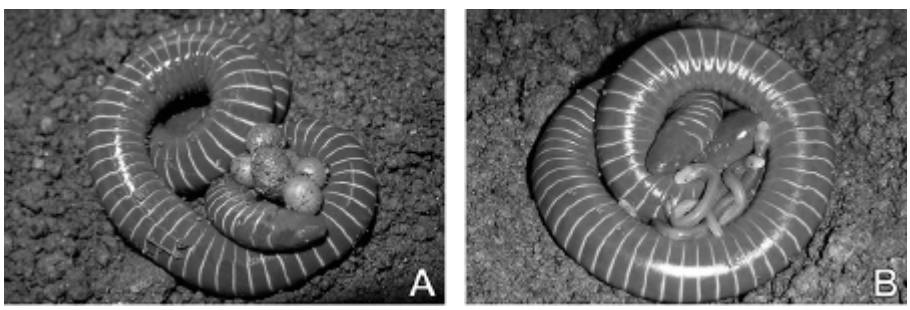


Figura 6.14 Espécie ovípara de cecília brasileira do gênero *Siphonops*, em que a fêmea cuida dos ovos **(A)** e dos filhotes recém-nascidos **(B).** (Fotografias de: **A.** Daniel Loebmann; **B.** Carlos Jared.) (Esta figura encontra-se reproduzida em cores no Encarte.)

O cuidado com os neonatos realizado pela fêmea é conhecido para algumas espécies de cecílias. Na espécie ovípara sul-americana *Siphonops annulatus* (Figura 6.14 A e B) e na espécie do Quênia *Boulengerula taitanus*, os neonatos permanecem com a mãe após a eclosão até alcançarem um bom tamanho corpóreo. Esses neonatos apresentam dentes mais semelhantes aos dentes fetais dos embriões das espécies vivíparas do que aos dentes dos adultos. Um estudo detalhado revelou que os filhotes da espécie do Quênia utilizam esses dentes especializados para raspar e se alimentar da pele da fêmea.[6] Análises histológicas da pele das mães revelaram modificações associadas à nutrição dos filhotes, tais como o espessamento da pele por meio do alongamento das células epiteliais, bem como a presença de lipídios no interior dessas células epidérmicas. Esse tipo de cuidado parental, denominado dermatotrófico, um fenômeno incomum entre os tetrápodes, sendo conhecido também em peixes. Devido às evidências de que os dentes dos neonatos e dos embriões de espécies vivíparas seriam estruturas homólogas, é bem provável que as espécies vivíparas tenham evoluído a partir de ancestrais dermatotróficos, os quais já tinham dentição pré-adaptada à incubação intrauterina.

■ Reprodução em salamandras

Fertilização, corte e territorialidade

Em torno de 670 espécies de salamandras são conhecidas no mundo. A maioria pertence à família Plethodontidae, atualmente a maior em número de espécies (444), sendo encontrada na América do Norte, Central e do Sul. Na Amazônia brasileira são conhecidas 5 espécies de salamandra do gênero *Bolitoglossa*, mas a biologia dessas espécies é praticamente desconhecida.

Em salamandras a fertilização pode ser externa ou interna. Fertilização externa é conhecida para representantes das famílias consideradas basais (p. ex., Cryptobranchidae, Hynobiidae e, provavelmente, Sirenidae), porém, em mais de 90% das espécies de salamandra a fertilização é interna. Diferentemente das cecílias, os machos de salamandras não apresentam órgão copulador e a fertilização ocorre por meio da transferência de um pacote de espermatozoides, o espermatóforo, do macho para a fêmea. A forma e o tamanho do espermatóforo variam entre as espécies, mas basicamente consiste em um pacote de espermatozoides sobre uma base gelatinosa, a qual reproduz o formato do interior da cloaca do macho (Figura 6.15 A). O modo como o pacote de esperma é aderido à base gelatinosa também difere entre as espécies. O macho pode depositar o espermatóforo sobre o corpo da fêmea ou sobre o substrato e a fêmea o recolhe com a cloaca. Quando a cobertura se dissolve, os espermatozoides são liberados e a fecundação ocorre nos ovidutos da fêmea.

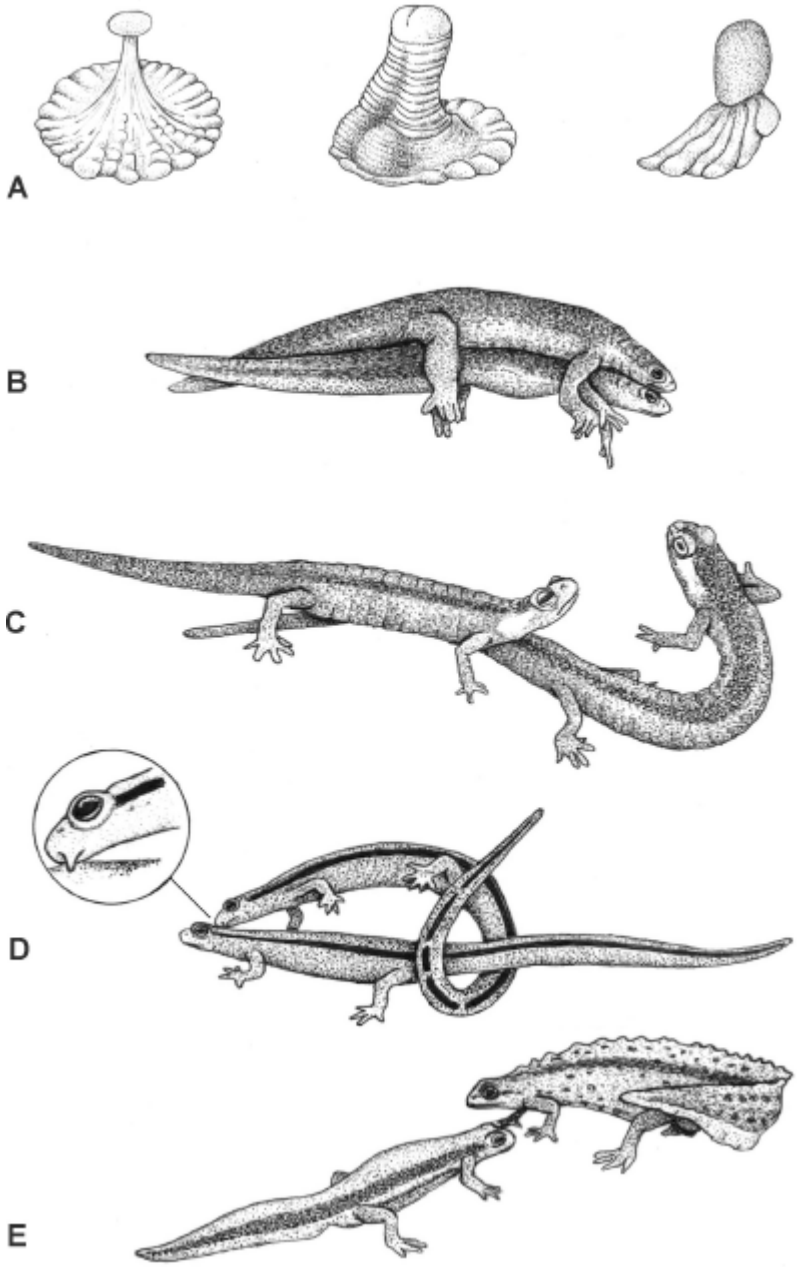


Figura 6.15 A. Espermatóforos de diferentes espécies de salamandras, por meio dos quais ocorre a transferência de espermatozoides do macho para a fêmea. Comportamentos de corte em salamandras e diferentes maneiras de transferência de feromônios: **B.** Macho da família Salamandridae esfregando a região gular na cabeça da fêmea; machos de Plethodontidae do gênero *Plethodon* **(C),** que esfrega a região gular contendo a glândula mental sobre o corpo da fêmea, ou do gênero *Eurycea* **(D)**, que utiliza seu dente hipertrofiado para raspar e inocular o feromônio na fêmea (*detalhe*). **E.** Macho de tritão aquático (*Triturus*) cortejando fêmea e utilizando sua cauda para criar uma corrente de água que leva o feromônio até ela. (Adaptada de Pough *et al*[7])

A evolução do espermatóforo está associada a modificações importantes tanto na morfologia do trato reprodutor feminino quanto no comportamento social e reprodutivo dos urodelos. As fêmeas de espécies com fertilização interna, por exemplo, apresentam espermateca, formada por um conjunto de canais ou um canal único conectado à cloaca, onde podem estocar espermatozoides por períodos variáveis de tempo.[4] Sabe-se, inclusive, que em algumas espécies a parede da espermateca produz uma substância nutritiva que mantém os espermatozoides viáveis. O tempo que o espermatozoide permanece viável não foi determinado para a maioria das espécies, mas há relatos de até 2 anos para algumas espécies; porém, a maioria é capaz de reter espermatozoides viáveis por poucos meses. Desse modo, nestas salamandras a fertilização e a deposição dos ovos podem ocorrer meses após o acasalamento.

Como as fêmeas têm a oportunidade de se acasalar com muitos machos ao longo do período reprodutivo e são capazes de estocar espermatozoides viáveis, existe a possibilidade de competição de esperma, isto é, os espermatozoides de vários machos competirem entre si pela fertilização dos ovócitos da fêmea, afetando o sucesso reprodutivo individual de cada macho.[8] A fertilização de ovócitos por mais de um macho já foi relatada para algumas espécies de salamandras com fertilização interna.

O comportamento de corte em salamandras também parece estar associado à evolução do espermatóforo. O custo relativamente alto de se produzir espermatóforos, comparado ao custo de se produzir apenas espermatozoides, provavelmente limita a taxa de produção de espermatóforos. Isso pode ter exercido uma forte pressão de seleção para um aumento da eficiência na transferência dos espermatóforos, levando à evolução de comportamentos de corte extremamente elaborados em salamandras, como os observados nas famílias Salamandridae e Plethodontidae (Figura 6.15 B a E).

Na maioria das espécies com fertilização interna, o macho corteja a fêmea e deposita um ou mais espermatóforos sobre o solo, no leito de riachos ou lagoas, sobre rochas ou outro substrato, dependendo do hábitat da espécie. Além da eficiência na transferência do espermatóforo, a corte é importante para o reconhecimento específico, atuando como um mecanismo de isolamento reprodutivo pré-zigótico. Os espermatóforos também podem atuar no isolamento reprodutivo pré-zigótico, pois o formato distinto entre as diferentes espécies dificulta que o espermatóforo do macho de uma espécie se ajuste à cloaca da fêmea de outra espécie. Os comportamentos de corte são muito variáveis entre as espécies, envolvendo comunicação visual, química e tátil. Feromônios são liberados primariamente pelos machos e, além de atuarem no reconhecimento específico, devem estimular a atividade endócrina das fêmeas.[7] Na maioria das espécies terrestres, a liberação do feromônio envolve o contato físico, no qual o macho aplica substâncias produzidas por glândulas especializadas (glândulas hedônicas) ao corpo da fêmea durante a corte (Figura 6.15 B). Essas glândulas podem estar localizadas na face, na região gular ou na cloaca. Os machos de muitas espécies da família Plethodontidae têm uma glândula na região gular (glândula mentoniana) e sua secreção é aplicada sobre a fêmea por meio de contato físico entre macho e fêmea (Figura 6.15 C). Contudo, machos de algumas espécies apresentam dentes hipertrofiados, os quais são utilizados para raspar ou morder a pele da fêmea e inocular o feromônio (Figura 6.15 D). Em espécies aquáticas é comum a transferência de feromônios sem que haja contato físico. Tritões machos do gênero *Triturus* (Salamandridae), por exemplo, realizam elaboradas exibições posturais, durante as quais vibram a cauda para criar uma corrente de água que leva o feromônio de sua cloaca até a fêmea (Figura 6.15 E).

Em dois gêneros da família Salamandridae (*Euproctus* e *Calotrion*), o macho segura a fêmea por meio de mordidas ou cercando-a com a cauda. Na sequência, ele deposita espermatóforos diretamente sobre a cloaca da fêmea, ou sobre o corpo dela, e os empurra até a cloaca da fêmea com os pés. A transferência direta de espermatóforos parece ser um modo derivado do padrão geral, no qual o espermatóforo é depositado sobre o substrato.

Muitas espécies de salamandras apresentam dimorfismo sexual em tamanho e, na maioria das vezes, as fêmeas alcançam maiores tamanhos se comparadas aos machos.[4] A pressão de seleção para o aumento da fecundidade parece explicar o maior tamanho das fêmeas, pois as maiores produzem mais ovos ou ovos maiores. Muitas espécies de tritões (Salamandridae) apresentam acentuado dimorfismo sexual, com machos exibindo coloração diferenciada e mais evidente se comparada à das fêmeas, além de cristas dorsais e caudas maiores, características utilizadas durante as exibições de corte. Essas características, em geral, desenvolvem-se durante o período reprodutivo em resposta a elevados níveis de hormônios sexuais. Em espécies de Plethodontidae, em que interações agressivas entre machos incluem mordidas, os machos podem apresentar a cabeça maior, com crânio reforçado e musculatura das maxilas mais desenvolvida. Há, contudo, espécies nas quais machos e fêmeas são agressivos e o dimorfismo não é acentuado.

As salamandras podem exibir comportamento territorial agressivo em inúmeras situações, tais como defesa de itens alimentares, locais de abrigo, locais de desova, disputa por fêmeas, entre outras.[4] Uma das salamandras mais bem estudadas em relação ao comportamento territorial é *Plethodon cinereus*, da América do Norte. Nesta espécie, machos e fêmeas são territoriais na maior parte do tempo e defendem territórios de melhor qualidade, ou seja, aqueles com boa oferta de presas e melhores condições de umidade. Observações em cativeiro também mostraram que machos e fêmeas podem defender o mesmo território durante o período reprodutivo, mas os machos são mais agressivos em relação a outros machos e as fêmeas com as outras fêmeas. Durante as interações agressivas, além de exibições posturais como arquear ou levantar o dorso e a cauda, o principal comportamento é o de morder diferentes partes do corpo do oponente. As brigas raramente são fatais, mas o sucesso reprodutivo do indivíduo perdedor pode diminuir ao longo do tempo devido aos ferimentos.

Desovas, larvas e cuidado parental

Os modos reprodutivos em salamandras não são tão diversificados quanto em anuros, os quais serão discutidos mais adiante. A maior parte das espécies de caudados é ovípara, e a ovoviviparidade e a viviparidade são observadas em poucas espécies. Os ovos podem ser depositados em água corrente ou ambiente lêntico e as larvas aquáticas completam seu desenvolvimento na água. Desova terrestre ocorre em muitas espécies, em que os ovos podem ser depositados em meio à serapilheira, sob troncos ou pedras, ou em depressões ou cavidades no solo. Em algumas salamandras, do ovo emerge uma larva que se desenvolve na água, em outras espécies as larvas permanecem em um ninho terrestre e completam seu desenvolvimento apenas com o suprimento de vitelo do ovo.

O desenvolvimento direto a partir de ovos terrestres ou arborícolas é característico de espécies da família Plethodontidae, incluindo as espécies brasileiras do gênero *Bolitoglossa*. Isso poderia explicar o sucesso desta família em termos de ocupação de

hábitats e número de espécies, sendo a mais diversificada entre as salamandras. Os ovos terrestres podem ser depositados em cavidades no solo, entre frestas de pedras, ou em buracos de troncos caídos. Os ovos arborícolas podem ser depositados em meio ao musgo no tronco das árvores ou dentro de bromélias. As fêmeas permanecem com os ovos na maioria das espécies.

A baixa diversidade de modos reprodutivos em salamandras parece estar associada à baixa diversidade de espécies deste grupo (cerca de 670 espécies de salamandras contra mais de 6.300 de anuros). Outra razão seria o baixo número de espécies arborícolas, todas de uma única subfamília, Plethodontinae, a maioria na tribo Bolitoglossini, as quais não apresentam a mesma diversidade de modos observados nos anuros arborícolas.

Apesar de a fertilização interna ser quase universal em salamandras, a retenção de embriões no oviduto evoluiu em poucas espécies. Ovoviviparidade ou viviparidade são conhecidas para um único clado da família Salamandridae, em espécies dos gêneros *Salamandra* e *Mertensiella*. A distinção entre ovoviviparidade e viviparidade nessas espécies é dificultada devido à gradação entre esses dois modos nas várias formas de nutrição dos embriões. Em algumas espécies, as fêmeas retêm os embriões em uma porção dilatada do oviduto (útero), os quais adquirem nutrientes a partir do vitelo do ovo. Uma vez que o vitelo se esgota, as larvas nascem e completam seu desenvolvimento em ambientes aquáticos. Em outras espécies, poucos embriões se desenvolvem no interior da fêmea e, inicialmente, são mantidos pelas reservas de vitelo do ovo. Posteriormente, os embriões alimentam-se de ovócitos não fecundados ou de embriões menores contidos nos ovidutos e, após uma gestação de meses, a fêmea dá a luz jovens completamente ou quase metamorfoseados. *Salamandra atra* e *S. lanzai* são vivíparas e as fêmeas dão à luz jovens completamente metamorfoseados. Ambas as espécies habitam regiões montanhosas da Europa, onde o clima é frio, e o período de gestação pode chegar a 5 anos em algumas populações. Em *S. atra*, um ovo é fertilizado em cada oviduto e os embriões alimentam-se dos demais ovócitos não fertilizados. Eventualmente, a nutrição pode ser complementada por secreções produzidas na parede do oviduto e os embriões utilizam dentição especializada para raspar o epitélio do útero materno.[4])

O cuidado parental em salamandras inclui o cuidado com os ovos e as larvas. O cuidado com ovos aquáticos por machos foi descrito para espécies nas famílias Cryptobranchidae e Hynobiidae. Para muitas espécies, fêmeas foram observadas cuidando de ovos depositados em riachos. No gênero *Amphiuma*, as fêmeas depositam os ovos em cavidades no leito de lagoas rasas e, quando estas secam, elas permanecem enroladas junto aos ovos. Em muitas espécies com ovos terrestres e larvas aquáticas, as fêmeas cuidam dos ovos. O cuidado com os ovos inclui desde comportamentos agressivos contra predadores até a ingestão de ovócitos não fecundados ou remoção de ovos fungados. Há relatos também de que a fêmea deposita secreções produzidas na pele sobre os ovos, provavelmente para inibir a proliferação de fungos e bactérias.

O cuidado parental de ovos realizado pelas fêmeas é regra na maioria das espécies da família Plethodontidae com desova terrestre. Nesta família, há espécies em que não existe o cuidado parental, mas não há relatos de cuidado parental exercido pelo macho. Em alguns casos, as fêmeas permanecem com as larvas no ninho por alguns dias até que as larvas consigam alcançar a água. Nas espécies com ovos terrestres e desenvolvimento direto, o cuidado parental exercido pela fêmea é quase universal. O acasalamento em muitas espécies de pletodontídeos da América do Norte ocorre no outono ou início da primavera, mas os ovos são depositados no final da primavera ou início do verão. Desse modo, no momento da deposição dos ovos, em geral, os machos não estão presentes, e este fato é apontado como uma das razões para que o cuidado parental de ovos seja realizado quase que exclusivamente pelas fêmeas nas espécies de salamandras com fertilização interna.[4]

Pedomorfose

A retenção de caracteres larvais em salamandras adultas é denominada pedomorfose. Todos os adultos das famílias Cryptobranchidae, Sirenidae, Amphiumidae e Proteidae retêm algumas características larvais e não sofrem metamorfose completa, mesmo quando tratados com hormônios tireoidianos, os quais estão envolvidos no controle da metamorfose. Eles diferem, porém, nas características larvais retidas. Adultos de criptobranquídeos não têm brânquias externas, as quais são observadas em todos os membros das outras três famílias.

Outras características larvais que podem ser observadas nos adultos incluem o sistema de linhas laterais, nadadeira caudal e ausência de pálpebras. A pedomorfose ocorre também em algumas espécies de muitas outras famílias de salamandras, como por exemplo, Ambystomatidae (Figura 6.16 A), Dicamptodontidae, Hynobiidae, Plethodontidae e Salamandridae. Tal fenômeno é bastante difundido em espécies cavernícolas. Em alguns casos a pedomorfose é geneticamente fixa e as espécies são chamadas de pedomórficas obrigatórias; em outros a pedomorfose é facultativa. Histórias de vida bastante flexíveis são observadas entre espécies da família Ambystomatidae, encontradas do Alasca até o México. A pedomorfose é particularmente comum em populações que vivem no Planalto Mexicano, uma região relativamente árida, com muitos lagos permanentes. Muitos desses lagos têm populações isoladas de *Ambystoma*, algumas compostas inteiramente por indivíduos pedomórficos, como é o caso da espécie *A. mexicanum*, conhecida popularmente como axolotle (Figura 6.16 A e B), nome dado pelo povo Azteca. Em alguns casos, porém, é possível encontrar indivíduos pedomórficos e adultos, completamente metamorfoseados, coexistindo na mesma população.[4]

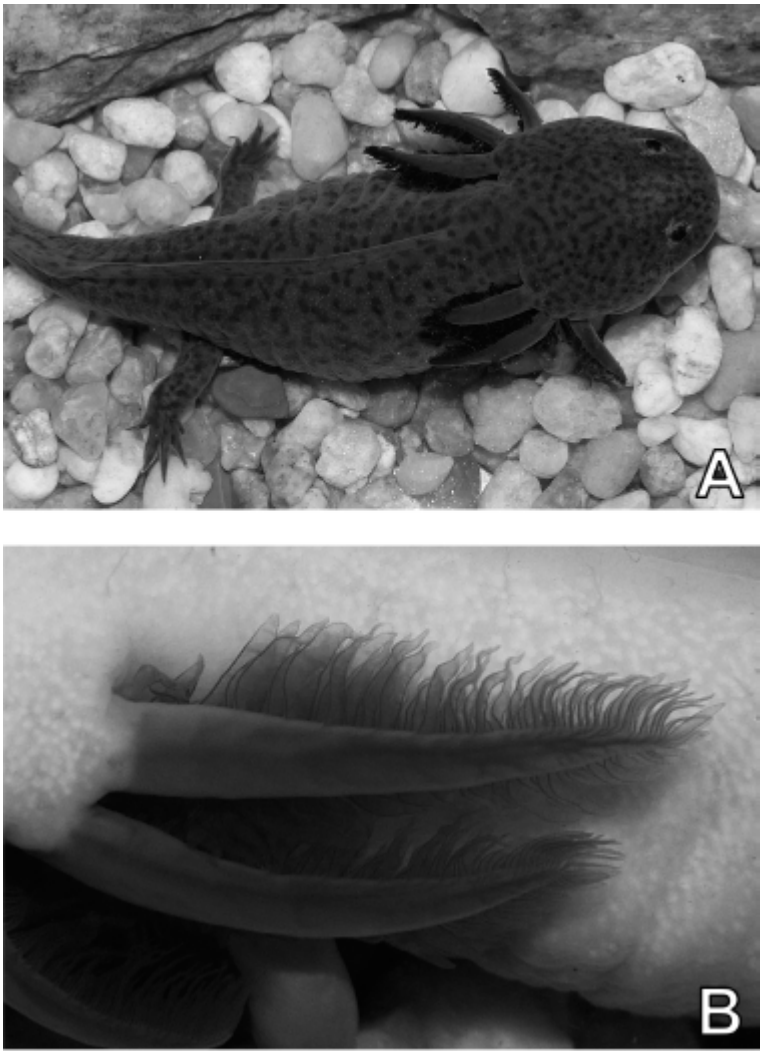


Figura 6.16 Axolotle, espécie de salamandra pedomórfica do México (*Ambystoma mexicanum*, Ambystomatidae). **A.** Adulto com brânquias externas e sem pálpebras. **B.** Detalhe das brânquias externas em adulto albino. (Fotografias de Daniel Loebmann.) (Esta figura encontra-se reproduzida em cores no Encarte.)

As razões que levaram as espécies à perda da capacidade de sofrer metamorfose completa são muito debatidas na literatura. A pedomorfose deve envolver não apenas alterações na produção de hormônios tireoidianos, mas também alterações relacionadas com a sensibilidade dos tecidos à ação desses hormônios, ou ambos os processos. Estudos mais recentes propõem que a pedomorfose representa uma estratégia que evoluiu em resposta à seleção natural e que, provavelmente, a seleção tenha atuado sobre:

- mudanças na atividade da glândula tireoide
- mudanças na sensibilidade dos tecidos-alvo aos hormônios tireoidianos
- diferentes respostas da tireoide e tecidos-alvo às condições ambientais
- uma combinação dessas três características.

A seleção também pode ter favorecido a plasticidade no controle hormonal da metamorfose, possibilitando a ocorrência de pedomorfose facultativa quando as condições são favoráveis na água ou a completa metamorfose quando as condições no ambiente aquático são desfavoráveis. A importância relativa das condições ambientais varia de acordo com a ecologia da espécie, mas muitos estudos sugerem que a pedomorfose seja favorecida em ambientes aquáticos estáveis, como lagoas permanentes e riachos, cercados por ambiente terrestre inóspito, com temperaturas baixas, escassez de alimento, alta densidade de predadores ou apresentando condições severas de aridez. De fato, muitas populações pedomórficas são encontradas em lagos permanentes ou lagoas em regiões relativamente áridas, como os ambistomatídeos do planalto mexicano e outros locais no oeste da América do Norte.[4]

■ Reprodução em anuros

Padrões temporais de reprodução

Os ovos, larvas e anfíbios adultos são vulneráveis à dessecação e, por isso, dependentes de ambientes aquáticos ou úmidos. Como consequência, dois padrões principais de atividade reprodutiva podem ser observados em anuros tropicais. Muitas espécies que habitam as florestas tropicais úmidas, tais como a Floresta Amazônica e a Floresta Atlântica, são capazes de se reproduzir durante o ano todo, desde que haja disponibilidade de ambientes úmidos ou corpos d'água. Essas florestas são caracterizadas pela alta precipitação anual e umidade relativa do ar, que se aproxima de 100%, sendo possível encontrar espécies que se reproduzem em pequenos riachos, água acumulada em bromélias, ocos de árvores ou no chão úmido. Já as espécies que ocorrem em ambientes abertos e sazonais em relação às chuvas, tais como os encontrados no Cerrado, na Caatinga e no Pantanal, reproduzem-se principalmente na estação chuvosa, quando se formam poças, brejos e alagados temporários.

Algumas espécies têm períodos reprodutivos muito curtos, de um a poucos dias, geralmente após as primeiras chuvas fortes do ano. Essas espécies apresentam reprodução explosiva, nome adotado devido ao grande número de indivíduos que se reúnem ao redor de uma lagoa ou poça. No outro extremo estão as espécies que se reproduzem durante muitos meses até o ano todo, desde que haja disponibilidade de água ou alta umidade atmosférica. Essas espécies são consideradas como de atividade reprodutiva prolongada. O padrão de atividade reprodutiva exerce grande influência sobre muitos aspectos do comportamento das espécies. Machos de espécies de reprodução prolongada, por exemplo, tendem a ser muito mais territoriais que os machos de reprodução explosiva, pois estes últimos apresentam tão pouco tempo para se reproduzirem e ocorrem em tão alta densidade de indivíduos que se torna desvantajoso gastar tempo e energia com defesa de território. Portanto, são observados, geralmente, em espécies de reprodução prolongada comportamentos de formação de *leks* ou arenas em que os machos se exibem, cortes elaboradas, construção de ninhos e defesa de território.

Fertilização, corte e territorialidade

Ao contrário dos grupos anteriores, em anuros a fertilização é externa na grande maioria das espécies. Durante a estação reprodutiva, em geral, os machos reúnem-se em torno de um corpo d'água e passam a emitir o canto de anúncio, conhecido popularmente por coaxo, para atrair as fêmeas. Estudos mostraram que as fêmeas são capazes de avaliar a qualidade do macho por meio de seu canto. Isso é possível devido ao fato de a frequência e outros parâmetros físicos do canto estarem correlacionados com o tamanho corpóreo do macho e com o seu estado de saúde. Desse modo, as fêmeas são capazes de escolher o macho avaliando as características de seu coaxo, as quais fornecem pistas sobre seu tamanho, sua condição de saúde, capacidade de defender um território etc. Este processo é parte da seleção sexual, ou seja, um tipo de seleção natural em que as características favorecidas são aquelas que conferem alguma vantagem na aquisição de parceiros sexuais. Quando há a escolha do macho pela fêmea, ou vice-versa, diz-se que a seleção é intersexual, já nos casos em que os machos disputam uma fêmea, ou as fêmeas disputam um macho, o que ocorre é seleção intrassexual (entre indivíduos do mesmo sexo). A seleção sexual é a responsável pela evolução de muitas das características distintas entre os sexos, os chamados dimorfismos sexuais, observados nos mais diversos grupos animais.

Muitas vezes, as fêmeas escolhem o macho maior entre aqueles que a cercam, porém, o mais frequente é a escolha do macho que seja compatível com seu tamanho. Isso se deve ao fato de, no momento da desova, a perfeita justaposição das cloacas ser muito importante para maximizar o sucesso de fertilização, já que esta ocorre externamente e, em geral, na água. Há relatos de que, quando o macho é muito maior ou muito menor do que a fêmea, as cloacas não ficam bem justapostas, e a taxa de fertilização dos ovócitos decresce.

Comportamentos de defesa de território foram mais comumente observados em machos de diferentes espécies de anuros. Em espécies de reprodução prolongada, os machos chegam ao ambiente de reprodução e escolhem seu local de canto. Espécies de pererecas arborícolas, em geral, utilizam galhos ou folhas na vegetação como poleiros; já espécies terrestres ou aquáticas delimitam uma área de onde emitirão seus coaxos. Além do local de canto, os machos também podem defender os locais de oviposição. O tamanho do território varia de uma espécie para outra e é comum os machos manterem-se espaçados uns dos outros. Muitas vezes, quando um macho intruso invade um território ocupado, o macho residente para de emitir o canto de anúncio e passa a emitir um canto agressivo. Se o macho intruso permanece, os dois podem travar um duelo vocal, o qual pode evoluir para perseguições ou lutas corporais.

Muitas espécies da família Hylidae são conhecidas como rãs-gladiadoras por apresentarem comportamentos territoriais muito agressivos. Os machos apresentam espinhos no osso pré-polical (na parte interna da mão) bem desenvolvidos, os quais são utilizados nas brigas para ferir o oponente. Durante as brigas, os machos se abraçam peito contra peito e tentam, por exemplo, ferir o olho ou o tímpano do rival (Figura 6.17 A e B). Machos de muitas espécies da família Leptodactylidae também apresentam espinhos bem desenvolvidos utilizados em lutas, porém, essas estruturas são córneas e perdidas fora do período reprodutivo (Figura 6.17 C). Os espinhos também podem ser utilizados como defesa contra predadores.

A comunicação acústica é a mais conspícua e a mais estudada em anuros. Como a maioria dos anuros tem hábito noturno,

provavelmente como uma maneira de evitar a dessecação nas horas mais quentes do dia, a comunicação acústica é extremamente eficiente e importante em contextos sociais de corte e territorialidade, pois independe da luz. Contudo, além da comunicação acústica, relatos de comportamentos de sinalização visual em muitas espécies de anuros têm se tornado cada vez mais comuns. A comunicação visual para anfíbios parece ser tão importante quanto a acústica ou a química. A pequena rã-de-corredeira da Mata Atlântica, *Hylodes asper*, por exemplo, apresenta um vasto repertório de sinais visuais utilizados tanto em comportamentos de corte quanto durante interações territoriais entre machos (Figura 6.18 A). Até recentemente a maioria das observações de comunicação visual havia sido feita para espécies diurnas, como *H. asper*, sugerindo que a luminosidade poderia ter favorecido a evolução deste tipo de comunicação. Observações de comunicação visual, no entanto, têm se tornado comuns também para anuros de hábito noturno (Figura 6.18 B), à medida que o número de pesquisadores e de estudos aumentam.[9]

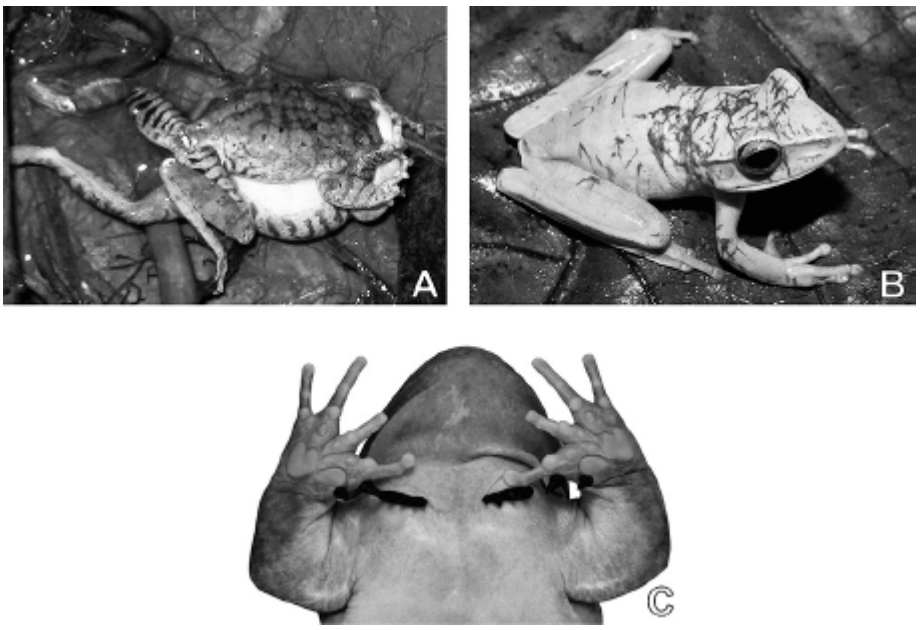


Figura 6.17 A. Machos de uma espécie de rã-gladiadora do gênero *Bokermannohyla* brigando por território. (Fotografia de Renato C. Nali.) **B.** Macho de *Hypsiboas multifasciatus* com cicatrizes decorrentes dos ferimentos causados pelos espinhos no pré-pólex do macho rival. **C.** Espinhos córneos desenvolvidos em macho de uma rã do gênero *Leptodactylus*, utilizados em disputas entre machos e também como estrutura de defesa. (Fotografias **B** e **C** de Daniel Loebmann.) (Esta figura encontra-se reproduzida em cores no Encarte.)

A corte pode ser mais ou menos elaborada dependendo da espécie. Em alguns anuros, a fêmea se aproxima do macho e o toca em alguma parte do corpo. Em seguida, ocorre o acasalamento por meio do abraço nupcial (amplexo), e o casal segue abraçado para o local de desova, geralmente na água.

Existem muitos tipos de amplexo, tais como o inguinal, em que o macho segura a fêmea na região da cintura pélvica, ou o cefálico, quando o macho abraça a fêmea pela cabeça, mas o mais comum é aquele em que o macho segura a fêmea pela cintura peitoral chamado de amplexo axilar (Figura 6.19 A e B). Machos de muitas espécies podem exibir calosidades nupciais nas mãos, na região do osso pré-polical, ou na região peitoral, que entram em contato com a fêmea na hora do amplexo. As calosidades podem ser de diferentes tipos, desde o espessamento da camada córnea, como ocorre em bufonídeos, até a formação de pequenas espículas córneas, observadas em leiuperíneos. Algumas vezes, glândulas que produzem um muco pegajoso ocorrem associadas aos calos.

Foi sugerido que a principal função dessas calosidades é a de aumentar a adesão do macho à fêmea, quando em amplexo, para que ela não escape durante o deslocamento em terra ou dentro da água. Contudo, evidências mostram que talvez a principal função seja a de manter o macho firmemente aderido à fêmea em situações de competição, quando outros machos tentam deslocar o macho já amplectado, principalmente em espécies de reprodução explosiva (discutido mais adiante). Machos de algumas espécies de microhilídeos, que têm o corpo globoso e os membros curtos, produzem secreções adesivas na região do ventre que auxiliam na adesão ao dorso da fêmea no momento do amplexo. Existem umas poucas espécies em que a fêmea libera os ovócitos primeiro e o macho vem na sequência e libera os espermatozoides, sem que haja o amplexo.

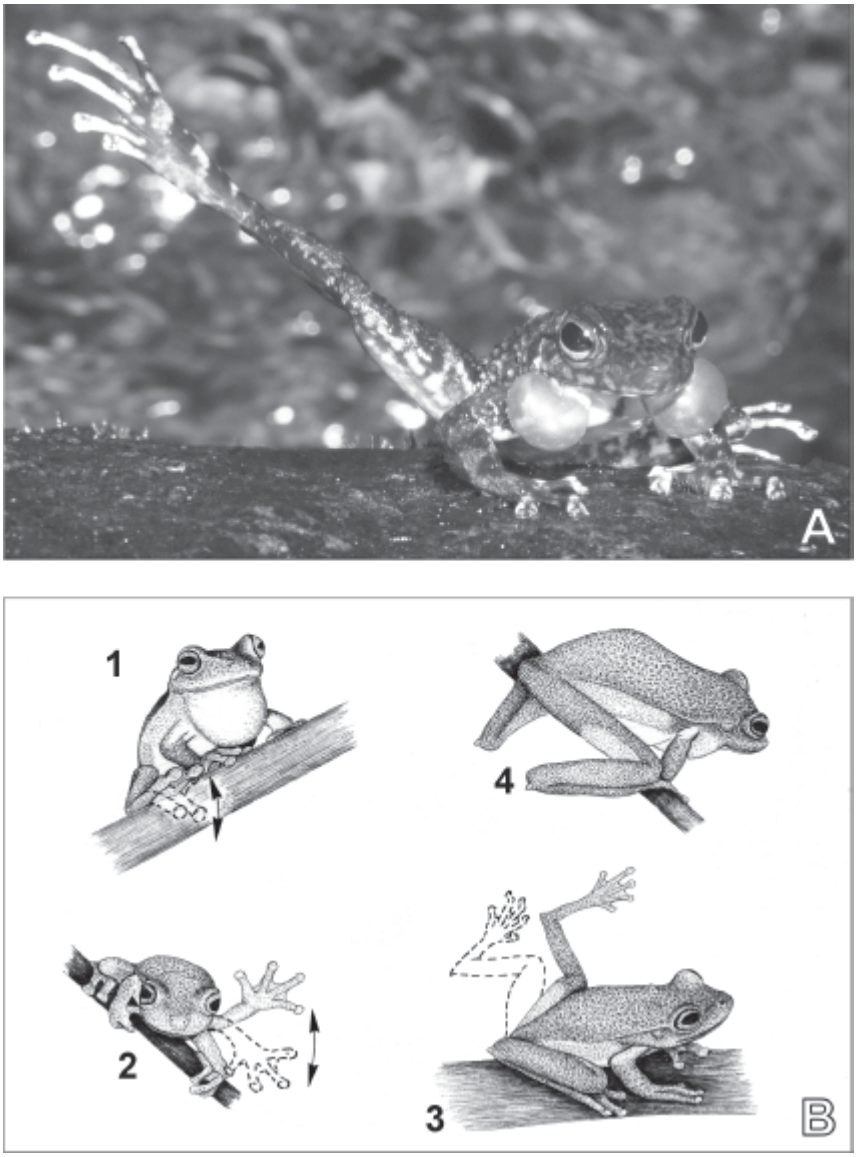


Figura 6.18 Sinalização visual em espécies da Floresta Atlântica. **A.** Rã-de-corredeira macho, *Hylodes asper*, exibindo sinal visual de levantar a pata traseira, chamado de bandeirolamento, e emitindo canto de anúncio ao mesmo tempo (note saco vocal inflado). (Fotografia de Márcio Martins). **B.** Perereca-verde, *Hypsiboas albomarginatus*, exibindo sinais visuais. Em sentido anti-horário: 1 = tamborilar os artelhos; 2 = levantar a mão; 3 = chutar com a pata; 4 = levantar o corpo em postura de apreensão. (Ilustração cortesia de Luis O. M. Giasson.) (A figura **A** encontra-se reproduzida em cores no Encarte.)

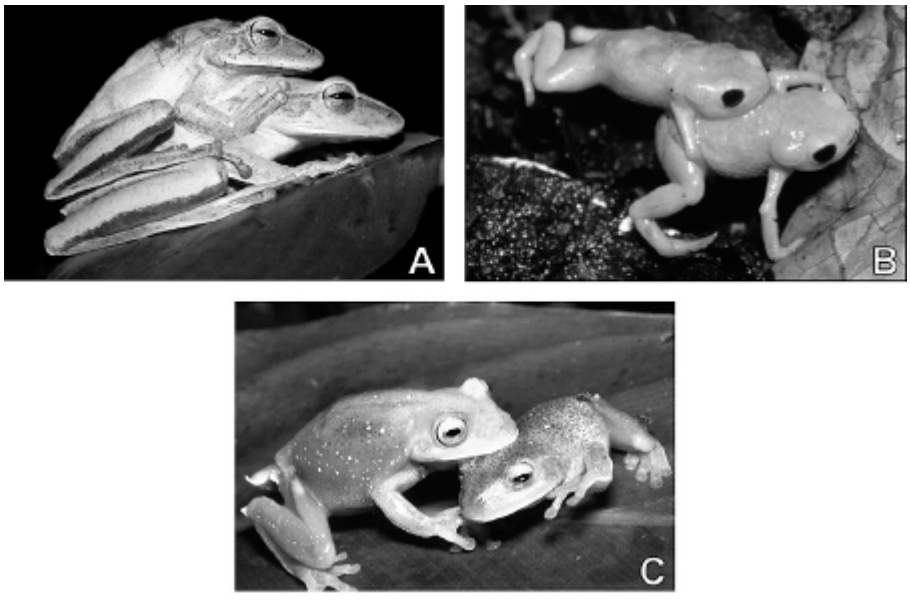


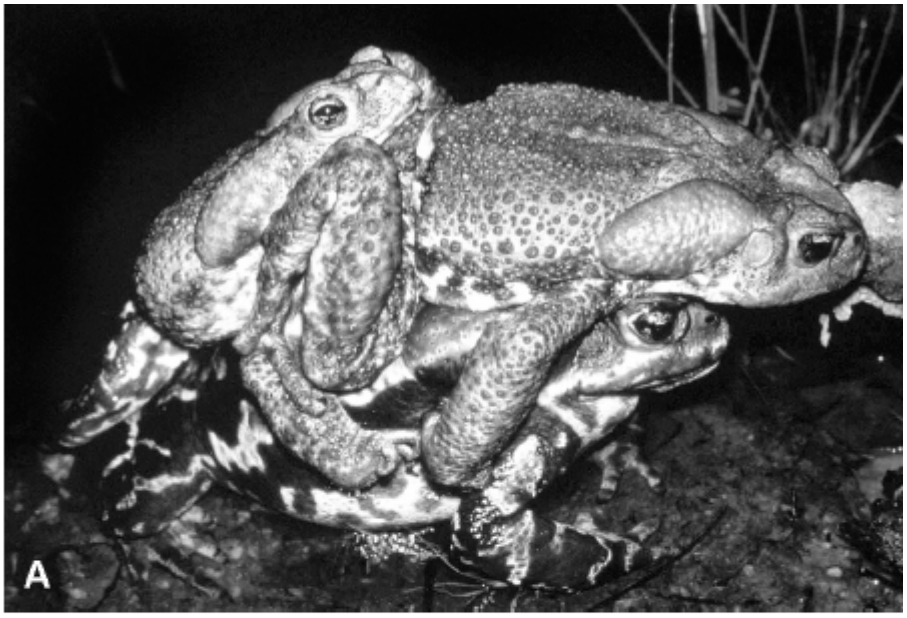
Figura 6.19 Exemplos de amplexo e corte em espécies de anuros brasileiros. **A.** Casal de *Hypsiboas multifasciatus* em

amplexo axilar. (Fotografia de Daniel Loebmann.) **B.** Casal de sapo-pingo-de-ouro, *Brachycephalus ephippium*, em amplexo inguinal. **C.** Comportamento de corte na perereca verde, *Aplastodiscus leucopygius:* a fêmea toca o focinho do macho com a mão e, ao longo da descida da vegetação até o ninho construído pelo macho na margem da lagoa, o casal realiza vários toques mútuos e o macho emite cantos para guiar a fêmea. (Fotografias **B** e **C** de Célio F. B. Haddad.) (Esta figura encontra-se reproduzida em cores no Encarte.)

Algumas espécies exibem cortes elaboradas e muito demoradas, que podem durar horas. Este é o caso, por exemplo, de *Aplastodiscus leucopygius*, uma perereca verde da Floresta Atlântica.[10] Nesta espécie o macho constrói uma toca na margem de lagoas ou riachos, onde a desova será depositada, e sobe até a vegetação para emitir o canto de anúncio e atrair a fêmea. A corte inclui toques entre o macho e a fêmea e a emissão de canto de corte pelo macho (em geral semelhante ao canto de anúncio, porém, com intensidade mais baixa). O macho desce a vegetação lentamente, guiando a fêmea até a toca, e durante o percurso ocorrem muitos toques mútuos e emissão de canto (Figura 6.19 C), provavelmente como modo de assegurar que a fêmea consiga seguir o macho. Esse tipo de corte elaborada é comum em espécies em que o macho constrói o ninho e a fêmea desconhece o local, havendo a necessidade de ser guiada. Nesses casos, também são comuns relatos de fêmeas inspecionando os ninhos construídos pelos machos e, algumas vezes, abandonando os locais como sinal de desaprovação da construção ou do local escolhido pelo macho.

As fêmeas são maiores que os machos na grande maioria das espécies de anuros e a explicação é a mesma dada no caso dos urodelos: o aumento do tamanho do corpo da fêmea parece ser uma resposta à pressão para o aumento da fecundidade. Em contrapartida, há espécies em que machos e fêmeas alcançam tamanhos semelhantes e em algumas os machos são maiores que as fêmeas. Além do tamanho, machos podem ser muitas vezes identificados pela presença dos seguintes caracteres sexuais secundários: saco vocal, espinhos pré-policais desenvolvidos, calosidades nupciais, braços hipertrofiados, tímpano maior que o da fêmea e glândulas de feromônio (p. ex., mentoniana) ou de secreções adesivas desenvolvidas. Nem todos os machos apresentam todas essas estruturas, pois há diferenças entre as espécies, e muitas dessas características podem ser observadas no período reprodutivo e desaparecer fora dele. Dimorfismo sexual em relação à cor é raro em anuros, mas no bufonídeo *Rhinella icterica* do Sudeste brasileiro, os machos apresentam o dorso amarelado enquanto as fêmeas têm uma coloração marrom/creme (Figura 6.20 A). Em algumas espécies, no entanto, não há dimorfismo sexual externamente reconhecível.

A fertilização interna evoluiu independentemente em algumas poucas linhagens de anuros. Machos do gênero *Ascaphus*, da família Ascaphidae, têm a cloaca modificada, formando um órgão copulador semelhante a uma cauda; por esse motivo são chamados de rãs-de-cauda. Esse gênero é um dos mais basais entre os anuros modernos e as únicas duas espécies conhecidas estão restritas ao oeste da América do Norte. O acasalamento é bastante longo, podendo durar até 90 h, mas o motivo ainda é desconhecido. Sugeriu-se que tal comportamento poderia ser uma maneira de evitar que a fêmea copulasse com outros machos, mas disputas entre machos no momento da cópula nunca foram observadas. A fêmea desta espécie é capaz de estocar espermatozoides no oviduto por um longo período, havendo separação entre o período de acasalamento e de desova, como em algumas salamandras de fertilização interna. Os ovos são depositados na água e os girinos são aquáticos.



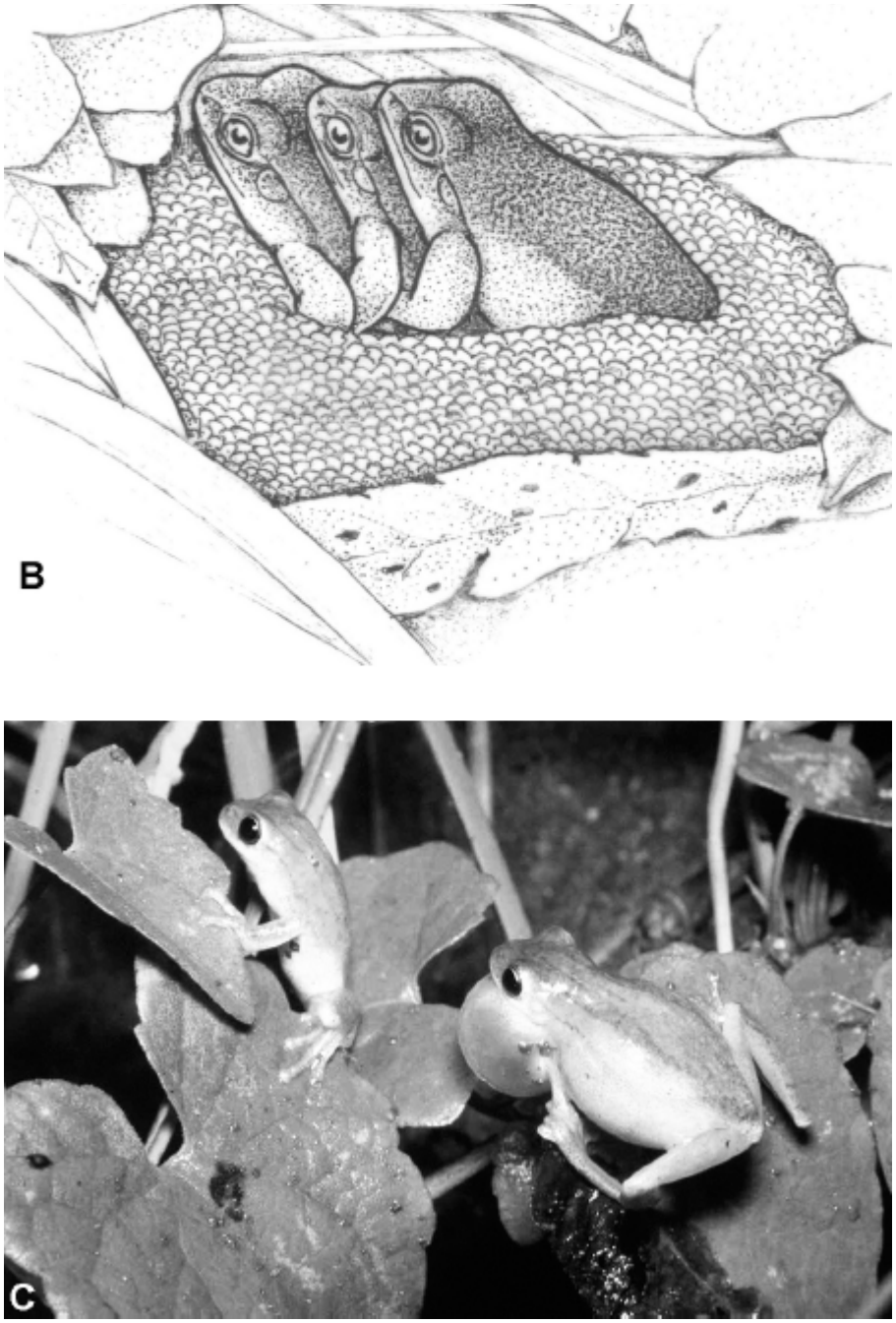


Figura 6.20 Táticas alternativas de acasalamento em anuros brasileiros. **A.** Macho de *Rhinella icterica* tentando desalojar outro em amplexo com uma fêmea (embaixo, de cor marrom/creme). (Fotografia de Célio F. B. Haddad.) **B.** Poliandria simultânea em *Leptodactylus podicipinus*, em que dois machos tentam fertilizar os ovócitos de uma fêmea. (Ilustração original de Prado e Haddad, 2003.) **C.** Comportamento de macho satélite na perereca-do-brejo, *Dendropsophus minutus*. Note que o macho da direita apresenta o saco vocal inflado e o macho oportunista à esquerda adota uma postura submissa ao lado do macho vocalizador. (Fotografia de Célio F. B. Haddad.) (As figuras **A** e **C** encontram-se reproduzidas em cores no Encarte.)

Fertilização interna também é conhecida para duas espécies da família Eleutherodactylidae, *Eleutherodactylus jasperi* e *E. coqui*. O comportamento de acasalamento de *E. jasperi* nunca foi observado e, infelizmente, esta espécie de Porto Rico é considerada extinta. A espécie era ovovivípara e a fêmea dava à luz filhotes completamente formados (veja discussão sobre ovoviviparidade mais adiante, em *Desovas e modos reprodutivos*). Em *E. coqui* o acasalamento ocorre em ninhos protegidos, onde o macho repousa sobre a fêmea, mas o amplexo de fato não ocorre. O casal pode permanecer nesta posição por até 7 h e, eventualmente, a fêmea entrelaça suas patas nas patas do macho, aparentemente para pressionar a cloaca do macho contra a sua. Os ovos são terrestres e o desenvolvimento é direto, o que é característico para as outras espécies desta família. Algumas espécies de bufonídeos africanos, incluindo os gêneros *Nectophrynoides* e *Nimbaphrynoides*, e outros gêneros relacionados, também têm fertilização interna. Este grupo de espécies é interessante por apresentar modos reprodutivos especializados, incluindo a ovoviviparidade e viviparidade. Assim como em *Eleutherodactylus*, os machos não contam com órgão copulador, porém, detalhes sobre o comportamento de acasalamento permanecem desconhecidos.

Táticas alternativas de acasalamento

Quando os machos não conseguem atrair uma fêmea pela emissão de canto, eles se utilizam de táticas alternativas de acasalamento para conseguir se reproduzir. Táticas alternativas, tais como busca ativa por fêmeas e deslocamento de machos amplectados, são muito comuns entre espécies de reprodução explosiva, pois o período de reprodução é extremamente curto e a densidade de machos no agregado é alta. Os machos de reprodução explosiva alternam entre o comportamento de emissão de canto de anúncio e o de busca ativa pela fêmea, durante o qual se deslocam ou nadam em busca de uma parceira e, frequentemente, agarram qualquer objeto que encontram pela frente. Nessas situações, é comum um macho tentar desalojar outro já amplectado a uma fêmea (Figura 6.20 A). Inclusive, machos de rãs norte-americanas de reprodução explosiva exibem calosidades nupciais muito mais desenvolvidas que suas espécies aparentadas de reprodução prolongada, evidenciando a importância dessa estrutura em contextos de competição entre machos.

Outras táticas alternativas incluem a pirataria de desova e a poliandria simultânea. Na pirataria de desova, um macho oportunista espreita um casal desovando e, assim que o casal parte, ele abraça a massa da desova, simulando um amplexo, e libera espermatozoides na tentativa de fertilizar alguns ovócitos. O mais comumente observado em anuros é uma fêmea se acasalando com um macho e, na sequência, o mesmo macho podendo se acasalar com outra fêmea, ou na mesma noite ou em noites consecutivas. Este sistema de acasalamento é chamado de poligínico (um macho com várias fêmeas). Há casos, contudo, em que machos oportunistas se aproximam de um casal em amplexo e liberam espermatozoides nas proximidades do casal, tentando fertilizar pelo menos alguns ovócitos.

Análises de paternidade realizadas para algumas espécies mostraram que esses machos, de fato, conseguem fertilizar alguns ovócitos. Este comportamento oportunista é denominado de poliandria simultânea, isto é, vários machos tentando fertilizar os ovócitos de uma única fêmea ao mesmo tempo, o que gera uma situação de competição de esperma. A ocorrência de poliandria simultânea foi descrita, por exemplo, para espécies de rãs sul-americanas do gênero *Leptodactylus*. Em *Leptodactylus chaquensis* até 8 machos foram observados participando da desova, enquanto em *L. podicipinus*, 2 machos foram observados com uma fêmea (Figura 6.20 B).[11] Posteriormente, tal comportamento também foi descrito para outras 2 espécies brasileiras da família Hylidae.

A poliandria simultânea é um fenômeno pouco relatado para anuros, e até a publicação desses trabalhos, só era conhecida para espécies africanas e asiáticas e algumas poucas das Américas Central e do Norte.[11] A intensa competição espermática gera uma pressão de seleção que pode atuar modificando características do trato genital e/ou gametas de espécies poliândricas. Os machos das espécies brasileiras de *Leptodactylus* que exibem poliandria, por exemplo, apresentam um tamanho relativo de testículos muito maior que o de espécies não poliândricas, provavelmente devido à necessidade de maior produção de gametas para tentar vencer a competição espermática. Outros estudos com outras famílias de anuros mostram o mesmo padrão: espécies poliândricas com testículos bem maiores.

Apesar de as espécies de reprodução prolongada não exibirem uma grande diversidade de táticas alternativas, o comportamento de macho satélite é bastante difundido nessas espécies. Neste tipo de comportamento, um macho oportunista se posiciona nas proximidades de um macho vocalizando, claramente tentando passar despercebido (Figura 6.20 C). Quando uma fêmea se aproxima, pulando na direção do macho que a atraiu vocalizando, o macho satélite intercepta e abraça a fêmea. Muitos estudos mostraram que machos satélites são menores que os machos residentes. As vantagens que teriam levado à evolução destes comportamentos oportunistas são muito debatidas na literatura e, provavelmente, diferem de acordo com a biologia da espécie. Há indícios, porém, de que machos oportunistas seriam indivíduos menores ou mais jovens que não conseguem defender um território ou atrair uma parceira, ou simplesmente machos que estariam aguardando um território vago.

Desovas e modos reprodutivos

Os anfíbios da classe Anura são especialmente diversos quanto aos modos reprodutivos. Atualmente, são conhecidos cerca de 40 modos para anuros,4,[12] em que o mais generalizado e tido como ancestral é aquele em que os ovos são depositados na água, dos quais eclodem girinos que são aquáticos e exotróficos, isto é, alimentam-se de recursos do meio externo. Como exemplo desse modo ancestral, temos espécies de sapo-cururu do gênero *Rhinella* (Figura 6.21 A). Contudo, diversas especializações podem ser vistas entre os anuros em direção a uma reprodução mais independente do ambiente aquático. No Quadro 6.1, são apresentados os modos reprodutivos conhecidos até o momento para anuros e adiante são descritos alguns dos modos conhecidos para espécies neotropicais.

Muitas rãs da família Leptodactylidae depositam seus ovos em ninhos de espuma que flutuam na superfície da água; a espuma da desova é produzida a partir de muco secretado pelos ovidutos da fêmea e liberado juntamente com os ovócitos, o qual é semelhante à albumina da clara do ovo. Durante a desova, o macho produz a espuma batendo as patas traseiras na desova, semelhante a uma batedeira que produz a clara em neve (Figura 6.21 B). A maioria das espécies de pererecas da família Hylidae deposita seus ovos na água, porém existem especializações como a desova em ninhos de barro ou câmaras subterrâneas

construídas pelos machos às margens de corpos d'água (Figura 6.21 C); os girinos aquáticos são levados para a lagoa adjacente pelas águas da chuva ou por inundação dos ninhos. Modos reprodutivos com desovas depositadas sobre folhas pendentes acima de corpos d'água e girinos aquáticos ocorrem em alguns hilídeos, principalmente espécies da subfamília Phyllomedusinae (Figura 6.21 D), e espécies de rãs-de-vidro da família Centrolenidae. Em algumas espécies de rãs da Floresta Atlântica, pertencentes aos gêneros *Cycloramphus* e *Thoropa* (família Cycloramphidae), a desova é depositada sobre rochas úmidas, em frestas de rochas ou sobre raízes de árvores (Figura 6.22 A) em paredões de pedra.

Os girinos são semiterrestres, vivendo em rochas úmidas ou nos filmes de água que escorrem sobre o paredão, na interface entre os ambientes aquático e terrestre (Figura 6.22 B). O modo mais terrestre, com a deposição de ovos no chão úmido da mata e desenvolvimento direto evoluiu independentemente e várias vezes entre os anuros, podendo ser observado em espécies neotropicais das famílias Brachycephalidae, Craugastoridae, Eleutherodactylidae e Microhylidae.

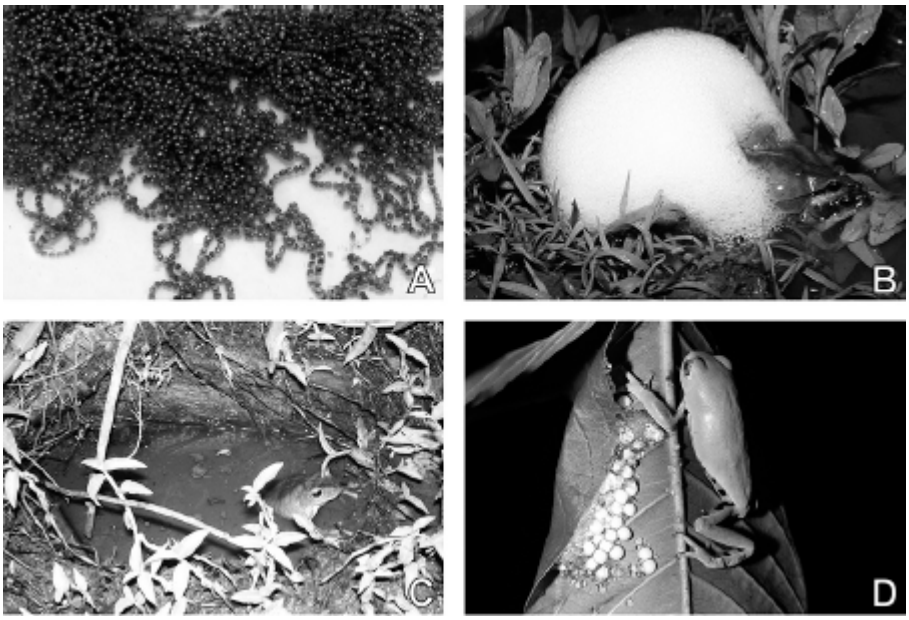


Figura 6.21 Modos reprodutivos em anuros. **A.** Desova aquática típica do gênero *Rhinella*, com os ovos em cordão gelatinoso. **B.** Desova em ninho de espuma sobre a água, característica de muitas espécies da família Leptodactylidae. **C.** Ninho de barro construído pelo macho de sapo-ferreiro (*Hypsiboas faber*), onde a desova é depositada. (Fotografia de Cynthia P. A. Prado.) **D.** Ovos depositados sobre folhas pendentes acima da água em espécies do gênero *Phyllomedusa;* após a eclosão, os girinos se desenvolvem na água. (Fotografias **A, B** e **D** de Daniel Loebmann.) (Esta figura encontra-se reproduzida em cores no Encarte.)

Quadro 6.1 Descrição dos modos reprodutivos em anuros, com exemplos de espécies neotropicais entre parênteses.

I. Ovos aquáticos

A. Ovos depositados na água

Modo 1: ovos e girinos exotróficos em água parada ou ambiente lêntico (sapos-cururu, *Rhinella schneideri;* pererequinha-do-brejo, *Dendropsophus minutus*) (Figura 6.21 A)

Modo 2: ovos e girinos exotróficos em água corrente ou ambiente lótico (sapos-cururu, *Rhinella scitula, Rhinella crucifer*)

Modo 3: ovos e estágios larvais iniciais em câmaras subaquáticas; girinos exotróficos em riachos (rãs-de-corredeira, *Crossodactylus* e *Hylodes*)

Modo 4: ovos e estágios larvais iniciais em ninhos de barro construídos ou naturais; após o transbordamento, girinos exotróficos em poças ou riachos (sapo-ferreiro, *Hypsiboas faber;* sapo-martelinho, *Hypsiboas lundii*) (Figura 6.21 C)

Modo 5: ovos e estágios larvais iniciais em ninhos subterrâneos construídos; após o transbordamento, girinos exotróficos em poças ou riachos (perereca-verde, *Aplastodiscus*)

Modo 6: ovos e girinos exotróficos aquáticos em buracos de troncos ou plantas aéreas (*Phyllodytes*)

Modo 7: ovos e girinos endotróficos em depressões com água

Modo 8: ovos e girinos endotróficos aquáticos em buracos de troncos ou plantas aéreas (*Dendrophryniscus, Frostius pernambucensis*)

Modo 9: ovos depositados em riachos e engolidos pela fêmea; ovos e girinos completam o desenvolvimento no estômago da fêmea

B. Ovos em ninho de bolhas (aquático)

Modo 10: ovos em ninho de bolhas flutuantes em corpo d'água lêntico; girinos exotróficos em poças (*Chiasmocleis leucosticta*)

C. Ovos em ninhos de espuma (aquático)

Modo 11: ovos em ninho de espuma flutuante e girinos exotróficos em poças (perereca-risadinha, *Scinax rizibilis;* rã-manteiga, *Leptodactylus latrans;* rã-cachorro, *Physalaemus cuvieri*) (Figura 6.21 B)

Modo 12: ovos em ninho de espuma flutuante em ambiente lêntico; girinos exotróficos em riachos

Modo 13: ovos em ninho de espuma flutuante em depressões construídas; girinos exotróficos em poças (rã-pingo-d'água, *Leptodactylus podicipinus;* rã-pimenta, *Leptodactylus labyrinthicus*)

Modo 14: ninho de espuma flutuante na água acumulada em bromélias terrestres; girinos exotróficos em corpo d'água lêntico (*Physalaemus spiniger*)

D. Ovos incrustados no dorso de fêmeas aquáticas

Modo 15: dos ovos eclodem girinos exotróficos (*Pipa carvalhoi*)

Modo 16: dos ovos eclodem pequenos sapos formados, isto é, ocorre desenvolvimento direto (*Pipa pipa, Pipa arrabali*) (Figura 6.23 B)

II. Ovos terrestres ou arborícolas (não aquáticos)

E. Ovos no solo, sobre rochas ou em tocas

Modo 17: ovos e estágios larvais iniciais em ninhos escavados; após inundação, girinos exotróficos em poças ou riachos

Modo 18: ovos sobre o solo ou rochas acima da água; após a eclosão, os girinos exotróficos movem-se para a água (*Dendrophryniscus minutus, Phrynomedusa*)

Modo 19: ovos sobre rochas ou em fendas de rochas úmidas ou sobre raízes de árvores acima da água; girinos semiterrestres exotróficos vivendo sobre rochas ou em fendas de rochas em um filme de água, na interface água-terra (*Cycloramphus* e *Thoropa*) (Figura 6.22 A e B)

Modo 20: ovos no solo, dos quais eclodem girinos exotróficos que são carregados até a água pelos adultos (muitas espécies de sapos coloridos da Amazônia e Brasil central dos gêneros *Ameerega* e *Ranitomeya*) (Figura 6.22 D)

Modo 21: ovos no solo, dos quais eclodem girinos endotróficos que completam seu desenvolvimento no ninho (*Zachaenus parvulus*)

Modo 22: ovos no solo, dos quais eclodem girinos endotróficos que completam seu desenvolvimento no dorso ou em um marsúpio no dorso do adulto (*Cycloramphus stejnegeri*)

Modo 23: desenvolvimento direto de ovos terrestres (*Adelophryne, Brachycephalus, Pristimantis, Haddadus, Myersiella*)

F. Ovos arborícolas

Modo 24: ovos sobre folhas acima da água, dos quais eclodem girinos exotróficos que caem em corpo d'água lêntico (*Dendropsophus berthalutzae, Phyllomedusa*) (Figura 6.21 D)

Modo 25: ovos sobre folhas acima da água, dos quais eclodem girinos exotróficos que caem em ambiente lótico (*Dendropsophus ruschii, Vitreorana, Phasmahyla*)

Modo 26: dos ovos eclodem girinos exotróficos que se desenvolvem em água acumulada em cavidades de árvores

Modo 27: ovos arborícolas, dos quais eclodem pequenos sapos formados (*Ischnocnema nasuta* e *I. venacioi*)

G. Ovos em ninho de espuma (terrestre ou arborícola)

Modo 28: ovos em ninho de espuma sobre o solo úmido da floresta; após inundação, girinos exotróficos em poças (*Physalaemus spiniger* e outras espécies próximas)

Modo 29: ninho de espuma com ovos e estágios larvais iniciais em depressões; após o transbordamento, girinos exotróficos em poças ou riachos

Modo 30: ninho de espuma com ovos e estágios larvais iniciais em ninhos subterrâneos construídos; após inundação, girinos exotróficos em poças (muitas espécies de *Leptodactylus*)

Modo 31: ninho de espuma com ovos e estágios larvais iniciais em ninhos subterrâneos construídos; após o

transbordamento, girinos exotróficos em água corrente (*Leptodactylus cunicularius*)

Modo 32: ninho de espuma com ovos em tocas subterrâneas construídas; girinos endotróficos completam o desenvolvimento na toca (algumas espécies de *Adenomera*)

Modo 33: ovos em ninho de espuma arborícola; girinos eclodem e caem em poças ou riachos

H. Ovos carregados pelos adultos

Modo 34: ovos carregados sobre as patas do macho; girinos exotróficos em corpo d'água lêntico

Modo 35: ovos carregados em uma bolsa no dorso da fêmea, o marsúpio; girinos exotróficos em ambiente lêntico

Modo 36: ovos transportados no dorso ou em marsúpio no dorso das fêmeas; girinos endotróficos desenvolvem-se em água acumulada em bromélias ou nos colmos de bambu (*Fritziana*) (Figura 6.22 C)

Modo 37: ovos transportados no dorso ou em marsúpio no dorso das fêmeas; desenvolvimento direto com eclosão de pequenos sapos formados (*Gastrotheca*)

III. Ovos retidos nos ovidutos

I. Ovoviviparidade

Modo 38: os embriões desenvolvem-se nos ovidutos da fêmea e são nutridos pelo vitelo

J. Viviparidade

Modo 39: os embriões desenvolvem-se nos ovidutos da fêmea e são nutridos por secreções do oviduto

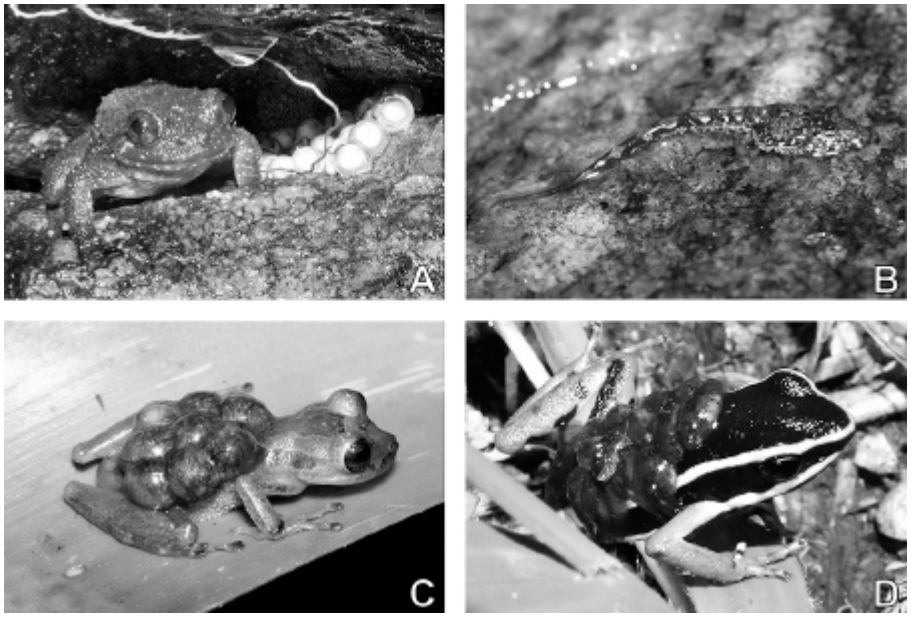


Figura 6.22 A. Adulto e desova de uma espécie de rã do gênero *Cycloramphus*, depositada sobre raízes de árvores acima da água. (Fotografia de Marcio Martins.) **B.** Girino semiterrestre de *Thoropa*. **C.** Fêmea da perereca-marsupial do gênero *Fritziana*, transportando os embriões no marsúpio. (Fotografias **B** e **C** de Célio F. B. Haddad.) **D.** Macho de uma espécie de rã do gênero *Ameerega*, família Dendrobatidae, transportando os girinos no dorso. (Fotografia de Paulo S. Bernarde.) (Esta figura encontra-se reproduzida em cores no Encarte.)

Muitos modos reprodutivos em anuros incluem o transporte de ovos ou larvas pelo adulto. As rãs neotropicais dos gêneros *Fritziana* e *Gastrotheca* (família Hemiphractidae) são chamadas de rãs-marsupiais pelo fato de os ovos serem transportados em bolsas localizadas no dorso das fêmeas (Figura 6.22 C). O desenvolvimento pode ser direto ou dos ovos eclodem girinos que são transportados e depositados pela fêmea em bromélias ou ocos de bambu contendo água. Os girinos são geralmente endotróficos, isto é, não se alimentam de recursos externos, sendo mantidos apenas pela reserva de vitelo do ovo. Nas rãs coloridas da Amazônia e do Brasil central das famílias Aromobatidae e Dendrobatidae, os ovos são depositados em ninhos terrestres no chão da mata. Após a eclosão, os girinos são, geralmente, transportados no dorso pelo macho ou pela fêmea (Figura 6.22 D), dependendo da espécie, até locais contendo água, tais como riachos, pequenas poças, ocos de árvores ou bromélias. As únicas rãs totalmente aquáticas que transportam ovos no dorso são as do gênero sul-americano *Pipa* (família Pipidae). Em algumas espécies, como *Pipa carvalhoi* do nordeste e sudeste brasileiro, os ovos são transportados no dorso da fêmea, de onde eclodem girinos aquáticos (Figura 6.23 A). Já em outras espécies, como as amazônicas *Pipa pipa* e *P. arrabali*, o desenvolvimento é direto e dos ovos eclodem jovens completamente formados (Figura 6.23 B). Para que os ovos se fixem na

fêmea, o tegumento do dorso se espessa, adquirindo um aspecto esponjoso, e poucas horas após a desova se rearranja rapidamente, cobrindo todos os ovos. O comportamento de desova é extremamente elaborado, durante o qual o casal, em amplexo inguinal, realiza uma série de *loops* na água, alternando entre a posição normal e de cabeça para baixo, quando os ovócitos são liberados e o macho auxilia na fixação dos ovos sobre o dorso da fêmea.

Um modo reprodutivo extremamente curioso inclui a incubação de ovos no saco vocal do macho. Na espécie de rã dos Andes chilenos, *Rhinoderma darwinii*, os ovos são depositados sobre o solo e o macho recolhe os ovos com a boca e os incuba no saco vocal durante meses, no qual os girinos completam seu desenvolvimento. Já na outra espécie do gênero, *R. rufum*, o macho transporta os girinos no saco vocal e os deposita na água para que completem seu desenvolvimento.[4]



Figura 6.23 Reprodução em espécies do gênero *Pipa*. **A.** Fêmea de *Pipa carvalhoi* com os ovos no dorso. (Fotografia de Célio F. B. Haddad.) **B.** Detalhe do dorso de *Pipa arrabali*, mostrando os filhotes já totalmente formados um pouco antes da eclosão. (Fotografia de Cynthia P. A. Prado.) (Esta figura encontra-se reproduzida em cores no Encarte.)

Devido ao fato de a fertilização interna ser rara em anuros, a ovoviviparidade e a viviparidade evoluíram em poucas espécies. Ovoviviparidade é conhecida para *E. jasperi*, a espécie de Porto Rico considerada extinta. Nesta espécie os ovos eram retidos no oviduto da fêmea durante todo o desenvolvimento e os embriões eram mantidos por reservas do vitelo do ovo. Poucos e grandes ovos desenvolviam-se de cada vez (de três a cinco) e a gestação durava menos de 1 mês. Todos os outros anuros que retêm ovos no oviduto ocorrem na África e pertencem à família Bufonidae. Tradicionalmente todas as espécies ovovivíparas e vivíparas da África eram consideradas como sendo do mesmo gênero, *Nectophrynoides*. Porém, filogenias recentes propuseram o rearranjo das espécies em diferentes gêneros. Atualmente as espécies ovovivíparas pertencem ao gênero *Nectophrynoides* e as espécies vivíparas foram colocadas em um gênero distinto, *Nimbaphrynoides*. Pelo menos cinco espécies ovovivíparas e duas vivíparas são conhecidas. Nas espécies vivíparas, *Nymbaphrynoides occidentalis* e *N. liberiensis*, os embriões são mantidos pelo vitelo do ovo no início do desenvolvimento. Posteriormente, os embriões se alimentam de leite uterino, uma secreção nutritiva produzida por glândulas especializadas das paredes do oviduto materno. Os ovos das espécies ovovivíparas e vivíparas de bufonídeos africanos são bem menores e em maior número que os de *E. jasperi*. Porém, o tempo de gestação é bem maior nas espécies africanas, talvez relacionado com o clima frio de seus hábitats. Por exemplo, fêmeas de *N. occidentalis* podem passar todo o período de seca grávidas, enterradas para se protegerem, e a gestação pode durar até 9 meses.

Dos cerca de 40 modos reprodutivos descritos para anuros, 32 podem ser encontrados na Região Neotropical, sendo que a maioria deles está associada a ambientes florestais. A alta umidade relativa do ar e a complexidade ambiental dessas florestas provavelmente propiciaram a evolução e ocorrência desses modos mais terrestres.[12] Por exemplo, na Floresta Atlântica ocorrem 27 modos reprodutivos, muitos deles descritos nas últimas décadas. Em geral, ambientes abertos, tais como o Cerrado, o Chaco e o Pantanal, exibem uma baixa diversidade local de modos reprodutivos (entre cinco e seis), com 50 a 60% das espécies apresentando o modo generalizado, depositando os ovos em ambientes aquáticos lênticos. A homogeneidade ambiental, a precipitação sazonal e a baixa umidade relativa do ar no período de seca nessas regiões são importantes fatores restritivos à ocorrência de modos reprodutivos mais terrestres ou aqueles associados a pequenos riachos de montanhas.[2] Porém, ainda que apresentando um baixo número de modos reprodutivos e uma baixa riqueza de espécies, recentemente um novo modo reprodutivo foi descrito para *Leptodactylus podicipinus* no Pantanal, uma rã que apresenta ampla distribuição geográfica pela América do Sul. Tal fato ressalta a escassez de estudos sobre a biologia desses animais na Região Neotropical.

Cuidado parental

O cuidado parental exercido pela fêmea, pelo macho, ou por ambos, já foi descrito para muitas espécies de anuros. O cuidado parental pode incluir desde o cuidado dos ovos por poucos dias, como no caso do sapo-ferreiro (*Hypsiboas faber*), uma espécie de perereca da Floresta Atlântica e áreas de transição (Figura 6.24 A), até o transporte de jovens recém-metamorfoseados que foi descrito para duas espécies da Nova Guiné.[13] Nessas espécies da família Microhylidae, o macho transporta os filhotes no dorso, os quais se dispersam pelo chão da mata, saltando de tempos em tempos. No caso do sapo-ferreiro, o macho constrói um ninho de barro às margens de corpos d'água onde a desova é depositada e cuida dos ovos, principalmente em situações de altas densidades de machos, os quais tentam "roubar" os ninhos uns dos outros.[14] Por estes dois exemplos, nota-se que o cuidado parental evoluiu em anuros provavelmente como resposta a diferentes pressões seletivas. No caso do sapo-ferreiro, o cuidado com os ovos teria evoluído em decorrência da competição intraespecífica dos machos pela posse de áreas para a construção de ninhos de barro. Nas espécies da Nova Guiné, as vantagens do macho carregar seus filhotes no dorso estariam associadas à dispersão, onde os filhotes ao pular em diferentes pontos da mata reduziriam a competição por alimento, a pressão de predação e as chances de endogamia.

O cuidado parental de girinos é raro entre os anuros, provavelmente pelo fato de a maioria dos adultos ser terrestre e os girinos serem aquáticos.[15] O cuidado parental de girinos realizado pela fêmea foi descrito, por exemplo, para espécies de rãs neotropicais do gênero *Leptodactylus*. As fêmeas de muitas espécies deste gênero cuidam da desova e guiam os cardumes de girinos em ambientes aquáticos rasos (Figura 6.24 B). Além das fêmeas defenderem os girinos contra o ataque de pequenos predadores, elas podem guiá-los para locais mais protegidos em meio à vegetação aquática. Nas espécies de rãs neotropicais das famílias Aromobatidae e Dendrobatidae, além do transporte de girinos pelos adultos, como mencionado acima, em algumas espécies a fêmea deposita ovócitos não fertilizados para servirem de alimento aos girinos. Este é o caso de *Ranitomeya vanzolinii*, uma rã da Amazônia brasileira, que exibe cuidado biparental, isto é, o macho e a fêmea cuidam dos ovos e girinos. Nesta espécie, a fêmea retorna de tempos em tempos às bromélias e deposita ovócitos tróficos para os girinos que ali se desenvolvem.[16]

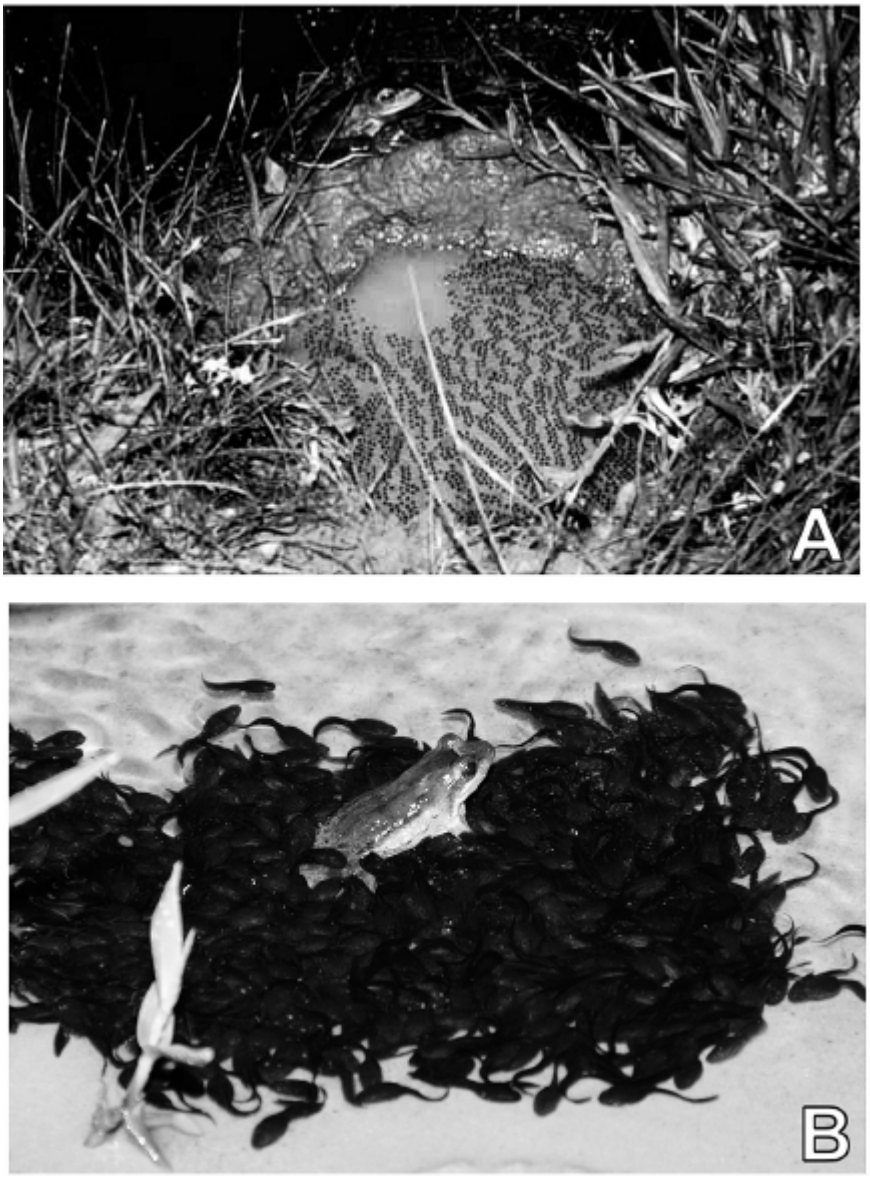


Figura 6.24 A. Macho de sapo-ferreiro (*H. faber*) cuidando dos ovos depositados no ninho construído por ele. (Fotografia de Célio F. B. Haddad.) **B.** Fêmea de *L. podicipinus* cuidando do cardume de girinos aquáticos. (Fotografia de Harry W. Greene.) (Esta figura encontra-se reproduzida em cores no Encarte.)

Morfologia e ecologia de girinos

Apesar de o desenvolvimento direto ocorrer em várias espécies de anuros de diversas famílias, com supressão da fase larval aquática, a maioria delas ainda apresenta girinos que são morfológica e ecologicamente diferentes do adulto.

Larvas são encontradas em todas as ordens de anfíbios, mas apenas as larvas de anuros são chamadas de girinos. O estudo da biologia de girinos progrediu lentamente. Essa fase da vida dos anuros começou a receber mais interesse ao final do século 19 e início do século 20, mas foi apenas na segunda metade do século 20 que a importância das características larvais para o estudo de anuros começou a ser reconhecida. O livro editado por McDiarmid e Altig[17] é uma compilação das diferentes linhas de pesquisa com girinos, principalmente as que dizem respeito às características exclusivas dessa fase de vida dos anuros.

É incrível a variedade de formas larvais, produto da seleção natural, entre os anfíbios anuros. Novas descobertas e a grande quantidade de publicações nesta área nos mostra que há uma diversidade morfológica e ecológica muito grande entre os girinos. É difícil determinar até que ponto essa diversidade seria produto de forças ecológicas seletivas ou de componentes puramente filogenéticos. Isso se deve, entre outras razões, a uma falta de hipóteses filogenéticas para os clados mais altos de anuros (p. ex., gêneros e famílias).

O plano corporal padrão dos girinos (Figura 6.25) é composto basicamente de um corpo curto e ovoide, uma cauda longa, comprimida lateralmente, com musculatura central e nadadeiras ventral e dorsal. Os olhos são protuberantes, sem pálpebras e as narinas são largas. A boca é terminal, altamente variável em forma e posição. Os lábios são geralmente carnosos e providos de muitas papilas. Internamente, a boca exibe várias fileiras de dentículos queratinizados e um bico córneo que dá acesso à cavidade bucofaringeana. No início do desenvolvimento, os girinos apresentam brânquias externas, que são logo recobertas por

uma dobra de pele chamada de opérculo e a comunicação das brânquias com o exterior ocorre por meio de um espiráculo ou um par de espiráculos, por onde sai a água que passa pela(s) câmera(s) opercular(es) que contêm as brânquias. Esses variam de posição dependendo da linhagem filogenética à qual a espécie pertence, podendo ser ventrais ou laterais. Os membros anteriores dos girinos desenvolvem-se dentro da câmera opercular. A maioria dos girinos tem hábito micrófago e herbívoro, portanto, seu intestino é bastante alongado e enovelado. A forma hidrodinâmica permanece até o final da metamorfose, quando os membros se tornam funcionais e a cauda é reabsorvida . Muitos dos elementos do plano corporal dos girinos são definidos de acordo com medidas, das quais as mais comuns estão representadas na Figura 6.26.

Quatro tipos larvais foram propostos por Orton[20] como sendo típicos de diferentes grupos de anuros. O tipo I seria característico dos pipídeos, com um par de espiráculos, sendo um de cada lado do corpo, e uma boca desprovida de partes queratinizadas. O tipo II ocorre nos microhilídeos, caracterizado por um espiráculo posteroventral e uma boca também desprovida de partes queratinizadas. O tipo III e o IV têm disco oral com estruturas queratinizadas, sendo o tipo III limitado aos Leiopelmatidae e Alytidae que apresentam espiráculo anteroventral. A maioria das famílias tem girinos do tipo IV e, com poucas exceções, apresenta um espiráculo sinistro. Esta classificação simplificada de Orton[20] gerou uma controvérsia em torno da utilidade e do emprego de caracteres larvais na taxonomia e sistemática de anuros. Atualmente, sabemos que existe uma gama enorme de estruturas e especializações dentre os girinos do tipo IV que têm valor sistemático, taxonômico e filogenético.

Durante a fase larval o indivíduo alimenta-se e cresce e, nesse contexto, muito de sua anatomia está envolvida na captura e no processamento desse alimento. Muitos girinos são filtradores de partículas em suspensão. Alguns se alimentam do fitoplâncton suspenso na água. Outros raspam material vegetal ou qualquer matéria em decomposição do substrato, usando as partes queratinizadas do disco oral, filtrando as partículas produzidas. A bucofaringe anterior da maioria dos girinos apresenta uma organização estrutural bastante avançada. Vários autores têm estudado a importância das estruturas do assoalho e do teto da bucofaringe anterior para ingestão de alimento, sistemática e evolução. Os girinos retiram seu alimento da água por um sistema de filtração bastante complexo. Partículas maiores são capturadas e direcionadas para o esôfago por múltiplas papilas no assoalho e no teto da boca. Acredita-se que algumas dessas papilas também apresentem função quimiorreceptora. As partículas menores, que conseguem escapar das papilas, são capturadas por placas filtrantes. Partículas microscópicas são presas por muco secretado por órgãos glandulares especializados. Os girinos que não se alimentam de partículas em suspensão têm uma anatomia bucofaringeana bastante diferente da descrita anteriormente. Muitas das estruturas usadas para essas atividades são únicas entre os vertebrados e ocorrem apenas na fase larval de anuros.

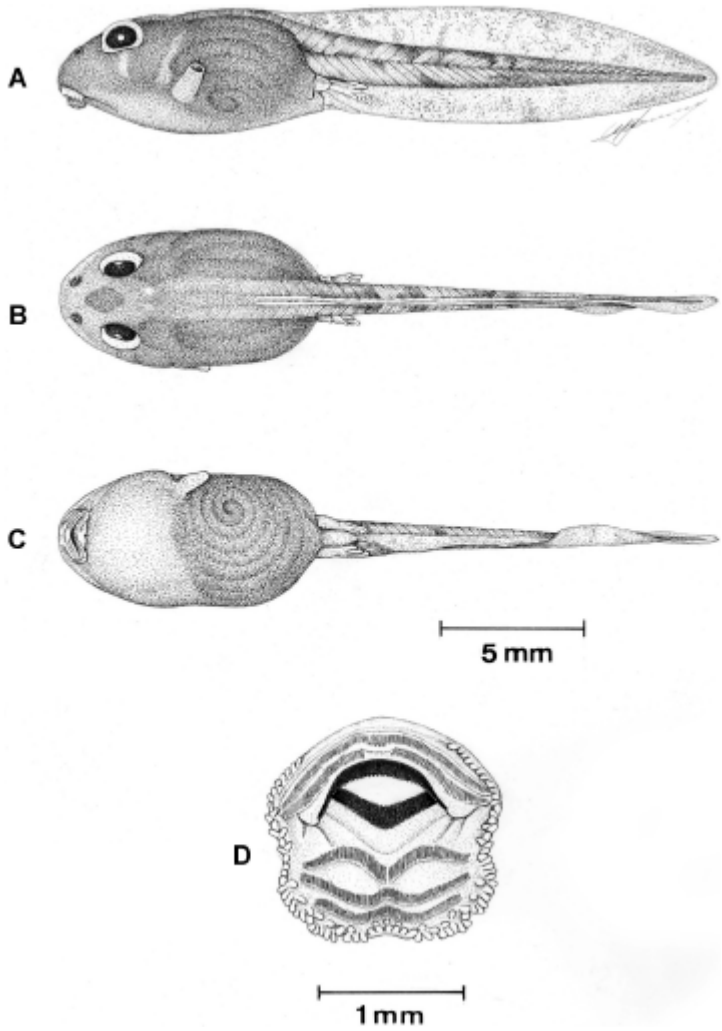


Figura 6.25 Vista lateral **(A),** dorsal **(B)** e ventral **(C),** e disco oral **(D)** de girino de *Leptodactylus elenae* segundo Prado e d'Heursel.[18]

Os girinos têm um esqueleto cartilaginoso e a ossificação ocorre gradualmente durante seu desenvolvimento (Figura 6.27). O condrocrânio é uma caixa cartilaginosa que protege o encéfalo e confere apoio para os órgãos sensoriais e o aparelho mandibular. O aparelho hiobranquial sustenta os filtros branquiais e as brânquias. Ele direciona correntes de água carregando alimento aos filtros branquiais, irrigando a superfície respiratória das brânquias.

O formato da cavidade bucal, o número e o arranjo das papilas e outras estruturas principais podem diferir intra e interespecificamente. Como se tratam de estruturas intimamente relacionadas com o modo alimentar, a correlação da anatomia oral interna com a ecologia larval é bastante clara. A interpretação filogenética dessas estruturas é problemática, devido principalmente à convergência no modo de vida das larvas de diferentes espécies. É difícil definir se as estruturas morfológicas semelhantes entre diferentes espécies refletem homologias ou convergências, mas essas estruturas têm sido utilizadas para auxiliar na resolução de problemas taxonômicos por vários autores.

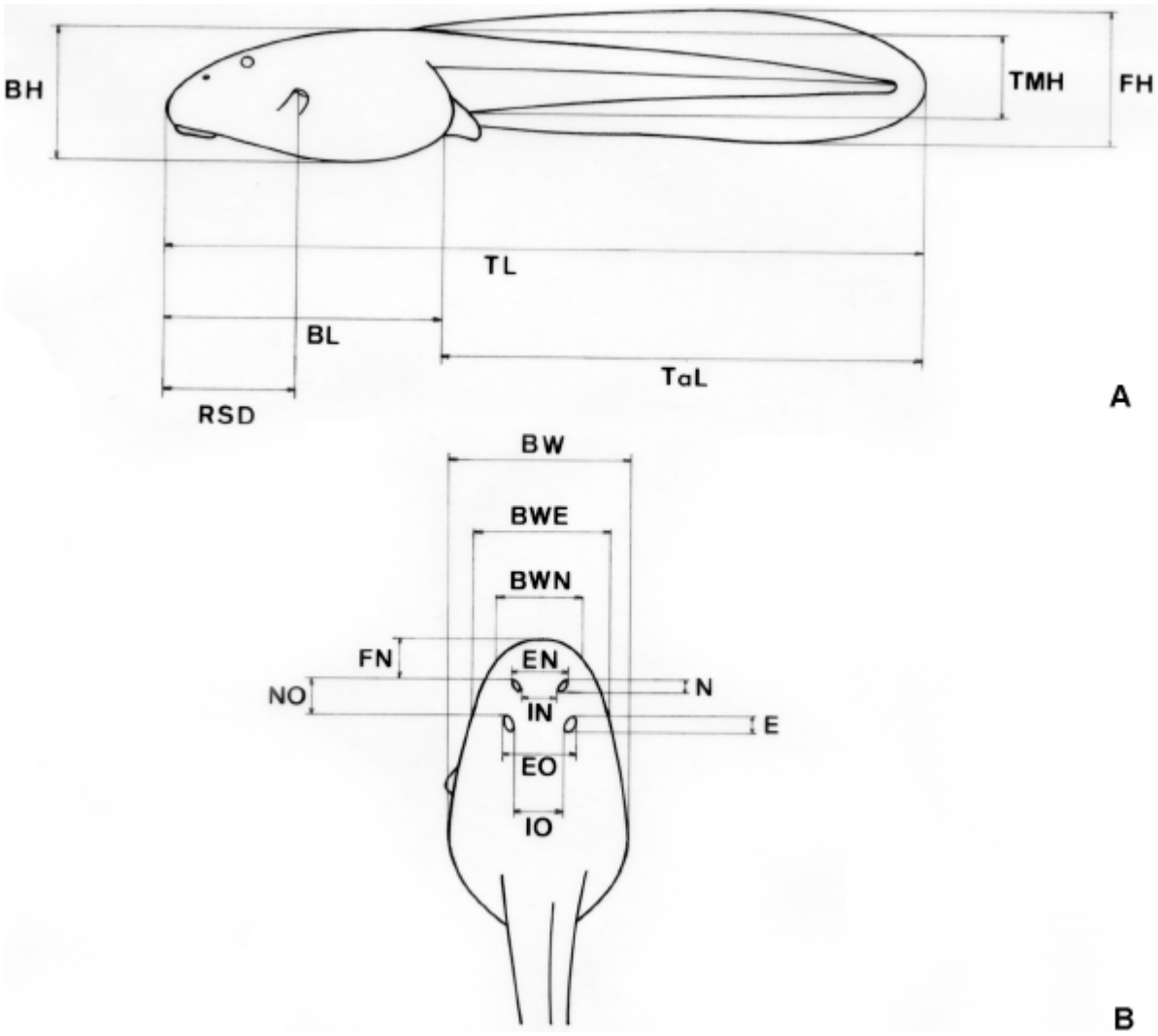


Figura 6.26 Esquema de um girino, indicando as medidas morfométricas utilizadas. **A.** Vista lateral. **B.** Vista dorsal. TL = comprimento total; BL = comprimento do corpo; TaL = comprimento da cauda; BW = largura do corpo; BWE = largura do corpo a nível dos olhos; BWN = largura do corpo a nível das narinas; BH = altura do corpo; FH = altura das nadadeiras; TMH = altura do músculo da cauda; RSD = distância rostroespiracular; FN = distância frontonasal; NO = distância naso-ocular; EO = distância extraorbital; IO = distância interorbital; EN = distância extranasal; IN = distância intranasal; E = diâmetro do olho; N = diâmetro da narina. A medida correspondente ao tamanho do claro rostral (RG) não está incluída na figura.

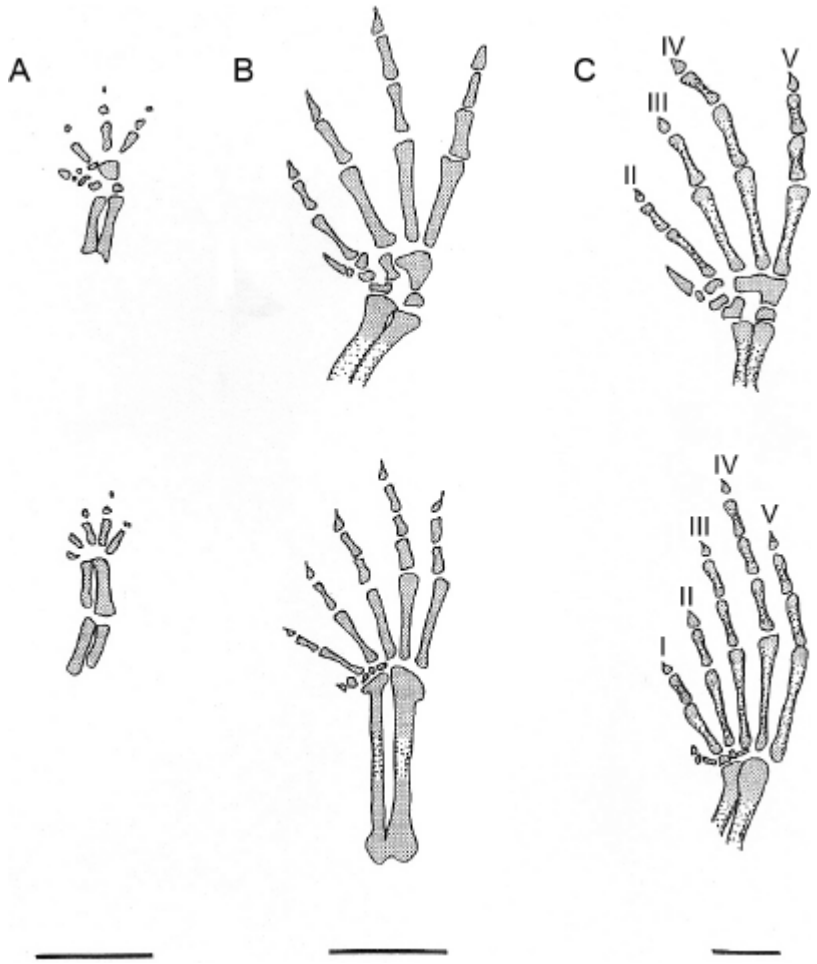


Figura 6.27 Desenvolvimento da mão direita (superior) e pé direito (inferior) de *Hypsiboas geographicus*. **A.** Estágio 36. **B.** Estágio 37. **C.** Estágio 43 do desenvolvimento (Gosner, 1960). Pontilhado irregular indica ossificação; reticulado indica cartilagem. Os dígitos de mão são numerados de II a V e os dígitos de pé de I a V. Barra = 1 mm. (Ilustrações de Anne Taffin d'Heursel Baldisseri.)

Wassersug[21] propôs uma terminologia consistente para estudos comparativos e descreveu as características gerais da cavidade oral de girinos, aplicáveis principalmente aos girinos do tipo IV de Orton.[20] O orifício oral dos girinos do tipo IV é pequeno e abre-se anteroventralmente ou an-terodorsalmente. Internamente, a cavidade oral alarga-se e constringe-se novamente na região das paredes posteriores da faringe e do esôfago. A cavidade oral pode ser dividida em duas regiões principais, a cavidade bucal anterior e a cavidade faringeana posterior. Essas cavidades são separadas estruturalmente e funcionalmente por uma aba contínua que atravessa o assoalho bucal e o teto bucal. A parte ventral da aba é chamada de *velum* ventral e a continuação desta aba no teto bucal é chamada de *velum* dorsal. O primeiro arco branquial, em vez de encontrar-se na cavidade faringeana, localiza-se na cavidade bucal, sendo denominado de bolso bucal. O assoalho bucal (Figura 6.28) pode ser dividido em uma área pré-lingual, contendo pustulações infrarrostrais e papilas infralabiais. Sobre a área lingual do girino, região em que a língua do adulto se desenvolve, ocorrem as papilas linguais. Posteriormente, no centro do assoalho bucal, podemos observar uma área chamada de arena do assoalho bucal na qual podem ocorrer papilas e/ou pustulações. O teto da cavidade bucal (Figura 6.29) pode ser dividido em uma área pré-nasal, uma área pós-nasal e uma arena do teto bucal. A área pré-nasal é delimitada pelas narinas internas, separando-a da área pós-nasal. Uma crista mediana separa a área pós-nasal da arena do teto bucal. Eventualmente, papilas da crista lateral podem ocorrer de cada lado da crista mediana. Na área central da arena do teto bucal, podem existir papilas ou pustulações como também na parede lateral.

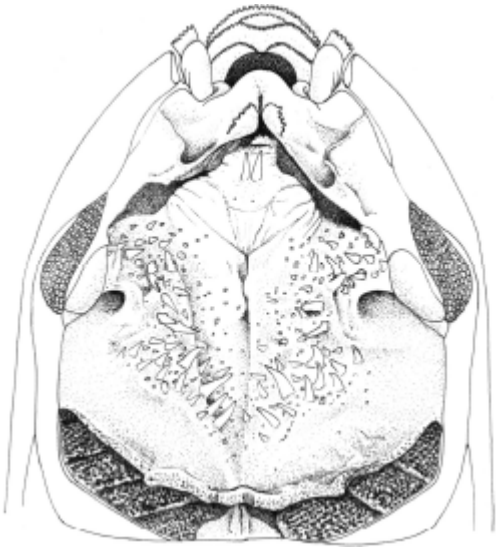


Figura 6.28 Assoalho bucal da larva de *Hypsiboas semilineatus*.

Girinos apresentam uma diversidade de especializações morfológicas e ecológicas, ocupando uma grande variedade de hábitats (Figuras 6.30 e 6.31). Girinos que habitam águas paradas e têm hábitos nectônicos, como algumas espécies de perereca do gênero *Scinax*, são caracterizados tipicamente por um corpo lateralmente comprimido e nadadeiras caudais altas. Já os de hábitos bentônicos, como girinos de *Leptodactylus*, exibem nadadeiras mais baixas e um corpo mais achatado dorsoventralmente. Girinos de ambientes lóticos, como espécies dos gêneros *Crossodactylus* e *Hylodes* também têm corpos mais hidrodinâmicos e nadadeiras mais baixas. Girinos de centrolenídeos exibem um corpo mais alongado e nadadeiras bastante reduzidas, adaptações para manter-se no meio da areia, lodo e detritos no fundo dos riachos. Os girinos semiterrestres como os de *Thoropa*, que vivem e locomovem-se sobre a superfície de rochas úmidas, são muito achatados dorsoventralmente, com nadadeiras caudais vestigiais.

Girinos utilizam uma enorme gama de recursos como itens alimentares, tendo dietas variadas. As espécies apresentam adaptações que variam de acordo com o tipo de dieta e o modo de obtenção do alimento, o que os diferencia dos adultos, exclusivamente carnívoros, predadores de artrópodes, principalmente. Apesar de muitos girinos típicos de ambientes lênticos serem herbívoros e filtradores de matéria em suspensão, há muitos relatos de macrofagia entre girinos, sendo que eles podem ser predadores oportunistas em poças temporárias. Portanto, as larvas conseguem explorar recursos que não estão disponíveis para os adultos, oferecendo uma vantagem ecológica que pode ser uma das razões pela qual os anuros mantiveram evolutivamente esse padrão complexo de história natural, com duas fases de vida tão distintas. O disco oral e as estruturas bucofaringeanas sofrem modificações dependendo do microambiente que os girinos ocupam. Girinos herbívoros, filtradores de matéria em suspensão, têm estruturas bucofaringeanas mais elaboradas, enquanto girinos carnívoros, como os oófagos de espécies de *Dendrobates* e *Osteocephalus* exibem um bico córneo grande com um número reduzido de dentículos labiais e papilas bucais. Girinos de espécies de *Dendropsophus* também apresentam uma redução nas estruturas do disco oral e nas papilas do teto e assoalho bucal, indicando um hábito macrófago. Girinos bentônicos ou de meia-água de hábito raspador normalmente apresentam um bico córneo permeado por fileiras de dentículos. Esses girinos, geralmente, têm as papilas do teto e do assoalho bucal adaptadas para filtrar a matéria em suspensão gerada pela raspagem do alimento. Girinos que se alimentam na superfície da água, como os do gênero *Phasmahyla*, exibem aparelho bucal expandido em forma de funil (Figura 6.32) com redução ou ausência de dentículos e poucas papilas no assoalho e teto bucal. Já os girinos que habitam correntezas, como girinos de *Hylodes* e *Crossodactylus*, têm um número maior de papilas e cristas ramificadas para poderem filtrar partículas maiores.

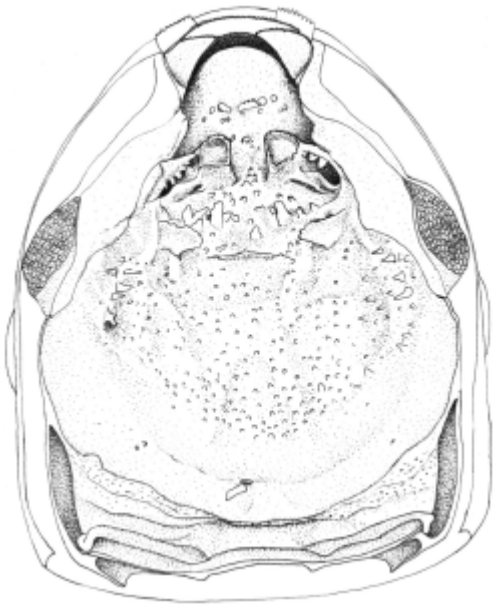


Figura 6.29 Teto bucal da larva de *Hypsiboas semilineatus*.

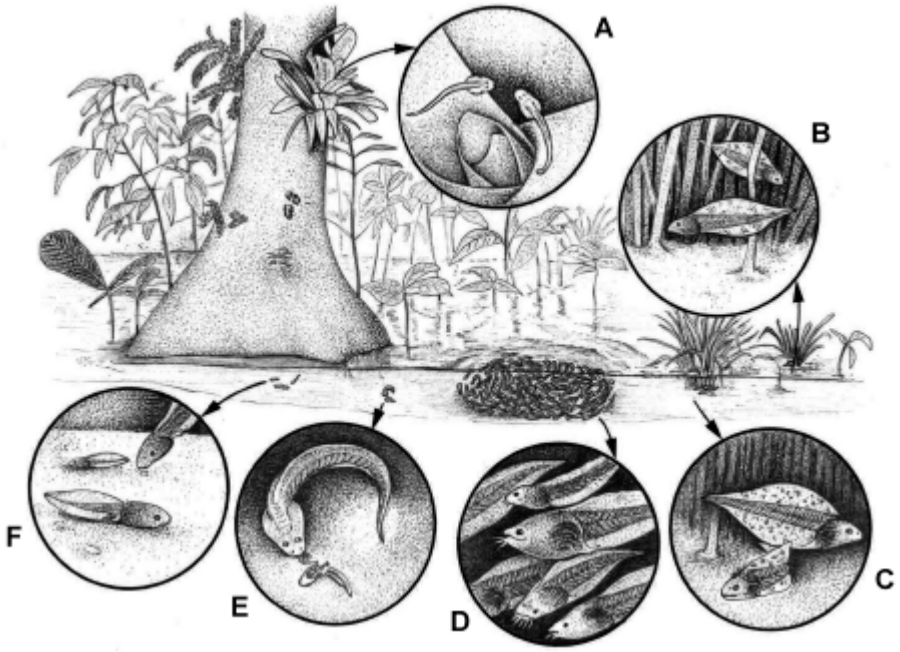


Figura 6.30 Comunidade de girinos ocupando diversos nichos dentro e próximo de uma poça permanente. Girinos de seis espécies com morfotipos distintos e exibindo comportamentos típicos estão destacados. **A.** *Phyllodytes luteolus* (Hylidae), girino que se desenvolve na água acumulada na axila central de bromélias. **B.** *Dendropsophus minutus* (Hylidae), girino macrófago de meia-água com partes bucais reduzidas procurando crustáceos entre os caules das plantas aquáticas. **C.** *Scinax fuscovarius* (Hylidae), girino nectônico de meia-água com nadadeiras altas raspando alimento de folhas, caules e outras superfícies. **D.** *Rhynophrynus dorsalis* (Rhynophrynidae), girino filtrador que nada em cardumes grandes de meia-água. **E.** *Leptodactylus pentadactylus* (Leptodactylidae), girino bentônico onívoro que frequentemente preda outros girinos recém-eclodidos. **F.** *Rhinella marina* (Bufonidae), girino preto, bentônico raspador que às vezes forma agregados.

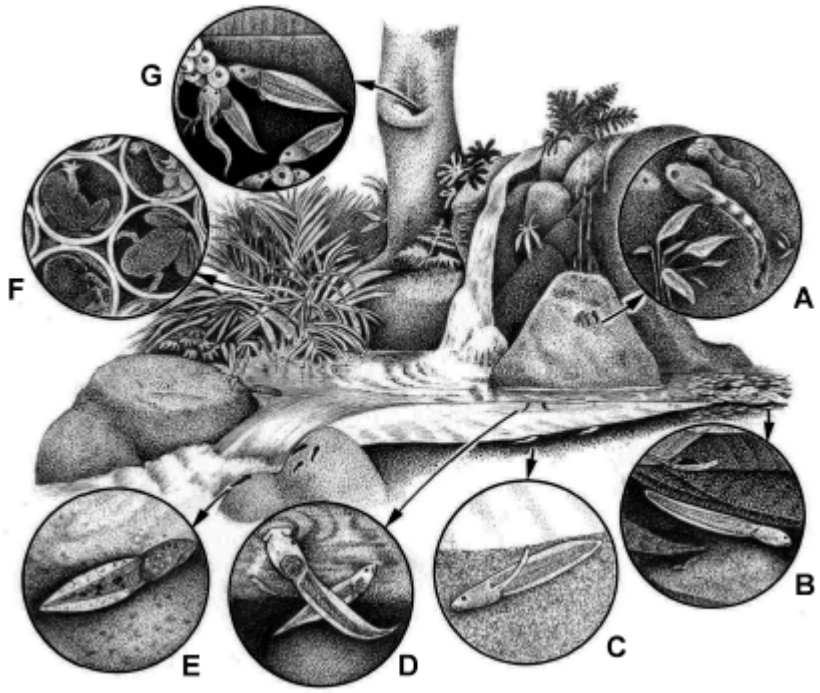


Figura 6.31 Comunidade de girinos ocupando diversos nichos dentro e próximo de um riacho. Girinos de sete espécies com morfotipos distintos e exibindo comportamentos típicos estão destacados. **A.** *Thoropa miliaris* (Cycloramphidae), girino semiterrestre que vive na superfície úmida de rochas. **B.** *Vitreorana eurygnatha* (Centrolenidae), girino fossorial que se enterra no meio do sedimento e detrito em água parada. **C.** *Otophryne pyburni* (Microhylidae), girino que se enterra na areia ou lodo em água rasa e lenta. **D.** *Phasmahyla guttata* (Hylidae), girino neustônico que se alimenta na superfície da água com aparelho oral umbeliforme. **E.** *Scinax ariadne* (Hylidae), girino que usa sucção para se prender às rochas em correntezas. **F.** *Ischnocnema guentheri* (Brachycephalidae), espécie com desenvolvimento direto cujos ovos são depositados em folhas que acumulam nas axilas de plantas rasteiras. **G.** *Trachycephalus resinifictrix* (Hylidae), girino onívoro e muitas vezes oófago que se desenvolve em cavidades nas árvores.

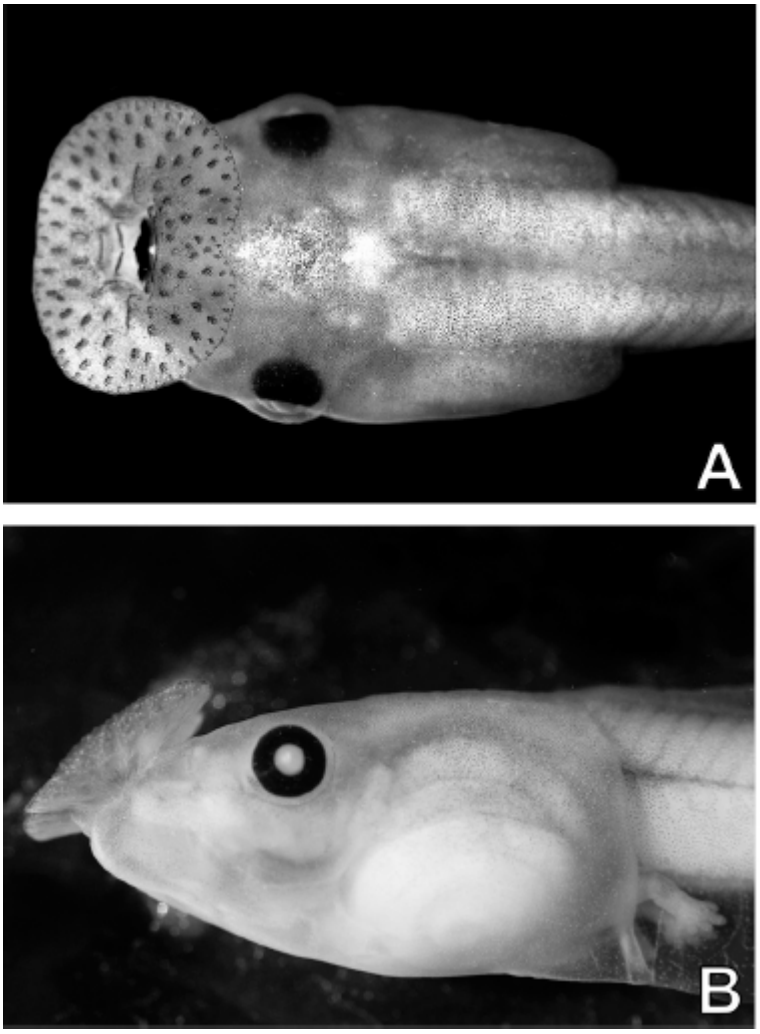


Figura 6.32 Aparelho bucal em forma de funil do girino de *Phasmahyla guttata*. **A.** Vista dorsal. **B.** Vista lateral. (Fotografias de Célio F. B. Haddad.) (Esta figura encontra-se reproduzida em cores no Encarte.)

Além dos aspectos relacionados com a alimentação das larvas de anuros, outros componentes como competição, predação e condições ambientais influenciam o desenvolvimento dos girinos e sua sobrevivência nos mais diversos hábitats. Essa sobrevivência é importante para que as larvas alcancem a metamorfose com um tamanho ideal. São várias as adaptações que poderiam estar relacionadas com mecanismos de antipredação, tais como a formação de cardumes, cuidado parental, seleção de hábitat e reconhecimento de grupos-irmãos, documentados para várias espécies de anuros. 2,[22]

Hoff *et* al.2,[22] sugerem dois tipos de comportamento de natação relacionados com a coloração dos girinos: os de coloração críptica que permanecem camuflados, normalmente exibem movimentos rápidos e explosivos, enquanto os girinos conspícuos apresentam natação mais lenta e geralmente formam agregados. A formação de cardumes de girinos é bem documentada para várias espécies de anuros, podendo ocorrer devido a uma atração entre coespecíficos ou a fatores abióticos. Caldwell[23] classificou a formação de cardumes em três tipos de acordo com sua estrutura, sendo que girinos de *Hypsiboas geographicus* e *H. semilineatus* formariam os cardumes mais complexos, organizados em forma esférica. O fato de os girinos de *H. semilineatus* serem pretos e impalatáveis indica que a formação de cardumes provavelmente confere uma vantagem adicional dependendo do tipo de predador.[24]

Muitos estudos sobre o reconhecimento de coespecíficos têm sido realizados, e sabemos que diversos girinos conseguem discriminar entre indivíduos aparentados e não aparentados. Sabe-se pouco sobre os fatores envolvidos nesse reconhecimento, mas ele pode conferir vantagens na competição por recursos e em mecanismos antipredatórios. A comunicação entre parentais e prole também foi documentada em espécies de *Dendrobates* e *Leptodactylus*.[22]

Como vimos, as larvas de anuros são organismos morfológica e ecologicamente diferentes dos adultos, portanto, ocorrem muitas modificações fisiológicas e anatômicas durante a metamorfose dos anuros. Vários órgãos larvais são reabsorvidos, reconstruídos e modificados durante a metamorfose. O desenvolvimento larval é geralmente dividido em três fases:

- pré-metamorfose, quando os girinos crescem, mas ocorrem poucas mudanças estruturais
- pró-metamorfose, quando os membros inferiores aparecem e o crescimento se torna mais lento
- clímax da metamorfose, quando os membros anteriores surgem e a cauda é reabsorvida. Essas mudanças são estimuladas pela

ação de hormônios, principalmente a tiroxina.

O desenvolvimento dos membros é um processo contínuo, iniciando-se pela formação de estruturas cartilaginosas que se ossificam durante o crescimento larval. Os membros posteriores se desenvolvem primeiro. Os membros anteriores se desenvolvem dentro do espaço branquial e emergem no final da metamorfose. As brânquias internas degeneram enquanto os pulmões se desenvolvem e os girinos nos estágios finais, geralmente, precisam subir para a superfície da água para respirar. Inicialmente, as nadadeiras caudais e, por último, a musculatura da cauda são reabsorvidas por autólise e fagocitose e também pela ação de lisossomos para reutilização na formação de estruturas do pós-metamorfoseado. A pele se torna mais grossa com o desenvolvimento das glândulas dérmicas, tornando-se mais complexa durante o amadurecimento do indivíduo. As estruturas bucais larvais são degeneradas e a boca é totalmente modificada. Com a exceção das rãs aquáticas da família Pipidae, a língua dos adultos se forma, associada a estruturas da laringe. A reestruturação do crânio larval e aparelho hiobranquial ocorrem para acompanhar a mudança na alimentação e respiração do adulto e manter os órgãos sensoriais que se desenvolvem para a adaptação ao ambiente terrestre. A linha lateral desaparece nos adultos terrestres, mas é mantida em adultos aquáticos como os pipídeos. Os olhos aumentam e ocorrem modificações estruturais, como a formação de pálpebras. O intestino longo, típico de um animal com hábito herbívoro, encurta-se para o hábito carnívoro e o trato digestório se diferencia. Os rins pronéfricos se diferenciam formando rins opistonéfricos ou mesonéfricos, os quais estão associados ao sistema genital, com o desenvolvimento das gônadas.

Estudos sobre diferentes aspectos da história natural de larvas de anuros são poucos, mas ilustram a radiação adaptativa que gerou uma grande variedade morfológica e ecológica para exploração do ambiente aquático antes de esses animais chegarem à fase reprodutiva terrestre.

Fisiologia dos anfíbios

Nos anfíbios, em geral, ocorre interferência direta de variáveis ambientais (umidade, temperatura, gases) sobre variáveis fisiológicas, tais como osmolaridade plasmática, frequência cardíaca, pressão arterial, ventilação pulmonar, taxa metabólica, secreção hormonal, além de seu comportamento. Na maioria dos estudos sobre fisiologia de anfíbios foram utilizadas rãs da América do Norte, principalmente a rã-touro, *Lithobates catesbeianus* (nomenclatura usada em vários estudos: *Rana catesbeiana*). Os estudos sobre fisiologia de anfíbios nativos do Brasil, ou mesmo da América do Sul, são escassos, tendo como principais modelos os sapos *Rhinella schneideri* (nomenclatura usada em vários estudos: *Bufo paracnemis* ou *Chaunus schneideri*) e *Rhinella marina (Bufo marinus*).

■ Taxa metabólica e temperatura corporal

A taxa metabólica refere-se à velocidade de conversão da energia química adquirida pelo animal em trabalho e calor. A determinação do consumo de O_2 é a técnica mais comum utilizada para se estimar a taxa metabólica de organismos aeróbicos que, nos ectotérmicos (classificação que inclui os anfíbios), é influenciada diretamente pela temperatura ambiente. Os ectotérmicos apresentam consumo de O_2 cerca de 10 a 20 vezes menor do que de um endotérmico de mesmo tamanho e mesma temperatura corporal (Tc) e não apresentam isolamento térmico na superfície corporal como esses últimos (penas em aves e pelos em mamíferos, além da gordura subcutânea). Desse modo, a pouca energia térmica produzida por um anfíbio é trocada facilmente com o ambiente, sendo a Tc desse animal praticamente igual à temperatura ambiente. Em geral, uma elevação de 10°C na temperatura ambiente resulta em aumento correspondente na Tc e aceleração de 2 a 3 vezes na taxa metabólica do animal, enquanto queda de 10°C produz efeito oposto (o que é chamado de efeito Q). A variação na Tc é um importante fator na biologia dos anfíbios não somente porque afeta a cinética dos processos bioquímicos e fisiológicos, mas também porque interfere na taxa com que energia e materiais podem ser extraídos do ambiente e usados para a manutenção, o crescimento e a reprodução.

Em virtude da característica geral dos anfíbios de apresentarem pouca ou nenhuma resistência à perda evaporativa de água, a habilidade desses animais de ficarem se esquentando ao sol é limitada, ao contrário do que é comumente observado nos répteis. Até a década de 1960 acreditava-se que a temperatura crítica para atividade de anfíbios seria abaixo dos 35°C. Atualmente existem dados mostrando que espécies do semiárido podem exibir temperaturas de campo superiores a esse valor. Como exemplo, podemos citar os indivíduos jovens do sapo *Rhinella granulosa (Bufo granulosus*), típico da Caatinga, que são diurnos e toleram Tc acima dos 40°C, enquanto os adultos desta espécie são noturnos e tendem a permanecer em áreas mais úmidas com temperaturas mais amenas.

Em estudos de laboratório, verificou-se que sapos e rãs apresentam uma “Tc de preferência” quando são alocados em câmaras de gradiente térmico, isto é, câmaras nas quais há uma ampla faixa (entre 10 e 40°C, por exemplo) de temperaturas

ambientes disponível. Dentro dessa câmara, o animal fica livre para selecionar, pelo comportamento, a sua faixa de Tc de preferência que, para *Rhinella schneideri* ou *R. marina*, por exemplo, situa-se em torno de 25 a 27°C durante a primavera e o verão. No campo, porém, essas observações são mais difíceis, pois o observador pode não ser capaz de distinguir comportamentos relativos à regulação de: Tc, quantidade de água corporal e/ou troca cutânea dos gases respiratórios. Mesmo no laboratório, observou-se que exemplares de *Rhinella marina* expostos ao ar seco selecionam temperaturas mais baixas do que quando em alta umidade, sendo difícil definir se esta é uma resposta comportamental de termorregulação ou de hidrorregulação, já que a redução da temperatura dificulta a perda evaporativa de água.

A seleção de Tc de preferência menores em gradiente térmico pode ser causada não somente pela falta de umidade, mas também por vários outros estímulos estressantes como anemia, acúmulo de lactato, privação alimentar, exposições ao ar atmosférico rico em CO_2 (hipercarbia) ou pobre em O_2 (hipoxia). Nestes casos, a diminuição da demanda metabólica quando em Tc menores parece ser vantajosa para enfrentar tais desafios. Dentre os estímulos mencionados, a hipoxia é o mais estudado, sendo observada indução de queda de Tc em todos os grupos de vertebrados testados até o momento (peixes, anfíbios, répteis, aves e mamíferos). Ainda não é compreendido o completo mecanismo fisiológico envolvido nessa resposta, mas, pelo menos em mamíferos, sabe-se que envolve a atuação de vários neurotransmissores, sendo o óxido nítrico um dos principais, atuando no hipotálamo. É interessante notar que o óxido nítrico também atua no encéfalo de *R. schneideri* para induzir queda de Tc frente à hipoxia.[25]

Por outro lado, existem estímulos que induzem aumento da Tc de preferência, tais como infecção e digestão/absorção de alimento. No primeiro caso, observou-se que *R. schneideri* seleciona Tc acima dos 30°C quando é infectado por endotoxina de bactéria gram-negativa, o que é chamado de “febre comportamental”. Vale mencionar que febre comportamental é um fenômeno observado não somente em anfíbios, mas também em alguns peixes, répteis e até invertebrados infectados por diversos antígenos. Em relação ao sapo, parece que sua resposta febril apresenta alguns mecanismos fisiológicos similares aos observados na febre induzida por bactérias gram-negativas em mamíferos, tais como: a participação de prostaglandinas como agentes pirogênicos (indutores de febre) e de arginina vasotocina (homólogo à arginina vasopressina, mesma molécula do hormônio antidiurético, de mamíferos) como agente antipirético (inibidor de febre), além da participação do hipotálamo. Quanto à digestão e à absorção de alimento, tais atividades podem induzir uma resposta comportamental de procura por ambiente mais quente, chamada de comportamento termofílico pós-prandial, o que facilita e acelera os processos digestivos e absortivos nesses animais.

Sistema respiratório

Em todos os vertebrados, a principal função da respiração e dos seus sistemas de controle é adequar o suprimento de oxigênio à sua demanda e a excreção de CO_2 à sua produção. Há grande variação na capacidade aeróbica desses animais, que vai de espécies muito lentas até algumas muito ativas. Desta maneira, a respiração pode ser afetada pelo ambiente do animal e pelas mudanças das necessidades internas. A diversidade de hábitats ocupados por anfíbios é grande e inclui muitos locais inóspitos, onde grandes variações diárias e/ou sazonais nas pressões parciais de CO_2 e O_2 e da temperatura podem ocorrer.

A maioria dos mamíferos e das aves apresenta respiração rítmica e ininterrupta, o que mantém as concentraçoes de O_2 e CO_2 no sangue arterial relativamente costantes. Este padrão contrasta com o da maioria dos ectotérmicos, nos quais a ventilação pulmonar ocorre em eventos únicos ou múltiplos, separados por períodos de apneia (ausência de respiração) ou ventilação bucal de duração variável (Figura 6.33), o que promove oscilação nos gases sanguíneos (O_2 e CO_2). Este padrão ventilatório, denominado respiração intermitente ou episódica, reduz o custo da ventilação, uma vez que, como já mencionado, estes animais apresentam taxa metabólica relativamente baixa quando comparados aos endotérmicos.[26]

As larvas de anuros utilizam a bomba bucal e faríngea para produzir um fluxo unidirecional de água pelas brânquias da mesma forma que os peixes. A bomba bucal permanece nos anfíbios adultos para ventilar os pulmões e gera dois ritmos ventilatórios distintos: um bucal contínuo em que não há trocas gasosas e um pulmonar intermitente. A expansão do assoalho bucal permite a entrada de ar pelas narinas para a cavidade bucal. No momento da compressão, a posição da glote e das narinas irá determinar se o ar será encaminhado para fora ou para os pulmões. A deflação pulmonar em situações basais é puramente passiva e ocorre no meio do ciclo bucal (entre a expansão e a contração bucal) enquanto a glote permanece aberta, com o ar do pulmão se misturando ao ar puro da cavidade bucal (Figura 6.34).

O formato e a função do sistema respiratório de anfíbios refletem a diversidade de adaptações bem-sucedidas aos limites impostos pelas diferentes propriedades físicas da água e do ar. Apesar do elevado grau de especialização entre as três principais linhagens de anfíbios, e as enormes diferenças entre elas, existem também muitas características que as três ordens compartilham, incluindo até três superfícies para troca respiratória (pele, brânquias e pulmões). Na maioria dos anfíbios, pelo menos dois destes órgãos são funcionais em algum momento durante o desenvolvimento. Anfíbios aquáticos (incluindo todas as larvas) utilizam principalmente as brânquias para a troca gasosa, enquanto anfíbios terrestres dependem principalmente dos

pulmões. Em ambos, entretanto, a pele pode servir como uma maior superfície de troca gasosa. O grau de desenvolvimento do pulmão varia amplamente, desde espécies totalmente sem pulmões (tais como as salamandras da família Plethodontidae), ou algumas espécies apresentando pulmões mais simples em forma de saco como *Cryptobranchus* e *Necturus*, até pulmões bem desenvolvidos de *Amphiuna* e *Xenopus*. Na verdade, algumas espécies terrestres diminuíram ou perderam seus pulmões e algumas formas aquáticas perderam suas brânquias (como as salamandras totalmente aquáticas), sendo que ambos os grupos apresentam somente a troca gasosa cutânea. Contudo, também existem salamandras totalmente aquáticas, como *Ambystoma mexicanum*, que mantém suas brânquias e utilizam o pulmão rudimentar para realizar as trocas gasosas.,

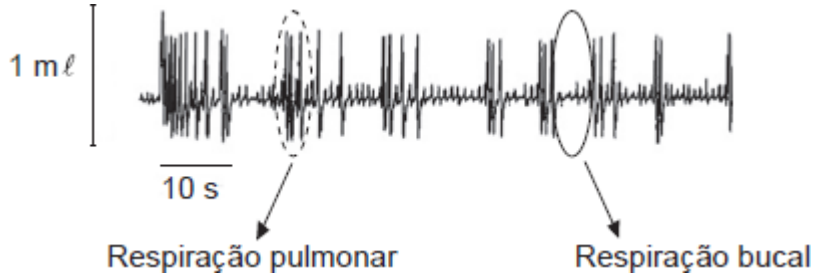


Figura 6.33 Registro de ventilação pulmonar e bucal de sapo *Rhinella schneideri* utilizando o método de pneumotacografia.

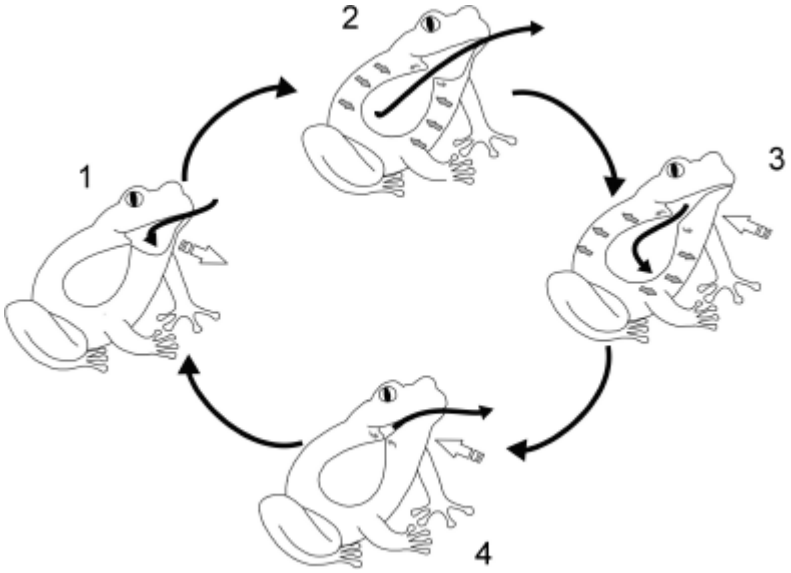


Figura 6.34 Diagrama esquemático ilustrando os movimentos ventilatórios em anfíbios anuros adultos. O ciclo de ventilação é dividido em quatro fases: (1) expansão inicial da cavidade bucal traz ar fresco para a boca; (2) a glote abre e o gás proveniente dos pulmões entra na cavidade bucal, na qual pode se misturar em graus variados com o ar fresco que está entrando pela boca e pelas narinas, que permanecem abertas; (3) as narinas e a boca se fecham e ocorre a compressão bucal, forçando o ar para os pulmões; (4) a glote se fecha e o excesso de gás que permaneceu na cavidade bucal é expelido pelas narinas e pela boca no final da fase de compressão bucal. (Adaptada de Gargaglioni e Milsom.[26])

Em rãs adultas da espécie *Lithobates catesbeianus*, durante o repouso a 20°C, os pulmões são responsáveis por cerca de 80% da captação de O_2, mas por apenas 20% da excreção de CO_2. Em *Anaxyrus americanus* (anteriormente conhecido como *Bufo americanus*), o pulmão capta 59% do O_2 e excreta 21% do CO_2. Na espécie aquática *Pipa carvalhoi*, 63% do oxigênio é captado pelo pulmão e o restante pela pele. Essas taxas podem variar de acordo com a demanda metabólica, temperatura ou condições ambientais que os animais são expostos.

Em razão da baixa capacitância da água ao O_2, vertebrados de respiração aquática produzem uma taxa elevada de fluxo de água pelas brânquias, o que permite a obtenção de O_2 suficiente para suprir suas demandas metabólicas. Como consequência ao elevado fluxo de água e à alta solubilidade do CO_2, este gás produzido pelo metabolismo é rapidamente excretado pelas brânquias, resultando em uma baixa pressão parcial arterial de CO_2 (Pa_{CO2}). No ar atmosférico a concentração de O_2 é cerca de 30 vezes maior do que na água, a 15°C, possibilitando uma menor taxa ventilatória da superfície respiratória. Este fato, aliado à perda das brân-quias como local primário de eliminação do CO_2, gerou um novo desafio aos vertebrados terrestres: a eliminação do CO_2 e a regulação do pH.

Os anfíbios vivem em ambientes em que a disponibilidade de oxigênio pode variar de uma hipoxia severa (tais como tocas, altitude ou durante o mergulho) a uma hiperóxia (como as mudanças diárias que podem ocorrer na pressão parcial de O_2 (P_{O2}),

em alguns hábitats aquáticos). Assim, as demandas respiratórias desses animais podem ser diversas, assim como as estratégias empregadas por estes para ajustar a disponibilidade de oxigênio à demanda tecidual. A hipoxia provoca aumento da ventilação em uma grande variedade de espécies de anfíbios. Em girinos mais jovens, a hipoxia aumenta a ventilação branquial, mas não tem nenhum efeito na ventilação branquial em girinos mais velhos que já apresentam pulmão. Essas mudanças na resposta à hipoxia refletem a crescente dependência da ventilação pulmonar para a aquisição de oxigênio antes da metamorfose.

Os locais responsáveis pela captação de O_2 mudam durante o desenvolvimento ontogenético (Figura 6.35). Isso ocorre devido à organogênese e à diferenciação das estruturas de troca gasosa e de transporte, bem como ao aumento no tamanho total do corpo que afetam a difusão e a convecção dos gases respiratórios. Durante os estágios iniciais de desenvolvimento, a respiração cutânea e a ventilação branquial são as principais vias para a aquisição de oxigênio.[27,28] A maioria dos estudos tem demonstrado que, com a progressão do desenvolvimento larval, a ventilação pulmonar torna-se cada vez mais importante até que no clímax metamórfico, as brânquias degeneram e os pulmões tornam-se a região dominante para a troca de O_2.

Os anfíbios anuros, assim como outros tetrápodes, apresentam quimiorreceptores periféricos e centrais que detectam alterações nos gases sanguíneos e no pH e promovem ajustes ventilatórios para a manutenção das pressões de CO_2 e O_2 no sangue arterial e do equilíbrio acidobásico. Em girinos, os quimiorreceptores sensíveis ao O_2 estão localizados no primeiro arco branquial e são responsáveis pela resposta ventilatória à hipoxia. Durante os estágios posteriores de desenvolvimento e na fase adulta, quando as brânquias degeneram, o labirinto carotídeo parece ser a principal região quimiossensível ao O_2. Os primeiros quimiorreceptores descritos em anfíbios estão situados dentro do labirinto da carótida, na bifurcação das artérias carótidas interna e externa. Esses sensores também detectam alterações na pressão parcial de CO_2 e do pH arterial.

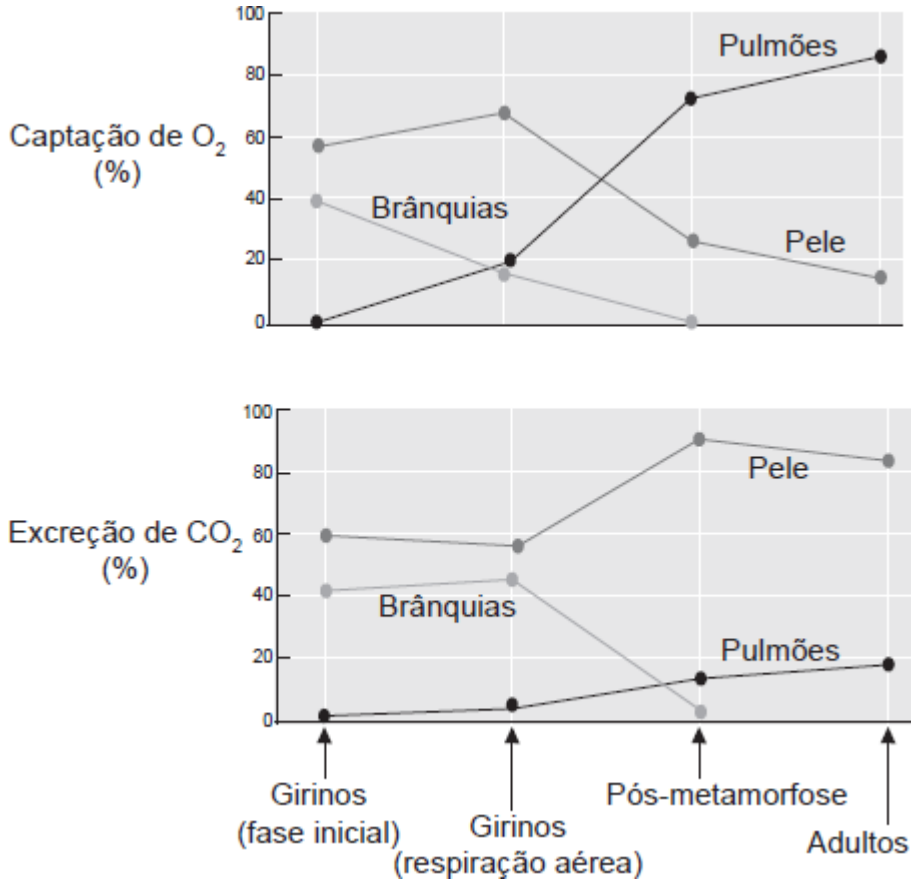


Figura 6.35 Captação de O_2 e excreção de CO_2 pelas brânquias, pelos pulmões e pela pele de rãs-touro (*Lithobates catesbeianus*), desde o estágio larval até a fase adulta. Os animais estudados estavam a 20°C e tiveram livre acesso ao ar e à água. Girinos (fase inicial): as brânquias estão bem desenvolvidas e os pulmões estão se desenvolvendo, mas não são funcionais. Girinos (respiração aérea): brâquias bem desenvolvidas, pulmões desenvolvidos e funcionais e patas posteriores emergindo. Pós-metamorfose: brânquias reabsorvidas, pulmões bem desenvolvidos e cauda reabsorvida. (Dados de Burggren e West[27], adaptada de Hill *et* al.[28])

Em anfíbios, a transição do estágio larval (respiração aquática) para o adulto (respiração aérea) é acompanhada pela emergência do CO_2 como um estímulo poderoso para a ventilação. Além disso, esta transição está associada a uma mudança da responsividade ao CO_2 que vai de uma fraca resposta na fase larval com um pequeno aumento da ventilação branquial a uma forte resposta da ventilação pulmonar no anfíbio adulto.

O aumento da pressão parcial de CO_2 no ambiente (hipercarbia) é um poderoso estímulo respiratório para os anfíbios adultos, promovendo o aumento da ventilação nas três ordens. Entretanto, a sensibilidade do sistema respiratório ao CO_2 varia entre as diferentes espécies. Os anuros adultos possuem quimiorreceptores no sistema nervoso central que respondem a alterações da Pa_{CO2} e do pH do liquor. A localização exata desses quimiorreceptores centrais em anfíbios ainda permanece incerta; contudo, estudos demonstram que estes devem estar próximos ou na superfície ventral do bulbo (ou medula oblonga) ou na ponte.

Os anfíbios também contam com receptores sensíveis a localizados nas vias respiratórias superiores. Esses sensores são estimulados pelo e causam uma redução na ventilação. É importante ressaltar que esses receptores são sensíveis apenas à hipercarbia (aumento de CO_2 no ambiente) e não à hipercapnia (aumento de CO_2 no sangue arterial). A estimulação desses receptores olfatórios inibe a respiração quando a pressão atmosférica parcial de CO_2 é maior do que a pressão de no sangue arterial, reduzindo a absorção de CO_2, enquanto o animal procura ar fresco. Adicionalmente, os anfíbios possuem receptores de estiramento pulmonar que são sensíveis ao CO_2.

■ Sistema cardiovascular

Do mesmo modo que o sistema respiratório, os diferentes estilos de vida das três ordens de anfíbios refletem em diferenças anatômicas e fisiológicas do sistema cardiovascular, permitindo desta forma adaptações ao ambiente terrestre, à respiração branquial e pulmonar, à hibernação e ao alongamento corporal (como no caso das cecílias).

O coração dos anfíbios é dividido em três câmaras: um ventrículo e dois átrios (Figura 6.36). Embora a morfologia geral do coração seja semelhante entre as três ordens, existem algumas diferenças. O átrio direito é maior do que o átrio esquerdo na maioria das salamandras e nos anfíbios anuros, contudo, em alguns anuros como *Xenopus laevis*, os átrios são de igual tamanho.[29] Em contraste, o átrio direito em cecílias é menor que o esquerdo. Adicionalmente, as espécies terrestres de rãs apresentam corações maiores do que as aquáticas, o que pode ser devido ao aumento da força contra a gravidade ou ao aumento na demanda metabólica nas espécies que habitam ambientes terrestres. Uma comparação entre três espécies de urodelos demonstra alterações anatômicas do coração relacionadas com o órgão predominante para troca gasosa. A espécie *Siren lacertina*, que respira primariamente pelo pulmão, apresenta um septo interatrial completo; já em *Necturus maculosus*, que conta com respiração branquial, e *Cryptobranchus alleganiensis*, que realiza troca gasosa predominantemente pela pele, o septo interatrial é fenestrado.

O sangue pouco oxigenado da circulação sistêmica retorna para o coração pelas veias cava anterior e posterior e se mistura com o sangue oxigenado da pele preenchendo o átrio direito. O átrio esquerdo recebe o sangue oxigenado vindo dos pulmões. Durante a sístole, o sangue é ejetado pelo *conus arteriosus* para o *truncus arteriosus* bilateral que se divide em arco carotídeo, arco sistêmico e arco pulmocutâneo. Dentro do *conus arteriosus*, uma prega espiral separa o sangue oxigenado (fluxo sistêmico) do desoxigenado (fluxo pulmocutâneo). Os arcos pulmocutâneos se dividem em artéria pulmonar e cutânea antes de atingir os pulmões, permitindo uma perfusão seletiva da pele e dos pulmões. Em condições basais, o pulmão recebe 80% do fluxo direcionado à circulação pulmocutânea em *Lithobates catesbeianus*. O sangue oxigenado que provém da pele se junta à circulação venosa sistêmica, elevando a concentração de oxigênio do sangue venoso do átrio direito.

Apesar do ventrículo não dividido, anuros apresentam a capacidade de distribuição seletiva do sangue entre os circuitos sistêmico e pulmocutâneo. A recirculação do sangue pelo circuito sistêmico é chamada *shunt* da direita para esquerda (*right-to-left shunt, shunt R-L*) e a recirculação pelo circuito pulmocutâneo é chamada de *shunt* da esquerda para direita (*left-to-right shunt, shunt* L-R). A proporção de sangue encaminhado para cada circuito está inversamente relacionada com a resistência que os dois circuitos oferecem ao fluxo. Quando o animal não está respirando (mergulho), por exemplo, o fluxo sanguíneo para os pulmões pode ser reduzido e a maior parte do sangue bombeado pelo ventrículo é direcionada para o corpo. Já quando o animal está respirando, existe uma distribuição de sangue mais equilibrada para os pulmões e para o corpo. A capacidade de alterar o fluxo sanguíneo pulmocutâneo, independentemente do fluxo sistêmico, habilita os anfíbios a controlar a composição arterial dos gases alterando a ventilação pulmonar e/ou mudando a magnitude do *shunt* da direita para esquerda. Quando o animal necessita de uma maior disponibilidade de oxigênio (p. ex., durante a hipoxia ou quando a taxa metabólica aumenta) um aumento no fluxo pulmocutâneo e uma redução no *shunt* da direita para esquerda maximizam a oferta de oxigênio.

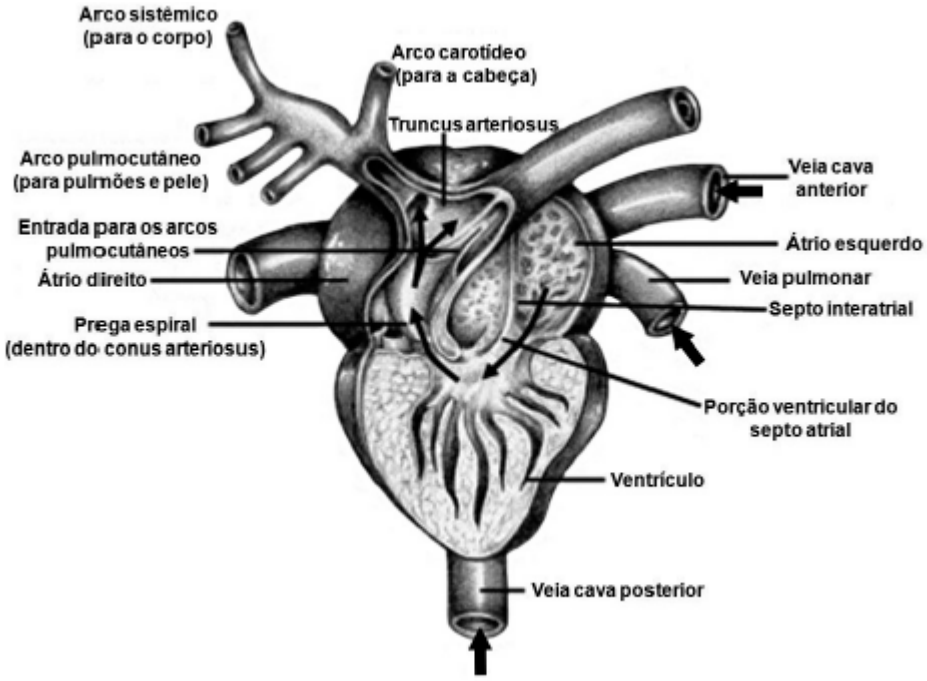


Figura 6.36 Anatomia do coração de anfíbios anuros. As *setas mais grossas* indicam o fluxo de sangue para o coração, as *setas mais finas* indicam o fluxo de sangue oxigenado. (Adaptada de Heinz-Taheny.[29])

Os batimentos do coração dos anfíbios, como dos demais vertebrados, ocorre devido à atividade fásica do marca-passo cardíaco, que, por sua vez, opera sob a influência de fatores intrínsecos e extrínsecos. A regulação da frequência cardíaca é essencialmente similar em mamíferos, aves, répteis, anfíbios, peixes teleósteos e elasmobrânquios. As variáveis cardíacas (débito cardíaco, isto é, volume de sangue que sai do coração por minuto; frequência cardíaca e resistência periférica dos vasos) que controlam a pressão arterial são controladas pelo sistema nervoso autônomo dividido em simpático e parassimpático. Em relação ao controle autonômico simpático das variáveis cardiovasculares de anfíbios, estudos em anuros, como as rãs *Lithobates pipiens* e *Lithobates catesbeianus*, demonstram que todos os neurônios da cadeia simpática sintetizam epinefrina, sendo este o mais importante neurotransmissor que provoca aumento da frequência cardíaca e da força de contração do coração. Com exceção dos ciclóstomos, todos os vertebrados apresentam uma influência inibitória do sistema parassimpático no coração, que atua via nervo vago, liberando acetilcolina. A temperatura pode atuar diretamente nas células marca-passo, ou também pode influenciar os reflexos cardiovasculares. Neste sentido, é sabido que a redução da temperatura reduz a frequência cardíaca diretamente ou pode causar aumento da eficácia do nervo vago, devido ao acúmulo de acetilcolina.

O sistema cardiovascular também contém sensores que controlam a pressão arterial, os quais são chamados de barorreceptores, que, por sua vez, são sensíveis ao estiramento da parede arterial. O reflexo barorreceptor é o principal responsável pela regulação momento a momento da pressão arterial, sendo sua função primordial tamponar variações bruscas da pressão arterial. Os barorreceptores de anfíbios anuros estão localizados no arco pulmocutâneo, no arco aórtico e na carótida, sendo que os barorreceptores pulmocutâneos exercem o principal papel no controle da pressão arterial.

■ Sistema renal

Os rins dos vertebrados contêm milhares de pequenas unidades chamadas néfrons que, em mamíferos, são constituídos de glomérulo, túbulo proximal, alça de Henle, túbulo distal e ducto coletor. Os três processos que ocorrem no néfron são:

- filtração do sangue no glomérulo
- reabsorção de água e/ou solutos dos túbulos renais para o sangue
- secreção de água e/ou solutos do sangue para os túbulos renais.

Os anfíbios, como a maioria dos vertebrados, não têm alça de Henle, sendo seus néfrons constituídos de glomérulo, túbulo proximal, segmento intermediário (um pequeno segmento estreito), túbulo distal e ducto coletor. Essa característica anatômica apresenta importantes implicações fisiológicas: anfíbios excretam urina hipo ou isosmótica, mas não hiperosmótica (típica de mamíferos em condições de conservação de água), em relação ao plasma sanguíneo.

A maioria dos anfíbios terrestres apresenta respostas de defesa contra desidratação que englobam os sistemas renal e endócrino. A perda de água promove aumento da osmolaridade dos fluidos corporais, o que é um estímulo importante para a secreção da arginina vasotocina (AVT), o hormônio antidiurético dos anfíbios e dos demais vertebrados (em mamíferos o

hormônio antidiurético é a arginina vasopressina – AVP). A AVT é um hormônio produzido no hipotálamo e liberado na corrente sanguínea da neurohipófise, sendo considerada a molécula ancestral da família de hormônios (hormônio antidiurético e ocitocina) secretados na neurohipófise dos vertebrados. Nos anfíbios, a AVT causa redução da filtração glomerular, diminuindo, assim, a formação de urina (ação semelhante ocorre em répteis e aves), além de aumentar a reabsorção de NaCl nos túbulos renais, ampliando a força osmótica para reabsorção de água. A bexiga urinária dos anfíbios terrestres pode servir como reservatório de água, elevando a sua reabsorção pela ação da AVT (função semelhante ao ducto coletor de mamíferos sob ação da AVP). A permeabilidade da pele dos anfíbios também é aumentada pela AVT, facilitando a reidratação pelo influxo de água do ambiente, principalmente através da região ventral pélvica. Neste caso, outro hormônio, a angiotensina II, parece ter função de estimular o animal a pressionar sua região ventral contra substratos úmidos.

■ Variação sazonal dos processos fisiológicos

Há muitos desafios para um anfíbio, como a privação alimentar, o frio e a seca, podendo desencadear problemas secundários associados a estes, como hipoxia, hipercapnia/hipercarbia e estresses iônico ou osmótico. Inúmeras espécies de anfíbios apresentam um ciclo sazonal com alternâncias de alta e baixa atividade, sendo que as fases de reduzida atividade coincidem com as condições adversas citadas anteriormente. Essa plasticidade fenotípica, isto é, essas mudanças morfofuncionais, que ocorrem durante as fases adversas são caracterizadas em geral por jejum e reduções da massa do intestino delgado e das atividades enzimáticas digestivas e metabólicas, além da locomoção. Tais fases podem durar até vários meses, dependendo da espécie e da gravidade das condições ambientais, principalmente a seca. É interessante notar, por outro lado, que ocorrem poucas alterações fenotípicas e mecânicas no músculo esquelético desses animais após esse tempo de baixa atividade, quando comparadas àquelas de outros animais e seres humanos que sofrem atrofia muscular por desuso.

Vários termos são utilizados para descrever estes estados de metabolismo reduzido, tais como estivação, hibernação, *overwintering*, dormência e torpor ao frio. A *estivação* (do latim *aestas*, verão) é o estado de redução metabólica que geralmente ocorre em anuros que habitam ambientes periodicamente secos e relativamente quentes (temperaturas acima de 10°C). Por outro lado, a *hibernação* (do latim *hiberna*, inverno), apesar de ser um termo utilizado para definir o estado regulado de torpor e Tc reduzida de endotermos, também tem sido usado na literatura para ectotermos. Para estes últimos, hibernação ou *overwintering* referem-se a várias respostas a ambientes sazonalmente frios que podem envolver a submersão em lagos congelados, o abrigo em tocas ou a tolerância ao congelamento.

A taxa metabólica dos animais em estivação tende a cair bastante, o que torna possível a sobrevivência sem ingestão de alimentos. As estratégias fisiológicas e comportamentais dos anfíbios, bem como as características físico-químicas dos microambientes para a estivação, são bastante variadas. Algumas espécies podem enterrar-se em solo úmido de areia ou de lama (terrestres) ou no fundo de lagos (aquáticos) ou, ainda, formar um casulo evitando a perda de água, o que também pode alterar parcialmente as trocas gasosas pelos pulmões e pela pele. Duas espécies da Caatinga, *Pleurodema diplolister* e *Proceratophrys cristiceps*, enterram-se em solo arenoso deixando uma pequena cavidade cheia de ar acima da região dorsal do corpo. O interessante desse tipo de solo arenoso é que a concentração de O_2 cai apenas cerca de 0,2% a 1,5 m de profundidade (20,9% a 25 cm para 20,7% a 150 cm).[30] Um cenário diferente ocorre no solo arenoso do deserto do Arizona, EUA, onde o sapo *Scaphiopus couchii* estiva, sendo a concentração de O_2 cerca de 18% mesmo próximo à superfície. No caso de microambientes onde a lama vai secando, como são menos permeáveis ao oxigênio, podem ser mais limitantes quanto a esse gás durante a estivação.

O tempo da estivação também pode variar de alguns a vários meses dependendo da gravidade das condições ambientais. Existem relatos de anfíbios que podem passar até 10 meses consecutivos em estivação, como por exemplo, a rã australiana *Litoria platycephala*. Entretanto, os termos dormência ou torpor devem ser evitados para se referir aos anfíbios em estivação, ou mesmo em hibernação, pois muitos deles não estão nem dormentes nem em torpor, sendo capazes de se movimentar e responder quando perturbados. Este é o caso, por exemplo, da rã *P. diplolister* que é capaz de saltar prontamente quando perturbada em sua toca de areia a 1 m de profundidade, em plena estivação durante a estação seca da Caatinga.[30] Neste caso, observou-se que *P. diplolister* migra cada vez mais profundamente no solo (para partes mais úmidas) à medida que este vai ficando mais seco na superfície. Tal comportamento permite a essa espécie permanecer em condições favoráveis de umidade mesmo quando a estação seca dura vários meses.

A desidratação é um grande desafio para anfíbios que habitam ambientes semiáridos; desse modo, uma das estratégias adotadas por anuros de vários continentes, como América do Norte, Austrália, África e América do Sul, é o aumento da habilidade de captação de água do solo durante a estação seca. Essa habilidade parece ser resultado do aumento da concentração de solutos no plasma (além do que seria esperado por simples desidratação, como mencionado no item sobre sistema renal), principalmente a ureia, o que facilita a transferência de água do ambiente para o animal. Nesses casos, esses animais apresentam mecanismos de proteção tecidual frente ao acúmulo de ureia.

A variação sazonal de componentes energéticos como glicose, aminoácidos, proteínas e triglicerídios pode também refletir mudanças no metabolismo dos anfíbios durante o ano. Há uma tendência dos maiores valores glicêmicos ocorrerem durante a primavera e o verão, épocas relacionadas com a reprodução dos animais, e os menores valores durante o inverno, embora não tenha sido estudado se este é um efeito da estação ou simplesmente da mudança de temperatura. Nas fases de baixa atividade, há predomínio do uso de fontes lipídicas, já que, como já mencionado, não há degradação proteica muscular para servir como fonte de aminoácidos nos anuros em estivação.

As respostas à alteração da temperatura ambiente podem ser diferentes se o animal encontra-se em estação de atividade ou em estivação ou hibernação. Nas rãs *Physalaemus marmoratus* (anteriormente *Physalaemus fuscomaculatus*) e *Leptodactylus fuscus*, as alterações na taxa metabólica são menos influenciadas pela temperatura naqueles animais em estivação, em relação aos ativos. Este fato ilustra a importância de se distinguir os efeitos específicos da temperatura sobre as variáveis fisiológicas ou da fase de lenta taxa metabólica em que o animal se encontra. Fato semelhante foi descrito para o sapo *Rhinella schneideri*, uma espécie que se encontra ativa durante as estações chuvosas (primavera e verão) e permanece enterrada em tocas rasas, sem formar casulo, durante as estações secas (outono e inverno). Nesse caso, na região Sudeste do Brasil, onde esse sapo é nativo, a estação seca coincide com o inverno, tornando-se difícil a definição entre estivação e hibernação. A taxa metabólica (Figura 6.37) e a frequência cardíaca (Figura 6.38) de *R. schneideri* são menores durante o inverno comparado com o verão, mesmo em temperatura ambiente igual.[31]). Nas Figuras 6.37 e 6.38 é possível diferenciar o efeito direto da temperatura ambiente daquele da estação do ano sobre a taxa metabólica, a frequência cardíaca e a pressão arterial. Esse conjunto de dados em rãs e sapos leva à ideia de que a variação metabólica sazonal parece ser resultado de um ciclo fisiológico endógeno ou algum fator abiótico, como fotoperíodo, e não um efeito direto da temperatura, principalmente se considerarmos a estivação em locais relativamente quentes. A reduzida taxa metabólica geralmente resulta em menor taxa de respiração cutânea e, consequentemente, menor perda de água, sendo também vantajoso em uma condição de escassez de alimento. A menor taxa de troca gasosa cutânea pode estar relacionada com a indução de vasoconstrição periférica, principalmente na pele, durante o inverno. Há indícios desse aumento de resistência periférica em *R. schneideri*, pois a pressão arterial permanece sem mudanças durante o verão e o inverno enquanto a frequência cardíaca diminui no inverno (Figura 6.38). Também se observa reduzida sensibilidade do sistema respiratório frente à hipoxia no inverno em relação ao verão, independentemente do efeito da temperatura.[31]

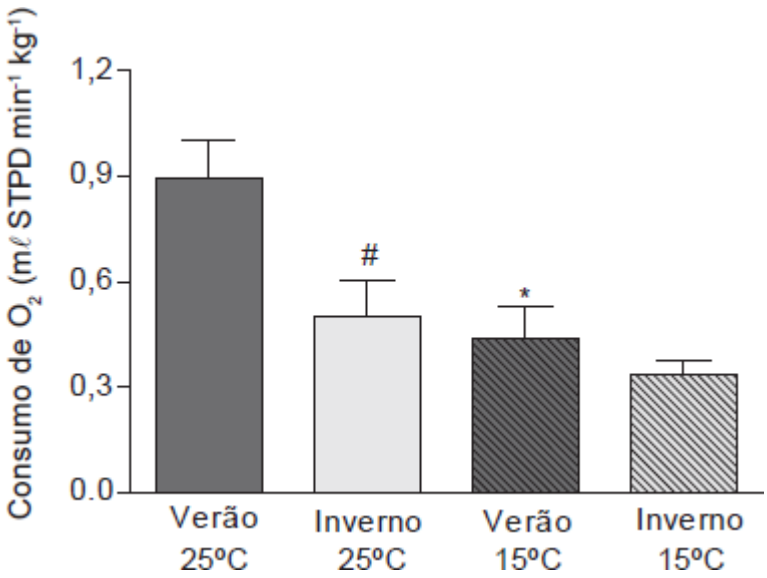


Figura 6.37 Efeitos da temperatura e da estação do ano sobre a taxa metabólica (consumo de O_2) de sapos *Rhinella schneideri*. As medidas de consumo de O_2 foram realizadas durante o inverno (julho) e o verão (dezembro) em duas temperaturas diferentes: 15 e 25°C. Os dados são apresentados como média ± EPM (erro padrão da média). * = efeito significativo da temperatura; # = efeito significativo da estação. (Adaptada de Bícego-Nahas *et* al.[31])

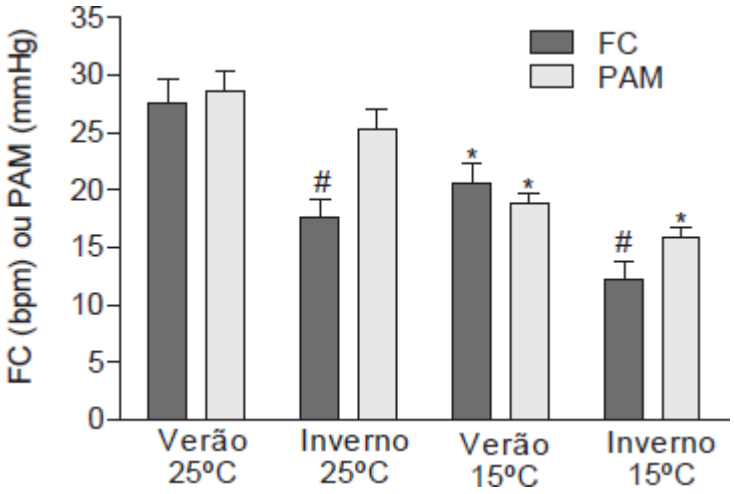


Figura 6.38 Efeitos da temperatura e da estação do ano sobre a frequência cardíaca (FC) e a pressão arterial média (PAM) de sapos *Rhinella schneideri*. As medidas de FC e PAM foram realizadas durante o inverno (julho) e o verão (dezembro) em duas temperaturas diferentes: 15 e 25°C. Os dados são apresentados como média ± EPM (erro padrão da média). * = efeito significativo da temperatura; # = efeito significativo da estação. (Adaptada de Bícego-Nahas *et al.*[31])

Taxonomia de anfíbios

A classe Amphibia Gray, 1825, é tradicionalmente reconhecida como um táxon monofilético, que está dividido em Gymnophiona J. Müller, 1832, e Batrachia Latreille, 1800. Enquanto os Gymnophiona compreendem as cecílias e cobras-cegas, os Batrachia dividem-se em dois grupos, os Caudata Fischer von Waldheim, 1813, representados pelas salamandras, e os Anura Fischer von Waldheim, 1831, representados pelos sapos, pelas rãs e pererecas. Anfíbios são amplamente distribuídos, não sendo encontrados apenas na Antártica e em parte das ilhas oceânicas (Figura 6.39). Os anfíbios apresentam uma grande diversidade de formas, perfazendo um total de 7.259 espécies divididas em 74 famílias.[32] A maioria das espécies é representante da ordem Anura (> 6.385 espécies; 55 famílias), seguida pelos Caudata (674 espécies; nove famílias) e Gymnophiona (200 espécies; 10 famílias). O Brasil ocupa o primeiro lugar em número de espécies, com mais de 1.036 espécies descritas, sendo que esse número cresce a cada ano.

É importante ressaltar que até o início deste século a sistemática de anfíbios era reconhecidamente confusa, com diversos arranjos parapolifiléticos. Todavia, com o avanço de técnicas moleculares, vários grupos taxonômicos sofreram amplas revisões sistemáticas e filogenéticas. Até 2006, por exemplo, a família Leptodactylidae era composta por mais de 1.100 espécies e formada por um arranjo polifilético. Atualmente, os antigos leptodactilídeos foram desmembrados em diversas famílias (p. ex., Alsodidae, Brachycephalidae, Calyptocephallelidae, Ceratophryidae, Craugastoridae, Cycloramphidae, Eleutherodactylidae, Hylodidae, Leptodactylidae e Odontophrynidae).

Uma breve descrição das famílias de anfíbios que ocorrem no Brasil é apresentada a seguir, sendo abordados aspectos da história natural, principais características e distribuição. A sequência de apresentação das famílias é fundamentada em suas relações filogenéticas,[33,34] e os arranjos taxonômicos de cada família seguem o proposto por Frost.[32] O restante das informações apresentadas é uma compilação de dados disponíveis na literatura,[1,2,4,35-37] adaptados aos novos arranjos taxonômicos e, sempre que possível, voltados para exemplos da fauna brasileira.

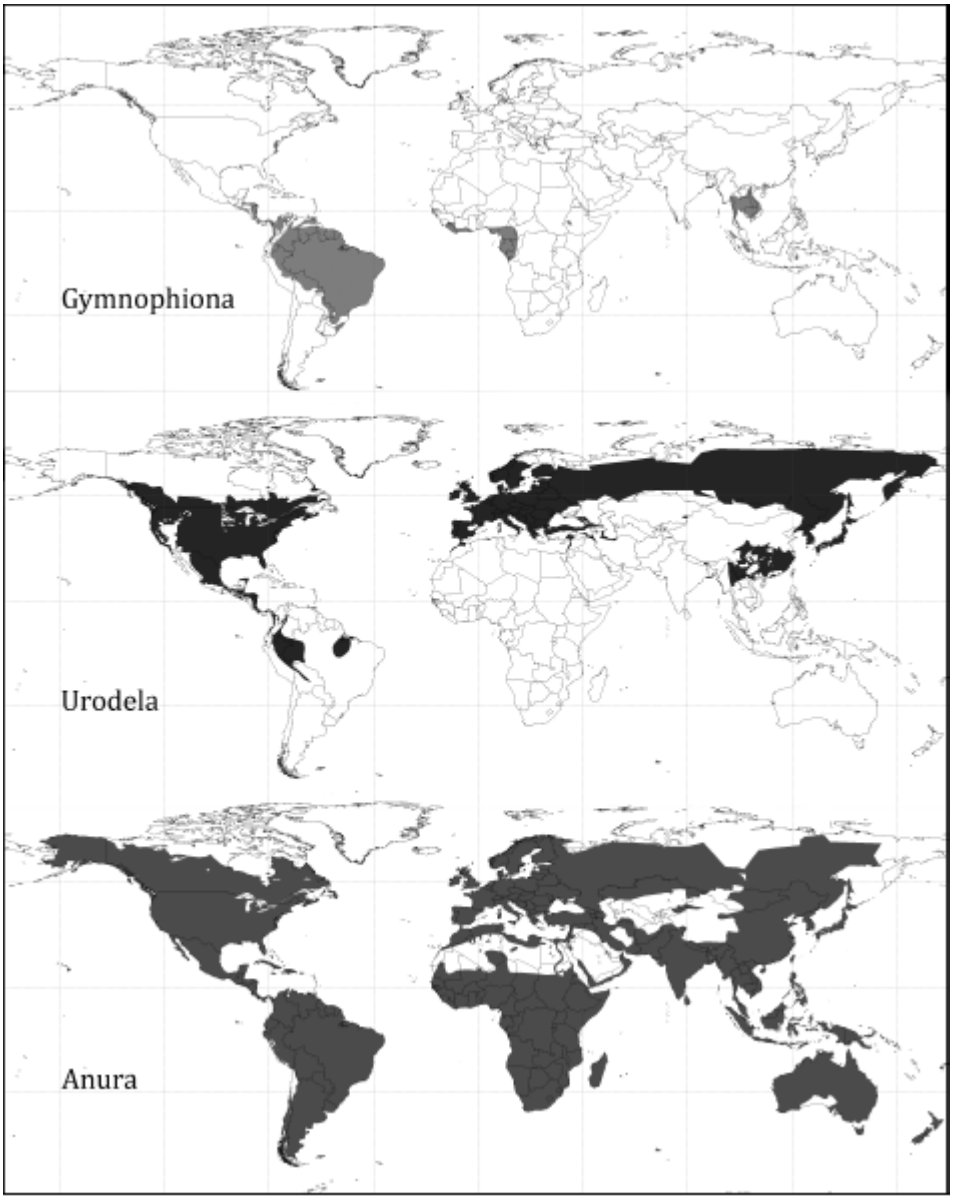


Figura 6.39 Distribuição atual das três ordens de anfíbios existentes. (Fonte: International Union for Conservation of Nature and Natural Resources – IUCN.) (Esta figura encontra-se reproduzida em cores no Encarte.)

■ Ordem Gymnophiona (ou Apoda)

Família Rhinatrematidae Nussbaum, 1977

As principais características dessa família são (Figura 6.40 A):

- tamanho que varia de 200 a 350 mm de comprimento total
- tronco fortemente anelado, incluindo anéis primários, secundários e terciários
- cauda verdadeira, isto é, após a região cloacal existem vértebras, além de anéis completos na epiderme
- fileira de pequenas escamas junto ao anel primário
- olhos visíveis, porém, cobertos pela epiderme
- abertura tentacular adjacente à borda anterior dos olhos
- número de anéis secundários maior do que o de anéis primários.

Diversidade e distribuição

Espécies dessa família estão restritas a florestas tropicais do domínio amazônico. A família é composta por dois gêneros e 11 espécies. As oito espécies de *Epicrionops* apresentam mais de 10 anéis pós-cloacais e as três espécies de *Rhinatrema*, menos de 10 anéis pós-cloacais. No território brasileiro há registros apenas para as espécies *Rhinatrema bivittatum* e *Rhinatrema ron*.

História natural

Aspectos relacionados com a história natural desse grupo são pouco conhecidos. Assim como a maioria dos Gymnophiona, os Rhinatrematidae são fossoriais, e aparentemente todas as espécies são ovíparas e não têm cuidado parental. O desenvolvimento é indireto, sendo que as larvas são aquáticas e de vida livre. Podem ser encontradas ativas sobre o solo durante a noite.

Família Typhlonectidae Taylor, 1968

As principais características dessa família são (Figura 6.40 B):

- tamanho que varia de 200 mm (*Chthonerpeton* e *Nectocaecilia*) a 1.000 mm (*Atretochoana eiselti*)
- algumas formas aquáticas (*Atretochoana, Potamotyphlus* e *Typhlonectes*) e outras semiaquáticas (*Chthonerpeton* e *Nectocaecilia*)
- formas aquáticas lateralmente compressas e dobra ou nadadeira dorsal
- apenas anéis primários, parcialmente divididos
- escamas dermais ausentes
- olhos relativamente bem desenvolvidos e sempre visíveis
- par de pequenos tentáculos funcionais, não protrusíveis, localizados entre as narinas e os olhos
- sem cauda verdadeira
- estribo presente no ouvido médio.

Diversidade e distribuição

Typhlonectidae está distribuída na América Sul, de maneira disjunta. A maioria das espécies é amazônica, mas há formas na Caatinga (*Chthonerpeton arii*) e no Pampa (*Chthonerpeton indistinctum*). Como atualmente reconhecida, esta família está representada pelos gêneros *Atretochoana, Chthonerpeton, Nectocaecilia, Potamotyphlus* e *Typhlonectes*, perfazendo um total de 13 espécies descritas, sendo 11 delas encontradas no território brasileiro.

História natural

Dentre os gimnofionos neotropicais este é o grupo mais aquático. *Atretochoana eiselti* é o maior tetrápode conhecido que não apresenta pulmões, embora apresente narinas bem desenvolvidas. Apresentam desenvolvimento indireto. Exemplares de *Chthonerpeton* podem ser encontrados em grandes densidades se comparados a outros gimnofionos neotropicais, e vivem em áreas alagadas, na interface do ambiente terrestre/aquático.

Família Caeciliidae Rafinesque, 1814

As principais características dessa família são:

- tamanho bastante variável, com formas pequenas, como *Caecilia volcani* (320 mm), até espécies de grande porte, como *Caecilia thompsoni*, que atinge 1.500 mm de comprimento total
- todos os Caeciliidae têm anéis primários, e algumas espécies apresentam anéis secundários
- escamas nas bordas dos anéis, exceto em *Oscaecilia polyzona*

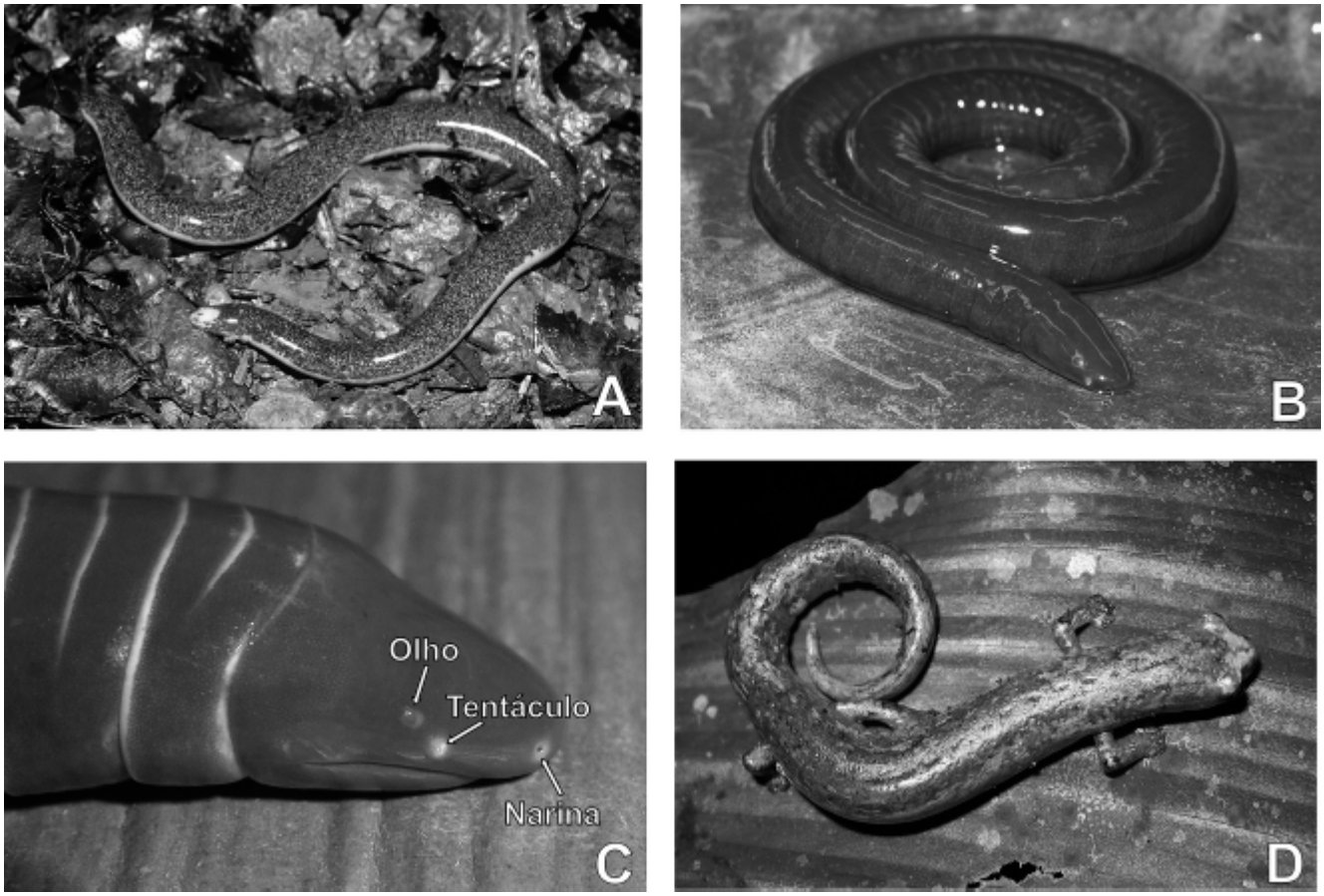


Figura 6.40 Representantes sul-americanos das ordens Gymnophiona e Caudata. **A.** Família Rhinatrematidae: *Rhinatrema bivittatum* (Cuvier in Guérin-Méneville, 1829) (Guiana Francesa). **B.** Família Typhlonectidae: *Chthonerpeton indistinctum* (Reinhardt & Lütken, 1862) (Rio Grande do Sul, Brasil). **C.** Detalhe da cabeça de *Siphonops annulatus* (Mikan, 1820) (Bahia, Brasil). **D.** Família Plethodontidae: *Bolitoglossa altamazonica* (Acre, Brasil). (Fotografias de: **A.** Jean-Pierre Vacher; **B** e **C.** Daniel Loebmann; **D.** Paulo Sérgio Bernarde.) (Esta figura encontra-se reproduzida em cores no Encarte.)

- escudo terminal na região posterior do corpo, embora não apresentem cauda verdadeira
- olhos cobertos por um osso em *Oscaecilia* e desprovidos dessa estrutura em *Caecilia*
- tentáculos, abaixo das narinas
- ouvido médio contém estribo não perfurado.

Diversidade e distribuição

Caeciliidae está distribuída na região tropical da América Central e do Sul. Como atualmente reconhecida, esta família está representada pelos gêneros *Caecilia* e *Oscaecilia*, perfazendo um total de 42 espécies descritas. No Brasil são conhecidas oito espécies.

História natural

Há pouca informação referente à história natural desta família. Cecilídeos são alongados, e a maioria das espécies vive em galerias abaixo do solo. Entre os Gymnophiona estão as maiores formas conhecidas. No que se refere à reprodução também pouco se conhece sobre o grupo. Aparentemente, espécies dessa família são ovíparas e podem apresentar cuidado parental. Este comportamento, todavia, foi observado apenas para *Caecilia orientalis*, até o momento.

Família Siphonopidae Bonaparte, 1850

As principais características dessa família são (Figura 6.40 C):

- tamanho que varia de 180 mm a 450 mm
- todas as espécies exibem anéis primários, e algumas podem apresentar anéis secundários. Há escamas nas bordas dos anéis, exceto em *Luetkenotyphlus, Mimosiphonops* e *Siphonops*
- escudo terminal na extremidade posterior, todavia, carecem de uma cauda verdadeira
- pulmões, exceto em *Microcaecilia iwocramae*

- olhos podem ou não ser visíveis externamente
- posição dos tentáculos variável
- ouvido médio contém estribo não perfurado.

Diversidade e distribuição

A área de ocorrência dessa família compreende da América do Sul tropical ao leste dos Andes. As 25 espécies conhecidas pertencem a cinco gêneros *Brasilotyphlus, Luetkenotyphlus, Microcaecilia, Mimosiphonops* e *Siphonops*.

História natural

Algumas espécies, como é o caso daquelas do gênero *Siphonops*, apesar de serem fossoriais, podem ser vistas se deslocando sobre o solo, especialmente quando ocorrem tempestades. Aparentemente, os Siphonopidae contam com uma dieta generalista, alimentando-se de minhocas, cupins e outros insetos. Como todos os Gymnophiona, os Caeciliidae apresentam fecundação interna, que é realizada através de um órgão copulatório especializado, o falodeu. Os Siphonopidae são ovíparos e os ovos apresentam desenvolvimento direto. Após a eclosão dos recém-nascidos de *Siphonops annulatus*, a fêmea produz uma espessa pele que é utilizada para alimentação dos filhotes (dermatofagia). Em virtude da redução dos olhos e por serem cobertos por pele, os gimnofionos usam os tentáculos que são órgãos táteis e quimiorreceptores. Na natureza, a maioria das espécies é difícil de ser observada, pois além de ser fossorial, ocorre em baixas densidades.

■ Ordem Caudata (ou Urodela)

Família Plethodontidae Gray, 1850

Plethodontidae (Figura 6.40 D) é a única família de salamandras encontrada no Brasil. As principais características dessa família são:

- comprimento total que varia de 25 mm em *Thorius* a 320 mm em *Pseudoeurycea belli*
- quatro membros em todos os *taxa*
- tamanho da cauda que varia de igual a duas vezes o tamanho do corpo
- ausência de pulmões; trocas gasosas feitas pela pele
- maxila e pré-maxila
- brânquias ausentes em adultos
- maioria das espécies com pálpebra móvel.

Diversidade e distribuição

As salamandras da família Plethodontidae estão distribuídas nas Américas (do Canadá até a bacia amazônica no Brasil), além de haver representantes na Europa mediterrânea e uma espécie na Ásia (*Karsenia koreana*). Aproximadamente 440 espécies são descritas para essa família, o que representa cerca de 2/3 de todos os Urodela conhecidos. No Brasil, são conhecidas apenas cinco espécies: *Bolitoglossa altamazonica, B. paraensis, B. caldwellae, B. madeira* e *B. tapajonica*.

História natural

Fazem parte desta família de salamandras representantes terrestres, arborícolas, aquáticos, fossoriais e cavernícolas. Os pletodontídeos neotropicais são geralmente encontrados escondidos sob rochas ou troncos no chão de florestas úmidas, mas existem espécies que vivem em bromélias, tapetes de musgos ou outros tipos de vegetação em florestas tropicais. A maioria das espécies apresenta desovas terrestres e desenvolvimento direto; todavia, há algumas com desovas terrestres e larvas aquáticas, e espécies com desovas e fase larval aquáticas. Todas as espécies apresentam fertilização interna. Fêmeas têm espermateca na cloaca.

■ Ordem Anura

Família Pipidae Gray, 1825

Esta família (Figura 6.41 A e B) apresenta características peculiares em função das espécies serem extremamente adaptadas à vida aquática. As rãs dessa família vêm de uma linhagem antiga e surgiram antes da separação do continente de Gondwana, com registros fósseis desde o Cretáceo inferior (120 milhões de anos). São também características dessa família:

- comprimento rostrocloacal que varia de 27 mm em *Pipa parva* até 170 mm em *Pipa pipa*

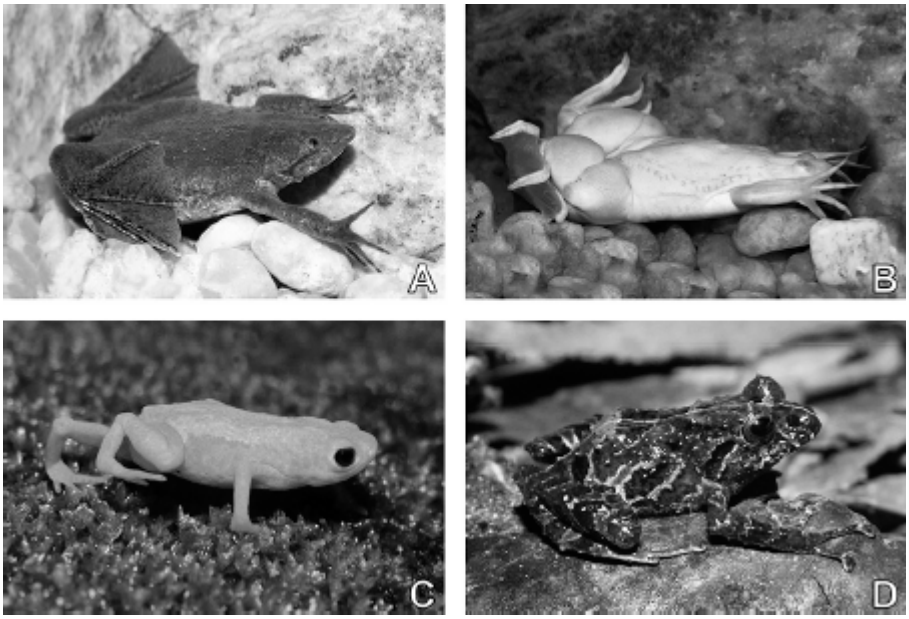


Figura 6.41 Representantes da ordem Anura. **A** e **B.** Família Pipidae: *Pipa carvalhoi* (Miranda-Ribeiro, 1937) (Bahia, Brasil) **(A)** e Albino da espécie africana *Xenopus laevis* (Daudin, 1802) **(B). C** e **D.** Família Brachycephalidae: *Brachycephalus alipioi* (Pombal & Gasparini, 2006) (Espírito Santo, Brasil) **(C)** e *Ischnocnema nigriventris* (A. Lutz, 1925) (São Paulo, Brasil) **(D).** (Fotografias de Daniel Loebmann.) (Esta figura encontra-se reproduzida em cores no Encarte.)

- corpo bastante achatado dorsoventralmente
- crânio sem palatinos e com um único frontoparietal
- ausência de saco vocal e de cordas vocais; apesar disso, são capazes de produzir som pelo aparato hioide
- maxila e pré-maxila dentadas em *Xenopus* e algumas espécies de *Pipa* e sem dentes no restante das espécies
- pupila arredondada
- de seis a oito vértebras pré-sacrais
- processos transversos da vértebra sacral são amplamente expandidos e essa vértebra apresenta articulação bicondilar com o uróstilo
- cintura peitoral arcífera (pseudofirmisterno em *Hymenochirus*) e ausência de omosterno
- subadultos e adultos com costelas
- tíbia e fíbula fusionadas nas extremidades distais e proximais
- mãos com dígitos livres (sem membranas interdigitais), exceto em *Hymenochirus* e *Pseudhymenochirus*, que exibem membranas interdigitais, membros posteriores e membranas interdigitais bem desenvolvidos
- ausência de cartilagem intercalar entre as falanges terminal e penúltima de cada dígito
- falanges terminais pontiagudas
- ao contrário de outros anuros atuais, os adultos de Pipidae não têm língua
- exceto pelos gêneros africanos *Hymenochirus* e *Pseudhymenochirus*, a maioria das espécies dessa família apresenta um sistema de linhas laterais bem desenvolvidos.

Diversidade e distribuição

Espécies dessa família estão concentradas em áreas tropicais da África, América do Sul e parte da América Central. A família está dividida em cinco gêneros e 33 espécies. No Brasil ocorrem as espécies *Pipa arrabali, P. pipa* e *P. snethlageae*, em regiões do domínio amazônico, e *P. carvalhoi*, em áreas de Mata Atlântica do sudeste e nordeste do Brasil e Caatinga do nordeste brasileiro.

História natural

Todos os membros dessa família são aquáticos. A maioria das espécies vive em águas turvas; detectam suas presas por meio do sistema de linhas laterais. Devido à ausência de língua, a captura de presas é feita com auxílio dos membros anteriores.

Durante a reprodução, as espécies dessa família realizam amplexo inguinal, isto é, o macho abraça a fêmea e a segura pela região da cintura pélvica. As espécies africanas depositam os ovos diretamente na água, sendo que os girinos são de meia-água e filtradores de material em suspensão. As sete espécies neotropicais, todas do gênero *Pipa*, têm um modo reprodutivo peculiar que não é observado em nenhum outro anuro. Após a fertilização, os machos conduzem os ovos para o dorso da fêmea ao qual se aderem. Em poucos dias a pele sobre o dorso envolve por completo os ovos, formando câmaras individuais. Em algumas espécies como, por exemplo, *Pipa carvalhoi*, os ovos eclodem e os girinos são liberados na água. Em outras, como *Pipa pipa*, todo o desenvolvimento ocorre no dorso da fêmea, não havendo girino de vida livre; o jovem recém-eclodido é uma miniatura dos adultos.

Família Brachycephalidae Günther, 1858

Os Brachycephalidae (Figura 6.41 C e D) são caracterizados por:

- comprimento rostrocloacal que varia de 9 mm, em *Brachycephalus pulex*, até 54 mm, em *Ischnocnema guentheri*
- corpo robusto com membros curtos (*Brachycephalus*) ou corpo com membros delgados e longos, além de dígitos expandidos nas extremidades, possibilitando que escalem e fiquem empoleirados sobre a vegetação (*Ischnocnema*)
- crânio com palatinos e frontoparietais pareados
- machos apresentam um único saco vocal subgular
- maxila e pré-maxila dentadas ou não
- pupila arredondada ou elíptica e horizontalmente orientada
- oito vértebras pré-sacrais
- vértebra sacral moderadamente expandida e com uma articulação bicondilar com o uróstilo
- cintura peitoral arcífera; esterno cartilaginoso ou ausente
- costelas ausentes
- fíbula e tíbia fusionadas em suas porções distais e proximais
- dígitos das mãos sem membranas interdigitais; pés sem membranas ou com membranas interdigitais basais
- ausência de cartilagem intercalar entre a última e a penúltima falange
- falanges terminais em forma de T, arqueadas ou em forma de gancho
- presença de uma, duas ou três falanges no dígito IV da mão
- redução de dígitos nas mãos e pés em *Brachycephalus*.

Diversidade e distribuição

Todas as espécies ocorrem em áreas de Mata Atlântica do Brasil, incluindo representantes das florestas de Araucárias do sul do Brasil e norte da Argentina. Esta família é composta pelos gêneros *Brachycephalus Fitzinger*, 1826, com 17 espécies, e *Ischnocnema Reinhardt & Lütken*, 1862, com 34 espécies, todas com ocorrência para o Brasil.

História natural

Apresentam amplexo axilar (*Ischnocnema*), onde o macho segura a fêmea pela região das axilas, ou amplexo inguinal (*Brachycephalus*), onde o macho segura a fêmea pela cintura pélvica. Apresentam desenvolvimento direto e os ovos são terrestres ou arborícolas. As espécies de *Ischnocnema* são crepusculares-noturnas e as de *Brachycephalus* têm hábitos diurnos. Devido a sua condição diurna, os *Brachycephalus* se utilizam de sinais visuais, como a movimentação dos membros anteriores, para a comunicação entre machos e fêmeas durante a reprodução. As espécies de *Ischnocnema* são terrestres ou arborícolas e as de *Brachycephalus* são exclusivamente terrestres. Enquanto as espécies de *Ischnocnema* têm coloração críptica, as de *Brachycephalus* podem ter colorações aposemáticas, geralmente com tons de amarelo-vivo, além de fortes secreções tóxicas na pele. *Brachycephalus pulex* é o menor anfíbio das Américas e um dos menores do mundo.

Família Eleutherodactylidae Lutz, 1954

As principais características dessa família são (Figura 6.42 A):

- comprimento rostrocloacal que varia de 10,5 mm, em *Eleutherodactylus iberia*, até 88 mm, em *Eleutherodactylus inoptatus*
- corpo com membros delgados e longos, além de dígitos geralmente expandidos nas extremidades, possibilitando que escalem e fiquem empoleirados sobre a vegetação

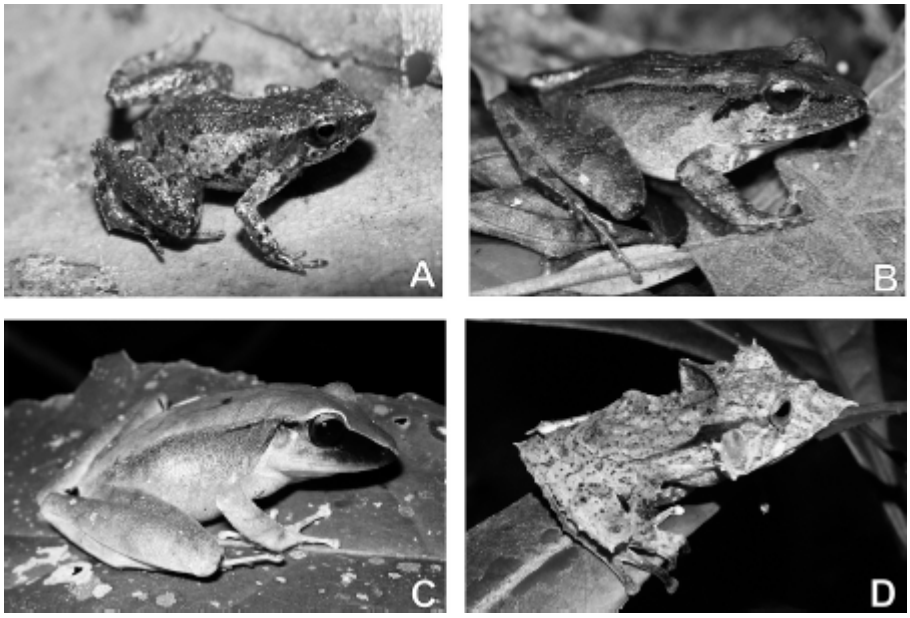


Figura 6.42 Representantes sul-americanos da ordem Anura. **A.** Família Eleutherodactylidae: *Adelophryne baturitensis* Hoogmoed, Borges, & Cascon, 1994 (Ceará, Brasil). **B** e **C.** Família Craugastoridae: *Haddadus binotatus* (Spix, 1824) (Bahia, Brasil) **(B)** e *Pristimantis peruvianus* (Melin, 1941) (Acre, Brasil) **(C). D.** Família Hemiphractidae: *Hemiphractus helioi* Sheil & Mendelson, 2001 (Acre, Brasil). (Fotografias de: **A** e **B.** Daniel Loebmann; **C** e **D.** Paulo Sérgio Bernarde.) (Esta figura encontra-se reproduzida em cores no Encarte.)

- crânio com palatinos e frontoparietais pareados
- machos com um único saco vocal subgular
- maxila e pré-maxila dentadas
- pupila elíptica e horizontalmente orientada
- oito vértebras pré-sacrais
- vértebra sacral moderadamente expandida, contendo uma articulação bicondilar com o uróstilo
- cintura peitoral arcífera e esterno cartilaginoso
- costelas ausentes
- fíbula e tíbia fusionadas em suas porções distais e proximais
- dígitos das mãos sem membranas interdigitais; pés podem ou não ter membranas interdigitais
- ausência de cartilagem intercalar entre a última e a penúltima falange
- falanges terminais em forma de T, arqueadas ou em forma de gancho
- presença de duas ou três falanges no dígito IV da mão.

Diversidade e distribuição

Um total de 206 espécies compõe esta família, divididos nas subfamílias Eleutherodactylinae (197) e Phyzelaphryninae (9). Os Eleutherodactylinae estão distribuídos desde o sul do Texas, passando pela América Central e ilhas Caribenhas, alcançando o extremo noroeste da América do Sul (Equador e Colômbia). Os Phyzelaphryninae são encontrados na bacia amazônica, no escudo das Guianas e nos fragmentos de florestas úmidas do nordeste e sudeste do Brasil.

História natural

São terrestres ou arborícolas, tendo coloração críptica. Realizam amplexo axilar e apresentam desenvolvimento direto; os ovos são terrestres ou arborícolas. Duas espécies têm modos reprodutivos peculiares: *Eleutherodactylus jasperi* é ovovivíparo e *Eleutherodactylus coqui* apresenta fecundação interna. A maioria das espécies é noturna, mas há espécies diurnas.

Família Craugastoridae Hedges, Duellmann & Heinicke, 2008

Esta família (Figura 6.42 B e C) apresenta as seguintes características:

- tamanho que varia de 15 mm (*Euparkerella tridactyla*) a 110 mm de comprimento rostrocloacal (*Craugastor pelorus*)
- corpo com membros delgados e longos, além de dígitos geralmente expandidos nas extremidades, tornando possível que

escalem e fiquem empoleirados sobre a vegetação
- crânio com palatinos e frontoparietais pareados
- machos com um único saco vocal subgular (ausente em alguns *Craugastor* e *Holoaden*)
- maxila e pré-maxila dentadas ou não
- pupila elíptica e horizontalmente orientada ou arredondada
- oito vértebras pré-sacrais
- vértebra sacral moderadamente expandida com uma articulação bicondilar com o uróstilo
- cintura peitoral arcífera; esterno cartilaginoso ou ausente
- costelas ausentes
- fíbula e tíbia fusionadas em suas porções distais e proximais
- dígitos das mãos sem membranas interdigitais; pés podem ou não ter membranas interdigitais
- ausência de cartilagem intercalar entre a última e a penúltima falange
- falanges terminais em forma de T, arqueadas ou em forma de gancho.

Diversidade e distribuição

Os Craugastoridae compreendem um total de 728 espécies sendo, portanto, uma das famílias mais diversas de anfíbios. Pristimantinae é a subfamília mais diversa com 527 espécies, seguida de Craugastorinae (116). Ocorrem desde o EUA até o Nordeste da Argentina. Diversas espécies são endêmicas de áreas restritas da Mata Atlântica do Brasil, sendo *Euparkerella* e *Holoaden* gêneros endêmicos desta formação. São conhecidas 54 espécies no Brasil, distribuídas nos nove gêneros seguintes: *Barycholos* (1 espécie), "*Eleutherodactylus*" (1 espécie), *Euparkerella* (4 espécies), *Haddadus* (3 espécies), *Holoaden* (4 espécies), *Noblella* (1 espécie), *Oreobates* (4 espécies), *Pristimantis* (35 espécies) e *Strabomantis* (1 espécie).

História natural

São terrestres ou arborícolas e têm coloração críptica. Realizam amplexo axilar, exceto *Phrynopus* que realiza amplexo inguinal. O desenvolvimento é direto, e os ovos são terrestres ou arborícolas. A maioria das espécies habitam florestas úmidas, mas há espécies de áreas abertas como, por exemplo, *Barycholos ternetzi*. São crepusculares-noturnas.

Família Hemiphractidae Peters, 1862

Nos últimos anos, a posição sistemática desse grupo (Figura 6.42 D) e seu arranjo filogenético têm sido amplamente discutidos, com base em resultados moleculares. Em 2006, os hemifractídeos, conhecidos como pererecasmarsupiais, foram classificados em três famílias distintas: Amphignathodontidae, Cryptobatrachidae e Hemiphractidae. Desde 2008, todavia, as pererecas marsupiais foram todas reunidas na família Hemiphractidae. As principais características dessa família são:

- comprimento rostrocloacal que varia de 19 mm, em *Flectonotus Fitzgeraldi*, até 97,5 mm, em *Stefania evansi*
- ausência de saco vocal em *Cryptobatrachus, Hemiphractus* e *Stefania. Gastrotheca* e *Fritziana* apresentam saco vocal simples
- maxila e pré-maxila dentadas
- pupila horizontalmente disposta
- oito vértebras pré-sacrais
- cintura peitoral arcífera; esterno presente, assim como o omosterno, esse último cartilaginoso
- costelas ausentes
- tíbia e fíbula fusionadas nas extremidades distais e proximais
- mãos com dígitos livres (sem membranas interdigitais), exceto em *Hemiphractus;* os pés contam com membranas interdigitais incompletas (somente na base ou até a metade do dígito)
- elementos intercalares entre a penúltima e a última falange
- extremidades dos dígitos expandidas.

Diversidade e distribuição

Estão distribuídos em florestas tropicais da América do Sul, além de Trinidade e Tobago, Costa Rica e Panamá. Atualmente, são conhecidos seis gêneros e 104 espécies. No Brasil são conhecidas 19 espécies, sendo seis amazônicas (*Hemiphractus helioi, H. scutatus, Stefania neblinae, S. roraimae, S. scalae* e *S. tamacuarina*) e 13 de Mata Atlântica (*Fritziana fissilis, F. goeldii, F. ohausi, Gastrotheca albolineata, G. ernestoi, G. fissipes, G. flamma, G. fulvorufa, G. megacephala, G. microdiscus, G. prasina, G. pulchra* e *G. recava*).

História natural

Morfologicamente, as espécies dessa família são muito semelhantes às pererecas da família Hylidae, tendo sido consideradas por muitos anos como membros desta. Do ponto de vista reprodutivo, todavia, os Hemiphractidae são bem diferentes, pois as fêmeas apresentam cuidado parental e são capazes de transportar os ovos fertilizados no dorso. Por essa razão, são conhecidas como pererecas-marsupiais. O transporte dos ovos pode ser feito em bolsas, como em *Flectonotus, Fritziana* (Figura 6.22 C) e *Gastrotheca*, ou diretamente sobre o dorso, como em *Cryptobatrachus, Hemiphractus* e *Stefania*. Em *Flectonotus, Fritziana* e *Gastrotheca* existe o estágio de girino. Entretanto, em *Fritziana* o girino é liberado na água em estágio avançado para terminar a metamorfose, enquanto em *Gastrotheca* o girino completa a metamorfose na bolsa, sendo que a fêmea libera os filhotes somente quando completam a metamorfose. Em *Cryptobatrachus, Hemiphractus* e *Stefania* o desenvolvimento é direto. *Fritziana* e *Gastrotheca* contam com saco vocal e vocalizam para atrair a fêmea durante a época da reprodução. Em *Hemiphractus* não existe saco vocal, embora o macho consiga vocalizar. *Cryptobatrachus* e *Stefania* não vocalizam, ao contrário da maioria dos anuros.

Família Hylidae Rafinesque, 1815

Os hilídeos (Figura 6.43), popularmente chamados de pererecas, são caracterizados por:

- comprimento rostrocloacal que varia de 15 mm (*Dendropsophus decipiens*) a aproximadamente 135 mm (*Hypsiboas boans*)
- forma do corpo variável, sendo que a maioria das espécies exibe membros delgados e longos, além de dígitos expandidos nas extremidades, possibilitando que escalem e fiquem empoleirados sobre a vegetação (no entanto, há exceções notáveis; espécies nos gêneros *Lysapsus* e *Pseudis* são adaptadas à vida aquática, não tendo dígitos com extremidades expandidas nem capacidade de escalar a vegetação)
- crânio com palatinos e frontoparietais pareados

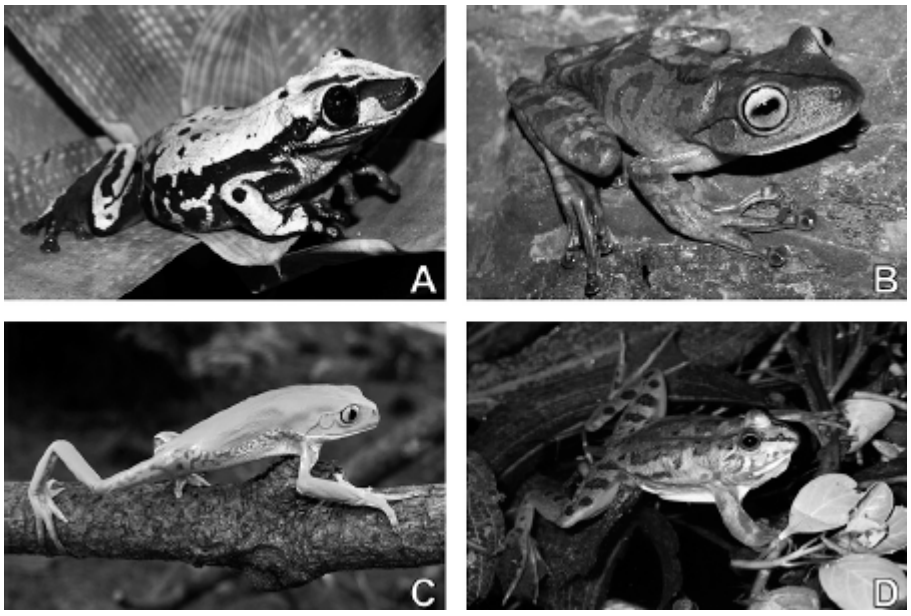


Figura 6.43 Representantes sul-americanos da ordem Anura. Família Hylidae: *Aparasphenodon brunoi* Miranda-Ribeiro, 1920 (Bahia, Brasil) **(A),** *Bokermannohyla circumdata* (Cope, 1871) (São Paulo, Brasil) **(B),** *Phyllomedusa iheringii* Boulenger, 1885 (Rio Grande do Sul, Brasil) **(C)** e *Pseudis minuta* Günther, 1858 (Rio Grande do Sul, Brasil) **(D).** (Fotografias de Daniel Loebmann.) (Esta figura encontra-se reproduzida em cores no Encarte.)

- machos com saco vocal que pode ser simples e subgular, bilobado e subgular (*Pseudis* spp.) e pareado (*Trachycephalus* spp.)
- maxila e pré-maxila dentadas
- pupila horizontalmente orientada na maioria das espécies (verticalmente orientada em Phyllomedusinae
- oito vértebras pré-sacrais
- os processos transversos da vértebra sacral são de pouco a moderadamente expandidos
- a vértebra sacral com articulação bicondilar com o uróstilo
- cintura peitoral arcífera, esterno distinto
- costelas ausentes

- fíbula e tíbia fusionadas em suas porções distais e proximais
- mãos e pés com membranas interdigitais, variando de pouco a muito desenvolvidas, dependendo do táxon
- cartilagem intercalar entre a penúltima e a última falange de cada dígito
- falanges terminais pontiagudas, em algumas espécies em forma de garra.

Diversidade e distribuição

Esta família é amplamente distribuída e apresenta representantes nas Américas, Índias Ocidentais, na Europa, no norte da África, na Ásia (ao norte do Himalaia e do Japão) e na Oceania. Atualmente, é a família mais diversa de anfíbios com mais de 900 espécies descritas. Três subfamílias são reconhecidas, Hylinae (675 espécies), Pelodryadinae (207 espécies) e Phyllomedusinae (59 espécies). No Brasil, existe uma grande diversidade desse grupo com 26 gêneros e cerca de 370 espécies atualmente reconhecidas.

História natural

Grande parte dos hílideos é composta por espécies arborícolas; todavia, existem espécies semiaquáticas (p. ex., *Sphaenorhyncus lacteus*), aquáticas (p. ex., *Pseudis* spp.) e até fossoriais (p. ex., *Smilisca dentata*). Todos os hílideos têm desenvolvimento indireto. Embora a maioria das espécies deposite seus ovos na água, aderidos à vegetação submersa, os modos reprodutivos em Hylidae são muito diversos, e alguns exemplos serão apresentados a seguir. Os Phyllomedusinae geralmente colocam a desova aderida às folhas de arbustos que ficam acima de corpos d'água. Após a eclosão, os girinos caem das folhas e vão para a água, completando seu desenvolvimento. Algumas espécies (p. ex., *Hypsiboas boans, H. faber* e *H. lundii*) escavam ninhos na lama, onde a desova aquática é colocada isolada do corpo d'água principal. Outras espécies apresentam plasticidade com relação ao local de desova. *Dendropsophus ebbracatus*, por exemplo, pode colocar a desova em folhas de arbustos, em macrófitas aquáticas emersas ou ainda dentro da água. Todas as espécies de *Aplastodiscus* contam com um modo reprodutivo peculiar: os machos constroem um ninho subterrâneo no qual a desova aquática é colocada e os girinos permanecem durante os primeiros estágios de seu desenvolvimento. No que tange aos hábitos alimentares, a maioria das espécies é generalista, alimentando-se principalmente de pequenos artrópodes. Todavia, a espécie *Xenohyla truncata* tem uma característica muito peculiar, por ser o único anuro que pode alimentar-se de frutos de espécies de plantas de restinga, além de invertebrados. Todos os hilídeos realizam amplexo axilar.

Família Allophrynidae Savage, 1973

A família Allophrynidae (Figura 6.44 A) foi recentemente revalidada e separada dos Centrolenidae (rãs-de-vidro). As principais características fenotípicas dessa família são:

- tamanho pequeno, alcançando até 31 mm de comprimento rostrocloacal
- membros locomotores delgados e longos, além de dígitos expandidos nas extremidades, possibilitando que escalem e fiquem empoleirados sobre a vegetação
- crânio com palatinos e frontoparietais pareados
- saco vocal simples
- maxila e pré-maxila sem dentes

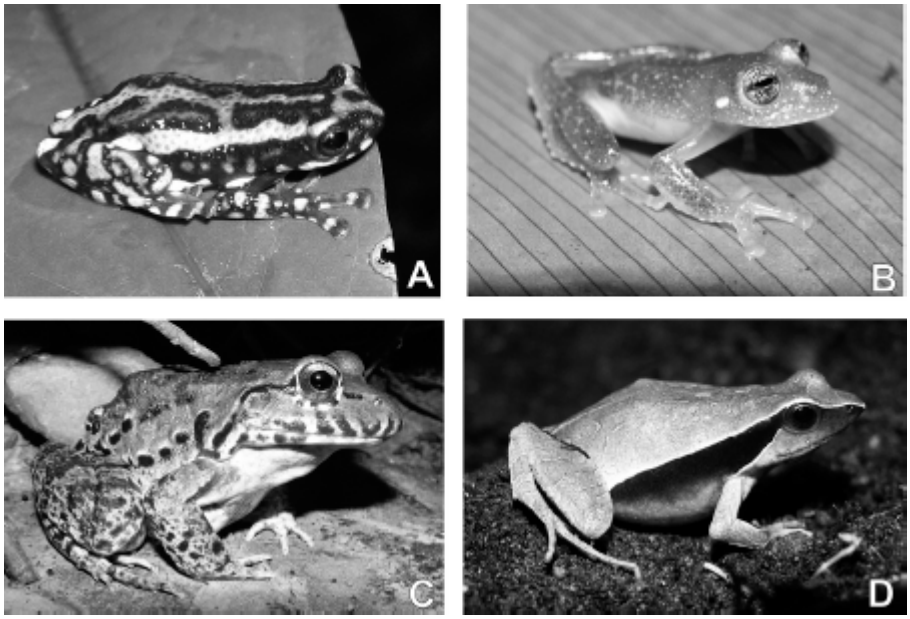


Figura 6.44 Representantes sul-americanos da ordem Anura. **A.** Família Allophrynidae: *Allophryne ruthveni* Gaige, 1926 (Acre, Brasil). **B.** Família Centrolenidae: *Vitreorana uranoscopa* (Müller, 1924) (São Paulo, Brasil). **C** e **D.** Família Leptodactylidae: *Leptodactylus vastus* A. Lutz, 1930 (Ceará, Brasil) **(C)** e *Physalaemus lateristriga* (Steindachner, 1864) (São Paulo, Brasil) **(D).** (Fotografias de: **A.** Paulo Sérgio Bernarde; **B, C** e **D.** Daniel Loebmann.) (Esta figura encontra-se reproduzida em cores no Encarte.)

- pupila elíptica e horizontalmente orientada
- oito vértebras pré-sacrais
- processos transversos da vértebra sacral moderadamente expandidos
- vértebra sacral com articulação bicondilar com o uróstilo
- cintura peitoral arcífera; esterno distinto
- costelas ausentes
- tíbia e fíbula não fusionadas
- mãos com membranas interdigitais pouco desenvolvidas; pés com membranas interdigitais moderadamente desenvolvidas
- ausência de um processo dilatado no meio do terceiro metacarpo
- ausência de transparência ventral
- ausência de elementos intercalares entre a última e a penúltima falange.

Diversidade e distribuição

Escudo das Guianas (Suriname, Guiana, Guiana Francesa e Venezuela) e parte da Amazônia brasileira. A família é composta por apenas três espécies descritas, duas amazônicas (*Allophryne resplendens* e *A. ruthveni*) e uma de Mata Atlântica (*A. relicta*).

História natural

Pouco se conhece sobre a biologia dessas espécies. Apresentam comportamento similar a muitos hilídeos e centrolenídeos. Machos cantam empoleirados sobre a vegetação próxima a corpos d'água. Durante a reprodução, os ovos são depositados diretamente na água, ao contrário dos centrolenídeos, que colocam seus ovos fora da água, aderidos a folhas.

Família Centrolenidae Taylor, 1951

As principais características dessa família são (Figura 6.44 B):

- a maioria dos Centrolenidae é pequena, sendo que muitas espécies medem de 17 a 20 mm (p. ex., *Cochranella litoralis, Chimerella mariaelenae, Centrolene peristictum, Centrolene notostictum, Hyalinobatrachium fleishmanni, Hyalinobatrachium taylori, Teratohyla amelie, Teratohyla spinosa, Vitreorana eurygnatha, Vitreorana oyapiensis*, entre outras); exceção é *Centrolene geckoideum* que alcança até 80,7 mm de comprimento rostrocloacal
- membros locomotores delgados e longos, além de dígitos expandidos nas extremidades, possibilitando que escalem e fiquem empoleirados sobre a vegetação

- ventre parcialmente ou completamente transparente, dependendo da espécie (por essa razão, são conhecidas como rãs-de-vidro)
- crânio com palatinos e frontoparietais pareados
- saco vocal simples
- maxila e pré-maxila sem dentes
- pupila elíptica e horizontalmente orientada; olhos direcionados para frente (45° do eixo do corpo)
- oito vértebras pré-sacrais
- processos transversos da vértebra sacral moderadamente expandidos
- vértebra sacral com uma articulação bicondilar com o uróstilo
- cintura peitoral arcífera com um esterno distinto
- costelas ausentes
- fusão parcial ou completa de tíbia e fíbula
- mãos com membranas interdigitais pouco desenvolvidas; pés com membranas interdigitais moderadamente desenvolvidas
- processo médio dilatado no terceiro metacarpo
- transparência ventral
- elemento intercalar entre as falanges 1 e 2 (distal e penúltima).

Diversidade e distribuição

Habitam florestas tropicais úmidas desde o sul do México até a Argentina, geralmente associados a riachos. *Centrolene geckoideum*, todavia, é uma espécie que vive em áreas abertas de altitude (acima dos 4.000 metros) nos Andes colombianos, em um ecossistema conhecido como Páramo. Atualmente, são descritas 148 espécies de centrolenídeos. No Brasil, a diversidade desta família é baixa com apenas 11 espécies registradas pertencentes a quatro gêneros: "*Cochranella*" (1 espécie), *Hyalinobatrachium* (4 espécies), *Teratohyla* (1 espécie) e *Vitreorana* (5 espécies).

História natural

As rãs-de-vidro são pererecas geralmente diminutas, muito semelhantes aos pequenos hilídeos do gênero *Dendropsophus*. Devido ao ventre transparente é possível observar alguns órgãos internos como coração, fígado, pulmões e trato digestório. Devido à presença de discos adesivos nas extremidades dos dedos são capazes de escalar superfícies verticais. Muitas espécies têm cuidado parental, sendo o macho responsável por cuidar dos ovos depositados em folhas de árvores e arbustos. A maioria das espécies deposita seus ovos em folhas que estejam pendentes sobre riachos, e, quando os girinos eclodem, caem na água. Algumas espécies depositam seus ovos em rochas próximas a riachos. O amplexo é axilar.

Família Leptodactylidae Wener, 1896

Os leptodactilídeos (Figura 6.44 C e D) são caracterizados por:

- tamanho variável, com espécies de pouco mais de 17 mm (*Pseudopaludicola* spp.) até cerca de 180 mm (*Leptodactylus vastus, L. labyrinthicus* e *L. pentadactylus*) de comprimento rostrocloacal
- forma do corpo da maioria das espécies adaptada para a vida em hábitat terrestre e semiaquático, com membros posteriores bem desenvolvidos e adaptados para saltos
- crânio com frontoparietais e palatinos pareados
- saco vocal simples
- maxila e pré-maxila dentadas ou não
- pupila redonda ou elíptica, horizontalmente orientada
- oito vértebras pré-sacrais
- processos transversos da vértebra sacral cilíndricos; essa vértebra tem articulação bicondilar com o uróstilo
- cintura peitoral arcífera na maioria das espécies e esterno distinto
- costelas ausentes em adultos
- tíbia e fíbula fusionadas nas extremidades distais e proximais
- membranas interdigitais reduzidas ou ausentes
- ausência de cartilagem intercalar entre as falanges terminal e penúltima de cada dígito
- falanges terminais de formato variável.

Diversidade e distribuição

Leptodactylidae é uma família de distribuição Panamericana, estando amplamente distribuída desde o sul da América do Sul até o extremo sul dos EUA (Texas). Como atualmente reconhecidos, os leptodactilídeos compreendem cerca de 200 espécies descritas, a grande maioria pertencente aos gêneros *Leptodactylus* e *Physalaemus*. As subfamílias Leiuperinae (90 espécies), Leptodactylinae (98 espécies) e Paratelmatobiinae (13 espécies) compõem essa família. O Brasil abriga uma grande diversidade de leptodactilídeos (150 espécies). Os gêneros *Crossodactylodes, Paratelmatobius* e *Scythrophrys* (*Paratelmatobiinae*) são endêmicos da Mata Atlântica do Brasil.

História natural

Os leptodactilídeos são terrestres ou semiaquáticos. Todas as espécies fazem amplexo axilar e têm fase larval. Machos de várias espécies de *Leptodactylus* desenvolvem espinhos córneos no pré-polex durante o período reprodutivo (no grupo *pentadactylus* os espinhos são encontrados também no peito [Figura 6.17 C]). A maioria das espécies possui desovas em ninhos de espuma, mas o local onde a desova é depositada varia bastante. No gênero *Adenomera*, por exemplo, a desova é feita em ninho de espuma, que é depositado em uma câmara subterrânea, e os girinos podem ser endotróficos (nutrem-se apenas de vitelo). As espécies de *Leptodactylus* do grupo fuscus constroem câmaras subterrâneas onde depositam um ninho de espuma contendo os ovos; os girinos permanecem nessas câmaras até o aumento do nível da água, que ocorre após as primeiras chuvas, quando são levados para as poças de água. Espécies do grupo de *Leptodactylus pentadactylus* colocam desovas em ninhos de espuma contidos em depressões próxima a lagoas ou poças e os girinos podem desenvolver na própria espuma ou serem carreados para água com o aumento do nível da água. As espécies dos gêneros *Pseudopaludicola* e *Paratelmatobius* não fazem ninho de espuma e a desova fica submersa ou emersa e aderida a rochas. Em algumas espécies (p. ex., *Leptodactylus latrans* e *L. macrosternum*) os girinos formam cardumes e a fêmea realiza cuidado parental, vigiando e protegendo tanto o ninho de espuma com ovos como o cardume de girinos (Figura 6.24 B). Muitas espécies apresentam reprodução explosiva, especialmente aquelas que habitam regiões com uma marcada temporada de seca como, por exemplo, *Physalaemus albifrons* e *Pleurodema diplolister*.

Família Ceratophryidae Tschudi, 1838

As principais características dessa família são (Figura 6.45 A):

- grande variação de tamanho, desde formas relativamente pequenas (p. ex., *Chacophrys pierottii*, com 50 mm) até espécies de grande porte, como *Certatophrys aurita* que alcança 150 mm de comprimento rostrocloacal
- forma do corpo bastante variável
- crânio com palatinos e frontoparietais pareados
- saco vocal simples
- maxila e pré-maxila dentadas
- pupila arredondada ou elíptica, horizontalmente orientada oito vértebras pré-sacrais
- processos transversos da vértebra sacral cilíndricos; essa vértebra apresenta articulação bicondilar com o uróstilo
- cintura peitoral arcífera; esterno cartilaginoso
- costelas ausentes em adultos
- tíbia e fíbula fusionadas nas extremidades distais e proximais
- membranas interdigitais somente nos dígitos dos pés, podendo ser pouco a muito desenvolvidas
- ausência de cartilagem intercalar entre as falanges terminal e penúltima de cada dígito
- extremidades das falanges terminais dilatadas.

Diversidade e distribuição

Essa família é composta por espécies que ocorrem somente na América do Sul, ocorrendo desde o sul da Colômbia e Venezuela, passando por áreas tropicais e andinas, alcançando os limites ao sul da Argentina e Chile. Atualmente, são reconhecidas 12 espécies para a família que estão divididas em três gêneros: *Chacophrys* (1), *Ceratophrys* (8) e *Lepidobatrachus* (3). No Brasil ocorrem seis espécies; cinco no gênero *Ceratophrys* e uma no gênero *Lepidobatrachus*.

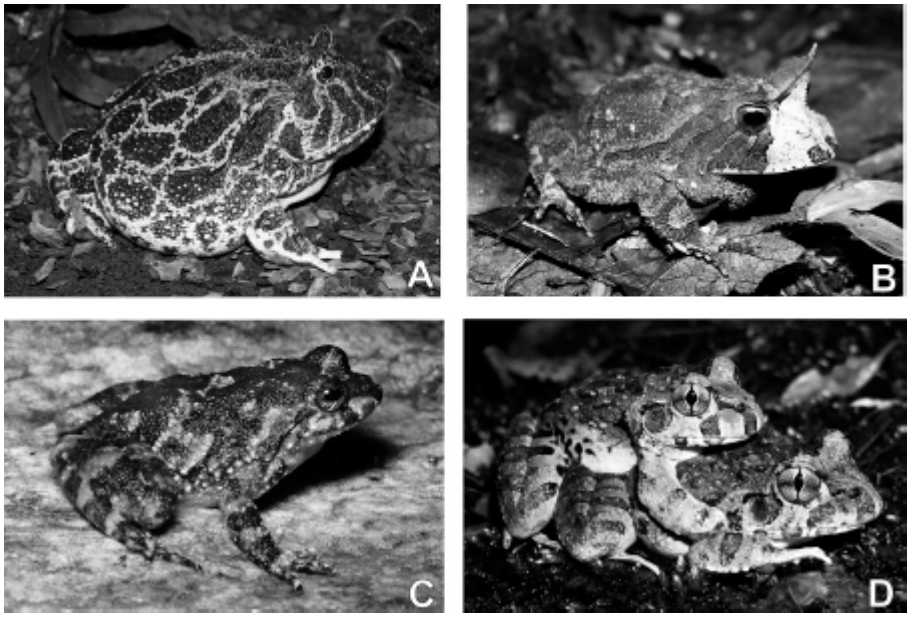


Figura 6.45 Representantes sul-americanos da ordem Anura. **A.** Família Ceratophryidae: *Ceratophrys ornata* (Bell, 1843). **B.** Família Odontophrynidae: *Proceratophrys boiei* (Wied-Neuwied, 1825) (São Paulo, Brasil). **C.** Família Cycloramphidae: *Cycloramphus juimirim* Haddad & Sazima, 1989 (São Paulo, Brasil). **D.** Família Alsodidae: casal de *Limnomedusa macroglossa* em amplexo (Duméril & Bibron, 1841) (Rio Grande do Sul, Brasil). (Fotografias de: **A, B** e **D.** Daniel Loebmann; **C.** Célio F. B. Haddad.) (Esta figura encontra-se reproduzida em cores no Encarte.)

História natural

A família Ceratophryidae é tipicamente terrícola. Realizam amplexo axilar. A maioria das espécies deposita seus ovos na água e apresentam estágio larval (girino). Os gêneros *Ceratophrys* e *Lepidobatrachus* possuem girinos carnívoros. Em *Ceratophrys ornata* o girino é capaz de emitir som, supostamente usado para assustar um potencial predador. Os adultos de *Ceratophrys* e *Lepidobatrachus* exibem cabeça desproporcionalmente grande e são muito vorazes, frequentemente se alimentando de outros vertebrados, como roedores, serpentes e outros anfíbios. Se perturbados, geralmente demonstram agressividade, emitindo um grito intenso, podendo até morder em algumas situações.

Família Odontophrynidae Lynch, 1969

As características a seguir servem para os três gêneros que compõem essa família (Figura 6.45 B):

- processos transversos da vértebra pré-sacral posterior curtos
- primeira e segunda vértebras pré-sacrais livres
- ossos cranianos não envoltos em ossificações dérmicas
- *omosternum* ausente
- arco maxilar com dentes pedicelados, não cortantes
- saliência palatal do pré-maxilar larga, fracamente entalhada; processo palatal amplo
- lobo facial do maxilar profundo
- arco maxilar completo
- nasais em contato com os maxilares e com os pterigoides
- fontanela frontoparietal ausente
- frontopariatais não fusionados com os prooticos
- arcada temporal ausente
- eminências epióticas proeminentes
- cristas paróticas longas e estreitas
- artéria carótida passa dorsalmente aos ossos do crânio columela presente
- pré-vômeres relativamente pequenos, inteiros, dentados, estreitamente separados medialmente
- palatinos grandes, estreitamente separados medialmente, apresentando uma crista odontoide, expandidos lateralmente
- esfenetmoide grande, inteiro, estendendo-se anteriormente até o bordo anterior dos nasais
- ramo anterior do parasfenoide estreito, pontiagudo, sem quilha

- asas do parasfenoide orientadas em ângulo reto em relação ao ramo anterior, amplamente sobrepostas lateralmente pelos ramos médios dos pterigoides
- pterigoides grandes, ramos anteriores longos, em amplo contato sutural com os maxilares, com os processos maxilares dos nasais e com os platinos
- falanges terminais arredondadas
- processos alares da placa do hioide sobre pedúnculos estreitos
- pupila horizontal
- machos com saco vocal subgular mediano
- língua grande, arredondada, com a margem posterior livre
- larvas com tubo anal ventral, fórmula dentária 2/3 e papilas labiais amplamente interrompidas anteriormente
- amplexo axilar
- ovos pequenos, numerosos, depositados em massa gelatinosa em poças e pequenos riachos
- tímpano oculto.

Diversidade e distribuição

Odontophrynidae está distribuída no sul e ao leste da América do Sul. Ocorrem desde as áreas abertas (campos e Cerrados) até as áreas florestais da Mata Atlântica e Amazônia. A família é representada por 52 espécies distribuídas nos gêneros *Macrogenioglottus* (1), *Odontophrynus* (11) e *Proceratophrys* (40). A maioria das espécies (48 de 52) existe no Brasil.

História natural

Apresentam fase larval aquática em poças ou pequenos riachos, geralmente temporários. Muitas espécies de *Proceratophrys* têm apêndices palpebrais, e sua coloração críptica faz com que essas espécies se camuflem perfeitamente com as folhas secas na serapilheira. A maioria das espécies apresenta reprodução explosiva, formando agregados após tempestades. Muitas espécies, principalmente as do grupo de *Proceratophrys cristiceps*, apresentam padrão de coloração dorsal extremamente polimórfico. Na espécie *Macrogenioglottus alipioi*, a maior desta família, os membros anteriores são maiores que os posteriores.

Família Cycloramphidae Bonaparte, 1850

Essa família (Figura 6.45 C) foi recentemente revalidada, tendo sido incluída na família Leptodactylidae até 2006. Cycloramphidae é caracteriza por:

- comprimento rostrocloacal que varia de 22 mm, em *Cycloramphus organensis*, a pouco mais de 60 mm, em algumas espécies de *Thoropa*
- espécies com corpo robusto e adaptado para vida em hábitat terrestre, podendo ter membros posteriores bem desenvolvidos
- crânio com palatinos e frontoparietais pareados
- saco vocal simples
- maxila e pré-maxila dentadas
- pupila elíptica e horizontalmente orientada
- coluna vertebral com oito vértebras pré-sacrais
- cintura peitoral arcífera e esterno cartilaginoso
- costelas ausentes
- mãos sem membranas interdigitais; pés geralmente com membranas interdigitais pouco desenvolvidas
- a maioria das espécies apresenta muitos grânulos e/ou glândulas no corpo.

Diversidade e distribuição

Ocorrem principalmente na Mata Atlântica, do estado da Bahia até o sul do Brasil, com apenas uma espécie conhecida do Cerrado de Minas Gerais. Cycloramphidae contém 35 espécies descritas e estão divididas nos gêneros *Cycloramphus* (27), *Thoropa* (6) e *Zachaenus* (2).

História natural

Todas as espécies dessa família realizam amplexo axilar. Embora a maioria dos gêneros deposite seus ovos na água e tenha girinos de vida livre, algumas espécies apresentam modos reprodutivos peculiares. Espécies do gênero *Thoropa* depositam seus ovos em paredes de rocha com uma fina película de água (Figura 6.22 B). Espécies do gênero *Zachaenus* depositam poucos

ovos na serapilheira, e os girinos vivem em uma massa gelatinosa até completarem sua metamorfose.

Família Alsodidae Mivart, 1869

Os gêneros *Alsodes, Eupsophus* e *Limnomedusa* estão atualmente incluídos na família Alsodidae (Figura 6.45 D). As características a seguir servem para os três gêneros:

- processos transversos da vértebra pré-sacral posterior longos
- diapófises sacrais um tanto dilatadas (*Alsodes* e *Eupsophus*) ou redondas (*Limnomedusa*)
- omosternum presente e moderadamente desenvolvido
- arco maxilar com dentes
- lobo facial do maxilar profundo
- nasais sem contato com os frontoparietais
- fontanela frontopariatal presente, de tamanho moderado a grande
- frontoparietais sem ornamentação
- frontoparietal não fusionado com o proótico.

Diversidade e distribuição

Ocorrem no sul do Brasil, no Paraguai, na Argentina e no Chile. Atualmente, são reconhecidas 29 espécies para essa família, sendo *Alsodes* o gênero mais diverso com 18 espécies válidas. No Brasil, essa família está representada apenas por *Limnomedusa macroglossa*.

História natural

Alsodes e *Eupsophus* habitam florestas temperadas do Chile e da Argentina, vivendo principalmente próximos a riachos e eventualmente a poças e brejos, onde se reproduzem. As larvas são encontradas nesses ambientes aquáticos e geralmente apresentam desenvolvimento lento (2 a 4 anos) devido às águas frias. Em algumas espécies, os adultos apresentam hábitos semiaquáticos. Machos de várias espécies contêm espinhos córneos na região peitoral e/ou nos dígitos das mãos. *Limnomedusa macroglossa* ocorre em florestas no sul do Brasil, no Uruguai, no Paraguai e na Argentina, associada a riachos pedregosos, onde se reproduz depositando ovos. Os girinos desenvolvem-se nas águas dos riachos pedregosos.

Família Bufonidae Gray, 1825

As principais características dessa família são (Figura 6.46 A a C):

- grande variação de tamanho, que vai desde formas pequenas, como *Melanophryniscus vilavelhensis*, que alcança cerca de 14 mm, até algumas espécies de *Rhinella* do grupo *marina*, que alcançam 250 mm de comprimento rostrocloacal

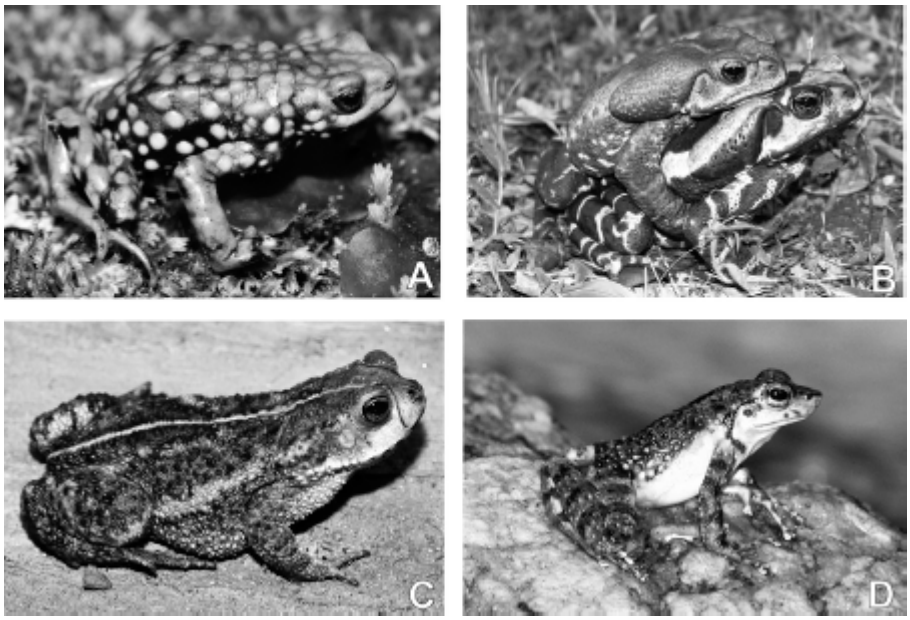


Figura 6.46 Representantes sul-americanos da ordem Anura. **A, B** e **C.** Família Bufonidae: *Melanophryniscus admirabilis* Di-Bernardo, Maneyro & Grillo, 2006 (Rio Grande do Sul, Brasil) **(A),** *Rhinella icterica* (Spix, 1824) (São Paulo, Brasil) **(B)** e

Rhinella dorbignyi (Duméril & Bibron, 1841) (Rio Grande do Sul, Brasil) **(C). D.** Família Hylodidae: *Hylodes asper* (Müller, 1924) (São Paulo, Brasil). (Fotografias de: **A, C** e **D.** Daniel Loebmann; **B.** Célio F. B. Haddad.) (Esta figura encontra-se reproduzida em cores no Encarte.)

- corpo robusto e adaptado para a vida em hábitats terrestres, podendo ter membros posteriores bem desenvolvidos ou curtos
- crânio com frontoparietais e palatinos pareados (palatinos estão ausentes em algumas espécies de *Dendrophryniscus* e *Melanophryniscus*)
- maioria das espécies com o crânio bastante ossificado, sendo a pele da cabeça presa ao crânio
- saco vocal simples
- maxila e pré-maxila sem dentes
- pupila horizontalmente orientada
- de 5 a 8 vértebras pré-sacrais
- processos transversos da vértebra sacral cilíndricos; essa vértebra tem articulação bicondilar com o uróstilo
- cintura peitoral arcífera, raramente pseudofirmisterna; esterno distinto
- costelas ausentes em adultos
- tíbia e fíbula fusionadas nas extremidades distais e proximais
- ausência de cartilagem intercalar entre as falanges terminal e penúltima de cada dígito
- pele bastante granular; muitas espécies contêm glândulas de veneno concentradas em certas partes do corpo
- falanges terminais são de obtusas a pontiagudas
- únicos anuros que apresentam órgão de Bidder, isto é, a retenção de um ovário rudimentar próximo ao testículo que permanece nos machos adultos da maioria das espécies.

Diversidade e distribuição

Família amplamente distribuída ao redor do mundo, exceto na Antártica, na Austrália, na Nova-Guiné, em Madagascar e nas ilhas oceânicas. Todavia, na tentativa de controlar as populações de insetos em lavouras, *Rhinella marina* foi intencionalmente introduzida pelo homem em muitas ilhas caribenhas, na Austrália, e nas ilhas do Pacífico, incluindo Havaí e Filipinas. O mesmo ocorreu com a espécie *Rhinella jimi*, que foi introduzida com o mesmo propósito no Arquipélago de Fernando de Noronha, Brasil. Parte dos representantes dessa família compõe as espécies que são consideradas os "sapos verdadeiros". Atualmente, os bufonídeos estão representados por 51 gêneros e 577 espécies, sendo que 83 espécies distribuídas em oito gêneros ocorrem no Brasil.

História natural

A maioria dos bufonídeos é terrestre ou semifossorial, mas existem espécies arborícolas (p. ex., *Dendrophryniscus*) e aquáticas. Os modos reprodutivos em Bufonidae são relativamente diversos. Algumas espécies desovam um cordão de ovos em fileira simples ou dupla, envolta por um cordão de material gelatinoso. Entretanto, existem espécies que colocam ovos terrestres com desenvolvimento direto (p. ex., *Osornophryne*), espécies que colocam ovos terrestres com desenvolvimento indireto (p. ex., *Altiphrynoides malcolmi*), espécies que desovam em árvores e/ou bromélias (p. ex., *Dendrophryniscus* e *Frostius*), espécies com fecundação interna e ovoviviparidade (p. ex., *Nectophrynoides*), além de espécies com fecundação interna e viviparidade (p. ex., *Nimbaphrynoides liberiensis* e *N. occidentalis*). Nessa família existem espécies bem adaptadas a interferências antrópicas, como a maioria das espécies de *Rhinella* do grupo *marina*, até espécies muito sensíveis às mudanças ambientais, como, por exemplo, as espécies dos gêneros *Atelopus, Dendrophryniscus* e *Frostius*. A maioria das espécies apresenta aglomerados glandulares evidentes na pele, muitas delas com fortes toxinas. Nas espécies sul-americanas três padrões referentes à coloração e à disposição de glândulas podem ser observados:

- espécies com um par de macroglândulas proeminentes dispostas dorsolateralmente ao corpo e atrás dos olhos. Essas macroglândulas, denominadas parotoides, podem ser encontradas nas espécies de *Rhaebo* e *Rhinella*. As espécies desses gêneros são em geral noturnas e apresentam coloração críptica. Além dessas macroglândulas, diversas espécies podem apresentar outras macroglândulas que armazenam toxinas no antebraço, na região cloacal, acima da tíbia e fíbula (glândulas paracmenis), além de pequenas glândulas sobre o dorso, que completam o conjunto de glândulas que armazenam toxinas nas espécies de *Rhaebo* e *Rhinella*
- algumas espécies do gênero *Melanophryniscus* (grupo *tumifrons*) apresentam uma única macroglândula proeminente na cabeça, disposta entre os olhos. Além dessa macroglândula, espécies do gênero *Melanophryniscus* contêm veneno armazenado em sua pele. Em geral, as espécies de *Melanophryniscus* são noturnas e frequentemente têm cores crípticas no

dorso; todavia, a região ventral apresenta coloração aposemática. Por essa razão, os *Melanophryniscus* costumam contorcer seu corpo para exibir partes de seu colorido ventral, quando molestados

- espécies do gênero *Atelopus*, consideradas como os bufonídeos com venenos mais tóxicos, não apresentam glândulas proeminentes e armazenam o veneno na sua pele. Ao contrário dos gêneros previamente descritos, as espécies de *Atelopus* são diurnas e têm coloração geralmente aposemática.

Família Hylodidae Günther, 1858

Hylodidae (Figura 6.46 D) é considerado grupo-irmão das famílias Aromobatidae e Dendrobatidae (estas duas últimas formando o grupo Dendrobatoidea). São caracteres diagnósticos dessa família:

- geralmente pequenos, variando de 21 mm (*Hylodes dactylocinus*) a 39 mm (*Hylodes heyeri*) de comprimento rostrocloacal, exceto por algumas espécies de *Megaelosia*, que podem alcançar até 120 mm de comprimento
- forma do corpo adaptada para a vida em hábitat terrestre, com membros posteriores alongados e robustos
- crânio com frontoparietais e palatinos pareados
- sacos vocais pareados e subgulares (podem estar ausentes em algumas espécies)
- maxila e a pré-maxila dentadas
- pupila elíptica, horizontalmente orientada
- oito vértebras pré-sacrais
- processos transversos das vértebras pré-sacrais anteriores curtos e não expandidos
- cintura peitoral arcífera; esterno cartilaginoso, ocasionalmente calcificado em adultos de algumas espécies
- costelas ausentes em adultos
- tíbia e fíbula fusionadas nas extremidades distais e proximais
- não apresentam membranas interdigitais, apenas franjas ao longo dos dígitos
- falanges terminais de formato variável
- extremidades dos dígitos expandidas.

Diversidade e distribuição

Todas as espécies são endêmicas da Mata Atlântica do Brasil (entre o sul da Bahia e o Rio Grande do Sul), havendo algumas espécies que ocorrem em matas de galeria na fronteira da Mata Atlântica com o Cerrado (p. ex., *Crossodactylus cyclospinus, Hylodes otavioi* e *H. uai*). As 42 espécies descritas estão divididas em três gêneros: *Crossodactylus* (11 espécies), *Hylodes* (24 espécies) e *Megaelosia* (7 espécies).

História natural

Os Hylodidae estão associados a riachos de áreas florestadas. A maioria das espécies é diurna. Machos de muitas espécies têm o comportamento de se comunicar por meio de sinais visuais produzidos por movimentos com os membros locomotores. Essa comunicação serve para defender o território de outros machos e atrair a fêmea para reprodução. Machos realizam amplexo axilar durante a fecundação dos ovos, que são colocados em tocas subaquáticas. O desenvolvimento é indireto, com girinos que se desenvolvem nos riachos.

Família Aromobatidae Grant, Frost, Caldwell, Gagliardo, Haddad, Kok, Means, Noonan, Schargel & Wheeler, 2006

Aromobatidae (Figura 6.47 A) foi criada recentemente, sendo os integrantes dessa família previamente inclusos em Dendrobatidae. Esse grupo-irmão dos dendrobatídeos é principalmente caracterizado pela seguinte combinação de caracteres:

- comprimento rostrocloacal que varia de 15 mm (p. ex., *Anomaloglossus stepheni, Allobates niputidea*) até 64 mm, em *Aromobates nocturnus*
- a forma do corpo é adaptada para a vida em hábitats terrestres, com membros posteriores alongados, adaptados para saltos
- crânio com frontoparietais e palatinos pareados (palatinos são ausentes na subfamília Allobatinae)
- saco vocal simples
- pupila elíptica e horizontalmente orientada
- oito vértebras pré-sacrais
- processos transversos da vértebra sacral cilíndricos; essa vértebra contém articulação bicondilar com o uróstilo

- cintura peitoral firmisterna, com um esterno distinto
- costelas ausentes em adultos
- tíbia e fíbula fusionadas nas extremidades distais e proximais
- dígitos das mãos sem membranas interdigitais ou com membranas rudimentares. Nos pés, a maioria das espécies tem membranas interdigitais basais
- ausência de cartilagem intercalar entre as falanges terminal e penúltima de cada dígito
- falanges terminais geralmente em forma de “T”
- par de escudos supradigitais sobre a última falange.

Diversidade e distribuição

Esta família é composta por mais de 100 espécies descritas, divididas nas subfamílias Allobatinae (46 espécies), Anomaloglossinae (26 espécies) e Aromobatinae (31 espécies). No Brasil são reconhecidas cerca de 30 espécies em dois gêneros (*Allobates* e *Anomaloglossus*). A família está distribuída nas Américas Central e do Sul, além das Antilhas menores. A maioria das espécies está concentrada na região amazônica ao leste dos Andes. No Brasil, quase todas as espécies são amazônicas, exceto por *Allobates alagoanus, A. capixaba* e *A. olfersioides*, que ocorrem na Mata Atlântica entre o Rio de Janeiro e Pernambuco.

História natural

Ao contrário de seu grupo-irmão (Dendrobatídeos), esta família não é capaz de sequestrar alcaloides do alimento ingerido (invertebrados), utilizados como defesa contra predadores. A maioria das espécies desova na serapilheira e, quando os girinos eclodem, são carregados no dorso dos pais para a água, onde completam seu desenvolvimento. Dependendo da espécie, o transporte dos girinos pode ser feito pelo macho ou pela fêmea. Em algumas espécies, os girinos não são carregados para a água e completam sua metamorfose no ninho feito pelo macho, nutrindo-se de vitelo.

Família Dendrobatidae Cope, 1865

Os dendrobatídeos (Figura 6.47 B), como são atualmente reconhecidos, caracterizam-se:

- comprimento rostrocloacal que varia de 12 mm, em *Ranitomeya minuta*, até 60 mm (p. ex., *Ameerega trivittata, Dendrobates tinctorius, Dendrobates auratus, Phyllobates bicolor, Phyllobates terribilis*)

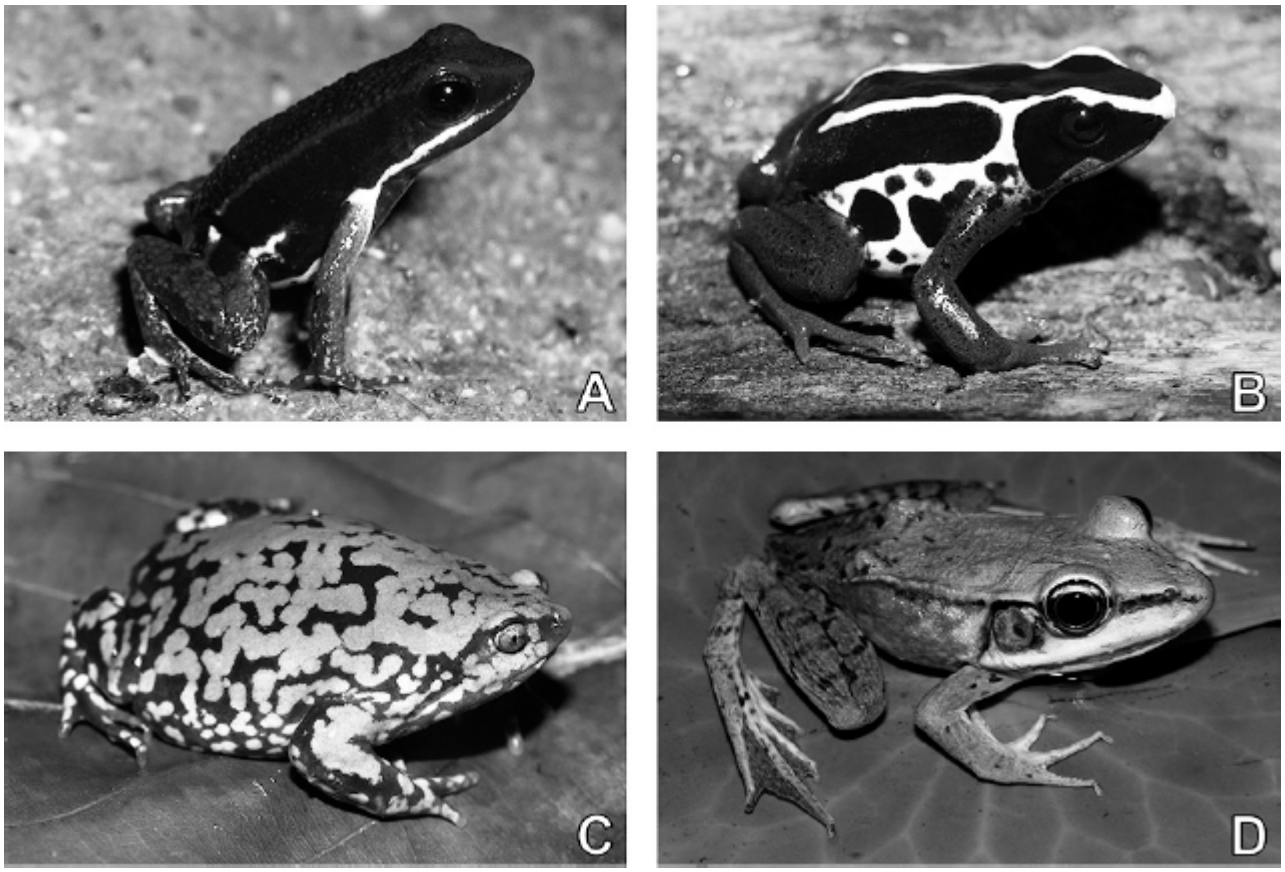


Figura 6.47 Representantes sul-americanos da ordem Anura. **A.** Família Aromobatidae: *Allobates femoralis* (Boulenger, 1884) (Acre, Brasil). **B.** Família Dendrobatidae: *Dendrobates tinctorius* (Cuvier, 1797) (Pará, Brasil). **C.** Família Microhylidae: *Dermatonotus muelleri* (Boettger, 1885) (Ceará, Brasil). **D.** Família Ranidae: *Lithobates palmipes* (Spix, 1824) (Paraíba, Brasil). (Fotografias de: **A.** Paulo Sérgio Bernarde; **B, C** e **D.** Daniel Loebmann.) (Esta figura encontra-se reproduzida em cores no Encarte.)

- corpo com forma adaptada para vida em hábitat terrestre, com membros posteriores alongados, adaptados para saltos
- crânio com frontoparietais e palatinos pareados (palatinos são ausentes na subfamília Allobatinae)
- saco vocal subgular simples
- maxila e pré-maxila dentadas ou não
- pupila elíptica e horizontalmente orientada
- de seis a oito vértebras pré-sacrais
- processos transversos da vértebra sacral cilíndricos; essa vértebra tem articulação bicondilar com o uróstilo
- cintura peitoral firmisterna; esterno distinto
- costelas ausentes em adultos
- tíbia e fíbula fusionadas nas extremidades distais e proximais
- mãos sem membranas interdigitais. Nos pés, a maioria das espécies apresenta membranas interdigitais basais
- ausência de cartilagem intercalar entre as falanges terminal e penúltima de cada dígito
- falanges terminais geralmente em forma de "T"
- par de escudos supradigitais sobre a última falange
- muitas espécies com cores aposemáticas e presença de alcaloides lipofílicos na pele.

Diversidade e distribuição

A família está distribuída na América Central e do Sul, desde a Nicarágua até o Brasil. Um total de 18.183 espécies são atualmente reconhecidas e divididas nas subfamílias Colostethinae (67 espécies), Dendrobatinae (55 espécies) e Hyloxalinae (59 espécies). No Brasil, ocorrem cinco gêneros e 25 espécies, sendo duas de áreas de Cerrado (*Ameerega braccata* e *A. flavopicta*) e as demais amazônicas.

História natural

A maioria das espécies é diurna. O amplexo é do tipo cefálico. Em geral, os machos são muito territoriais, podendo lutar por horas pela posse de territórios. A maioria das espécies desova na serapilheira e, quando os girinos eclodem, são carregados no dorso de um dos pais para a água, onde completam seu desenvolvimento. Dependendo da espécie, o transporte dos girinos pode ser feito pelo macho ou pela fêmea. Algumas espécies têm capacidade de escalar e depositam seus ovos em bromélias ou em buracos com água nas árvores. Nas espécies do gênero *Oophaga*, as fêmeas transportam o girino para o interior de bromélias e os alimentam com ovos não fertilizados. Um dos aspectos mais interessantes dos dendrobatídeos é a capacidade das espécies de sequestrarem alcaloides a partir dos alimentos ingeridos (invertebrados). Mais de 300 tipos de alcaloides são conhecidos para os dentrobatídeos. Pelo menos parte dos alcaloides é adquirida por meio da sua dieta. Entre as prováveis fontes de alcaloides estão ácaros, formigas e miriápodes, mas as fontes naturais do restante dos alcaloides permanecem desconhecidas.

Família Microhylidae Günther, 1858 (1843)

Essa família é caracterizada por (Figura 6.47 C):

- comprimento rostrocloacal que varia de 8 mm (*Paedophryne amanuensis*) até pouco mais de 80 mm (*Dermatonotus muelleri*)
- forma do corpo variada
- palatinos reduzidos ou ausentes na maioria das espécies
- saco vocal subgular simples
- maxila e pré-maxila sem dentes na maioria das espécies (dentadas em Cophylinae e Dyscophinae)
- pupila arredondada ou elíptica, horizontalmente orientada na maioria dos taxa
- oito vértebras pré-sacrais, raramente sete
- vértebra sacral com articulação bicondilar com o uróstilo
- cintura peitoral firmisterna com esterno distinto
- ausência de costelas

- tíbia e fíbula fusionadas nas extremidades distais e proximais
- pés com ou sem membranas interdigitais
- ausência de cartilagem intercalar entre as falanges terminal e penúltima de cada dígito, exceto nos Phrynomerinae
- falanges terminais obtusas, pontiagudas ou em formato de “T”.

Diversidade e distribuição

A família está distribuída em áreas tropicais e subtropicais das Américas, metade sul do continente africano, incluindo Madagascar, Sudeste Asiático, ilhas oceânicas entre a Ásia e Oceania, Nova Zelândia e extremo nordeste da Austrália. Mais de 550 espécies são conhecidas e estão divididas em 11 subfamílias: Asterophryinae (297 espécies), Cophylinae (61 espécies), Dyscophinae (3 espécies), Gastrophryninae (70 espécies), Hoplophryninae (3 espécies), Kalophryninae (19 espécies), Melanobatrachinae (1 espécie), Microhylinae (7 espécies), Otophryninae (6 espécies), Phrynomerinae (5 espécies) e Scaphiophryninae (11 espécies). No Brasil, são conhecidas 49 espécies que compõem 13 gêneros.

História natural

Embora todas as espécies de microhilídeos no Brasil sejam semifossoriais, existe uma diversidade morfológica muito grande nesta família. Algumas espécies que não ocorrem no Brasil (p. ex., dos gêneros *Cophixalus* e *Austrochaperina*) são ecologicamente semelhantes aos Terrarana, vivendo em áreas de serapilheira de florestas tropicais. Espécies do gênero *Xenorhina* podem ser fossoriais, vivendo em mantos de raízes abaixo do chão da floresta, e outras formas podem ser arborícolas, como *Xenorhina arboricola*. A diversidade de modos reprodutivos também é grande em Microhylidae. A maioria das espécies apresenta desovas aquáticas e girinos exotróficos. *Syncope antenori*, espécie que ocorre no Peru e Equador, desova dentro de bromélias, e os girinos são endotróficos. Algumas espécies apresentam desovas terrestres e desenvolvimento direto, como é o caso das espécies sul-americanas de *Myersiella* e *Synapturanus*. Um modo peculiar para a família é observado em *Stumpffia*, anfíbio de Madagascar que faz ninhos de espuma e apresenta girinos endotróficos. Outro exemplo intrigante de modo reprodutivo é encontrado na Mata Atlântica, onde a espécie *Chiasmocleis leucostica* deposita bolhas de ar logo abaixo da desova, facilitando que a mesma fique na superfície da coluna dágua. As espécies fossoriais e semifossoriais são reconhecidamente espécies especialistas no que tange à sua estratégia alimentar, predando exclusivamente cupins e formigas. As espécies geralmente realizam amplexo axilar (uma exceção é *Myersiella*, que apresenta amplexo inguinal). Em algumas espécies os machos usam uma substância pegajosa para se aderirem às fêmeas durante o amplexo.

Família Ranidae Rafinesque,1814

Alguns representantes dessa família (Figura 6.47 D) são considerados como as rãs-verdadeiras do Hemisfério Norte. São características dessa família:

- tamanho que varia de 62 mm (p. ex., *Lithobates pipiens*) a 200 mm (p. ex., *Lithobates catesbeianus*) de comprimento rostrocloacal
- forma do corpo variada
- crânio com palatinos e frontoparietais pareados
- saco vocal subgular simples
- maxila e pré-maxila dentadas
- pupila elíptica e horizontalmente orientada
- oito vértebras pré-sacrais
- vértebra sacral com articulação bicondilar com o uróstilo
- cintura peitoral firmisterna, raramente pseudoarcífera e com esterno distinto
- ausência de costelas
- fíbula e tíbia fusionadas em suas partes distais e proximais
- membranas interdigitais ausentes nas mãos e em geral muito desenvolvidas nos pés
- ausência de cartilagem intercalar entre a penúltima e a última falange
- falanges terminais em forma de “T”, pontiagudas ou arredondadas.

Diversidade e distribuição

Ranidae é uma família cosmopolita e está amplamente distribuída na América do Norte, América Central, Eurásia e África. Na América do Sul e Austrália, todavia, a distribuição desta família é bastante restrita. Atualmente, são conhecidas 359 espécies

em 16 gêneros. No Brasil, a única espécie nativa é *Lithobates palmipes*, mas existem muitos registros de introdução de *Lithobates catesbeianus*, espécie nativa da América do Norte que foi introduzida para a ranicultura no Brasil, mas escapou dos ranários e colonizou os ambientes de forma descontrolada.

História natural

A maioria das espécies dessa família é aquática ou semiaquática, mas existem formas semifossoriais e arborícolas. Durante a reprodução, uma massa gelatinosa de ovos é depositada. Em geral, os ranídeos apresentam uma membrana interdigital bastante desenvolvida nos pés, o que as distingue das rãs da família Leptodactylidae, típicas do Brasil.

Considerações finais

A partir do final da década de 1980, pesquisadores do mundo todo detectaram declínios, e até extinções locais, de populações de anfíbios em diferentes partes do planeta. Diante dessas evidências, pesquisadores de diversos países se reuniram em 1990 com o intuito de identificar as causas desses declínios e definir ações que os reduzissem. O movimento foi então denominado de *Declining Amphibian Populations Task Force of the Species Survival Commission of the World Conservation Union (IUCN*) (Força-tarefa da Comissão para Sobrevivência das Espécies da União para a Conservação Mundial para Estudar o Declínio das Populações de Anfíbios). A partir de então, várias reuniões e congressos vêm sendo realizados por todo o mundo para se debater questões relacionadas com o declínio global de anfíbios.

Apesar de algumas causas sugeridas como responsáveis pelos declínios serem aparentemente evidentes, tais como a destruição dos hábitats e a poluição, intriga o fato de que populações de algumas localidades consideradas preservadas também vêm diminuindo drasticamente. Percebeu-se então que as causas dos declínios, em geral, são de abrangência local, entre as quais se destacam a destruição e a fragmentação de hábitats, principalmente como consequência de desmatamentos, poluição das águas por pesticidas, introdução de espécies exóticas, caça e captura visando o comércio de animais, os quais são vendidos como animais de estimação. Alguns estudos sugerem, no entanto, que o declínio de algumas espécies pode estar ligado a causas globais, principalmente a mudanças climáticas, chuva ácida, aumento da radiação ultravioleta e doenças.

Como vimos, os anfíbios são extremamente dependentes de ambientes úmidos para viver e se reproduzir. O desmatamento, além de levar à perda de ambientes utilizados como locais de alimentação e reprodução, provoca a diminuição da umidade relativa do ar, tornando os ambientes bem mais quentes e secos, o que afeta as espécies de um modo geral. Contudo, espécies com diferentes características de história de vida podem responder diferentemente às alterações de hábitat. Espécies de anfíbios que apresentam fase larval aquática, por exemplo, dependem da conexão entre hábitats terrestres e aquáticos para completarem seu ciclo de vida. A desconexão entre esses hábitats florestais e aquáticos força os indivíduos a realizar uma travessia arriscada, passando por ambientes abertos, como pastagens e plantações, o que contribui para um aumento da mortalidade, principalmente de recém-metamorfoseados. A descontinuidade entre hábitats parece ser o principal fator que determina a riqueza de espécies de anuros com reprodução aquática na Floresta Atlântica brasileira. Por outro lado, espécies com reprodução terrestre e que apresentam desenvolvimento direto não dependem de corpos d'água para a reprodução, mas são afetadas pela perda da vegetação.

A fragmentação dos hábitats também reduz a área de vida e, dependendo do tamanho e da distância entre os fragmentos de mata, a movimentação dos indivíduos pode ser prejudicada, afetando o fluxo gênico entre as populações. Mesmo em espécies com maior capacidade de movimentação, como o sapo-cururu *Rhinella ornata*, endêmico da Floresta Atlântica, um estudo mostrou que a variabilidade genética das populações de fragmentos menores é menor se comparada a de fragmentos maiores. Essa perda de variabilidade genética estaria relacionada com diminuição do tamanho populacional, mas também com barreiras dificultando o fluxo gênico entre fragmentos de pequeno e médio porte, se comparados a ambientes mais contínuos.

Em 1998, pesquisadores da Austrália e do Panamá começaram a encontrar anfíbios mortos, sem razão aparente; em diversos casos havia mortalidade em massa que dizimava populações inteiras. Descobriu-se que a doença quitridiomimicose, causada pelo fungo *Batrachochytrium dendrobatidis* (Bd), começou a causar o extermínio de diversas espécies em diferentes locais no mundo. Este fungo ataca tecidos queratinizados, especialmente a pele dos adultos e as estruturas queratinizadas da boca das larvas, levando-os à morte, dependendo do grau de destruição desses tecidos. Desde que foram detectados os primeiros casos dessa doença, muitos estudos vêm sendo desenvolvidos nas mais diferentes áreas do conhecimento, desde ecologia e biologia molecular, passando por imunologia, na tentativa de se desvendar o papel da quitridiomicose no declínio global de anfíbios. O fungo tem sido detectado em anfíbios (principalmente anuros) de todos os continentes, com exceção da Ásia. A maioria dos casos relatados inclui locais de média a altas altitudes, afetando principalmente espécies associadas a riachos. No Brasil, o Bd também já foi encontrado em espécies de anuros, porém, até o momento, não foram relatados casos de mortalidade em massa causada por esse fungo.

Algumas das questões que os estudos sobre este fungo buscam responder são:

- Qual a origem deste fungo?
- Por que só recentemente se tornou letal aos anfíbios?
- Por que alguns anfíbios infectados são mais resistentes à doença que outros?

Análises moleculares de diferentes linhagens desse fungo, oriundas de várias partes do mundo, revelaram que elas são geneticamente similares e que provavelmente originaram-se recentemente. Muitas hipóteses sobre a origem e disseminação do fungo têm sido propostas na literatura, incluindo a de que a disseminação teria ocorrido por meio da importação acidental de animais infectados. Outra hipótese é a de que as mudanças climáticas tenham alterado as condições do ambiente, favorecendo o crescimento e a disseminação do fungo, tornando-o letal para algumas populações de anfíbios. Evidências que suportam esta hipótese vêm de estudos realizados em regiões montanhosas dos Neotrópicos, onde foi observada uma forte correlação entre episódios de aquecimento global e o desaparecimento de espécies de sapo do gênero *Atelopus*.[4] Uma terceira possibilidade é de que as mudanças climáticas estejam causando estresse nos indivíduos, reduzindo, assim, sua imunidade contra doenças.

Outro fator apontado como responsável pelo declínio de algumas populações de anfíbios é a invasão ou introdução de espécies exóticas. Tanto a competição por recursos quanto a predação podem afetar negativamente as espécies nativas. Nesse contexto, uma das espécies bioinvasoras que mais causam impactos às populações nativas de anfíbios é a rã-touro originária da América do Norte (*Lithobates catesbeianus*). Esse anfíbio, além de predador voraz, apresenta alta fecundidade, rápido crescimento e adapatação a uma grande variedade de regimes climáticos. A rã-touro é a principal espécie utilizada para o consumo humano e desde 1935 é criada em ranários comerciais no Brasil. O auge da ranicultura foi na década de 1980, quando existiam mais de 600 ranários em funcionamento. No entanto, em decorrência de que no Brasil a cultura de se consumir carne de rã não acompanhou o crescimento da produção, a grande maioria dos ranários faliu e, muitos deles, acabaram soltando as rãs no ambiente natural. O resultado foi catastrófico em algumas regiões, especialmente em áreas subtropicais do Rio Grande do Sul e áreas de Mata Atlântica do sul e sudeste do Brasil, onde hoje é possível observar banhados infestados pela rã-touro e sem a presença de diversas espécies nativas, mesmo aquelas mais comuns.

Atualmente, das mais de 6.000 espécies de anfíbios conhecidas no mundo, estima-se que em torno de um terço esteja ameaçada. Na região Neotropical, que vai desde o México até a Argentina, incluindo o Caribe, aproximadamente de 35% das espécies de anuros estão listadas em alguma categoria de ameaça dentre aquelas propostas pela União Internacional para a Conservação da Natureza (IUCN).

No Brasil, a principal ameaça é a destruição e a fragmentação de hábitats, decorrentes da ocupação humana (p. ex., urbanização, atividades agropastoris, mineração, poluição). Por ser o país com a maior diversidade de espécies no planeta, estudos sobre a situação das populações de anuros são escassos. Mesmo assim, baseados em estudos de campo e de biologia das espécies, os pesquisadores brasileiros conseguiram detectar pelo menos 7 espécies ameaçadas, as quais estão na Lista Vermelha de Espécies Ameaçadas. Dentre elas, pelo menos uma já é considerada extinta.

Mesmo restando apenas em torno de 7 a 11% de sua cobertura vegetal original, a Floresta Atlântica é o bioma com a maior diversidade de espécies de anuros no Brasil, com mais de 500 espécies. Muitas espécies e gêneros são endêmicos deste bioma e apresentam modos reprodutivos especializados associados aos ambientes florestais (p. ex., riachos, chão úmido da mata, bromélias). Com hábitos tão especializados e com a região tão devastada desde os tempos da colonização portuguesa, não é surpresa dizer que a maioria das espécies ameaçadas ocorre na Floresta Atlântica. O desmatamento de ambientes florestais, além de diminuir a umidade e elevar a temperatura do ar, causa a simplificação dos hábitats. Isso favorece espécies comuns de ambientes abertos, as quais passam a ocupar o lugar de espécies de floresta. Como consequência, temos o empobrecimento geral da fauna de anuros, em que poucas espécies generalistas ocupam o lugar de muitas especializadas.

Muitas características dos anfíbios, tais como a pele altamente permeável, ectotermia, dependência da água ou de hábitats úmidos, ciclo de vida bifásico, modos reprodutivos especializados, entre outros, tornam estes animais extremamente sensíveis às alterações ambientais. Contudo, tais características são compartilhadas com muitos outros grupos animais menos comentados pela mídia, tais como os peixes de água doce, moluscos, insetos aquáticos e muitos outros invertebrados terrestres e aquáticos.[4] Desse modo, o declínio das populações de anfíbios deve ser visto dentro de um contexto muito maior de perda mundial de biodiversidade.[4] Os anfíbios têm sobrevivido a inúmeras mudanças ambientais ocorridas ao longo de sua extensa história evolutiva. Logo, a questão não é se os anfíbios podem se adaptar às mudanças, mas sim se a velocidade das mudanças que vêm ocorrendo atualmente excede a velocidade com que eles podem se adaptar.[4] Dada a velocidade da destruição causada pelo homem, é provável que muitas espécies venham a se extinguir antes mesmo de serem descobertas.

Sugestão de aulas práticas

Os anfíbios anuros (sapos, rãs e pererecas) são abundantes por todo Brasil, podendo ser facilmente coletados na natureza, desde que com a devida licença de captura fornecida pelo ICMBio (Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade). Os animais podem ser localizados nas margens de lagoas ou riachos, principalmente no período noturno, e podem ser capturados manualmente com auxílio de lanterna. Os indivíduos devem ser mortos com a aplicação de pomada de lidocaína (5%) sobre a pele, posteriormente fixados em formalina 10% e preservados em álcool etílico 70%. Já as cobras-cegas são mais difíceis de serem encontradas devido ao seu hábito fossorial/escavador. No Brasil, exemplares de salamandras são os mais difíceis de se obter, mas algumas lojas de animais de estimação comercializam espécies exóticas.

Aula prática 1 | Diversidade e classificação dos anfíbios atuais

Material necessário. Espécimes de anfíbios conservados em álcool etílico, representando as linhagens atuais (Gymnophiona, Caudata e Anura).

Desenvolvimento. Observe nos espécimes as principais características morfológicas externas e sua variação nos táxons disponibilizados, tais como: forma do corpo, presença de cauda, presença e forma dos membros, olhos reduzidos ou desenvolvidos, presença de tentáculos sensoriais na cabeça. Com o auxílio do texto e com base nessas características externas, procure identificar a qual ordem atual pertence cada espécime (Gymnophiona, Caudata ou Anura).

Aula prática 2 | Adaptações e comportamentos de anuros

Material necessário. Espécimes de anuros conservados em álcool etílico, incluindo pelo menos um representante de sapo, um de rã e um de perereca, englobando machos e fêmeas de, pelo menos, uma das espécies.

Desenvolvimento. De acordo com as famílias, descreve-se o seguinte:

- Família Bufonidae (sapo-cururu): observe neste exemplar o corpo geralmente robusto e rugoso, a pele altamente queratinizada e as glândulas parotoides atrás dos olhos frequentemente presentes. Qual seria a função dessas glândulas?
- Família Hylidae (pererecas macho e fêmea do gênero *Hypsiboas):* observe a presença de discos adesivos (adaptação à vida arborícola) nas pontas dos dígitos, membrana interdigital entre os artelhos, corpo claramente adaptado ao salto (tronco curto; pernas longas). Observe os discos adesivos no estereomicroscópio e faça um esquema. Neste gênero, há dimorfismo sexual, com machos apresentando espinho no osso pré-polical e saco vocal. Quais as funções desse espinho e do saco vocal dos machos?
- Família Ranidae (rã-touro): a rã-touro (*Lithobates catesbeianus*) é uma espécie norte-americana e comumente criada em ranários comerciais no Brasil. Recentemente, indivíduos escaparam ou foram soltos na natureza e populações desta espécie vêm aumentando em alguns locais do Brasil, tornando-se uma ameaça às espécies nativas. Quais são as maneiras de uma espécie exótica prejudicar espécies nativas?

Aula prática 3 | Como conhecer os girinos

Material necessário. Espécimes de girinos preservados em formalina 10%, paquímetro ou um estereomicroscópio com lente ocular micrométrica.

Desenvolvimento. Para a descrição de girinos, a anatomia externa é descrita de modo padronizado, usando dados morfométricos e descrições de várias estruturas. Observe os girinos fornecidos e descreva-os, incluindo as medidas e estruturas delineadas adiante. Depois, tente identificá-los de acordo com a chave de Rossa-Feres e Nomura[38] e/ou indique a qual guilda ecomorfológica o girino pertence.

Para realização das medidas, utilize um paquímetro ou uma lupa com lente ocular micrométrica:

- observe os membros posteriores e/ou anteriores e, utilizando a tabela de Gosner (1960), determine o estágio larval
- observe a forma do girino, identificando suas partes (corpo, cauda). Meça o comprimento total. Meça o comprimento do corpo e da cauda, a altura das nadadeiras dorsal e ventral, a largura da musculatura da cauda, a altura da cauda e calcule a proporção dessas medidas em relação ao comprimento total
- descreva a posição do(s) espiráculo(s) (único/duplo, sinistro/mediano etc.) e a sua abertura
- descreva a posição do tubo anal e a sua abertura
- observe o corpo e meça a altura do corpo, largura do corpo e do disco oral, distância entre narinas, diâmetro da narina, distância entre os olhos, diâmetro do olho, distância do focinho ao olho, distância da narina ao olho, distância do focinho a narina (todas as medidas envolvendo o olho e/ou a narina deverão ser feitas a partir da região mediana dessas estruturas) e calcule a proporção dessas medidas em relação à largura do corpo
- descreva o disco oral quanto à sua posição, fileira de papilas (número de fileiras), interrompida ou não. Descreva as

mandíbulas (bico córneo) quanto ao seu formato, sua pigmentação e seu serrilhamento

- determine a fórmula dentária (fórmula das fileiras de dentículos labiais):

$$\frac{\textit{Número de fileiras acima do bico córneo, numeradas distalmente a proximalmente}}{\textit{Número de fileiras abaixo do bico córneo numeradas proximalmente a distalmente}}$$

Fileiras interrompidas no meio são colocadas entre parênteses e fileiras que variam entre indivíduos são colocadas entre colchetes. Por exemplo, a fórmula 4(2-4)/3[1] indica que o girino tem quatro fileiras de dentes superiores e que as fileiras 2-4 (as mais próximas do bico córneo) são interrompidas. O girino apresenta três fileiras inferiores e a mais próxima ao bico córneo pode ou não ser interrompida.

Para determinar a qual guilda ecomorfológica o girino pertence, utilize os exemplos de guildas descritos a seguir:

- girinos de ambientes lóticos que usam o disco oral para se manterem na água corrente apresentam papilas marginais completas, um número grande de fileiras dentárias e alta densidade de dentículos; as nadadeiras são curtas, a musculatura da cauda é bem desenvolvida e os olhos são dorsais
- girinos de ambientes lênticos apresentam musculatura da cauda menos desenvolvida e mais estreita do que girinos de ambientes lóticos. Uma musculatura menos desenvolvida está associada a nadadeiras largas
- girinos de ambientes de água parada dentro de riachos assemelham-se aos de ambientes lênticos, mas apresentam um número grande de fileiras dentárias, principalmente as superiores
- girinos de hábitos nectônicos em ambientes lênticos têm corpos comprimidos, deprimidos ou equidimensionais. Muitos apresentam um flagelo caudal. Os girinos macrófagos muitas vezes não têm dentes labiais
- girinos de hábitos bentônicos apresentam corpos deprimidos, olhos dorsais, e nadadeiras curtas (tanto em ambientes lóticos quanto lênticos)
- girinos fossoriais ou que vivem em espaços confinados têm corpo vermiforme e deprimido dorsoventralmente, olhos dorsais e nadadeiras estreitas
- girinos semiterrestres têm corpo alongado, musculatura da cauda estreita e nadadeiras estreitas, olhos grandes e salientes, e membros inferiores que se desenvolvem precocemente.

Aula prática 4 | Observação dos anuros em campo

Material necessário. Lanterna, pilhas, planilha, papel, lápis, bota de borracha, calças compridas, camisa escura de mangas longas, relógio e câmera fotográfica.

Desenvolvimento. Um dos comportamentos que chama a atenção é a capacidade que a maioria das espécies de sapos, rãs e pererecas tem de produzir som. Como visto neste capítulo, os anuros apresentam um repertório acústico bastante elaborado que são utilizados para diferentes funções. O canto de anúncio (som emitido pelo macho para atrair a fêmea) é distinto em cada espécie, atuando como um dos mecanismos de isolamento reprodutivo. É importante lembrar que a maioria dos anuros é noturna. Portanto, é mais fácil observá-los em atividade após o entardecer.

Para realizar essa atividade, faça, previamente, o reconhecimento de uma área alagada (p. ex., brejo ou pequeno riacho) durante o dia. Esse procedimento é importante para evitar se perder durante a noite. Ao anoitecer, comece a procurar com calma os anuros e utilize como orientação inicial os machos que estão vocalizando. Ao encontrar um indivíduo, faça as seguintes observações: hora do encontro, hábitat encontrado (área florestada ou aberta), comportamento apresentado (vocalizando, forrageando, em amplexo, desovando). Se o animal encontrado estiver vocalizando, procure identificar o local utilizado pelo macho (p. ex., copa de árvores, sobre a vegetação, chão, tocas, dentro da água etc.) e faça uma breve descrição do canto. Por exemplo, identifique se o canto é agudo ou grave, qual o seu tempo de duração, de quantas notas ele é composto, qual o intervalo entre os cantos etc. Faça uma estimativa de quantos machos estão vocalizando de cada espécie observada. Discuta os resultados encontrados com os colegas em aula.

Agradecimentos

Os autores agradecem aos pesquisadores Carlos Jared, Harry W. Greene, Jean-Pierre Vacher, Marcio Martins, Renato C. Nali e Paulo S. Bernarde por disponibilizarem parte das fotografias de suas autorias que ilustram este capítulo. Somos gratos a Jaime Somera pelas adaptações feitas baseadas em desenhos previamente publicados em outras obras. Luis O. M. Giasson, pela autorização para a reprodução da Figura 6.18 B. A Ana C. G. Mai e Flavio Baldisseri por revisar as versões preliminares deste

capítulo. Olívia G. Araújo, pela ajuda na aquisição de algumas das figuras. C.P.A. Prado também agradece a FAPESP, CNPq e UNESP/PROPE pelo financiamento concedido ao Laboratório de Ecologia e Comportamento de Anuros, Departamento de Morfologia e Fisiologia Animal, UNESP, *campus* de Jaboticabal. D. Loebmann agradece a CAPES financiamento concedido ao Laboratório de Ecologia de Vertebrados Terrestres, Instituto de Ciências Biológicas, FURG. L.H.G. Batalhão e K.C. Bícego agradecem a FAPESP, CNPq e Instituto Nacional de Ciência e Tecnologia em Fisiologia Comparada. C.F.B. Haddad agradece à FAPESP e CNPq pelo apoio financeiro.

Sugestão de leitura

Abe, A. S. Estivation in South American amphibians and reptiles. Braz J Med Biol Res. 1995; 28(11-12):1241-7.

Becker, C. G.; Fonseca, C. R.; Haddad, C. F. B. et al. Habitat split and the global decline of amphibians. Science. 2007; 318:1775-7.

Becker, C. G.; Loyola, R. D. Extinction risk assessments at the population and species level: implications for amphibian conservation. Biodiv Conserv. 2008; 17:2297-304.

Becker, C. G.; Fonseca, C. R.; Haddad, C. F. B. Habitat split as a cause of local population declines of amphibians with aquatic larvae. Conserv Biol. 2010; 24:287-94.

Bicego, K. C.; Barros, R. C. H.; Branco, L. G. S. Physiology of temperature regulation: comparative aspects. Comp Biochem Phys A. 2007; 147:616-39.

Brainerd, E. L. New perspectives on the evolution of lung ventilation mechanisms in vertebrates. J Exp Biol. 1999; 4:11-28.

D'Heursel, A.; Haddad, C. F. B. Anatomy of the Oral Cavity of Hylid Larvae from the Genera Aplastodiscus, Bokermannohyla, and Hypsiboas (Amphibia, Anura): Description and Systematic Implications. J Herpetol. 2007; 41:458-68.

Daeschler, E. B.; Shubin, N. H.; Jenkins Jr, F. A. A Devonian tetrapod-like fish and the evolution of the tetrapod body plan. Nature. 2006; 440:757-63.

Dixo, M.; Metzger, J. P.; Morgante, J. S. et al. Habitat fragmentation reduces genetic diversity and connectivity among toad populations in the Brazilian Atlantic Coastal Forest. Biol Conserv. 2009; 142:1560-9.

Eterovick, P. C.; Carnaval, A. C. O. Q.; Borges-Nojosa, D. M. et al. Amphibian declines in Brazil: an overview. Biotropica. 2005; 37:166-79.

Feder M. E.; Burggren, W. W. Environmental Physiology of the Amphibians. Chicago e Londres: The University of Chicago Press, 1992. p. 646.

Giasson, L. O. M. Comportamento social e reprodutivo de Hyla albomarginata Spix, 1824 (Anura: Hylidae) na Mata Atlântica. Dissertação (Mestrado) – Instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista – Julio de Mesquita e Filho. Rio Claro, 2003. p. 82.

Giovanelli, J. G.; Haddad, C. F. B.; Alexandrino, J. Predicting the potential distribution of the alien invasive American bullfrog (Lithobates catesbeianus) in Brazil. Biol Inv. 2008; 10:585-90.

Gosner, K. L. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. Herpetologica. 1960; 16:183-90.

Guayasamin, J. M.; Castroviejo-Fisher, S.; Trueb, L. et al. Phylogenetic systematics of Glassfrogs (Amphibia: Centrolenidae) and their sister taxon Allophryne ruthveni. Zootaxa. 2009; 2100:1-97.

Haddad, C. F. B.; Toledo, L. F.; Prado, C. A. P et al. Guia dos Anfíbios da Mata Atlântica: Diversidade e Biologia/Guide to the Amphibians of the Atlantic Forest: Diversity and Biology. 1 ed. São Paulo: Anolis Books, 2013. p. 544.

Loyola, R. D.; Becker, C. G.; Kubota, U. et al. Hung out to dry: choice of priority ecoregions for conserving threatened Neotropical anurans depends on life-history traits. PloS One. 2008; 3:e2120.

Navas, C. A.; Antoniazzi, M. M.; Carvalho, J. E et al. Physiological basis for diurnal activity in dispersing juvenile Bufo granulosus in the Caatinga, a Brazilian semiarid environment. Comp Biochem Phys A. 2007; 147:647-57.

Navas, C. A.; Carvalho, J. E. (eds) Aestivation. Molecular and Physiological Aspects. Berlin, Germany: Springer, 2010. p. 268.

Sazima, I.; Caramaschi, U. Descrição de Physalaemus deimaticus, sp. n., e observações sobre comportamento deimático em P. nattereri (Steindn.) – Anura, Leptodactylidae. Rev Biol. 1986; 13:91-101.

Shelton, G.; Jones, D. R.; Milsom, W. K. Control of breathing in ectothermic vertebrates. In: Fishman, A. P.; Cherniack, N. S.; Widdicombe, J. G. et al., Handbook of Physiology, Sect. 3, The Respiratory System, Vol. 2, Control of Breathing, Part 2. Bethesda: American Physiological Society, 1986. pp. 857-909.

Shubin, N. H.; Daeschler, E. B.; Jenkins Jr, F. A. The pectoral fin of Tiktaalik roseae and the origin of the tetrapod limb. Nature. 2006; 440:764-71.

Silvano, D. L.; Segalla, M. V. Conservation of Brazilian Amphibians. Conserv Biol. 2005; 19:653-8.

Toledo, L. F.; Britto, F. B.; Araújo, O. G. S. et al. The occurrence of Batrachochytrium dendrobatidis in Brazil and the inclusion of 17 new cases of infection. S Am J Herpetol. 2006; 1:185-91.

Torgerson, C. S.; Gdovin, M. J.; Remmers, J. E. Ontogeny of central chemoreception during fictive gill and lung ventilation in an in vitro brainstem preparation of Rana catesbeiana. J Exp Biol. 1997; 200:2063-72.

Viertel, B.; Richter, S. Anatomy: viscera and endocrines. In: McDiarmid, R. W.; Altig, R. Tadpoles: The biology of anuran larvae. Chicago: University of Chicago, 1999. Capítulo 5. pp. 92-148.

Wang, T.; Hedrick, M. S.; Ihmied, Y. M. et al. Control and interaction of the cardiovascular and respiratory systems in anuran amphibians. Comp Biochem Physiol. 1999; 124:393-406.

Wassersug, R. J. Internal oral features of larvae from eight anuran families: Functional, systematic, evolutionary and ecological considerations. Misc Publ Mus Nat Hist Univ Kansas. 1980; 68:1-146.

Wassersug, R. J.; Heyer, W. R. A survey of internal oral features of Leptodactyloid larvae (Amphibia: Anura). Smiths Contrib Zool. 1988; 457:1-99.

Referências bibliográficas

1. Vitt, L.; Caldwell, J. P. Herpetology. 3 ed. Londres: Elsevier Academic Press, 2009. p. 697.
2. Duellman, W. E.; Trueb, L. Biology of Amphibians. 2 ed. Baltimore: Jonhs Hopkins Academic Press, 1994. p. 670.
3. Altig, R.; McDiarmid, R. W. Morphological diversity and evolution of egg and clutch structure in amphibians. Herpetol Monog. 2007; 21:1-32.
4. Wells, K. D. The ecology and behavior of amphibians. 1 ed. Chicago: The University of Chicago Press, 2007. p. 1148.
5. Salthe, S. N.; Duellman, W. E. Quantitative constraints associated with reproductive mode in anurans. In: Vial, J. L. Evolutionary Biology of the Anurans. 1 ed. Columbia: University of Missouri Press. 1973. p. 229-49.
6. Kupfer, A.; Müller, H.; Antoniazzi, M. M. et al. Parental investment by skin feeding in a caecilian amphibian. Nature. 2006; 440:926-9.
7. Pough, F. H.; Janis, C. M.; Heiser, J. B. A vida dos vertebrados. 4 ed. São Paulo: Atheneu, 2008. p. 684.
8. Halliday, T. R.; Verrell, P. A. Sperm competition in amphibians. In: Smith, R. L. Sperm competition and the evolution of animal mating systems. 1 ed. New York: Academic Press, 1984. p. 487-508.
9. Giasson, L. O. M.; Haddad, C. F. B. Social interactions in Hypsiboas albomarginatus (Anura: Hylidae) and the significance of acoustic and visual signals. J. Herpetol. 2006; 40:171-80.
10. Haddad, C. F. B.; Sawaya, R. J. Reproductive modes of Atlantic forest hylid frogs: a general overview with the description of a new mode. Biotropica. 2000; 32:862-71.
11. Prado, C. P. A.; Haddad, C. F. B. Testes size in leptodactylid frogs and occurrence of multimale spawning in the genus Leptodactylus in Brazil. J Herpetol. 2003; 37:354-62.
12. Haddad, C. F. B.; Prado, C. P. A. Reproductive modes in frogs and their unexpected diversity in the Atlantic forest of Brazil. Bioscience. 2005; 55:207-17.
13. Bickford, D. Male parenting of New Guinea froglets. Nature. 2002; 418:601-2.
14. Martins, M.; Pombal Jr, J. P.; Haddad, C. F. B. Escalated agressive behaviour and facultative parental care in the nest building gladiator frog, Hyla faber. Amphibia-Reptilia. 1998; 19:65-73.
15. Wells, K. D. Parental behavior of male and female frogs. In: Alexander, R. D.; Tinkle, D. W. Natural selection and social behavior: Recent research and new theory. 1. ed. New York: Chiron Press, 1981. pp. 184-97.
16. Brown, J. L.; Morales, V.; Summers, K. Divergence in parental care, habitat selection and larval life history between two species of Peruvian poison frogs: an experimental analysis. J Evol Biol. 2008; 21:1534-43.
17. McDiarmid, R. W.; Altig, R. Tadpoles: The biology of anuran larvae. 1 ed. Chicago, University of Chicago press, 1999. p. 444.
18. Prado, C. P. A.; D'Heursel, A. The tadpole of Leptodactylus elenae (Anura: Leptodactylidae), with the description of the internal buccal anatomy. S Am J Herpetol. 2006; 1:79-86.
19. D'Heursel, A.; De Sá, R. O. Comparing the tadpoles of Hyla geographica and Hyla semilineata. J Herpetol. 1999; 33:353-61.
20. Orton, G. L. The systematics of vertebrate larvae. Syst Zool. 1953; 2:63-75.
21. Wassersug, R. J. Oral morphology of anuran larvae: terminology and general description. Occ Pap Mus Nat Hist Univ Kansas. 1976; 48:1-23.
22. Hoff, K. V. S.; Blaustein, A. R.; McDiarmid, R. W et al. Behavior: Interactions and their consequences. In: McDiarmid, R. W., ALTIG, R. Tadpoles: The biology of anuran larvae. Chicago: University of Chicago, 1999. Capítulo 9. pp. 215-39.
23. Caldwell, J. P. Structure and behavior of Hyla geographica tadpole schools, with comments on classification of group behavior in tadpoles. Copeia. 1989; 1989(4):938-50.
24. D'Heursel, A.; Haddad, C. F. B. Unpalatability of Hyla semilineata tadpoles (Anura) to captive and free-ranging vertebrate predators. Ethol Ecol Evol. 1999; 11:339-48.

25. Guerra, A. R. G.; Gargaglioni, L. H.; Noronha-De-Souza, C. R. et al. Role of central nitric oxide in behavioral thermoregulation of toads during hypoxia. Physiol Behav. 2008; 95:101-7.
26. Gargaglioni, L. H.; Milsom, W. K. Control of breathing in anuran amphibians. Comp Biochem Physiol A. 2007; 147(3):665-84.
27. Burggren, W. W.; West, N. H. Changing respiratory importance of gills, lungs and skin during metamorphosis in the bullfrog Rana catesbeiana. Respir Physiol. 1982; 47:151-64.
28. Hill R. W.; Wyse, G. A.; Anderson, M. Animal physiology. 1 ed. Sunderland: Sinauer Associates, Inc., 2004. p. 770.
29. Heinz-Taheny, K. M. Cardiovascular physiology and diseases of amphibians. Vet Clin North Am Exot Anim Pract. 2009; 12(1):39-50.
30. Carvalho, J. E.; Navas, C. A.; Pereira, I. C. Energy and water in aestivating amphibians. In: Navas, C. A.; Carvalho, J. E. Aestivation. Molecular and physiological aspects. 1 ed. Berlim: Springer, 2010. Capítulo 7. pp. 141-70.
31. Bícego-Nahas, K. C.; Gargaglioni, L.H.; Branco, L. G. S. Seasonal changes in the preferred body temperature, cardiovascular, and respiratory responses to hypoxia in the toad, Bufo paracnemis. J Exp Zool. 2001; 289:359-65.
32. Frost, D. R. Amphibian species of the world: an on line reference. Am Mus of Nat Hist. 2014; 6.0. Disponível em: <http://research.amnh.org/vz/herpetology/amphibia/>. Acesso em: 19/Mai/2014.
33. Maddin, H. C.; Russell, A. P.; Anderson, J. S. Phylogenetic implications of the morphology of the braincase of caecilian amphibians (Gymnophiona). Zool J Linn Soc. 2012; 166:160-201.
34. Pyron, A.; Wiens, J. J. A large-scale phylogeny of Amphibia including over 2800 species, and a revised classification of extant frogs, salamanders, and caecilians. Mol Phylogenet Evol. 2011; 61:543-83.
35. Frost, D. R.; Grant, T.; Faivovich, J et al. The amphibian tree of life. Bull Am Mus Nat Hist. 2006; 297:1-370.
36. Hedges, S. B.; Duellman, W. E.; Heinicke, M. P. New World direct-developing frogs (Anura: Terrarana): Molecular phylogeny, classification, biogeography, and conservation. Zootaxa. 2008; 1737:1-182.
37. Lynch, J. D. Evolutionary relationships, osteology, and zoogeography of leptodactyloid frogs. Misc Publ Univ Kans Mus Nat Hist. 1971; 53:1-238.
38. Rossa-Feres, D.C.; Nomura, F. Characterization and taxonomic key for tadpoles (Amphibia: Anura) from the northwestern region of São Paulo State, Brazil. Biota Neotropica. 2006; 6(1):1-26.

Capítulo 7

Reptilia

Oscar Rocha-Barbosa, Mariana Fiuza de Castro Loguercio, Felipe Mesquita de Vasconcellos, Gustavo Aveiro Lins, Iara Alves Novelli e Leandro dos Santos Lima Hohl

- Introdução
- Crocodylia
- Testudines
- Squamata
- Morfologia externa
- Morfologia interna e funcionamento geral
- Sistemática e filogenia
- Sugestão de aulas práticas
- Sugestão de leitura
- Referências bibliográficas

Introdução

Os répteis atuais são representados pelos clados Testudines, Archosauria (Crocodylia + Aves) e Lepidosauria (Sphenodontia + Squamata). Como o grupo das aves é tão particular, em geral, ele é caracterizado à parte dos outros répteis. Logo, este capítulo irá se referir ao termo "répteis" no seu senso herpetológico, que inclui todos os répteis atuais, excluindo as aves.

Atualmente, o grupo dos répteis inclui 9.300 espécies, dentre as quais 181 Amphisbaenia, 5.461 lagartos, 3.315 serpentes, 317 Testudines, 24 Crocodylia, 2 Sphenodontia.[1]

Ainda não existe um prognóstico minucioso da posição mundial do Brasil em termos de riqueza da herpetofauna; essa estimativa está sendo feita pela Sociedade Brasileira de Herpetologia,[2] mas a escassez de listas consistentes e atuais da fauna de répteis e a grande área territorial brasileira, além de sua diversidade, dificultam a realização de estudos mais completos. Atualmente, no Brasil, são conhecidas 744 espécies de répteis, sendo seis de jacarés, 68 de Amphisbaenia, 386 de serpentes, 248 de lagartos e 36 de quelônios (Figuras 7.1 e 7.2).[2]

Os Testudines são divididos em 13 famílias; destas, a maioria está representada pela subordem Cryptodira, 311 espécies e 79 pela subordem Pleurodyra. No Brasil, a subordem Pleurodira é a mais bem representada por duas famílias: Podocnemididae (cinco espécies) e Chelidae, representada por sete gêneros e 20 espécies atuais.[2]

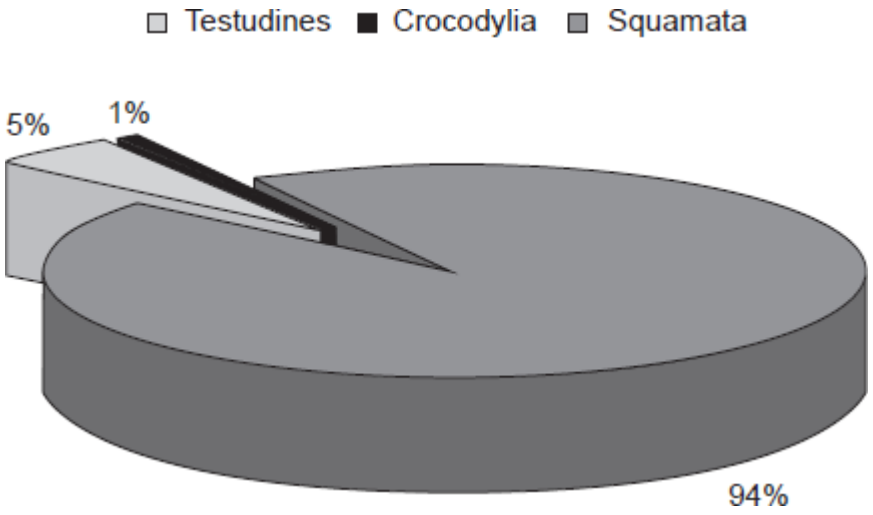


Figura 7.1 Representatividade dos principais grupos de répteis (excluindo aves) no Brasil. Com base nos dados de Bérnils.[2]

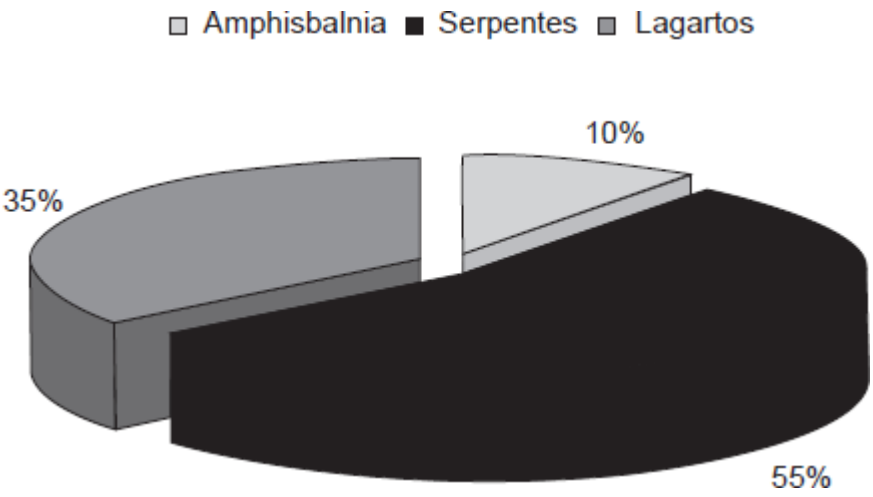


Figura 7.2 Representatividade dos três principais grupos de Squamata (Amphisbaenia + serpentes + lagartos) no Brasil. Com base nos dados de Bérnils.[2]

Lagartos, Amphisbaenia e serpentes formam a ordem de répteis Squamata. Tradicionalmente reconhecido como da subordem Sauria (ou Lacertilia), o grupo dos lagartos é considerado parafilético pelo fato de englobar os outros grupos da ordem e, portanto, não incluir todos os descendentes de um ancestral comum. Isso significa que, no sentido evolutivo, tanto as serpentes como os Amphisbaenia são, na verdade, lagartos especializados. No entanto, continua-se a empregar os termos separadamente de lagarto, serpente e Amphisbaenia para facilitar a distinção entre as linhagens de Squamata, com histórias de

vida tão diferentes.

Dentre os Squamata, os lagartos fazem parte do grupo considerado o maior e mais diverso dentre os répteis, sendo divididos em 24 famílias.[1] Atualmente, no Brasil, as 248 espécies de lagartos catalogadas pela Sociedade Brasileira de Herpetologia são distribuídas entre 13 famílias (Figura 7.3).[2] As serpentes são o segundo grupo mais diverso no mundo; no Brasil, contudo, apresenta-se com mais espécies catalogadas que os lagartos. Dentre as 371 espécies enumeradas por Bérnils,[2] a família Dipsadidae é a mais bem representada, totalizando até 248 espécies. Todas as espécies de Amphisbaenia descritas no Brasil estão classificadas atualmente dentro da família Amphisbaenidae.

Das seis espécies registradas de Crocodylia, todas pertencem à família Alligatoridae, três *Caiman*, um *Melanosuchus* e dois *Paleosuchus.*[2]

Crocodylia

Os Crocodyliformes atuais são um grupo de Archosauria de pequeno a grande porte, predadores de emboscada e consumidores oportunistas, todos de hábitos semiaquáticos.

Sendo animais ectotérmicos, sua distribuição parece ser climaticamente controlada;[3] ocupam regiões com temperaturas médias anuais acima de 14,2°C.[4,5] Em geral, são abundantes em regiões de alta pluviosidade ou que apresentam rios, lagos, lagoas, estuários ou mesmo mares pouco profundos. No entanto, alguns são capazes de habitar regiões onde ocorrem secas periódicas, e desenvolvem comportamentos e fisiologias de defesa à queda de umidade e falta de presas. Além disso, existem registros de Alligatoridae vivendo em localidades com ocorrência de neve e mesmo congelamento parcial de corpos aquosos.[6] Contudo, a temperatura ideal para o metabolismo e o crescimento varia entre 25°C e 32°C.[7] Para que possam manter este intervalo de temperatura, os Crocodyliformes recentes utilizam ampla gama de estratégias e otimizações morfofisiológicas.[8]

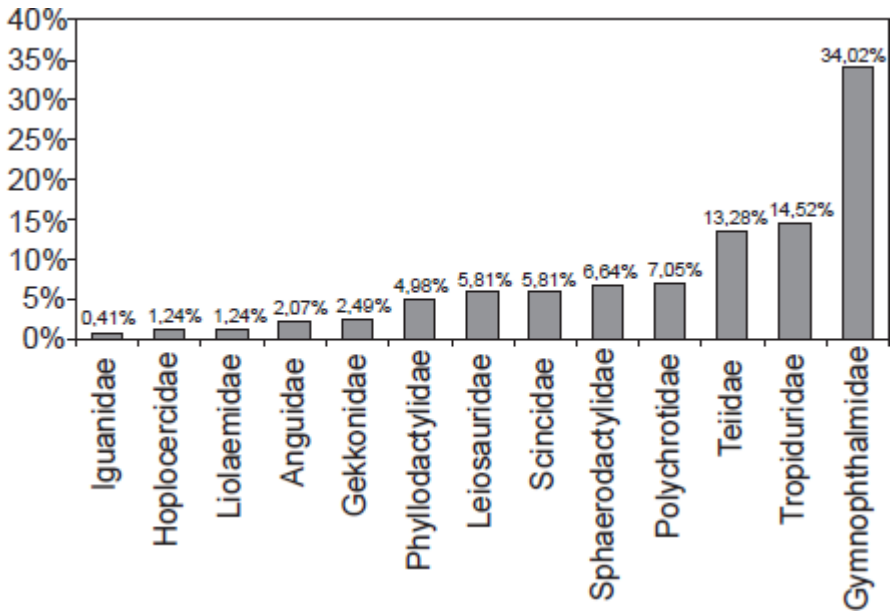


Figura 7.3 Porcentagem de espécies de lagartos brasileiros distribuídas entre 13 famílias, conforme a Sociedade Brasileira de Herpetologia. Observe a diversidade morfológica entre as famílias.

Outros mecanismos etológicos podem ser utilizados em momentos de extremo estresse ambiental. Crocodyliformes recentes são capazes de construir habitações durante períodos de intensa seca, calor ou frio. Essas habitações podem variar de:

- simples, mas extensas escavações rasas no substrato (similar a bacias) e seguidas do parcial soterramento do animal, com o objetivo de funcionar como proteção contra dessecação e insolação excessiva[9-11]
- tocas pequenas e moderadamente profundas, construídas em declives, encostas e emaranhados de raízes nas proximidades de corpos aquosos, podendo o animal se alojar por completo em seu interior.[6]

As depressões rasas são comumente denominadas "*gatorholes"*, muito embora as tocas também possam receber tal nome. Essas depressões são construídas pelos aligátores no início do período de estiagem e costumam drenar parte da água de entorno, transformando-se em pequenas poças ou lamaçais. Durante a evolução do período de seca, esses pontos são visitados pela fauna da região, como um "oásis".[10]

Os Crocodyliformes estão distribuídos em todos os continentes, exceto o antártico. Sua distribuição está estritamente relacionada com condições climáticas (temperatura e umidade) e com disponibilidade de ambientes e recursos para seus hábitos, tais como corpos hídricos adequados e presas. Atualmente, são distribuídos entre os trópicos de Capricórnio (30º N) e Câncer (30º S), exceto algumas espécies (*Crocodylus niloticus, Crocodylus acutus, Alligator mississipiensis, Alligator sinensis* e *Caiman latirostris*) que podem estar distribuídas até 35º de latitude tanto para o norte quanto para o sul (Figura 7.4).[7]

Atualmente, admite-se a existência de três famílias de Crocodilyformes recentes: Crocodylidae, Alligatoridae e Gavialidae.

São reconhecidos cinco gêneros de Alligatoridae, três de Crocodylidae e apenas um de Gavialidae.

Sua distribuição geográfica atual confina os Alligatoridae às Américas (com exceção de uma espécie com pequena distribuição ao leste, na China), em ambientes fluviais, paludais, lacustres e, raramente, estuarinos, lagunares e costeiros. Os Gavialidae (aqui entendidos como apenas o gênero *Gavialis*) estão restritos a bacias hidrográficas da Paquistão e Índia. Os Crocodylidae são os mais amplamente distribuídos, sendo encontrados em todos os continentes, com exceção da Antártida e da Europa. São especialmente diversificados na África e na Oceania, ocupando praticamente qualquer ambiente com oferta de umidade, mesmo que sazonal; também são encontrados em ambientes costeiros e em mar aberto, próximos a ilhas, bancos de coral e do continente.

Ainda é debatida a legitimidade de algumas espécies de Alligatoridae do gênero *Caiman (Caiman crocodylus* e suas subespécies, *Caiman yacaré*) e de Crocodylidae do gênero *Crocodylus (Crocodylus mindorensis* e *Crocodylus siamensis*). O mesmo argumento é utilizado de maneira independente para sinonimizar essas espécies, a variação geográfica (espacial) de uma espécie e a existência de morfotipos ligeiramente diferentes de uma mesma entidade filossistemática. Não há consenso se tal afirmação procede ou não.

Os Alligatoridae são generalistas e, em geral, predam invertebrados e vertebrados em ambientes aquosos, além de consumirem restos putrefatos. Apresentam a mordida mais potente registrada dentre os Crocodyliformes e dentre todos os vertebrados atuais, facilmente esmagando e triturando materiais duros, como ossos e conchas. A seguir, há uma lista de espécies de Alligatoridae e seus nomes comuns mais utilizados; em destaque, as espécies presentes no Brasil (Figura 7.5):



Figura 7.4 Distribuição geográfica dos Crocodylia.

- *Alligator mississippiensis* (aligátor americano)
- *Alligator sinensis* (aligátor chinês)
- ***Caiman latirostris*** (jacaré-de-papo-amarelo)
- ***Caiman yacare*** (jacaré-do-pantanal)
- ***Paleosuchus palpebrosus*** (jacaretinga – jacaré-coroa)
- ***Paleosuchus trigonatus*** (jacaretinga)
- ***Melanosuchus niger*** (jacaré-açú).[7,12]

Os Crocodylidae são largamente estudados na Austrália e Sudeste Asiático graças a sua constante interação com pessoas e

atividades humanas. Com exceção de *Osteolamus*, um gênero de pequeno porte de ocorrência no oeste do continente africano, os Crocodylidae apresentam grande porte e costumam ser predadores de vertebrados e invertebrados tanto em ambientes aquosos quanto costeiros, incluindo grandes mamíferos como presa eventual. São piscívoros vorazes (predando inclusive tubarões pequenos) e eventuais consumidores de material putrefato. Estes são os gêneros *Crocodylidae* atualmente reconhecidos (em destaque, aquele presente na América do Sul):

- *Crocodylus acutus* (crocodilo-americano)
- *Crocodylus cataphractus* (crocodilo-de-focinho-estreito)
- ***Crocodylus intermedius*** (crocodilo-do-orinoco)
- *Crocodylus johnstoni* (crocodilo-australiano-de-águadoce)
- *Crocodylus moreletii* (crocodilo-de-morelet)
- *Crocodylus mindorensis* (crocodilo-filipino)

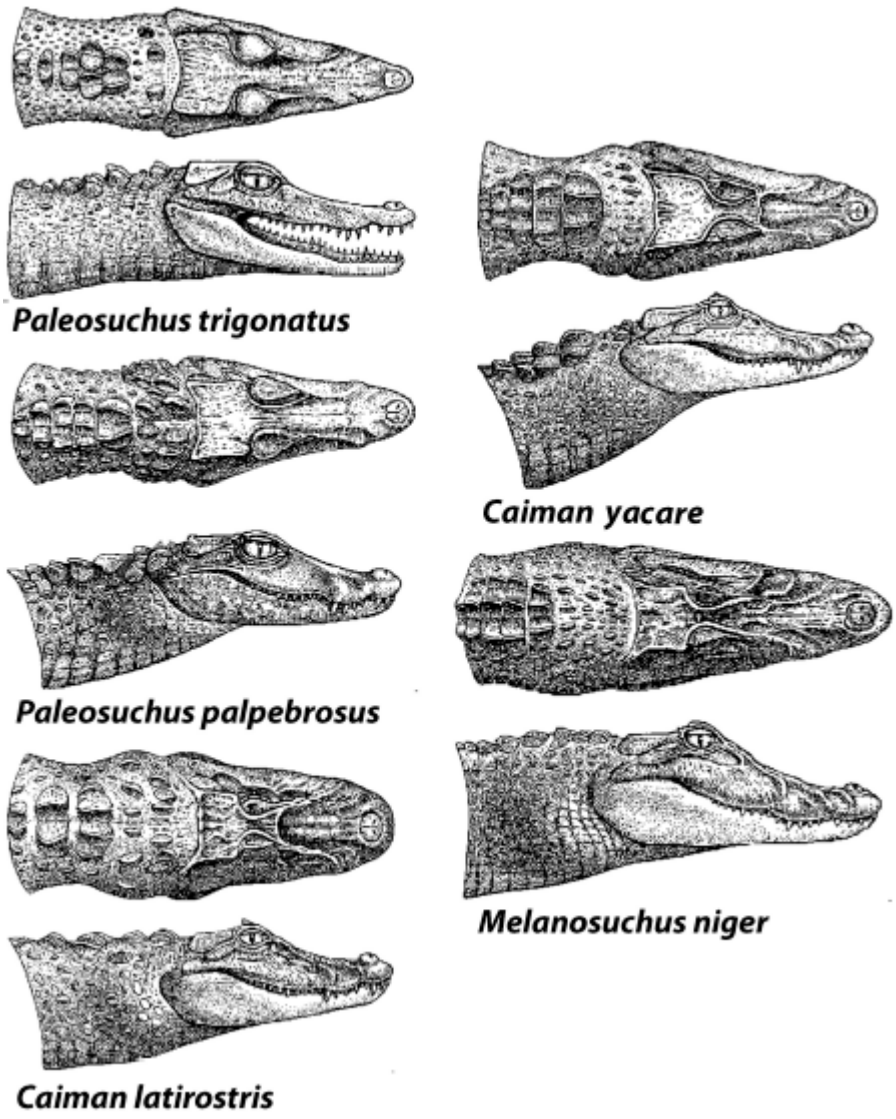


Figura 7.5 Espécies de Crocodylia com ocorrência no Brasil, sendo todos Alligatoridae.

- *Crocodylus niloticus* (crocodilo-do-nilo)
- *Crocodylus novaeguineae* (crocodilo-da-nova-guiné)
- *Crocodylus palustris* (crocodilo-de-focinho-largo, crocodilo-do-pântano)
- *Crocodylus porosus* (crocodilo-de-água-salgada, crocodilo-estuarino)
- *Crocodylus rhombifer* (crocodilo-de-cuba)
- *Crocodylus siamensis* (crocodilo-do-sião)
- *Osteolamus tetraspis* (crocodilo-anão)
- *Tomistoma schlegelii* (falso-gavial).[7,12]

Os Gavialidae são Crocodyliformes especializados à piscivoria e à vida aquática, apresentando rostro longo, afilado, dentes numerosos e agudos; seus corpos são fusiformes com redução na ocorrência de osteodermos e na força dos apêndices locomotores. São mais lentos e letárgicos em terra em comparação com todos os outros Crocodyliformes atuais. Podem alcançar tamanhos enormes, mas não oferecem perigo direto a grandes mamíferos. A única espécie é *Gavialis gangeticus* (Gavial indiano).[7,12]

Testudines

Os quelônios existem na Terra antes mesmo do surgimento dos dinossauros, datado no Triássico Superior e, desde então, pouco se modificaram. O primeiro fóssil de tartaruga com afinidades mais claras é da espécie *Odontochelys semitestacea*. Estima-se que tenha surgido há 220 milhões de anos,[13] sendo um pouco mais velho que os primeiros fósseis de tartarugas com casco completo do gênero *Proganochelys*, datados do Triássico.[14]

O fóssil mais antigo conhecido foi encontrado no Brasil, em Santana do Cariri, Chapada do Araripe, no interior do Ceará; batizado de *Santanachelys gaffney*, é de uma tartaruga marinha que apresentava membros semelhantes aos das atuais tartarugas de água doce.[15]

No entanto, a existência de uma grande cavidade orbital (espaço do crânio ocupado pelos olhos), semelhante à das tartarugas marinhas atuais, leva a crer que essa espécie já apresentava, logo atrás dos olhos, as glândulas de sal responsáveis pela excreção do excesso de sal ingerido durante a alimentação. O surgimento dessas glândulas possivelmente aconteceu antes da adaptação dos membros — pulso e dedos se alongaram, transformando-se em eficientes nadadeiras. Além de possibilitarem locomoção mais eficiente, na praia, as tartarugas usam as nadadeiras para cavar a areia e fazer o ninho.[15]

Atualmente, o grupo é representado por 460 táxons (espécies e subespécies), encontrados em todas as regiões temperadas e tropicais do mundo,[16] com duas linhagens principais (Figura 7.6), Cryptodira (*crypto* = "escondido"; *dire* = "pescoço"; retraem a cabeça para dentro do casco, curvando o pescoço em formato de S vertical) e Pleurodyra (*pleuro* = "lado"; retraem a cabeça curvando o pescoço horizontalmente).

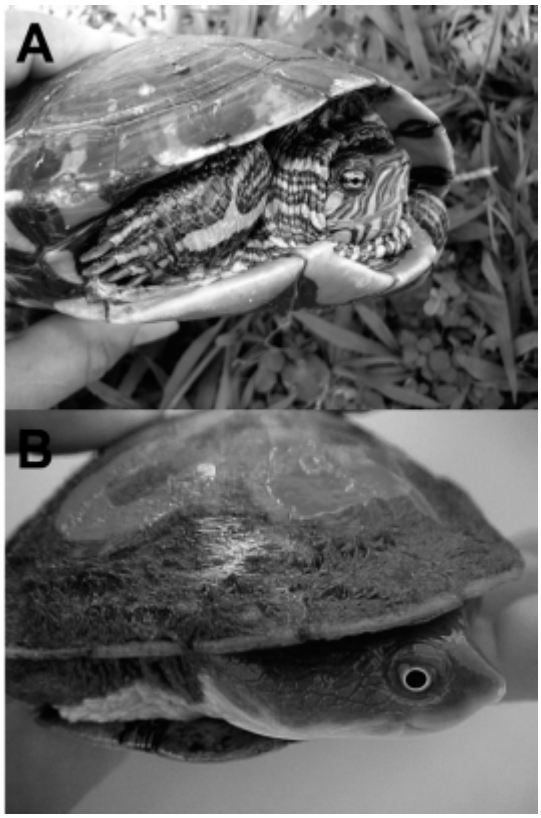


Figura 7.6 Duas linhagens principais de Testudines. **A.** Cryptodira (Emydidae, *Trachemys dorbigni*), mostrando a retração da cabeça. **B.** Pleurodira (Chelidae, *Hydromedusa maximiliani*), mostrando a retração da cabeça com a curvatura horizontal do pescoço. (Esta figura encontra-se reproduzida em cores no Encarte.)

Squamata

Os Squamata incluem lagartos, serpentes e Amphisbaenia e, junto com duas espécies de tuataras da Nova Zelândia, formam os Lepidosauria. A monofilia dos Squamata é sustentada por diversas sinapomorfias, das quais as mais evidentes são:

- fenda clocal transversal
- existência de hemipênis
- fusão dos ossos pré-maxilares durante o desenvolvimento embrionário
- extensa cinese craniana.[17]

Os lagartos mais antigos são conhecidos desde o Jurássico e início do Cretáceo, com muitos fósseis sendo classificados como grupos externos aos grupos atuais (Scleroglossa e Iguania).[12] Algumas famílias atuais de lagartos parecem ter tido origem na Gondwana, enquanto outras se originaram no hemisfério norte para depois se espalharem pelos continentes do sul.[18]

Na história evolutiva do grupo dos Squamata, dois grandes clados se diferenciaram com base na morfologia: (1) Iguania (Iguanidae, Agamidae, Chamaeleonidae) e (2) Scleroglossa (todas as outras famílias de lagartos, inclusive Amphisbaenia, e serpentes).[17] O primeiro retém uma língua primitiva e mole usada para a alimentação, assim como o tuatara; enquanto o segundo (Scleroglossa = "língua dura") utiliza a mandíbula para alimentar-se, deixando a língua disponível para o processo de quimiorrecepção.[18]

Os lagartos atuais, em geral, são extremamente cosmopolitas, ocorrendo em todos os continentes e ambientes, com exceção dos lugares de mais altas latitudes.[18] Podem alcançar os mais variados tamanhos, desde uma pequena lagartixa de 16 mm (*Sphaerodactylus ariasae*), encontrada em uma ilha do Caribe,[19] até o grande dragão de Komodo (*Varanus komodoensis*), endêmicos da região das Pequenas Ilhas de Sonda na Indonésia, que pode alcançar até 3 m de comprimento.[20]

A grande distribuição do grupo é indicação das adaptações ecológicas, morfológicas, fisiológicas e comportamentais a ambientes diversificados, de climas frios ou quentes, de extremamente áridos a hábitats marinhos ou de água doce, de regiões de planícies a montanhosas (Figura 7.7).

A maioria dos lagartos é insetívora, mas algumas espécies apresentam dieta especializada, desde aqueles que sobrevivem apenas com folhas e flores até os que se alimentam apenas de formigas até predadores ativos que caçam uma variedade de invertebrados e vertebrados, incluindo aves e mamíferos de grande porte, tais como veados e búfalos.

Alguns lagartos apresentam uma membrana de voo (patágio), a qual, estendida pela ação de músculos intercostais e iliocostalis, auxilia no momento do planeio do animal. Algumas espécies apresentam fortes garras para ajudar na escavação, enquanto outras dispõem de lamelas nos dedos, que ajudam a escalar paredes.

Até mesmo o sistema social dos lagartos varia consideravelmente, com algumas espécies cujos machos e fêmeas somente se encontram durante o período de cópula, outros que permanecem em grupos familiares durante muito tempo e alguns pares que são monógamos para toda vida; em algumas espécies, na ausência de machos, as fêmeas podem se reproduzir assexuadamente.

A redução apendicular evoluiu repetidamente no grupo dos Squamata, em múltiplas linhagens, e cada continente contém uma ou duas famílias com espécies ápodas ou com membros reduzidos. A redução apendicular geralmente está associada à vida em estratos herbáceos e arbustivos densos, em que um corpo delgado e alongado pode ser manobrado com mais facilidade. Alguns lagartos ápodas rastejam dentro de pequenas frestas entre as rochas e embaixo de troncos e uns poucos são especialistas fossórios. Na maioria dos casos, a redução envolve apenas algumas falanges; no entanto, alguns lagartos da família Anguidae, as serpentes e as Amphisbaenia perderam todos (ou quase) os elementos ósseos dos membros.

Os Amphisbaenia têm hábito fossorial e são os únicos escavadores verdadeiros entre os répteis.[21] Popularmente conhecidos como cobra-de-duas-cabeças, são os únicos capazes de retroceder facilmente de marcha a ré nos túneis escavados, característica os denominou Amphisbaenia (do grego, *amphis* = duplo e *baena* = deslocar-se).[21]



Figura 7.7 Exemplos da diversidade morfológica dos lagartos. **A.** *Tupinambis*, lagarto terrestre tetrápode. **B.** *Ophiodes*, lagarto ápoda. **C.** *Chamaeleo*, lagarto arborícola tetrápode. (Esta figura encontra-se reproduzida em cores no Encarte.)

Atualmente, apresentam aproximadamente 190 espécies distribuídas tradicionalmente em quatro famílias:

- Bipedidae: com um único gênero (*Bipes*) e três espécies no México
- Rhineuridae: com apenas uma espécie recente, *Rhineura floridana*, na Flórida – EUA
- Trogonophidae: com quatro gêneros (*Agamodon, Diplometopon, Pachycalamos* e *Trogonophis*) e oito espécies na África e no Oriente Médio
- Amphisbaenidae: com 18 gêneros e aproximadamente 178 espécies na África, na América Central, na América do Sul e no Caribe.[22,23]

De acordo com estudos recentes, existem mais duas famílias:

- Blanidae: com um gênero (*Blanus*) e seis espécies na região mediterrânea
- Cadeidae: com um gênero (*Cadea*) e com duas espécies em Cuba.

As espécies dessas duas famílias pertenciam à família Amphisbaenidae.[22]

Navega-Gonçalves (2004)[24] afirma que é possível deduzir que esses répteis têm um papel ambiental tão importante quanto o das minhocas, pois, ao realizar a escavação permanente do solo, eles contribuem para a penetração da água e do ar no interior da terra, favorecendo o desenvolvimento da vegetação.

Funcionalmente, as serpentes derivam de lagartos ápodas extremamente especializados de hábitos fossórios,[25] embora um estágio fossório não seja a única explicação plausível para a origem das serpentes. Outros autores propõem uma origem epígea ou ainda aquática para esses répteis;[12] de qualquer modo, podem ser definidas como lagartos ápodas, de corpo alongado, com língua bífida, ausência de pálpebras e abertura do ouvido externo.

Atualmente, existem mais de 3.000 espécies de serpentes, que se distribuem por todo o mundo, exceto nos polos; variam no tamanho (de 10 cm a 10 m), na dieta (rodentívaras, avevívoras, saurofagas, batraquiofas, ofiofagas, piscívoras, malacófagas, vermívoras, insetívoras, carnívoras e canibais), na maneira de captura de suas presas (constritoras, não constritoras, semiconstritoras e envenenadoras), nos hábitos (fossórios, terrícolas, arbóreas e aquáticas), nos comportamentos (diurnas e noturnas) e na reprodução (ovíparas e vivíparas). Tais especializações foram de grande importância para o sucesso evolutivo do grupo e para a grande distribuição geográfica das serpentes, que somente foram possíveis graças a uma grande adaptação morfológica e fisiológica.[12,26]

As grandes famílias das serpentes são: Colubridae, Elapidae, Viperidae e Boidae.

A família Colubridae é a mais numerosa, com aproximadamente 75% das serpentes, e também considerada a mais recente no aspecto evolutivo pelo fato de não apresentarem resquícios de membros em sua anatomia (como acontece com as Boidae, por exemplo).[25] Os viperídeos incluem as serpentes peçonhentas. Uma característica distinta é a existência da fosseta loreal, utilizada para detectar a presa.[27] Na família dos elapídeos, assim como nos viperídeos, existem serpentes peçonhentas, cujo veneno apresenta ação neurotóxica rápida e poderosa; não têm fosseta loreal. Na família Boidae, estão as maiores serpentes do mundo; são antigas do ponto de vista evolutivo, pois apresentam resquícios da cintura pélvica próxima à cloaca e dois pulmões.[27]

Morfologia externa

A saída completa do ambiente aquático para o terrestre envolveu uma série de adaptações dos organismos para possibilitar sua reprodução e desenvolvimento independente da água. Gravidade, fricção, abrasão e evaporação são processos comuns à vida fora d'água, os quais requerem certas características do tegumento para proteção e suporte.

Assim, a pele dos répteis, apesar de ter a mesma organização celular que a dos anfíbios, apresenta notadamente epiderme mais grossa, com numerosas camadas diferenciadas acima do estrato germinativo, menor número de glândulas e a existência de escamas e/ou osteodermas.[28,29] As glândulas de cheiro, por exemplo, estão presentes na cloaca de muitas espécies; e a glândula mentoniana, em diferentes espécies de quelônios (sendo mais desenvolvidas nos machos).[30] A pele também está relacionada com os padrões gerais de hábitos, comportamento sexual e também com a proteção mecânica, realizada por esse sistema, além de integrar o organismo com o ambiente externo circundante pelos órgãos sensoriais presentes.[29]

A pele dos amniotas, em geral, consiste em uma camada externa de células epiteliais mortas ou derivativas (*stratum corneum*), produzidas por uma camada mais profunda de células epiteliais vivas (*stratum germinativum).*[12] Abaixo da epiderme está a derme, que contém os nervos e vasos sanguíneos que alimentam a epiderme.

Répteis produzem α-queratina e β-queratina;[31] enquanto a primeira é elástica e flexível, a segunda é um composto rígido e quebradiço. As escamas, que cobrem a maior parte do corpo dos répteis, são formadas por camadas de tecido epidérmico e dérmico que se dobram durante a embriogênese.[32] A superfície de cada escama reptiliana é composta inteiramente de β-queratina, enquanto o espaço entre as escamas é de α-queratina. Essa distribuição de queratina produz uma superfície protetora e durável de escamas e, ao mesmo tempo, suturas entre as escamas que possibilitam flexibilidade e expansão da pele.[31]

A superfície externa da epiderme das escamas (*oberhaüchen*) é ornamentada com diversas microestruturas, tais como cristas, microcovas ou espinhos. Além de serem utilizadas como ferramentas taxonômicas, diversos estudos têm sugerido um significado mais funcional para essas micro-ornamentações.[32] A diversidade na morfologia da *oberhaüchen* também parece estar associada à ocupação de micro-hábitats particulares pelas espécies de répteis.

Lagartos da família Scincidae, por exemplo, com micro-hábitats divergentes, apresentam micro-ornamentações bem diferentes na superfície das escamas dos dedos. *Mabuya frenata*, espécie vista frequentemente em afloramentos rochosos, apresenta microestruturas mais achatadas e rugosas que *Mabuya macrorhyncha*, espécie que tem como micro-hábitat preferencial as folhas da bromélia *Neoregelia cruenta* e *oberhaüchen*, rica em macroalvéolos e microcovas que aumentam o atrito do dedo com a superfície lisa da bromélia (Figura 7.8).[33]

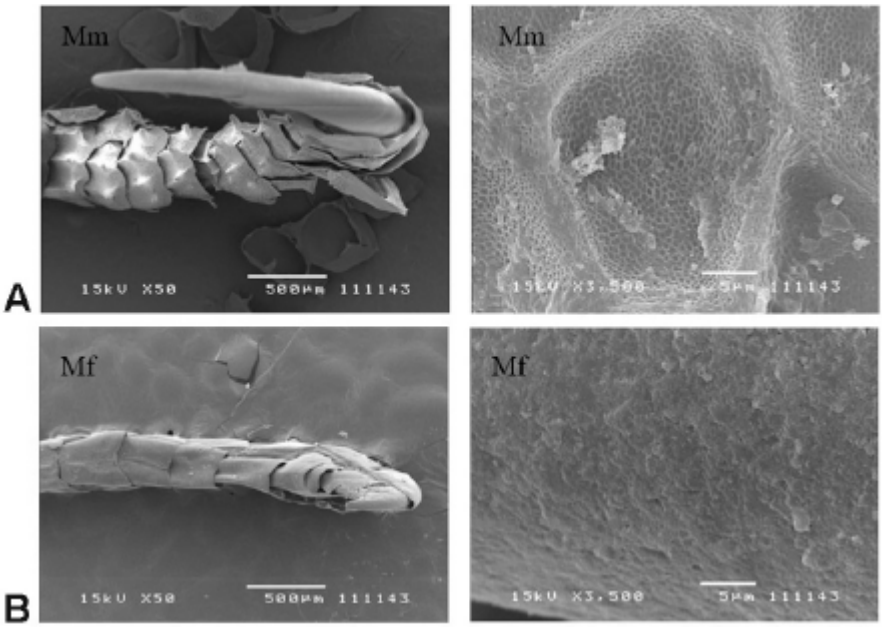


Figura 7.8 Micro-ornamentações na superfície dos dedos de lagartos. **A.** *Mabuya macrorhyncha* apresenta dedos com espinhos e *oberhaüchen* com microalvéolos (câmaras queratinizadas repletas de microcovas). **B.** *Mabuya frenata* apresenta dedos sem espinhos e *oberhaüchen* sem formato definido, com microestruturas achatadas e rugosas. (Adaptada de Velloso *et al.*[33])

Dois padrões de crescimento epidérmico podem ser observados em répteis. Em tartarugas e crocodilianos, as células do *stratum germinativum* se dividem de maneira contínua durante a vida do animal, parando somente durante a hibernação ou no estado de torpor.[32] Um segundo padrão, no qual o crescimento é descontínuo, mas cíclico, ocorre em Lepidosauria. A fase de

renovação (início da muda) começa com a divisão das células germinativas e a diferenciação do epitélio em duas camadas distintas (nova e mais profunda; velha e mais superficial), separadas por uma pequena camada de secreções celulares.[12] A camada externa e velha pode ser eliminada em partes (maioria dos lagartos) ou por inteiro (serpentes) (Figura 7.9). Depois do período de muda, as células germinativas entram em uma fase de descanso com nenhuma divisão mitótica, para depois reiniciar o ciclo.[31]

As escamas de crocodilianos, tartarugas e alguns lagartos são subjacentes a placas ósseas, chamadas de osteodermas, formando uma espécie de armadura dérmica no animal. A camada externa dos osteodermas é um osso esponjoso e poroso, enquanto a camada interna é um osso compacto e denso.[32] Em geral, os osteodermas estão limitados às costas e às laterais do animal, conectadas frouxamente umas às outras ou alinhadas em linhas e colunas simétricas, de modo a possibilitar maior flexibilidade dentro da armadura óssea.

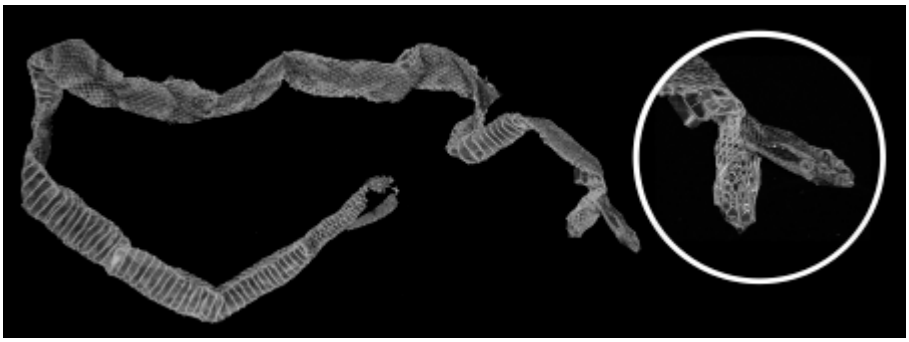


Figura 7.9 Muda inteira de uma espécie de serpente da família Viperidae. No detalhe, observe que, como as serpentes não têm pálpebras, a escama transparente dos olhos também é incluída na muda.

■ Como identificar um Crocodylia

Crocodyliformes recentes apresentam uma aparente homogeneidade morfológica. São diápsidas arcossauros de pequeno a grande porte, com adultos podendo ter seu comprimento variando de 1,2 m (*Paleosuchus trigonatus*) a quase 8 m (*Crocodylus porosus*) e sua massa corporal pode variar de apenas uma dezena de quilos até mais de uma tonelada[7,8] (Figura 7.10).

Costumam ser predadores de emboscada de ambientes limítrofes entre corpos d'água e terrestre. Apresentam morfologia craniana e corporal especialmente modelada para permanecerem ocultos em corpos d'água de praticamente qualquer tamanho e até mesmo pouca profundidade, deixando os órgãos sensoriais e as narinas acima da linha d'água.[8]

Seus crânios são alongados, comprimidos dorsoventralmente (platirostria) e de aspecto rugoso. A grande extensão do crânio é dominada pelo rostro. Em vista lateral, é visível a extensa série dentária, uma vez que esses animais são desprovidos de lábio. Na região dorsal e distal do rostro, é aparente um par de narinas externas circundadas por musculatura com função de válvula, fechando as narinas durante mergulhos e natação subaquática. A região orbital está posicionada na parte mais dorsal do crânio, sendo as órbitas orientadas mais dorsorrostral que lateralmente. As narinas, olhos e ouvidos são posicionados de uma maneira que fiquem sobre o nível da água quando o animal está parcialmente submerso.[7]

Embora curto, o pescoço é extremamente muscular, muitas vezes mais largo que a cabeça; com enorme força, após a mordida, os crocodilos podem, com o pescoço, derrubar e arrastar facilmente uma presa com quase a mesma massa que a sua.[7]

A cauda é longa, lateromesialmente comprimida e dorsoventralmente expandida, com aspecto de remo; é extremamente muscular e irrigada por vasos sanguíneos, sendo o principal propulsor na locomoção aquática (natação). Ela é utilizada como uma arma secundária em terra por meio de amplos movimentos laterais.[7,8,12]

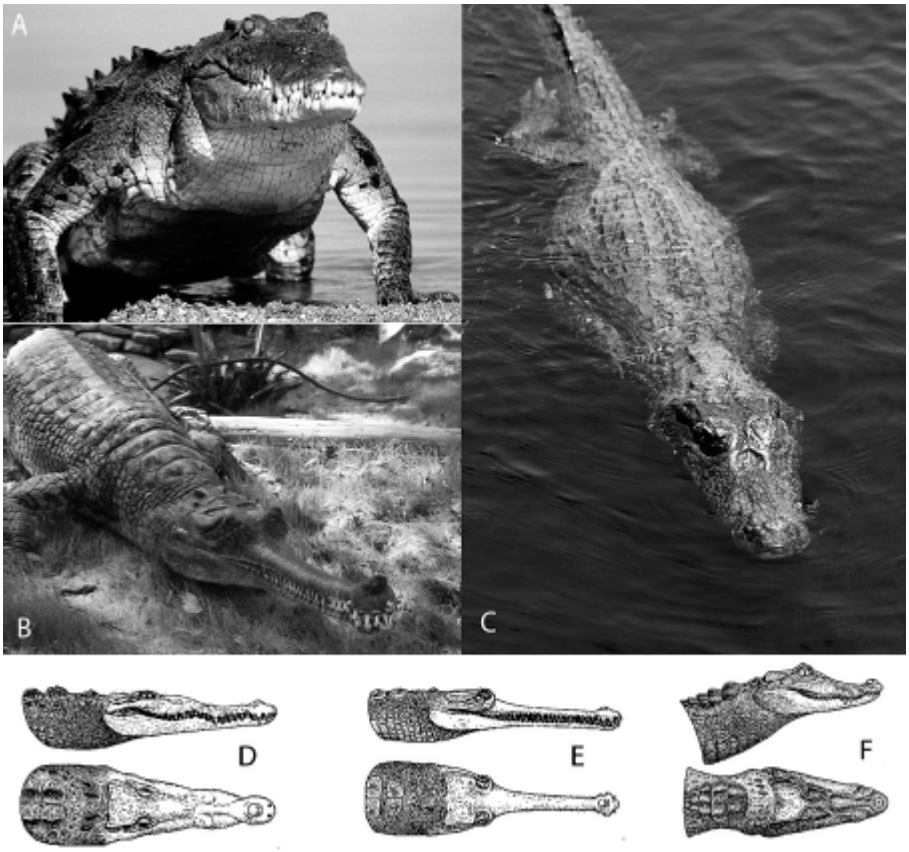


Figura 7.10 Morfologia externa das três linhagens de Crocodylia atuais. **A** e **D.** *Crocodylus acutus*, Crocodylidae. **B** e **E.** *Gavialis gangeticus*, Gavialidae. **C** e **F.** *Caiman crocodylus*, Aligatoridae. (Esta figura encontra-se reproduzida em cores no Encarte.)

Outra característica marcante dos Crocodyliformes é o extenso exoesqueleto dorsal, o qual é formado por placas ósseas rugosas e vascularizadas, chamadas de **ossos dérmicos** ou **osteodermos.** Apresentam uma grande diversidade morfológica, podendo ser espessos e arredondados (quando posicionados próximo à cabeça), até pequenos, finos e quilhados (quando estão nas laterais do tronco). São agrupados em seis fileiras axiais, que se estendem da região da nuca até o fim da cauda. Nas regiões dorsais do tronco e caudal, esses osteodermos são articulados craniocaudalmente e lateralmente, imbricando-se parcialmente. Na cauda, os osteodermos se apresentam em duas fileiras, sendo longos e comprimidos lateromedialmente, com quilhas altas. Nas laterais, é registrada a ocorrência de osteodermos menores, sem articulação e com cristas baixas. A morfologia dos osteodermos indica diretamente suas funções; os osteodermos imbricados do dorso são área de inserção dorsal da musculatura epaxial (dorsal), auxiliando na rigidez e dorsoflexão da coluna vertebral durante os meios de locomoção terrestre, restringindo consideravelmente movimentos laterais do tronco. Sua composição, estrutura e morfologia os conferem um tipo de proteção eficiente. Os osteodermos caudais aumentam a área lateral da cauda, conferindo um aspecto de remo, otimizando sua função locomotora durante a natação. De modo geral, os osteodermos apresentam função importante na regulação da temperatura dos Crocodyliformes. As rugosidades e as diferentes ornamentações dos osteodermos, que ampliam sua área externa real, associadas a sua intensa vascularização, fazem dessas placas dérmicas eficientes áreas de perda/aquisição de calor[8,34] (Figura 7.11).

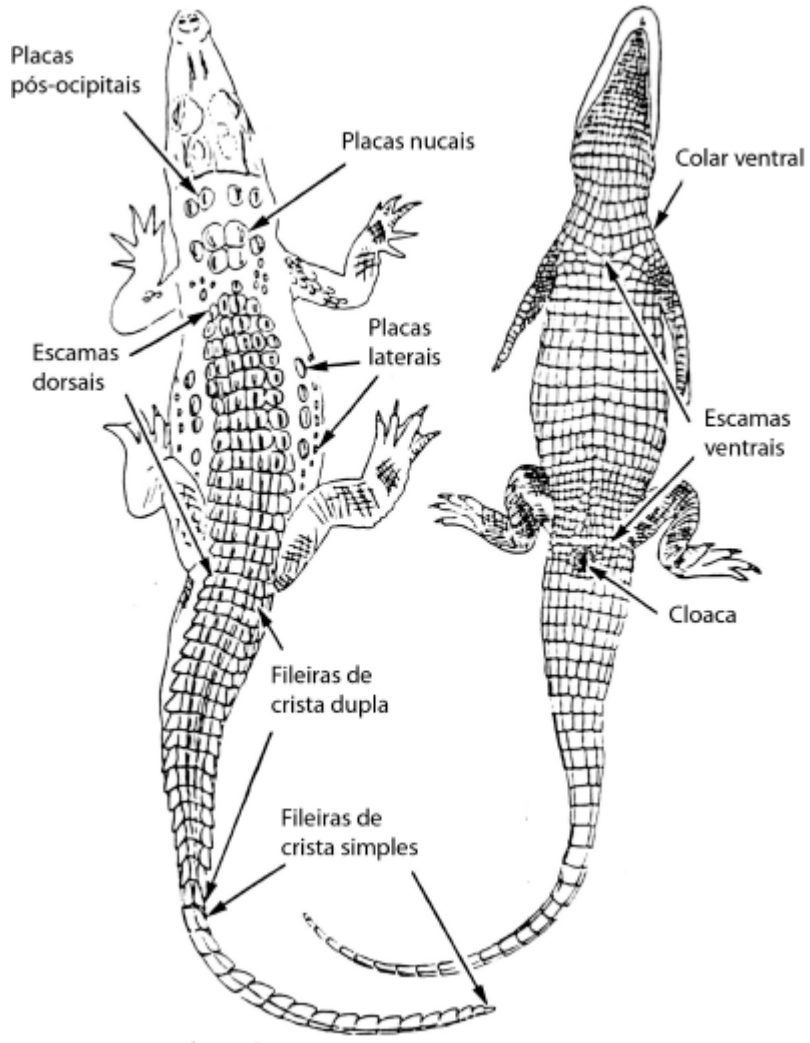


Figura 7.11 Distribuição corporal de escamas e osteodermos no corpo de um Crocodylidae.

■ Como identificar Testudines

O grupo Testudines reúne tanto os quelônios terrestres quanto os de água doce e marinha. Dentre os répteis, são os animais mais fáceis de serem identificados devido à existência da carapaça e plastrão (casco). O casco de um quelônio é a estrutura que mais se destaca no animal; assim, é possível reconhecer com facilidade um quelônio. São animais com especializações morfológicas muito adaptadas ao ambiente onde vivem: hábitat terrestre, água doce ou marinho.

A tartaruga é um plano de corpo único e bem-sucedido, sendo a carapaça a chave do sucesso do grupo, mas que também limitou sua diversidade. Possibilitou persistir mais de 200 milhões de anos de mudanças de climas, apesar da evolução de um conjunto diversificado de predadores vertebrados e de ter limitado a sua diversidade, restringindo os tipos de ambientes possíveis que poderiam ocupar.[29]

São animais únicos, por apresentarem cinturas peitoral e pélvica interiorizadas em um casco formado por placas ósseas fusionadas, cobertas por escudos córneos epidérmicos.[29] O casco, um caráter extremamente conservativo que mudou pouco por cerca de 200 milhões de anos, é constituído de uma porção dorsal, a carapaça, formada pela fusão das costelas, das vértebras e de diversos elementos de ossificação dérmica, e uma porção ventral, o plastrão que é formado anteriormente por clavículas e interclavículas e, posteriormente, por costelas abdominais. Ambas as porções são unidas por uma região comumente chamada de ponte.[29]

O casco, certamente, é a característica mais distintiva de um quelônio, estando intimamente associado a alguns padrões comportamentais.[35] Em muitas espécies, a carapaça e o plastrão são estruturas rígidas, mas em muitas linhagens têm evoluído de maneira independente a habilidade para fechar o corpo com o casco.[12] O formato, o tamanho, a coloração, o número e a disposição dos escudos que compõem o casco são características importantes na identificação específica.[36] Para a classificação e identificação dos representantes atuais, são importantes os caracteres como a nomenclatura dos escudos epidérmicos e dérmicos da carapaça e do plastrão.

Os nomes populares dos representantes atuais do grupo causam certa confusão, principalmente quando falamos em regiões do Brasil, em que alguns nomes vulgares já estão bem estabelecidos. Tais nomes estão relacionados geralmente com o modo de

retrair o pescoço, alguns aspectos da morfologia externa e o ambiente onde vivem; contudo, há exceções.

Os pleurodiras, popularmente conhecidos como cágados, são de água doce, semiaquáticos e de casco achatado, com patas palmadas e dedos providos de garras. Os criptodiras representam a maior diversidade dos quelônios, sendo encontrados em todos os continentes, com exceção da Antártida. Esse grupo inclui os indivíduos popularmente conhecidos como jabutis, tartarugas de água doce e tartarugas marinhas.[32]

Os animais que vivem no ambiente terrestre são popularmente conhecidos como *jabutis* (palavra que vem do Tupi: yabu'ti = réptil da ordem dos quelônios da família Testudinidae, comum nas matas brasileiras) ou tartarugas terrestres; apresentam a carapaça em formato de altas cúpulas e membros anteriores e posteriores semelhantes aos pés de elefantes. No Brasil, duas espécies de jabutis são bastante conhecidas: *Chelonoidis carbonaria* (jabuti-piranga ou jabuti-vermelho) (Figura 7.12 A) e *C. denticulata* (jabuti-tinga ou jabuti-amarelo).

As tartarugas marinhas (subordem Cryptodira) apresentam as patas peitorais modificadas em formato de nadadeiras (ou remo) e vivem no ambiente marinho; no Brasil, são encontradas cinco espécies:

- *Chelonia mydas* (tartaruga-verde ou aruanã)
- *Caretta caretta* (tartaruga-cabeçuda ou mestiça) (Figura 7.12 B)
- *Dermochelys coriacea* (tartaruga-de-couro ou gigante)
- *Eretmochelys imbricata* (de pente, verdadeira ou legítima)
- *Lepidochelys olivacea* (tartaruga-oliva).

A palavra "cágado" é a designação de várias espécies de quelônios semiaquáticos e de água doce da Subordem Pleurodira. Apresentam membranas interdigitais, casco geralmente achatado dorsoventralmente, que confere pouca resistência ao deslocamento no ambiente aquático.[29] No Brasil, a família mais representativa é a Chelidae; são animais que vivem em lagoas, lagos rasos, rios e terrenos pantanosos. Alguns representantes: *Hydromedusa maximiliani* (cágado-da-serra ou tartaruga-do-pescoço-de-cobra) (Figura 7.12 C), *Acanthochelys radiolata* (cágado-amarelo) e o cágado-de-barbicha, *Phrynops geoffroanus*.

Também é utilizada a denominação tartaruga para alguns representantes da subordem Cryptodira, que também vivem em ambientes de água doce, como *Trachemys dorbignii* (tigre-d'água ou tartaruga-de-orelhas-amarelas) (Figura 7.12 D), *Trachemys adiutrix* (capininga) e *Trachemys scripta* (tartaruga-verde), que, apesar de ser uma espécie exótica, é muito comercializada ilegalmente no Brasil pelo tráfico de animais silvestres.

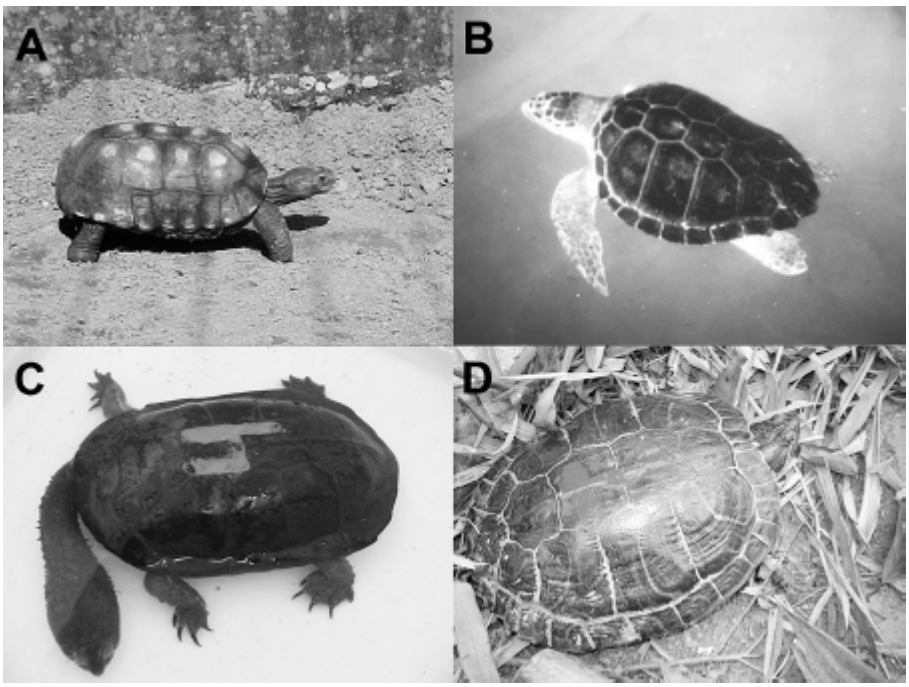


Figura 7.12 Exemplos de Testudines brasileiros. **A.** Jabuti macho, *Chelonoidis carbonaria*. Observe os membros anteriores e posteriores semelhantes aos pés de elefantes. **B.** Tartaruga marinha, *Caretta caretta* (Cryptodira, Cheloniidae). (Gentilmente cedida pelo Prof. Dr. Leonardo Barros Ribeiro, da Universidade Federal do Vale do São Francisco.) **C.** Cágado adulto, *Hydromedusa maximiliani* (Pleurodira, Chelidae). Observe a curvatura horizontal do pescoço. **D.** Tartaruga adulta, *Trachemys dorbignii* (Cryptodira, Emydidae). (Esta figura encontra-se reproduzida em cores no Encarte.)

Apesar de serem da subordem Pleurodira, família Pelomedusidae, os quelônios da Amazônia são denominados tartarugas.

São elas:

- *Peltocephalus dumeriliana* (cabeçudo)
- *Podocnemis erythrocephala* (irapuca)
- *Podocnemis expansa* (tartaruga-da-amazônia)
- *Podocnemis sextuberculata* (iaçá)
- *Podocnemis unifilis* (tracajá).

■ Como identificar um lagarto

Por ser um grupo parafilético, os lagartos não apresentam sinapomorfias que os caracterizem como um todo, o que faz com que sua identificação não se torne tão óbvia como a de um Testudine. Além disso, sua grande diversidade em morfologia e história de vida faz com que existam espécies terrestres, aquáticas, arbóreas, especialistas em planeio e até mesmo espécies ápodas.

Conforme a espécie, o corpo de um lagarto pode ser longo e cilíndrico ou achatado dorsoventralmente. Na maioria dos casos, a cabeça é bem diferenciada do corpo, apresenta pálpebras móveis, abertura do ouvido externo (Figura 7.13), quatro membros musculosos, cinco dedos com garras nos membros anteriores e posteriores e uma longa cauda. Lagartixas da família Gekkonidae (com exceção dos Eublepharinae) não apresentam pálpebras móveis, mas uma membrana transparente cobrindo os olhos[12] (Figura 7.14).

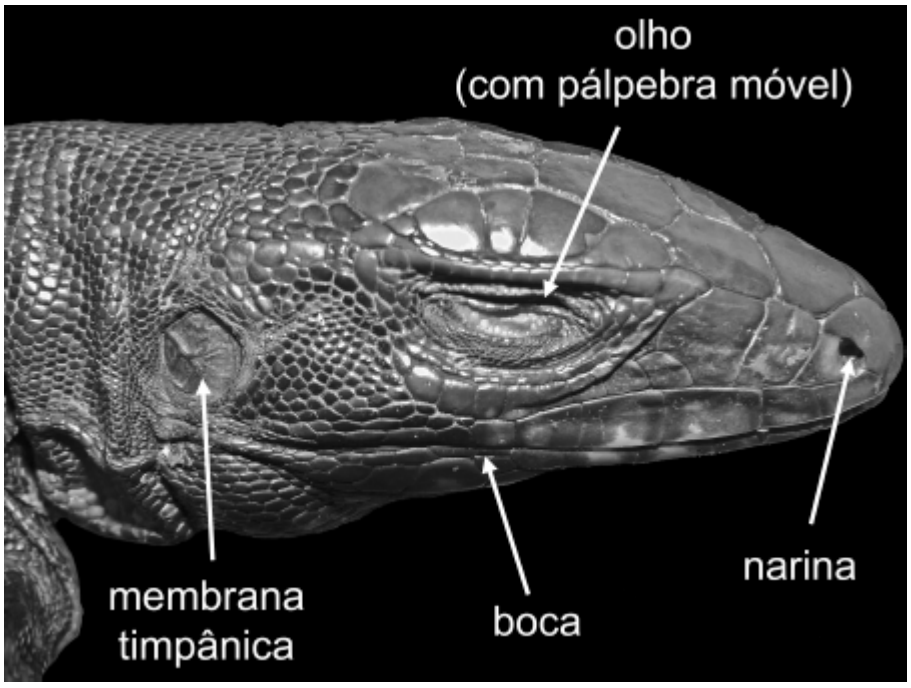


Figura 7.13 Detalhes da anatomia externa da cabeça de *Tupinambis* sp.



Figura 7.14 Variações nos olhos de lagartos. **A.** Padrão comum em lagartos com pálpebras móveis. **B.** Lagartixa Eublepharinae com pálpebras móveis. **C.** Lagartixa Gekkonidae típica sem pálpebras. (Esta figura encontra-se reproduzida em cores no Encarte.)

O padrão das escamas, principalmente na região da cabeça, também pode ser usado para identificar com maior precisão a qual família de lagartos o animal pertence (Figura 7.15). As escamas dorsais podem estar arrumadas em linhas regulares, de modo irregular, achatadas ou imbricadas. Algumas espécies apresentam escamas modificadas nas costas, cabeça e/ou pescoço,

formando cristas, como o camaleão e as iguanas. Por outro lado, lagartixas apresentam escamas tão pequenas que parecem grânulos, mas com linhas de escamas cônicas intermitentes, chamadas tubérculos.

Algumas espécies de lagartos apresentam uma série de poros secretores, na parte ventral da coxa e do púbis (Figura 7.16). Cada poro surge no centro de uma escama mais larga e produz uma substância cerosa com fragmentos de células. Esses poros só aparecem quando os lagartos chegam à maturidade sexual e, em muitas espécies, somente nos machos, servindo como um modo de identificação do sexo do espécime.

■ Como identificar uma Amphisbaenia

Por apresentarem o modo de vida fossorial, os Amphisbaenia detêm características morfológicas externas como:

- olhos vestigiais recobertos por escama
- corpo cilíndrico e alongado
- arranjo de escamas em anéis

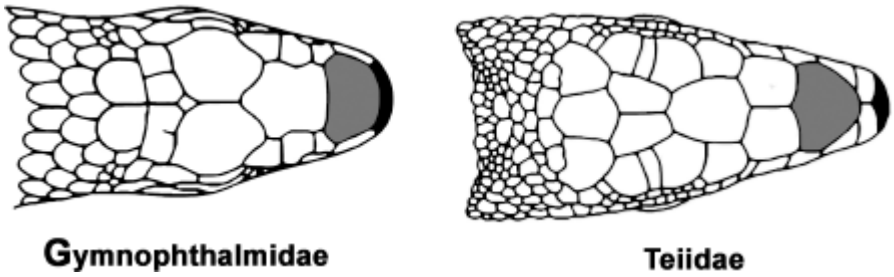


Figura 7.15 Escamas cefálicas usadas para identificar lagartos. Apesar de lagartos das famílias Gymnophthalmidae e Teiidae terem escamas cefálicas grandes e simétricas, é possível notar algumas diferenças, tais como o par de escamas entre a escama rostral (*cinza-escuro*) e a primeira escama ímpar (*cinza-claro*) nos lagartos teiídeos. As imagens não estão em escala.

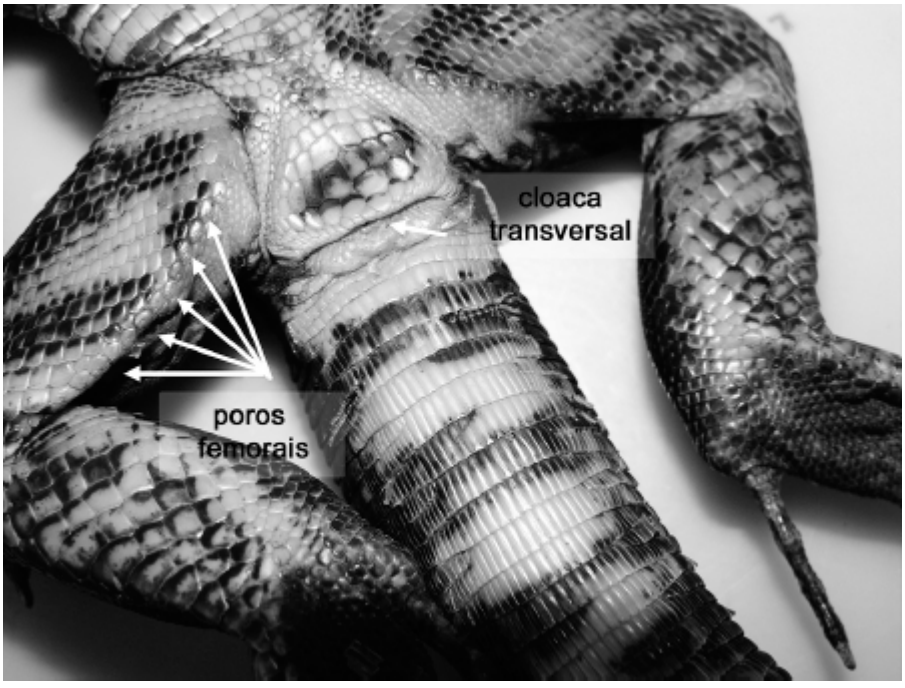


Figura 7.16 Vista ventral da região da pelve e coxa, com a identificação dos poros femorais e da cloaca transversal. (Esta figura encontra-se reproduzida em cores no Encarte.)

- ápodas (exceto para o gênero mexicano *Bipes*)
- crânio fortemente ossificado e compactado.[21]

Para facilitar sua locomoção no interior das galerias, sua pele é fracamente conectada ao tronco;[37] assim, forma-se um tubo, dentro do qual seu corpo pode deslizar para a frente ou para trás.[29]

O crânio dos Amphisbaenia é bem característico e pode assumir quatro morfotipos: arredondado (*Round-headed*), formato

de quilha (*Keel-headed*), formato de pá (*Shovel-headed*) e formato de espada (*Spade-headed)*[22] (Figura 7.17).

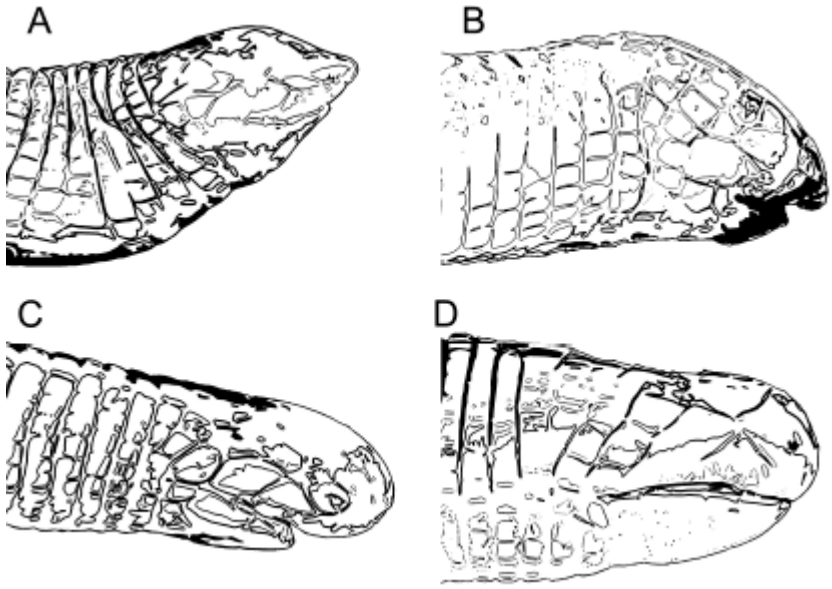


Figura 7.17 Exemplos dos quarto morfotipos de crânio de Amphisbaenia. Espécimes em vista dorsal (acima) e lateral (abaixo). **A.** Formato de pá, *Rhineura floridana*. **B.** Formato de espada, *Diplometopon zarudnyi* **C.** Formato de quilha, *Anops kingii*. **D.** Formato arredondado, *Amphisbaena alba*. (Adaptada de Kearney, 2003.[22])

■ Como identificar uma serpente

O grupo das serpentes é um dos maiores e mais diversos dentre os répteis, apresentando táxons com diferentes graus de especialização para a ocupação de uma grande diversidade de nichos.

A anatomia externa das serpentes não apresenta muitas variações; todas exibem um corpo alongado e são ápodas. Somente algumas espécies guardam consigo vestígios da cintura pélvica, como as serpentes do grupo Boidae.[32] O corpo é coberto por escamas: as dorsais, de tamanho reduzido, e as ventrais, que são maiores e apresentam formato retangular. As serpentes não têm pálpebras, mas uma escama transparente (*brille*) cobrindo os olhos, que, durante a muda da pele, também é eliminada com as outras escamas (ver detalhe da Figura 7.9).

As escamas podem ser lisas, quilhadas (carenadas) ou granulares. Em geral, o formato e o número das escamas na cabeça, no dorso e no ventre são usados para propósitos taxonômicos. No Brasil, é possível separar as espécies peçonhentas das não peçonhentas por detalhes particulares nas escamas. As serpentes Viperidae brasileiras (cascavéis, jararacas e surucucus) apresentam escamas carenadas e uma estrutura chamada fosseta loreal, orifício localizado entre as narinas e o olho, que funciona como órgão termorreceptor[38] (Figura 7.18). Todas as serpentes com fosseta loreal são peçonhentas, mas existem espécies destas sem fosseta loreal (p. ex., as serpentes do gênero *Micrurus* – cobra-coral).

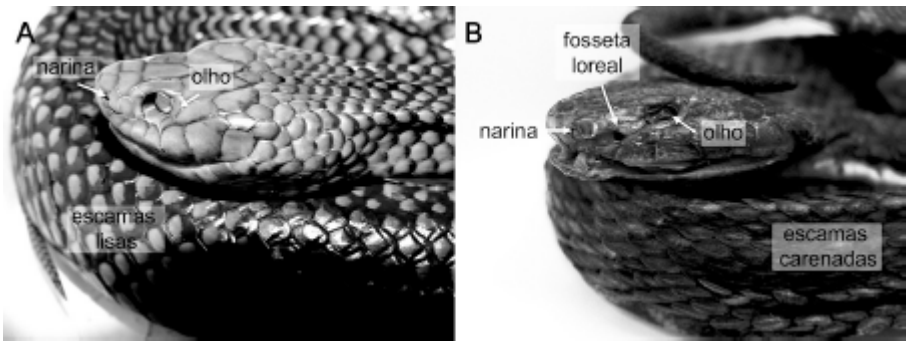


Figura 7.18 Diferenças entre serpentes brasileiras não peçonhentas **(A)** e peçonhentas **(B).** (Esta figura encontra-se reproduzida em cores no Encarte.)

Morfologia interna e funcionamento geral

■ Esqueleto

O esqueleto dos vertebrados é dividido anatomicamente em:

- esqueleto cranial, constituído de ossos do crânio
- esqueleto axial, formado por ossos da coluna vertebral
- esqueleto apendicular, constituído de ossos das cinturas peitoral e pélvica e de ossos que formam os membros anteriores e posteriores.[29]

O esqueleto do crânio é de grande importância para a sistemática em todos os grupos de vertebrados, mas é particularmente estudado no nível dos táxons, como das subclasses de répteis e da transição de Reptilia para Mammalia.[39] Durante a evolução, ocorreu uma variação considerável na região temporal dos répteis. Enquanto os vertebrados anamniotas (peixes e anfíbios) acomodam seus músculos mandibulares ao lado da caixa craniana, algumas linhagens de répteis desenvolveram maxilas mais poderosas em resposta a estresses particulares, o que fez com que o crânio fosse reforçado em certos locais e enfraquecido em outros.[39]

Nos amniotas, a região temporal do crânio varia de duas maneiras: (1) com relação ao número de aberturas ou fenestras temporais; (2) na posição dos arcos temporais.[40] Os répteis mais basais, representados pelos cotilossauros dos períodos Carbonífero e Permiano, não apresentavam nenhuma abertura temporal no crânio (Anapsida).[39] Dentre os répteis viventes, a condição de um crânio sem aberturas é exclusiva dos quelônios; contudo, enquanto alguns argumentam que este é um estado anápsida modificado,[40] outros discutem que esta é uma característica que surgiu posteriormente, derivada de um ancestral com crânio diápsida.[32] O crânio Diapsida é caracterizado por dois pares de fenestras temporais, limitados por um arco supratemporal (esquamosal + pós-orbital) e um arco infratemporal (jugal + quadradojugal). Os Diapsida, incluindo Pterosauria e Dinosauria foram predominantes durante o Mesozoico e incluem os grupos atuais dos Archosauria e Lepidosauria.[40] Os Squamata, Sauropterygia e as aves modificaram o padrão primitivo diápsida pela eliminação de um ou mais arcos temporais[39] (Figura 7.19). Crocodylia retém a arquitetura básica diápsida, apesar de as duas fenestras temporais serem relativamente pequenas[32] (Figura 7.20).

O crânio Sinapsida (com um único par de fenestras temporais, limitado por um arco supratemporal formado pelos ossos esquamosal e pós-orbital) é encontrado nos mamíferos atuais e répteis mamaliformes e representa uma divergência precoce dos Anapsida.[40]

A perda de fenestras e arcos na evolução do crânio dos Diapsida está associada a um aumento na flexibilidade do crânio.[32] Por exemplo, a perda do arco infratemporal dos lagartos liberou a parte posterior do crânio em relação ao rostro, tornando possível a chamada estreptostilia (movimento anteroposterior do quadrado)[40] (Figura 7.21 A). A estreptostilia aumentou a capacidade de abertura da mandíbula e a velocidade do fechamento da mordida, mecanismo que provavelmente foi a "inovação-chave" que possibilitou aos Squamata maior acesso a recursos alimentícios, novas estratégias de forrageamento e extensa variedade de especializações de dieta.[18] A cinese craniana costuma ser considerada uma característica primitiva do crânio dos vertebrados; no entanto, dentre os amniotas, é mais proeminente em Archosauria (aves) e Lepidosauria, com as serpentes apresentando crânio mais cinético.[41,42]

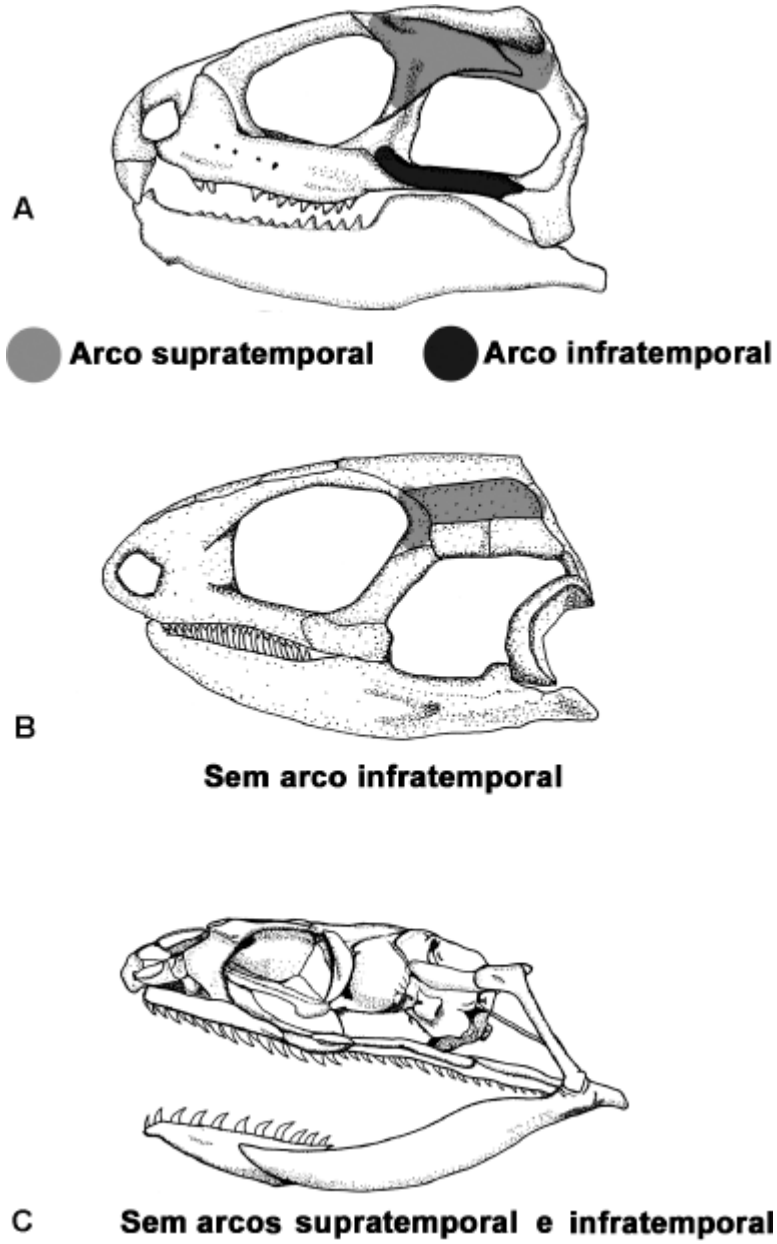


Figura 7.19 Variação entre os crânios de *Sphenodon* **(A),** um lagarto scincídeo **(B)** e uma serpente **(C).** Os crânios dos lagartos não apresentam o arco infratemporal, enquanto os das serpentes não exibem nenhum dos arcos temporais, modificando o padrão primitivo diápsida que pode ser visto no *Sphenodon*.

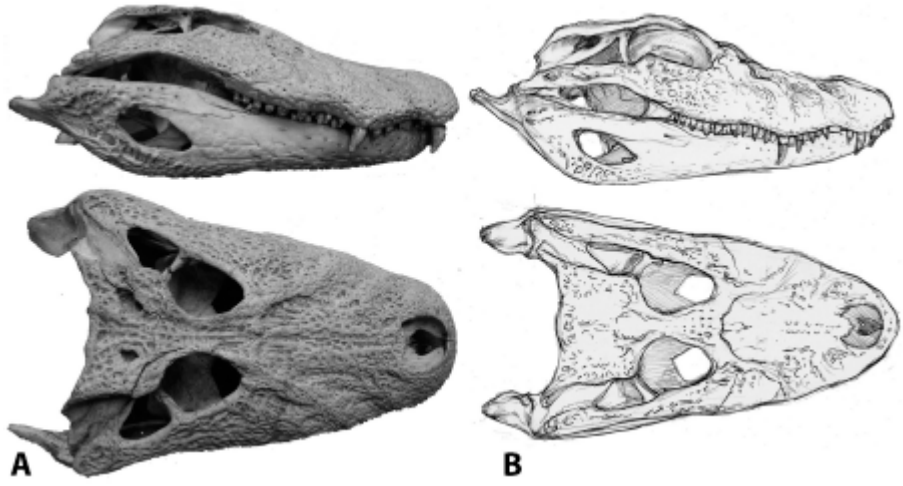


Figura 7.20 Crânio em vista lateral e dorsal de um *Caiman latirostris* adulto **(A)** e um juvenil **(B).**

Além da estreptostilia, em Squamata, existem também outros dois tipos de cineses cranianas: os Scleroglossa apresentam articulações cinéticas no crânio localizado atrás dos olhos (mesocinese), enquanto as serpentes dispõem dessa articulação extra

localizada na frente dos olhos (procinese)[32] (Figura 7.21 B e C).

O crânio dos Amphisbaenia sofreu grandes modificações do padrão diápsida dos Squamata, principalmente relacionadas com a especialidade fossorial do grupo. É extremamente compactado e sólido, com suturas digitiformes que mantêm os ossos unidos, o que possibilita a adesão entre eles na frente da cabeça. A sobreposição desses ossos provavelmente auxilia no fortalecimento da parte anterior do crânio, por ser a parte do corpo que é utilizada, *a priori*, durante a escavação.[24]

Os típicos dentes de répteis são cônicos e arranjados em uma única fileira longitudinal; quando estão encaixados no osso em soquetes, como em crocodilianos e até mamíferos, a dentição é chamada de tecodonte. Os dentes pleurodontes encontrados na maioria dos Lepidosauria surgem de um sulco de um dos lados da mandíbula, enquanto os dentes acrodontes se conectam diretamente com a superfície do osso (Figura 7.22).

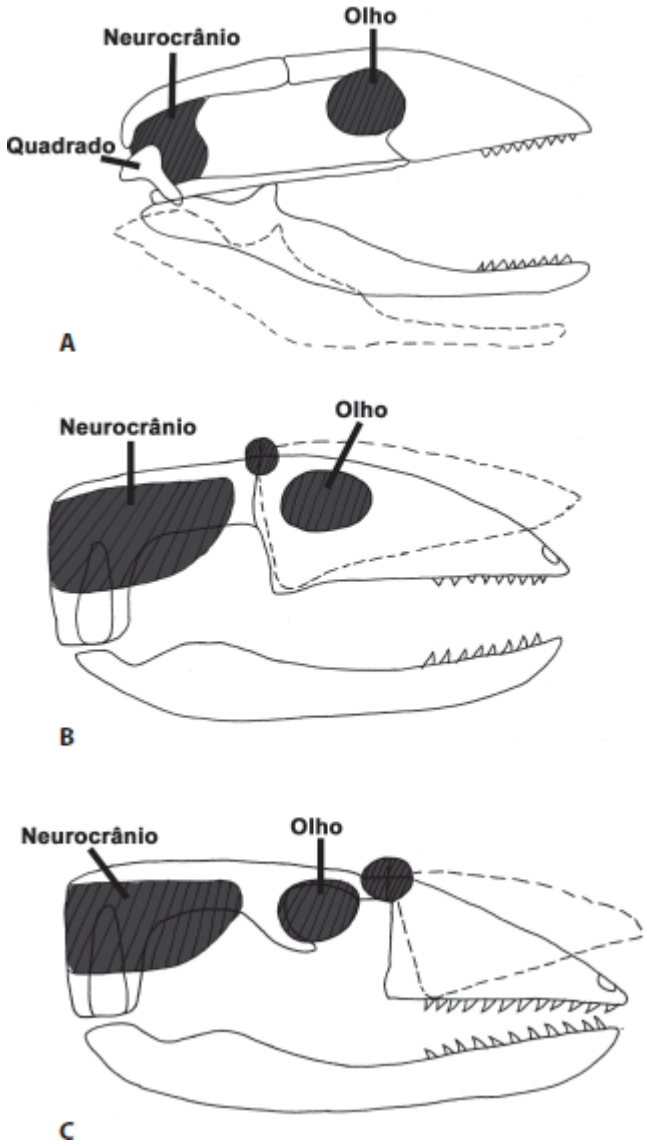


Figura 7.21 Cineses cranianas encontradas em Squamata. **A.** Estreptostilia. **B.** Mesocinese. **C.** Procinese. (Adaptada de Vitt e Caldwell.[32])

Em geral, as funções do esqueleto axial e apendicular dos vertebrados são proteger as vísceras, servir de reservatório para vários minerais, promover rigidez e sustentação para um corpo mole e, especialmente importante, fornecer uma série de segmentos firmes e com articulações que, em conjunto com a musculatura, irão auxiliar na locomoção do animal.[39]

Assim como em outros vertebrados, a coluna vertebral dos répteis consiste em uma série repetitiva de elementos ósseos. As vértebras são estruturas complexas que apresentam uma grande variedade relacionada com o formato e sua arquitetura.[39,40]

Nos amniotas, duas vértebras cervicais surgem aparentemente como uma solução para o problema de sustentar o corpo e, ainda assim, manter a mobilidade craniana.[40] Reptilia tem uma articulação do tipo esfera e soquete entre a 1ª vértebra cervical (altas) e um único côndilo occipital.[39] O trabalho de movimentação da cabeça é dividido entre duas articulações: a movimentação vertical e horizontal é realizada basicamente na articulação do atlas e do crânio; enquanto movimentos de rotação ocorrem na articulação do atlas com a 2ª vértebra cervical (áxis).[40]

A regionalização da coluna é comum em Crocodilianos, *Sphenodon* e Squamata tetrápodes, que apresentam cerca de oito ou nove vértebras cervicais, entre 11 e 16 torácicas, duas sacrais e um variado número de caudais, conforme a espécie.[32] Dentro dos Squamata, o número de vértebras é uma característica com grande variação interespecífica e é muito utilizada para inferências filogenéticas. Por exemplo, lagartos da família Lacertidae apresentam variação intraespecífica quanto ao número de vértebras pré-sacrais (cervicais + torácicas), característica que os diferencia dos outros lagartos de parentesco mais próximo.[43,44] Por outro lado, os Squamata ápodas têm uma regionalização axial mais limitada; além do atlas e áxis, apresentam 100 a 300 vértebras torácicas ou pré-cloacais, várias vértebras cloacais e 10 a 120 vértebras caudais[32] (Figura 7.23).

Em Crocodilianos, o pescoço é curto, composto de nove vértebras e costelas acessórias; o tronco é robusto e subcilíndrico em aspecto anterior, sendo mais estreito na região das cinturas peitoral e pélvica. Sua série vertebral é composta de 17 vértebras, sendo 10 torácicas, cinco lombares e duas sacrais. As costelas das vértebras torácicas são longas, côncavas medialmente e convexas lateralmente; são pouco extensas craniocaudalmente. Apresentam um conjunto cartilaginoso de costelas e esterno na porção ventral, bastante flexível e nunca totalmente calcificado durante a vida do animal. Na região pélvica, é registrada a ocorrência de diminutos ossos de formato alongado, componentes da gastrália, um conjunto de "costelas" abdominais, cujas funções seriam de sustentação acessória das vísceras e manutenção do formato abdominal externo.[7] A cauda pode ser formada por 30 a 50 vértebras progressivamente menores na direção caudal. No primeiro terço das vértebras caudais, é registrada a ocorrência de hemapófises.

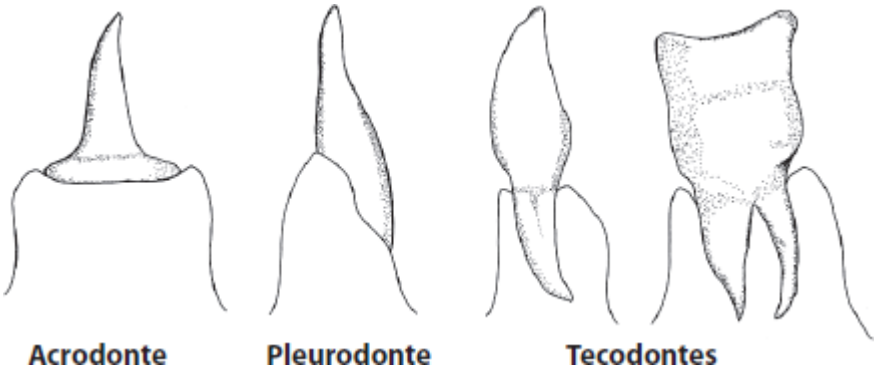


Figura 7.22 Os dentes dos répteis podem "sentar" no topo da mandíbula (acrodonte), estar encostados no lado da mandíbula (pleurodonte) ou encaixados dentro da mandíbula (tecodonte).

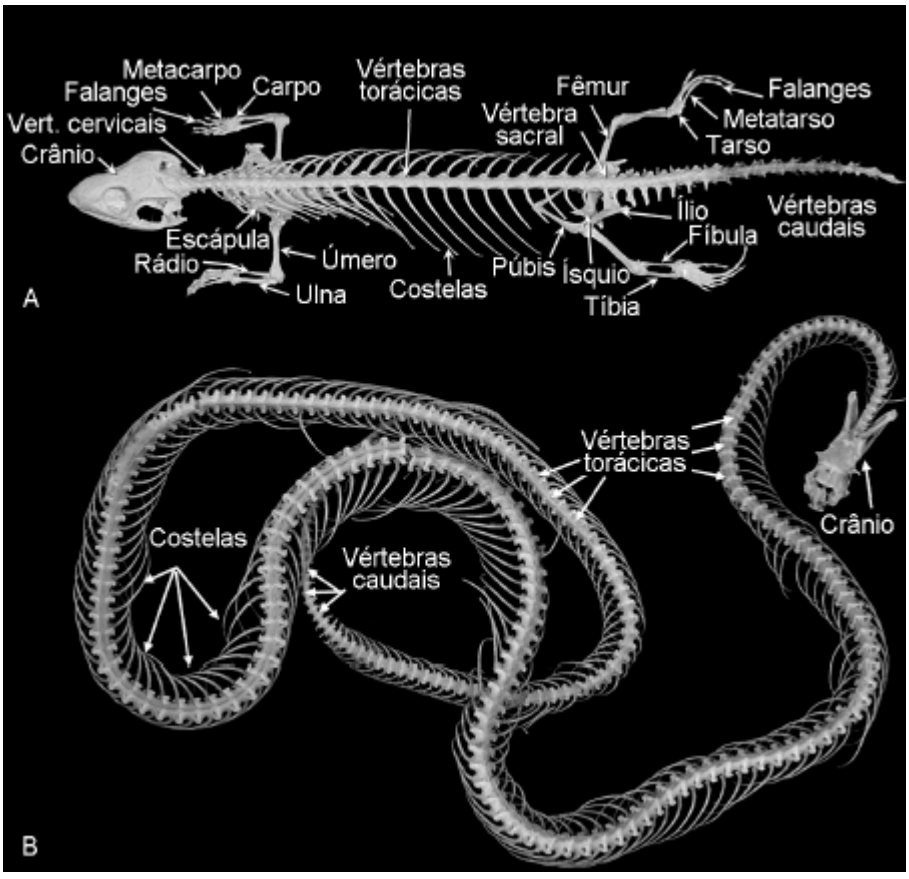


Figura 7.23 Diferenças básicas entre os esqueletos de Squamatas: lagarto tetrápode **(A)** e serpente ápoda **(B).**

A cintura peitoral é pequena e pouco desenvolvida em comparação com outros Sauropsida. É fixada por cartilagens, tendões e músculos ao esterno e por uma extensa rede muscular às vértebras. Os membros anteriores são robustos, com o segmento maior representado pelo úmero. A pata é ampla e apresenta dígitos curtos terminados em garras (falanges ungueais) de cobertura córnea. Sua fórmula falangeal é 2-3-4-4-3. A postura geral de contato com o substrato é plantígrada; no entanto, pode ser adotada uma postura semidigitígrada em algumas ocasiões (p. ex., durante locomoção terrestre em galope).[12]

A cintura pélvica é robusta, dominada pelo íleo; este é fusionado às vértebras sacrais. Apresenta crista acetabular pouco desenvolvida, acetábulo lateralmente orientado e pouco profundo e crista supracetabular desenvolvida. O apêndice locomotor posterior é maior e mais robusto que o anterior. O fêmur é longo, apresentando aspecto sigmoidal em vista lateral e anterior, e torcido axialmente em vista dorsal. A fórmula falangeal é 2-3-3-4, sendo o último artelho reduzido a apenas um elemento ósseo não funcional e abduzido da área de contato com o substrato.[7,8,12]

A postura do membro posterior é alvo de debate, sendo definida como semiereta por alguns autores[7,45] e ereta por outros.[45,46] No entanto, é unânime a opinião de que, se a postura for considerada semiereta, esta é um caráter derivado, tendo evoluído a partir de uma postura ereta mais primitiva. A postura é plantígrada, podendo variar à semidigitígrada durante locomoção terrestre em galope.

O esqueleto dos quelônios é modificado, apresentando um sistema de proteção único entre os vertebrados, que é conhecido popularmente como casco. Assim, os Testudines apresentam adaptações morfológicas específicas, tornando o seu esqueleto axial bastante diferenciado em relação aos outros répteis. O número de vértebras, por exemplo, é praticamente invariável, mantendo-se em:

- oito vértebras cervicais, que variam somente em tamanho entre as espécies de pescoços mais curtos e/ou longos
- dez torácicas, dentre as quais oito estão fusionadas aos ossos dérmicos do casco
- duas sacrais
- um número variável (mas menor que 24) de vértebras caudais na maioria das espécies.[32]

As costelas são reduzidas em número; há oito pares e estão fundidos firmemente às placas costais subjacentes da carapaça.

Além disso, os ossos da carapaça dos Testudines são recobertos por escudos córneos de origem epidérmica não coincidentes, em número e posição, com os ossos dérmicos subjacentes. A variação no formato, tamanho e número e os padrões de coloração e disposição dos escudos que compõem o casco são usados como caracteres para identificação genérica e específica do grupo,[47] como também em outros estudos como os de comportamento. A classificação dos escudos epidérmicos dos quelônios presentes na carapaça (porção dorsal convexa) e no plastrão (região ventral plana) e das placas ósseas apresentadas a seguir seguirá a nomenclatura proposta por Ernst e Barbour.[48]

A carapaça contém uma fileira de cinco escudos centrais, que são os escudos vertebrais. Anteriormente a esses escudos, apresenta o escudo nucal, que pode estar atrás dos primeiros marginais, dando a impressão de ser o primeiro escudo vertebral, como encontrado em *Hydromedusa maximiliani* (tartaruga-pescoço-de-cobra), por exemplo. Em cada um dos lados, há quatro escudos laterais ou costais margeando a carapaça, denominados **escudos pleurais** e, em geral, doze escudos marginais (conforme a espécie), em cada lado, que se curvam sob a borda da carapaça (Figura 7.24). Entre os escudos pleurais e marginais podem ocorrer os escudos supramarginais em algumas espécies.

O plastrão é recoberto por uma série de seis escudos pareados, exceto o intergular (escudo único, quando presente); são eles: gular, humeral, peitoral, abdominal, femoral e anal. Além deles, há os escudos que unem a carapaça e o plastrão: inguinal, inframarginal e axilar (Figura 7.25).

A parte óssea (placas ósseas) da carapaça tem uma fileira de ossos dérmicos centrais denominados neurais, precedidos anteriormente pelo osso nucal. Posteriormente aos ossos neurais, há dois ossos suprapigiais e, posteriormente, o osso pigial. Os ossos laterais aos neurais são denominados **costais,** e os ossos marginais da carapaça são os **periféricos.** O plastrão é recoberto por uma série de ossos: primeiro par epiplastrão, seguido por um único endoplastrão, um par de hioplastrão, mesoplastrão, hipoplastrão e xifiplastrão.

Escudos epidérmicos pareados assimétricos podem ocorrer, além das modificações da estrutura óssea do casco em algumas famílias. As tartarugas-do-casco-mole (como a *Apalone spinifera*, no México e Canadá), da família Trionychidae, não apresentam ossificações periféricas e escudos epidérmicos, sendo a carapaça e o plastrão recobertos por pele. No Brasil, a tartaruga marinha *Dermochelys coriacea* (tartaruga-de-couro) tem uma carapaça coberta por pele coriácea elástica, sem placas diferenciadas e com quilhas longitudinais, com milhares de pequenos ossos poligonais em seu interior, e contém uma série de sulcos longitudinais (sete na região dorsal e cinco na face ventral). Os ossos do plastrão estão reduzidos a uma faixa delgada em torno da borda do plastrão.[29]

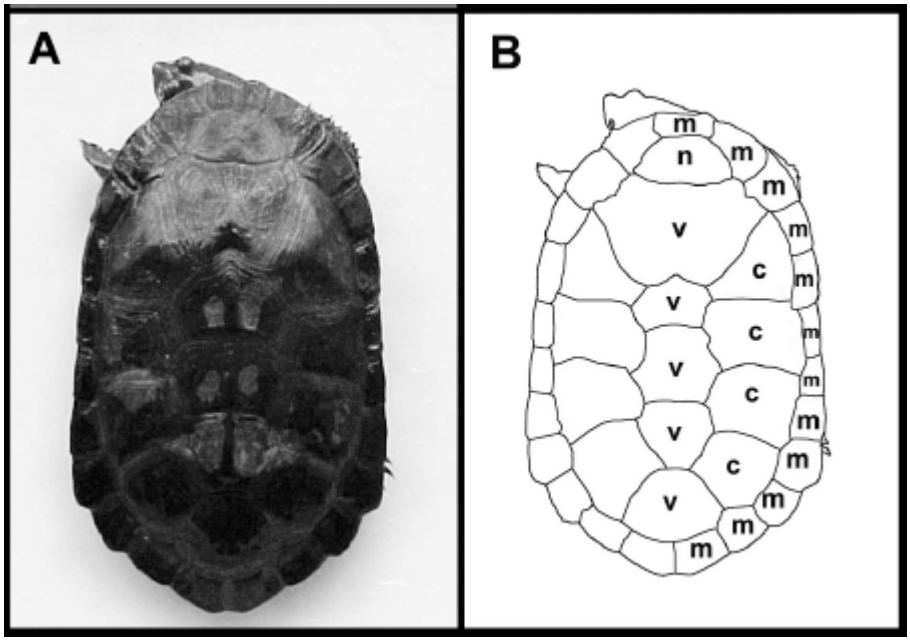


Figura 7.24 A. Vista dorsal da carapaça de espécime adulto de *Hydromedusa maximiliani*. **B.** Esquema da distribuição dos escudos epidérmicos da carapaça. c = escudo costal; m = escudo marginal; n = escudo nucal; v = escudo vertebral. (Esta figura encontra-se reproduzida em cores no Encarte.)

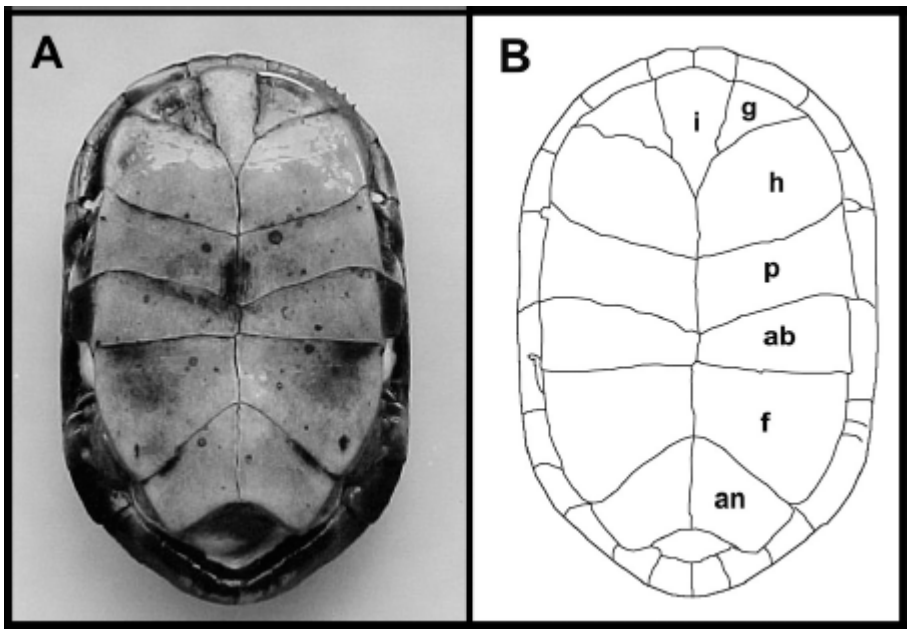


Figura 7.25 A. Vista ventral do plastrão de fêmea adulta de *Hydromedusa maximiliani*. **B.** Esquema do plastrão de *H. maximiliani* mostrando a distribuição dos escudos epidérmicos do plastrão. ab = escudo abdominal; an = escudo anal; f = escudo femoral; g = escudo gular; h = escudo humeral; i = escudo intergular; p = escudo peitoral. (Esta figura encontra-se reproduzida em cores no Encarte.)

■ Musculatura

O sistema muscular apresenta uma grande importância para análise funcional de atividades locomotoras. Sem músculos, os vertebrados não conseguiriam locomover-se, seus tecidos definhariam e os produtos das glândulas não seriam distribuídos. Além disso, apresentam outras funções, tais como distribuição do peso corpóreo, proteção a algumas vísceras, circulação e influência nos contornos do corpo do animal.[39]

A complexidade dos músculos cefálicos dos répteis está diretamente associada às variadas morfologias dos crânios. Por exemplo, o músculo protrator do pterigoide é relativamente maior em espécies com mesocinese.[42] Além disso, como os músculos depressores da mandíbula e também os adutores originam-se dentro da arcada temporal e se inserem no interior ou exterior da mandíbula,[32] geralmente são associados às perdas dos arcos temporais ao longo da história evolutiva dos répteis.[40] Os músculos adutores de mandíbula também estão relacionados com o aumento de pressão na glândula de veneno, em cobras

cuspidoras de veneno (*Naja).*[49]

A musculatura mandibular dos quelônios é muito desenvolvida com relação ao aparelho mordedor, sendo muito diferenciada nos demais répteis. Assim, a musculatura mandibular tem demonstrado ser um indício seguro para o julgamento do parentesco dos grandes grupos e para o descobrimento de similaridades convergentes. De acordo com sua inervação, os músculos da mandíbula dividem-se em dois grupos: os inervados pelo nervo trigêmeo e os inervados pelo nervo facial. Os répteis apresentam como funções a deglutição, o músculo masseter ou temporal anterior funciona como elevador da mandíbula e o músculo digástrico é responsável por abaixar a mandíbula. A mandíbula também dispõe de músculos retratores e protatores do maxilar e palatino e protatores e projetores da cabeça.

A musculatura hioide envolve parcialmente o pescoço, como uma camada relativamente fina de músculo chamada *constritor colli;* nos répteis, diferentemente dos mamíferos, não se expande pela cabeça para formar os músculos faciais.[40]

A musculatura axial corresponde à musculatura do tronco, que, por sua vez, é dividida em epiaxial (dorsal) e hipoaxial (ventrolateral) (Figura 7.26). A musculatura epiaxial compreende a musculatura que fica entre as apófises neurais, processos transversos, lateral e no flanco, responsáveis pelos movimentos verticais da coluna vertebral. Em Reptilia, a musculatura do tronco apresentou avanço particular com relação a sua missão, que consistia em colaborar com a coluna vertebral para sustentar o corpo no solo e reforçar os movimentos respiratórios.

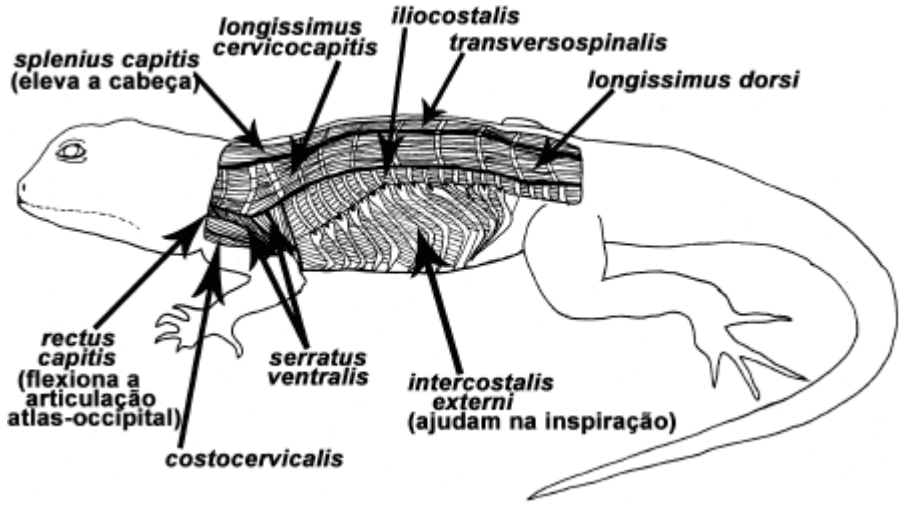


Figura 7.26 Principais músculos do tronco de um réptil tetrápode.

O músculo *longissimus dorsi* é um dos mais importantes, medialmente entre as apófises espinais e acima dos processos transversos das vértebras, e que continua até a cauda. Na espécie de Amphisbaenia *Leposternon microcephalum*, que apresenta crânio em formato de pá e escavação com movimentos verticais, constatou-se que os indivíduos analisados, que pesavam em torno de 72 g, podiam exercer força no solo de 24 N quando levantavam a cabeça.[50] Essa força é possível porque as fibras do *longissimus dorsi*, o músculo mais associado à escavação em Amphisbaenia, são altamente penadas (disposição oblíqua das fibras musculares, assemelhando-se a uma pena), aumentando assim a eficácia do músculo. Em outras Amphisbaenia, que utilizam movimentos laterais da cabeça para escavar o solo, este músculo é menos exagerado.[23,50] Morfologicamente, trata-se de um músculo bilateral, com as áreas direita e esquerda bem-definidas e separadas por um tendão central.[50] Nas tartarugas, por outro lado, a musculatura transverso espinal está reduzida quase por completo, em virtude da carapaça (exceto pescoço e cauda).

A musculatura hipoaxial compreende várias lâminas que inserem nas costelas, tendo como principal função o movimento da caixa torácica nos movimentos respiratórios e o reforço do ventre. Nos quelônios, os músculos ventrais estão reduzidos, sendo o esternocleidomastóideo, o músculo retrator da cabeça, do esquamosal ao plastrão.

A musculatura das extremidades é bastante diversificada em Reptilia, conforme os tipos de locomoção. Não obstante, a configuração muscular das extremidades corresponde à dos tetrápodes superiores. Os músculos dos membros têm duas funções principais: a fixação dos mesmos em posição de sustentação (parados) e na marcha para a frente e para trás; além das modificações, como nas tartarugas marinhas que desenvolveram membros em formatos de "remo" para natação.

O músculo *caudofemoralis longus* é robusto, tanto em crocodilianos como em répteis Lepidosauria, tem origem nas vértebras caudais e se insere no fêmur e região proximal do membro posterior, funcionando, portanto, como um retrator do fêmur e envolvendo-se também na rotação do fêmur para trás e na flexão do joelho.[51] Como não participa da autotomia da cauda, funciona como um fator limitante da posição proximal da secção autotômica, ao mesmo tempo em que seu tamanho está diretamente ligado a diferentes tipos de locomoção. Em lagartos corredores, como aqueles capazes de correr de modo bípede,

esse músculo é grande e se estende a uma longa série de vértebras caudais; em espécies mais lentas, como as lagartixas, o *caudofemoralis* é pequeno e restrito às primeiras vértebras pós-sacrais.[52]

■ Locomoção

Apesar de muitos répteis manterem o padrão locomotor ancestral quadrúpede, todas as linhagens apresentam uma grande variedade de meios de locomoção e uma correspondente diversidade de morfologia corporal e de membros, incluindo representantes aquáticos, terrestres, fossoriais e até mesmo voadores ocasionais.[12]

A progressão em meio terrestre prevê uma dificuldade em particular: a gravidade; o animal deve sustentar seu corpo em um número variável de pontos de apoio. O modo de locomoção de cada linhagem de vertebrado é diretamente relacionado com a organização estrutural do organismo e principalmente com um compromisso entre estabilidade, manobrabilidade, capacidade energética e resistência.[53] Em lagartos, a locomoção pode ser influenciada por fatores diversos, tais como tamanho e formato do corpo, proporção dos membros, patas e dedos, assim como atributos do ambiente, como temperatura, substrato, inclinação e diâmetro dos apoios.[54]

Em alguns casos, a postura "reptiliana" esparramada (*sprawling*) é característica de lagartos e crocodilianos (Figura 7.27). Esse tipo de postura não só promove uma maior estabilidade ao fornecer maior base de apoio ao corpo, como também trabalha em conjunto com as ondulações laterais feitas durante a locomoção.[12,54]

Em lagartos, apesar de ambos os membros anteriores e posteriores apresentarem a postura "reptiliana", os pares de membros funcionam de maneira diferente e complexa, com suas posturas mudando consideravelmente durante a passada.[12] Além disso, em geral, três tipos de locomoção podem ser identificadas em lagartos:

- sequência lateral ou marcha lenta (Figura 7.28)
- trote reptiliano ou trote diagonal simétrico, quando os membros anteriores e posteriores alternam-se nos momentos de apoio
- corrida bipedal.[54]

O bipedalismo evolui em famílias filogeneticamente diversas dentro dos Squamata, como Agamidae, Iguanidae e Teiidae, particularmente em espécies que vivem em ambientes abertos, arenosos ou rochosos.[54] Em geral, está associado à fuga de predadores e corridas de velocidades altas. No Brasil, duas espécies de lagartos (*Tropidurus torquatus* e *Liolaemus lutzae*) já foram descritas como bípedes dinâmicas, ou seja, capazes de suportar o corpo em duas patas, somente quando correm.[55]

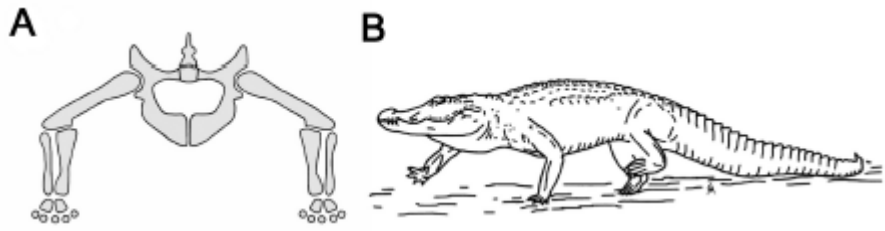


Figura 7.27 Postura "reptiliana" esparramada. **A.** Posição dos membros em relação ao corpo. **B.** Associação da postura "reptiliana" com as ondulações laterais, durante a locomoção de Crocodylia.

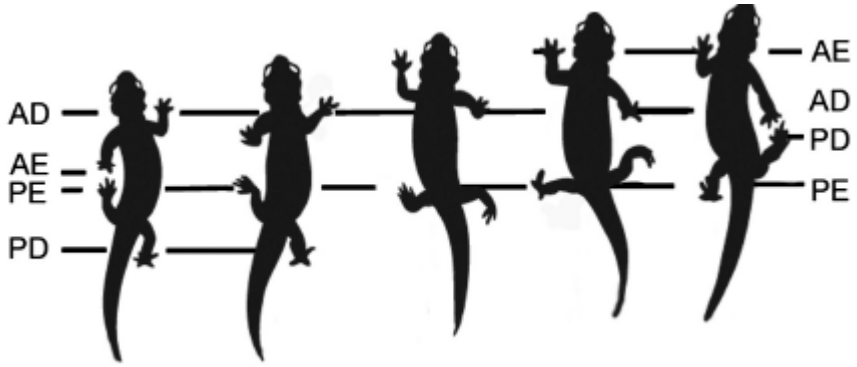


Figura 7.28 Marcha lenta em lagartos. Observe a movimentação lateral do corpo durante o deslocamento do animal. As *linhas* indicam quando o membro está apoiado no chão. AD = membro anterior direito; AE = membro anterior esquerdo; PD = membro posterior direito; PE = membro posterior esquerdo.

Crocodyliformes recentes apresentam grande variedade de estratégias de deslocamento. Dependendo da situação,

temperatura corporal e tipo do terreno, o animal pode iniciar deslocamentos diferentes. Os tipos de locomoção terrestre frequentemente associados a Crocodyliformes recentes são o deslize, o andar alto e o galope (Figura 7.29).

Deslize (*belly slide*) é um modo de deslocamento simétrico em que o animal se apoia no substrato com a porção ventral do corpo, projeta os membros lateralmente (postura *sprawling* ou esparramada) e, com movimentos antero-posteriores dos mesmos, desloca-se. Biomecanicamente, é diferente do deslocamento esparramado dos lagartos. Essa postura e modo de locomoção são considerados derivados da postura ereta primitiva.[46,56]

Andar alto ou caminhada (*high walk*) é considerado um modo de deslocamento simétrico, em que o animal posiciona os membros quase parassagitalmente ao corpo; assume uma postura semiereta (ereta, de acordo com Gatesy[46]), apoiando-se nas superfícies plantar e palmar, de modo plantígrado, e desloca-se sem tocar a região ventral do corpo no substrato. Grande parte do movimento é feita pelos membros (*limb-driven*), com contribuição de um pequeno deslocamento lateral da cintura pélvica. Diferentemente dos lagartos, que utilizam flexões laterais bem marcadas do tronco para estender o comprimento da passada e por consequência sua velocidade, os Crocodyliformes recentes aumentam sua velocidade de deslocamento intensificando a frequência da passada, conservando o tronco estático. Em geral, a cauda arrasta sua ponta de maneira levemente sinuosa neste tipo de locomoção. Tal modo de locomoção é utilizado para deslocar-se por longas distâncias[57] e é possível observar grupos de animais deslocando-se dessa maneira durante períodos de seca.[9]

Os Crocodyliformes recentes podem evoluir da caminhada para um galope,[57] um modo de deslocamento assimétrico. Durante o galope, o animal tenciona os músculos inter e perivertebrais, flexionando tendões fixados nos osteodermos dorsais e arqueando dorsalmente a espinha dorsal como um todo. A posição relativa dos membros não se altera se comparada ao *high walk* ou à caminhada. No entanto, durante o galope, as patas traseiras se deslocam em conjunto, ultrapassando as dianteiras. Não ocorrem flexões laterais do corpo nesse tipo de locomoção, mas certas flexões dorsoventrais podem ser vistas conforme o animal força as patas traseiras a fim de ultrapassar as dianteiras. Esse modo de locomoção é comum entre os indivíduos jovens e desaparece conforme o animal cresce e ganha massa; pode apresentar enorme variação, sendo observadas passadas a três e a quatro tempos – utiliza-se primordialmente para fuga. Além disso, há capacidade de saltos em ambientes aquosos e terrestres. Fora da água, utilizam uma postura semelhante à do galope para projetar o corpo para a frente e para cima, sendo capazes de realizar saltos curtos; utiliza-se para chegar a lugares de difícil acesso ou durante o ataque e captura de presas.[7,57]

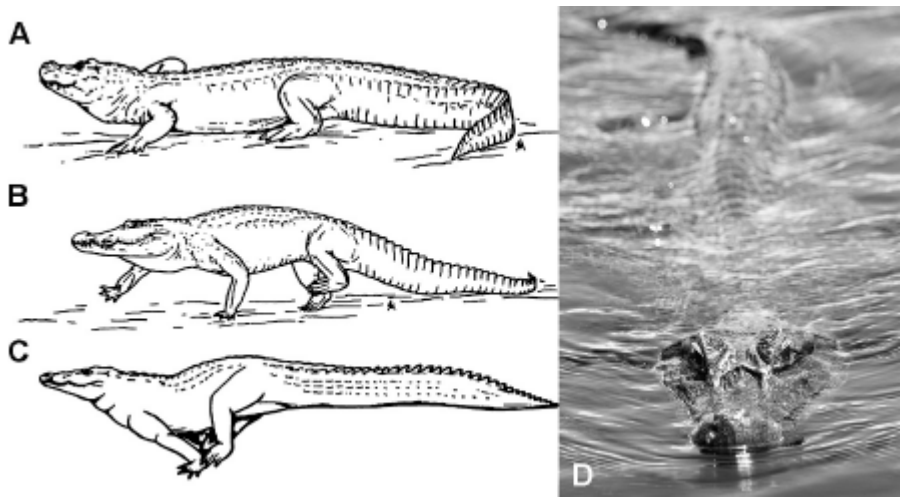


Figura 7.29 Modos de locomoção dos Crocodylidae. **A.** Caminhar com abdome ou *belly slide*. **B.** Andar alto ou *high walk*. **C.** Galope. **D.** Nado de superfície.

Contudo, o nado é o modo mais eficiente de locomoção em todas as espécies atuais. Organismos com diversas adaptações à vida aquática, os Crocodyliformes sentem-se livres e em casa nesses ambientes. Dotados de potentes caudas, em associação ao corpo fusiforme hidrodinâmico, os crocodilos, jacarés e gaviais são velozes e ágeis tanto na superfície quanto embaixo d'água, alcançando velocidades de nado acima de 20 km/h.

A locomoção terrestre das serpentes ocorre devido ao perfeito sincronismo de contração e distensão muscular das escamas ventrais, que são "empurradas" para a frente sem que toquem no solo; enquanto outras são "puxadas" para trás, apoiadas no solo, de maneira que, por atrito, o corpo é deslocado para a frente.[12]

Existem quatro tipos de movimentos básicos:

- serpentina: no qual a serpente desloca-se em "S", de modo que todo o corpo (da cabeça à cauda) passe sobre os mesmos pontos
- retilíneo: quando, sem contorcer o corpo, a serpente desloca-se em linha reta, utilizando somente a musculatura da região ventral; é lento e usado principalmente por serpentes de corpo pesado

- concertina: usada em passagens estreitas. A porção posterior fica fixada, pressionando várias alças contra as paredes da toca e a porção anterior é estendida
- movimento em "J" ou por alças laterais: um movimento curioso e altamente eficiente em terrenos arenosos, em que a serpente desloca-se lateralmente, com o corpo em "S", mantendo apenas dois pontos de contato com o solo: a região da cabeça e a medioposterior ou a região medioposterior e a caudal. Quando duas regiões estão apoiadas no solo, as outras duas são deslocadas lateralmente e, quando apoiadas, repetem o movimento, deixando sobre o solo um rastro em formato de "J".[39]

Espécies fossoriais de répteis evoluíram especialmente para escavar substratos de variadas consistências. Apesar da possibilidade de os membros serem usados na escavação, como, por exemplo, em *Bipes*, única Amphisbaenia com patas, a fossorialidade é extremamente comum em espécies ápodas, nas quais o corpo comprido e fusiforme facilita a penetração no solo ou areia.[12]

Na locomoção fossorial de Amphisbaenia ápodas, a separação entre o tronco e o tegumento é empregada durante a locomoção em concertina realizada pelo animal. Músculos tegumentares estendem-se, longitudinalmente, de um anel a outro. O tegumento, localizado sobre a área contraída, sofre um movimento telescópico e dobra-se para fora, ancorando essa parte do animal contra as paredes do túnel, criando pontos de apoio. Em seguida, a contração dos músculos que se estendem, cranialmente, das vértebras e costelas ao tegumento, desloca o tronco para a frente, no interior do tubo tegumentar. Os Amphisbaenia podem se mover para trás, ao longo de seus túneis, pelo mesmo mecanismo, contraindo os músculos, que se estendem caudalmente das costelas ao tegumento.[29]

Os padrões de escavação de túneis variam de acordo com as diferentes morfologias cranianas citadas anteriormente. As linhagens adaptativas reconhecidas para os Amphisbaenia incluem quatro modos básicos de escavação de túneis: aleatório, lateral, pá e "em parafuso".[21]

O modo considerado mais especializado é em "pá".[21] O modo de escavação aleatório é feito por anfisbenídeos com o crânio arredondado; a cabeça é forçada contra o solo e o alargamento da galeria é feito pela penetração corpo.[21,58]

O modo em parafuso é feito por Amphisbaenia com crânio espadado (*spade-headed);* esta consiste em movimentos oscilatórios da cabeça, os quais removem o solo do final da galeria e compacta as paredes.[21,23,58]

A escavação lateral é feita por Amphisbaenia com o crânio em formato de quilha, e foi descrita da seguinte maneira por Gans:[58]

- fase 1: momento anterior ao movimento com os anéis da nuca em contato
- fase 2: golpe para extensão do túnel com os anéis da nuca se alongando
- fases 3 e 4: são duas versões do movimento de ampliação do túnel; em 3, o túnel é ampliado perto da ponta do focinho por deslocamento da articulação da cabeça; em 4, a ampliação ocorre por curva lateral da coluna vertebral perto da porção posterior do crânio.

Recentemente, o modo de escavação (ciclo escavatório) em pá, de *Leposternon microcephalum*, foi descrito da seguinte maneira:

- fase 1: posição estática inicial, com a parte ventral da cabeça e região anterior do corpo situados sobre o chão da galeria
- fase 2: recuo e flexão da cabeça para baixo, com a ponta do focinho tocando o chão do substrato (fase de impulsão)
- fase 3: movimento contínuo da cabeça para cima e para a frente, que compacta os grãos do substrato contra o teto da galeria, ao mesmo tempo em que a região peitoral compacta os grãos no chão da galeria (fase de escavação/compactação). Este é seguido pelo abaixamento da cabeça, retornando à posição estática inicial, dando início a um novo ciclo escavatório[59] (Figura 7.30).

Na evolução dos vertebrados, as mudanças necessárias para abandonar a vida aquática foram muito profundas. Em contrapartida, supõe-se que o movimento inverso do ambiente terrestre para a água foi "mais fácil" e "mais rápido", ocorrendo em várias ocasiões dentro da história evolutiva.[60,61]

A classificação dos modos de natação de um vertebrado está relacionada com os mecanismos propulsivos envolvidos na locomoção aquática do animal:

- locomoção axial, quando envolve toda ou parte da coluna vertebral
- locomoção paraxial, quando envolve os membros
- locomoção por movimentos ondulatórios, quando as ondas percorrem todo o corpo ou parcialmente
- locomoção por movimentos oscilatórios, quando os membros batem de maneira contínua ou descontínua.[53]

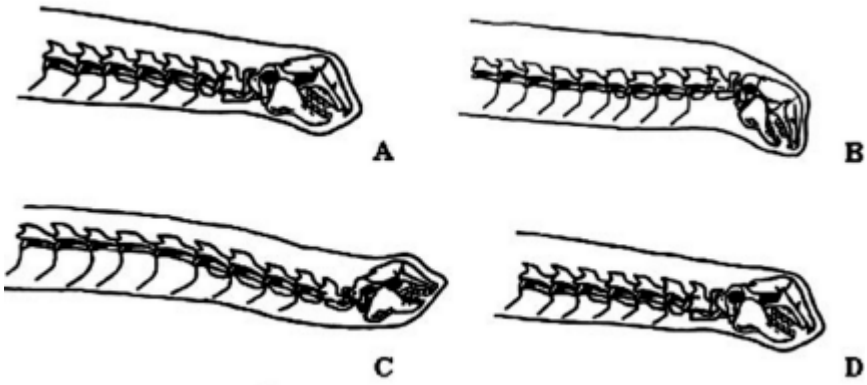


Figura 7.30 Variações do esqueleto de *Leposternon microcephalum* durante a escavação. **A.** Posição estática inicial. **B.** Recuo e flexão da cabeça para baixo. **C.** Movimento contínuo da cabeça para cima e para a frente. **D.** Retorno à posição estática inicial. (Adaptada de Barros-Filho *et al.*[59])

Nos répteis, há espécies que nadam de modo axial ondulatório (serpentes marinhas, Amphisbaenia), axial ondulatório imperfeito (iguanas marinhas, crocodilianos), paraxial ondulatório (cágados) e paraxial oscilatório (tartarugas marinhas).

Dentre as serpentes marinhas (Elapidae, Hydrophiinae), características comuns a todas as serpentes – tais como o aumento do número de vértebras, a perda progressiva dos membros e uma consequente uniformização do sistema vertebrocostal – ofereceram uma organização vantajosa para o modo de natação por ondulação axial. Durante esse tipo de nado, o corpo do animal toma um aspecto senoidal, com flexões laterais da coluna vertebral, deformada por uma onda de contrações musculares que se propaga na direção caudal, enquanto o animal se desloca para a frente.[53]

Diversos lagartos de tamanhos pequenos e grandes são conhecidos por nadar regularmente, incluindo a iguana marinha de Galápagos (*Amblyrhynchus*), vários representantes da família Gymnophtalmidae (como *Alopoglossus, Neusticurus*), alguns da família Agamidae (*Physignathus* e *Hydrosaurus*), outros da família Scincidae (como *Eulamprus tympanum* e *E. quoyii*), o lagarto-crocodilo (*Crocodilurus*), o lagarto-jacaré (*Dracaena*) e alguns lagartos-monitores (*Varanus).*[18] Esses répteis mantêm uma rigidez na região anterior do corpo, enquanto a parte posterior é responsável por movimento e propulsão, no modo de natação chamado **ondulação axial incompleta.**[53] Assim como os crocodilianos, apresentam uma cauda comprimida lateralmente, que auxilia na propulsão para frente. Os membros são mantidos dobrados sob o corpo, de modo a diminuir o arrasto.[18]

As tartarugas marinhas nadam por oscilação peitoral, ou seja, o corpo se mantém relativamente rígido e a propulsão é realizada por um perfil hidrodinâmico particular dos membros anteriores, que se movimentam efetivamente para cima e para baixo, com fases de elevação e abaixamento.[12] Esse tipo de locomoção é sempre associado a uma morfologia particular dos membros torácicos que os modifica em nadadeiras. No caso das tartarugas, os metacarpos e falanges são consideravelmente longos e os músculos do ombro e cotovelo são extremamente desenvolvidos.[53]

As tartarugas de água doce nadam de maneira completamente diferente, com uma alternância de movimento dos quatro membros, com cada um deles passando por uma fase de propulsão e outra de recuperação, deslocando-se em um plano horizontal.[54]

■ Tomada de alimento

Os répteis exibem uma grande variedade de hábitos alimentares, uma diversidade proporcional a sua ampla ocupação de hábitats e variados padrões locomotores. A maioria das espécies é carnívora, incluindo os especialistas em artrópodes; portanto, a captura de presas pode ser feita de diversas maneiras:

- por uma língua projétil
- por um mecanismo complexo com ossos móveis do crânio organizados e controlados por uma série de ligamentos e músculos
- por injeção de veneno, dentre outras adaptações.[12]

De modo geral, a dieta dos quelônios é bastante ampla, incluindo herbivoria e insetivoria na terra e herbivoria e carnivoria na água.[32] As tartarugas neotropicais de água doce apresentam amplos hábitos alimentares, que incluem invertebrados e vertebrados aquáticos e terrestres, carniça e uma grande variedade de plantas, sementes e algas.[29]

Estudos sobre divisão de recursos entre as comunidades de tartarugas mostram que alimentos diferentes são ingeridos conforme o sexo e o tamanho do corpo,[62,63] reduzindo a sobreposição de nichos e competição.

Os padrões de comportamento de quelônios parecem envolver os sentidos de visão, olfato, tato e, recentemente, vocalização,

associados a determinados comportamentos e adaptações35,[64,65] (tais como coloração críptica, investidas rápidas do pescoço e táticas de forrageio), que os tornam capazes de capturar presas mais ágeis e, assim, compensar a aparente desvantagem relacionada com a locomoção.

As dinâmicas alimentares são diferentes para animais que se alimentam em ambiente aquático e para aqueles de ambiente terrestre.[12] Observações do comportamento alimentar de quelônios na natureza têm sido pouco descritas em detalhes, e as dificuldades se devem ao fato de a maioria das espécies ser aquática; assim, muitas vezes, faltam informações. De acordo com Molina,[35] espécies dulciaquícolas de quelônios neotropicais apresentam um comportamento alimentar bastante estereotipado, em condições adequadas de cativeiro, o que, conforme Malsavio *et al.,*[66] poderá contribuir para o conhecimento detalhado do comportamento alimentar, uma vez que terá pouca alteração no padrão comportamental. Ao observar o comportamento alimentar em cativeiro de 13 espécies de Chelidae, Molina[35] concluiu que estas apresentam um padrão alimentar bastante semelhante, com exceção de *Chelus fimbriatus*, que exibe um comportamento alimentar diferente do padrão descrito para a família.

Molina[35] foi o primeiro a descrever minuciosamente as etapas do comportamento alimentar para o cágado-de-barbicha, *Phrynops geoffroanus* em cativeiro, elaborando um diagrama de sequência comportamental para essa espécie. O comportamento alimentar segue uma sequência, não obrigatória, de cinco etapas sucessivas até a ingestão total do alimento (Figura 7.31):

- forrageio
- perseguição (presa viva dotada de agilidade e, neste caso, não ocorre o reconhecimento olfatório) ou aproximação (caso o alimento esteja imóvel)
- reconhecimento olfatório (efetuado logo após a aproximação)
- apreensão (podendo ocorrer ou não a dilaceração, dependendo do tamanho do alimento)
- ingestão.

Os crocodilianos são predadores de emboscada e consumidores oportunistas de diversas espécies de invertebrados e vertebrados. Dentre as famílias, os Alligatoridae são conhecidos como os que apresentam a mordida mais poderosa do grupo, esmagando facilmente materiais duros, como ossos e conchas. Os rostros relativamente longos e a inserção de músculos adutores próximos à articulação mandibular produzem um fechamento rápido da mandíbula, em Crocodylidae e Gavialidae. Os rostros mais curtos dos Alligatoridae produzem mais força em detrimento da velocidade. Algumas espécies apresentam um comportamento rotatório durante a tomada de alimento, ao se alimentarem de presas de grande porte. Eles mordem a presa e giram rapidamente ao redor do seu eixo longitudinal, a fim de rasgar pedaços da presa.

Os Squamata apresentam grande diversidade de hábitos alimentares. A maioria alimenta-se de artrópodes, incluindo insetos, mas existem espécies, como alguns Varanidae, que predam vertebrados regularmente, além de algumas espécies herbívoras. Tradicionalmente, os Squamata são divididos em duas grandes linhagens – Iguania e Scleroglossa –, que podem ser separadas, especialmente pelo modo de captura de alimento (Figura 7.32).

Os lagartos da linhagem Iguania costumam usar a língua para capturar suas presas, uma condição ancestral aos Squamata e comum com o *Sphenodon*. Apesar de a língua também funcionar como quimiorreceptora, suas principais funções são a apreensão e o transporte intraoral da presa.[12]

O modo de apreensão de presas pela língua encontrado em lagartos Iguania vê seu ponto máximo nos membros da família Chamaelonidae, que podem projetar suas línguas a um comprimento duas vezes maior que seu corpo, por meio de um complexo mecanismo que envolve uma série de músculos e o aparato hyobranchial.[67] Na sua ponta, a língua dos camaleões apresenta:

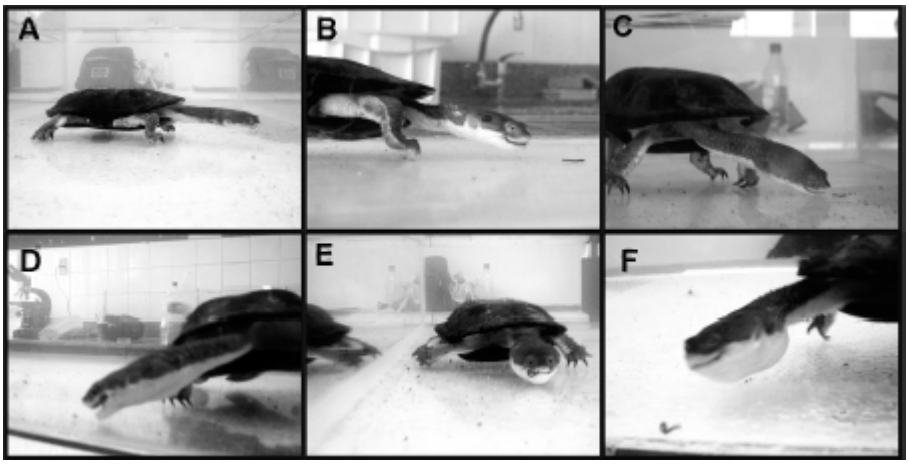


Figura 7.31 Etapas do comportamento alimentar de *Hydromedusa maximiliani*. Etapas iniciais: **A.** Forrageio. **B.** Aproximação, destaque para larva de Chironomidae. **C.** Reconhecimento olfatório. Etapas da apreensão do alimento: **D.** Cabeça projetada com rápido movimento lateral do pescoço em direção à larva e abertura da boca. **E.** Apreensão e sucção da presa. **F.** Ingestão por sucção gradual. (Esta figura encontra-se reproduzida em cores no Encarte.)

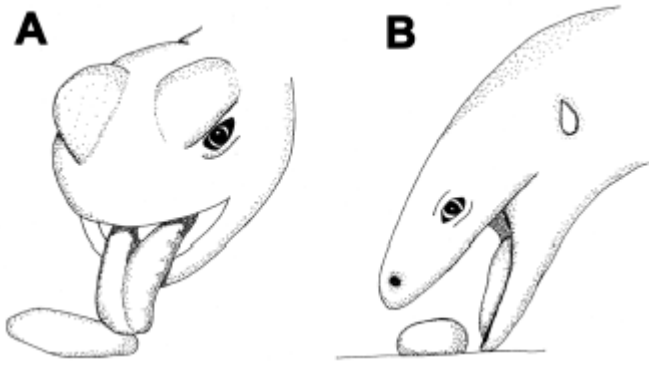


Figura 7.32 Modos de captura de alimento em Squamata. **A.** Iguania, uso da língua para a captura da presa; característica tida como ancestral para Squamata, condição dividida com *Sphenodon*. **B.** Scleroglossa, uso da mandíbula para a captura da presa, enquanto a língua passa a funcionar primeiramente como quimiorreceptora.

- uma "almofada" pegajosa
- um forte músculo circular chamado músculo acelerador, que contrai, se alongando e eventualmente se lançando em direção à presa
- um músculo retrator, que puxa a ponta da língua de modo a formar uma "bolsa", que ativamente apreende a presa.[12,18]

Em Scleroglossa, a ponta da língua torna-se extremamente especializada para quimiorrecepção, perdendo seu papel na captura e transporte da presa. Lagartos Teiidae, Varanidae e as serpentes apresentam língua marcadamente bífida, conectada diretamente ao órgão de Jacobson, responsável por interpretar as informações químicas recebidas pela língua.[18] Nesta linhagem, a mandíbula torna-se o mecanismo principal de apreensão de alimentos, e a cinese do crânio ganha uma importância maior.

O papel dos ossos da cabeça e cinese do crânio ganha destaque durante a captura de presas por serpentes. A maioria das espécies engole presas relativamente grandes, graças a um sistema no qual os ossos da esquerda e da direita da mandíbula e maxila movem-se alternadamente.[12] O crânio flexível apresenta ligações que possibilitam rotações que incluem movimentos laterais. As mandíbulas ficam fracamente conectadas, o que garante um movimento antero-posterior e lateral independente; além disso, as mandíbulas podem se separar para que a presa passe ventralmente. As pontas dos maxilares se afastam devido ao ligamento flexível que os une; depois, a parte posterior dos mandibulares, devido ao osso quadrado, abaixa-se e expande-se lateralmente, tornando possível um ângulo de abertura bucal superior a 120°. Como a região inferior da boca é formada apenas por músculos e pela pele que, apesar de ser revestida de escamas, é bem elástica, a cavidade da boca tem a possibilidade de se dilatar.

Sem garras e sustentação, as serpentes também precisam de dentes extremamente adaptados a sua técnica de predação. As serpentes constritoras, que matam por asfixia, apresentam fileiras de dentes curvos, voltados para trás, que impedem que a presa consiga se soltar. As venenosas, por outro lado, não têm a "intenção" de imobilizar a presa – elas procuram somente injetar o veneno e aguardar a morte da presa; para isso, seus dentes estão adaptados a essa inoculação.

De acordo com o tipo de dentes, as serpentes podem ser agrupadas em quatro categorias (Figura 7.33):

- áglifas, quando os dentes são totalmente maciços, não apresentando canais de comunicação com a glândula de veneno – ocorrem em serpentes não peçonhentas
- opistóglifas, quando o dente está em uma posição posterior com um sulco pelo qual escorre o veneno
- proteróglifas, quando o dente sulcado fica na posição anterior
- solenóglifas, quando o dente é oco e contém um tubo pelo qual passa o veneno; além disso, a dentição tem mobilidade para se deslocar para a frente quando a serpente abre a boca.[32]

Outras adaptações anatômicas que possibilitam às serpentes engolirem animais inteiros são a ausência do osso externo, que prejudicaria a expansão da região torácica, necessária para a passagem de grandes presas, e a posição anterior do orifício da traqueia, que possibilita à serpente continuar a respirar mesmo estando com a boca toda obstruída pela presa.

As Amphisbaenia também são animais que precisam lidar com a falta de membros e sustentação para capturar suas presas. A dieta das Amphisbaenia consiste principalmente em artrópodes, com algumas espécies sendo generalistas; enquanto outras têm

dieta restrita.[29] Sua dieta também inclui uma ampla variedade de invertebrados e até alguns pequenos vertebrados.

Quanto à arcada dentária, os Amphisbaenia apresentam uma característica exclusiva desse grupo de répteis. Eles têm um dente ímpar no osso pré-mandibular, sendo este dente mediano parte de um conjunto dentário especializado, fazendo com que esses animais sejam predadores aptos a subjugar uma ampla variedade de invertebrados e pequenos vertebrados.

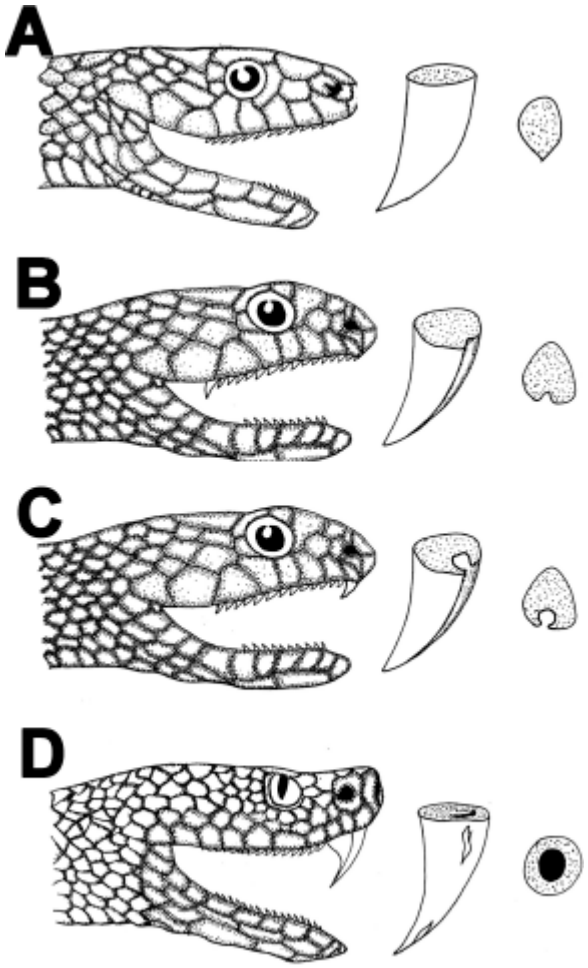


Figura 7.33 Dentição em serpentes. **A.** Áglifa. **B.** Opistóglifa. **C.** Proteróglifas. **D.** Solenóglifa.

Para a detecção e identificação de suas presas, os Amphisbaenia podem utilizar quimiorreceptores.[12] Seu olfato bem desenvolvido, em conjunto com a alta capacidade de percepções vibratórias, faz com que eles percebam a presa e saiam de suas galerias para capturá-las.

■ Digestão

O sistema digestório de modo geral apresenta algumas funções, tais como:

- receber o alimento ingerido e estocá-lo temporariamente
- reduzi-lo física e quimicamente (por meio de enzimas produzidas pelo estômago, pâncreas e intestino delgado), absorver os produtos da digestão e reter temporariamente restos não digeridos, eliminando-os depois.

A boca dos répteis abre diretamente na cavidade bucal e uma variedade de glândulas está localizada nessa região. Glândulas pré-maxilares, nasais e palatinas secretam muco para lubrificar a boca, enquanto as glândulas lacrimais e de Harder secretam fluido para umidificar o órgão vomeronasal e os olhos, e a glândula de Duvernoy produz veneno nas serpentes venenosas.[32] As glândulas orais palatinas, linguais e sublinguais são mais desenvolvidas nos animais terrestres (p. ex., jabutis), uma vez que necessitam umedecer mais o alimento, facilitando a deglutição.

Os lábios são formados por dobras flexíveis de pele, mas eles não são móveis em Lepidosauria e estão ausentes em crocodilianos e quelônios. As tartarugas apresentam uma boca sem lábios musculosos, ausência de dentes e maxilas envolvidas por bainhas córneas, formando uma estrutura comumente denominada de bico córneo afiado (Anodontes) (Figura 7.34).

A morfologia da língua, que ocupa o chão da cavidade bucal, varia de acordo com o modo de captura de presa: camaleões têm uma língua projétil, enquanto Varanidae e serpentes têm língua bífida. As funções principais da língua também variam, mas

englobam as atividades de apreensão, ingestão e sentido químico, fazendo parte do sistema hipoglosso. Nos quelônios, são pouco desenvolvidas e não são extensíveis.

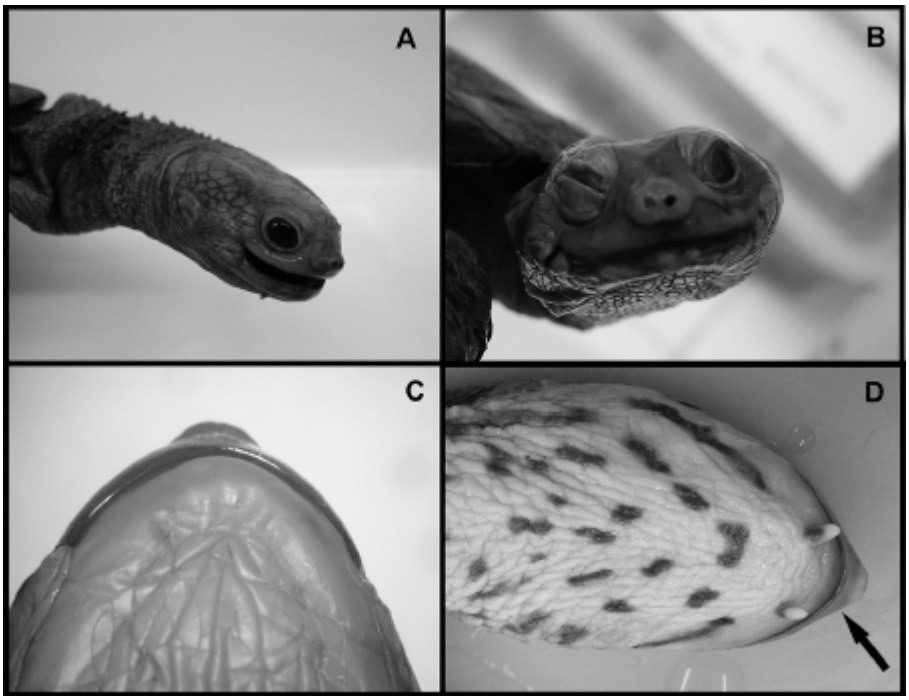


Figura 7.34 Bico córneo de Testudines. **A.** Cabeça de *Acanthochelys radiolata* (Pleurodira, Chelidae). **B.** Vista frontal da cabeça de *Hydromedusa maximiliani* (Pleurodira, Chelidae). **C.** Vista ventral da região submandibular *H. maximiliani*. **D.** Vista lateroventral da cabeça de *Phrynops geoffroanus* (Pleurodira, Chelidae). A *seta* indica o bico córneo. (Esta figura encontra-se reproduzida em cores no Encarte.)

O teto da cavidade bucal é formado pelo palato primário, que apresenta dois pares de aberturas: as pequenas aberturas para o órgão de Jacobson (vomeronasal) e, mais internamente, as aberturas maiores das narinas.[32] Crocodilianos apresentam um palato secundário que cria uma passagem respiratória separada, tornando possível que o animal respire enquanto está comendo.

A faringe é curta e uma glote valvular na sua parede serve como entrada para a traqueia. Um esfíncter muscular, acima da glote, controla a abertura do esôfago; este é uma estrutura tubular de tamanho variável que pode conter papilas queratinizadas, como na tartaruga marinha (*Chelonia mydas*). Em serpentes, é formado por paredes com pregas longitudinais que o tornam muito flexível, possibilitando uma grande dilatação na ingestão de presas volumosas.

O estômago é uma estrutura simples, na maioria das vezes em formato de "J" e curvado (Figura 7.35). O intestino delgado é um tubo fino e comprido, com pouca regionalização; nas tartarugas, é enrolado. Seu comprimento varia de acordo com o tipo de alimentação, sendo geralmente maior nos herbívoros e menor nos carnívoros.

O epitélio intestinal presente no intestino delgado dos vertebrados tem adaptações para amplificar a área superficial para absorção de nutrientes, contém uma parte serosa, que é a camada mais externa, formada pelo mesmo tecido que recobre os órgãos viscerais. Apresenta vilosidades, que são estruturas semelhantes a "dedos", medindo cerca de 1 mm de altura; dentro, há uma rede de vasos sanguíneos (arteríolas, capilares, vênulas e rede de vasos linfáticos). Os nutrientes absorvidos são transferidos para os vasos sanguíneos e linfáticos, para serem transportados para outros tecidos. As microvilosidades são encontradas na superfície apical de cada célula.

Pela primeira vez, nos vertebrados (na árvore filogenética a nível reptiliano), observamos a existência de um ceco, ou divertículo cego, no ponto de junção dos intestinos delgado e grosso. Isso não ocorre em todos os répteis; no entanto, é muito desenvolvido nas tartarugas e funciona de maneira variável, conforme os hábitos alimentares de cada espécie para estocagem, fermentação ou concentração de vitaminas.

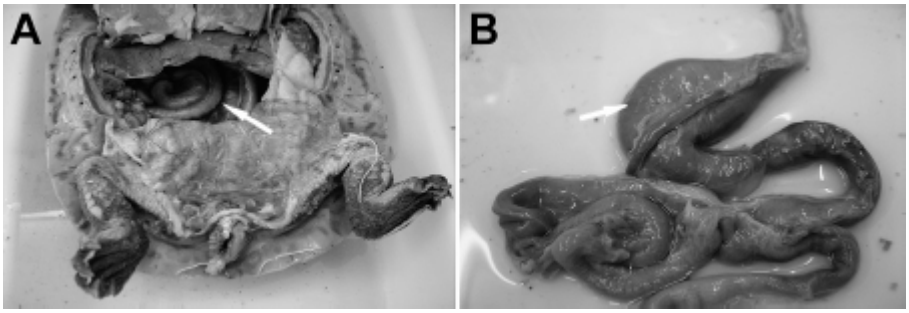


Figura 7.35 Sistema disgestório de *Phrynops geoffroanus*. **A.** Cavidade abdominal; observe a *seta* indicando como o intestino delgado é enrolado. **B.** Detalhe do sistema digestório; observe a *seta* indicando o estômago em formato curvado. (Esta figura encontra-se reproduzida em cores no Encarte.)

O intestino grosso é um tubo reto que chega esticado à cloaca e tem um diâmetro muito maior que o intestino delgado. Devido ao formato fino e alongado das serpentes, o grande e o pequeno intestino são menos enrolados e mais curtos que em outros répteis. O alimento não digerido é expelido pelo reto e pela cloaca,[68] a qual é dividida em três câmaras bem diferenciadas:

- coprodeo: está diretamente unido ao final do reto, pelo qual são eliminados os excrementos vindos do sistema digestório.
- urodeo: pelo qual desemboca o ureter e os condutos sexuais e que contém uma bolsa que funciona como bexiga urinária nas tartarugas.
- proctodeo: zona de passagem à abertura cloacal.

A cloaca, portanto, funciona como saída para o sistema digestório, excretor e genital. A abertura clocal é longitudinal em quelônios e Lepidosauria, e transversal em crocodilianos.

Ainda são encontrados alguns órgãos anexos do sistema digestório. O fígado é a maior glândula do corpo, correspondendo, por exemplo, entre 1 e 6% do peso total do corpo dos quelônios. É uma estrutura alongada e compacta com várias funções, atuando como glândula de secreção, depósito de reservas de carboidratos e de gorduras. Também remove as hemácias "velhas" do sangue circulante. Diversas toxinas podem ser removidas do sangue pelo fígado, e as substâncias necessárias para a coagulação são liberadas; várias vitaminas são produzidas ou armazenadas. Em geral, pelo menos dois condutos hepáticos, que se unem com os condutos císticos da vesícula biliar, formam o ducto colédoco, o qual se dirige ao intestino delgado separadamente dos condutos pancreáticos.

A vesícula biliar é responsável apenas por armazenar temporariamente a bile, que é produzida pelo fígado e secretada em um sistema de ductos e liberada ao duodeno, o qual é responsável pela emulsificação das gorduras, tornando-as digeríveis pelas enzimas pancreáticas.

O pâncreas é muito variável entre os répteis – é uma glândula mista formada por uma porção com função exócrina e por outra porção endócrina. Em torno de seis enzimas estão presentes no suco pancreático dos répteis, e são capazes de digerir praticamente todos os compostos alimentares, além de serem importantes na neutralização do ácido gástrico. As secreções endócrinas, como a insulina e o glucagon, são essenciais para o controle do metabolismo intermediário de carboidratos. O baço é um órgão distinto e avermelhado, localizado no mesentério dorsal, responsável pela produção de todos os tipos de células sanguíneas.[39]

■ Trocas gasosas

Em Reptilia, de modo geral, os pulmões são grandes e variáveis. Todos os quelônios exibem pulmões grandes (Figura 7.36 A e B), com muitos compartimentos e repartições, (Figura 7.36 C), que estão ligados à carapaça dorsal e, lateralmente, são responsáveis por levar oxigênio ao sangue e tecidos.[12] Os pulmões da maioria dos lagartos apresentam somente uma câmara em cada pulmão e uma repartição limitada das paredes. No entanto, para manter uma proporção adequada da área da superfície dos pulmões em relação ao peso do corpo, os lagartos maiores, como os monitores (família Varanidae), apresentam pulmões com muitos compartimentos e repartições ao longo de suas paredes (Figura 7.37). A parte cranial do pulmão geralmente é compartimentalizada em câmaras menores; além disso, é mais vascularizada e mais rígida que a caudal.

A maioria das serpentes, assim como outros lagartos de corpo alongado, pode apresentar apenas um pulmão, pois o esquerdo geralmente é atrofiado ou até ausente. Tal particularidade desses Squamata está diretamente ligada ao desenho de seu corpo, que é alongado.[32] Em alguns casos, o pulmão esquerdo funciona apenas como um reservatório de oxigênio, sendo maior em serpentes mais primitivas, como as da família Boidae. Em algumas espécies, a falta do pulmão esquerdo é também compensada

por um pulmão traqueal, que é uma extensão do pulmão direito, de maneira a proporcionar uma capacidade extra, capaz de ajudar a serpente a respirar quando estiver engolindo uma presa muito grande.

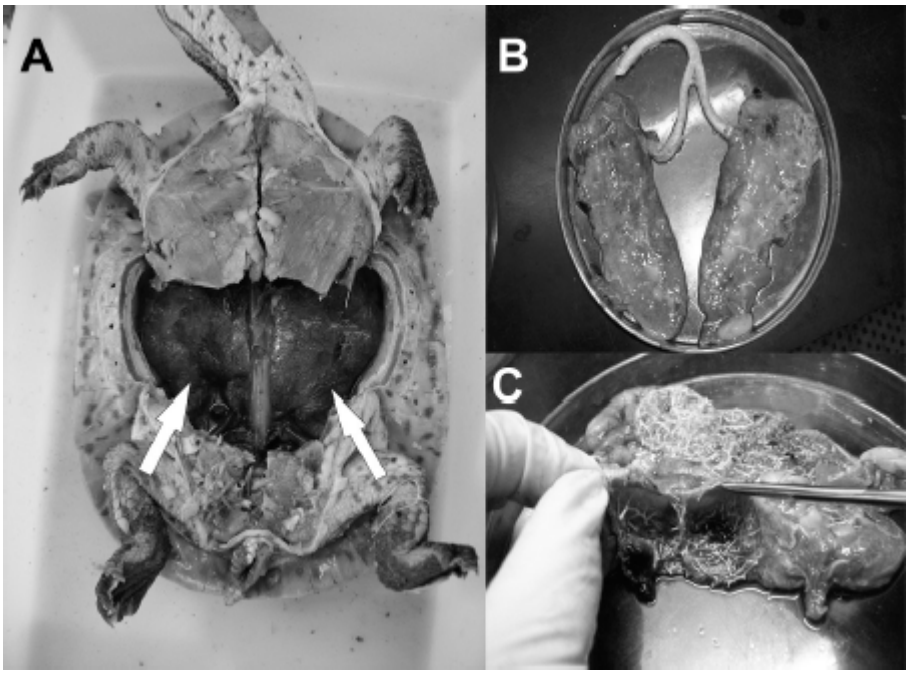


Figura 7.36 Pulmões de *Phrynops geoffroanus*. **A.** Cavidade abdominal. Observe as *setas* indicando os pulmões. **B.** Detalhe da traqueia e dos pulmões. **C.** Parte do pulmão, evidenciando compartimentos e repartições do pulmão. (Esta figura encontra-se reproduzida em cores no Encarte.)

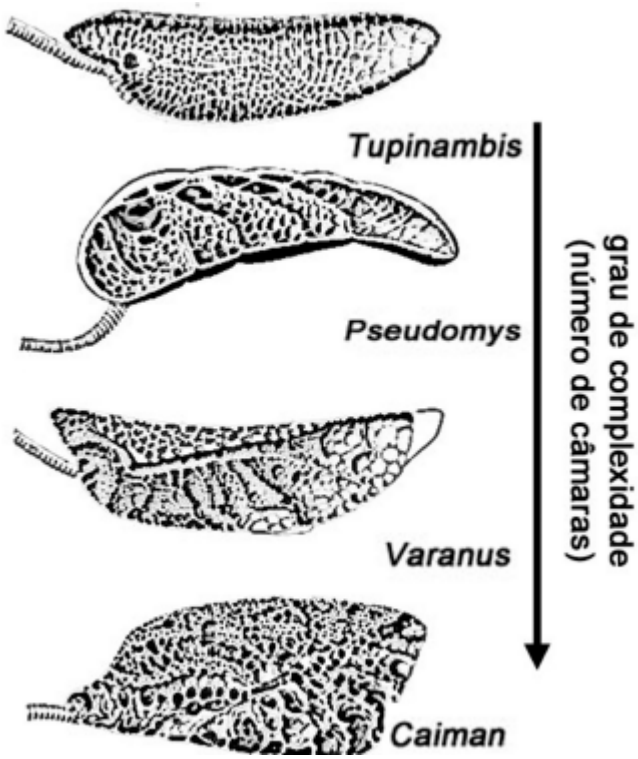


Figura 7.37 Variação na complexidade dos pulmões dos répteis, desde uma única câmara até múltiplas câmaras heterogêneas. (Adaptada de Powell e Hopkins, 2003.)

O pulmão direito é especialmente grande em serpentes aquáticas e sua parte ventral apresenta uma modificação para que o animal possa controlar sua flutuação na água.

Nas serpentes, os pulmões não contam com o auxílio do diafragma que foi compensado pelo auxílio das musculaturas intercostal e ventral. A parte cranial do pulmão é vascularizada, atuando na troca gasosa, enquanto a porção caudal é não funcional e atua da mesma maneira que os sacos aéreos.[29]

Em Amphisbaenia, por outro lado, o pulmão direito é reduzido, ou ausente, e o esquerdo é bem desenvolvido. O pulmão

esquerdo divide-se em duas regiões: **anterior,** responsável pelas trocas gasosas, e **posterior,** tendo como função a reserva de ar, contrabalançando a baixa disponibilidade de oxigênio nos hábitats subterrâneos.[69]

Nos répteis, o caminho do ar segue mais ou menos o mesmo padrão visto nos lissanfíbios. Ao entrar e sair, atravessa a traqueia, passando pela glote, no final da faringe. A glote é uma fenda longitudinal flanqueada por cartilagens aritenoides (em formato de xícaras), que, em algumas espécies, pode ser parcialmente fechada por uma lâmina erétil, produtora de som. Quando o ar passa lentamente por essa estrutura, o animal sibila.

Cordas vocais estão presentes em alguns lagartos, como os Lacertidae e Gekkonidae[70] e até em uma espécie de serpente (*Pituophis melanoleucus).*[71] Os lagartos da família Gekkonidae (lagartixas) são conhecidos por apresentar uma grande habilidade vocal, sendo capazes de emitir sons com qualidades harmônicas e tonais, graças a um complexo aparato com cordas vocais ricas em elastina.[70]

Embora as cordas vocais estejam ausentes nos quelônios, jabutis como os da espécie *Chelonoides carbonaria* (jabuti-piranga ou jabuti-vermelho) podem emitir sons durante o comportamento reprodutivo.[72] Tais sons foram descritos como grunhidos, gemidos e urros, e são produzidos quando o ar dos pulmões ou dos sacos aéreos é pressionado com força pela glote.

Tanto a traqueia como os brônquios dos répteis costumam ser bem mais longos que nos anfíbios e são sustentados por anéis cartilaginosos, os quais podem ser fechados ou abertos dorsalmente.[39] A traqueia se ramifica em dois brônquios, que podem penetrar cada qual um dos pulmões pelo meio ou próximo a sua extremidade cranial.[29]

Todos os amniotas atuais utilizam algum tipo de bomba de aspiração para ventilação pulmonar. A ventilação por aspiração é bem mais eficiente que o modo de respiração por bomba bucal, encontrado nos peixes e anfíbios.[29] Nela, o ar é sugado para o interior dos pulmões pela pressão negativa criada com a expansão das cavidades torácica ou abdominal. A contração ativa dos músculos de regiões específicas comprime a caixa torácica, aumentando a pressão dos pulmões e forçando a saída do ar. Trata-se de um sistema suficientemente rápido para eliminar o dióxido de carbono e introduzir o oxigênio, liberando a cavidade oral e a faringe para o processo de alimentação.

Na condição primitiva, a respiração por aspiração era provavelmente potencializada inteiramente por rotação das costelas, na chamada aspiração costal.[73] As costelas movimentam-se craniolateralmente para a inalação e caudomedialmente para a exalação.[74] Essa condição foi retida nos Lepidosauria atuais, tais como a iguana verde *Iguana iguana*[73] (Figura 7.38). A exalação é alcançada com a contração dos músculos torácicos *transversus abdominis* e *retrahentes costarum*, que irão comprimir a caixa torácica; na inalação, a contração é dos músculos intercostais internos e externos, que irão expandir a caixa torácica e levar o ar para dentro dos pulmões.[12] Quando esses músculos relaxam, a elasticidade da caixa torácica faz com que esta se contraia ligeiramente. A glote permanece fechada, mantendo os pulmões parcialmente inflados. Os lagartos, em geral, param depois da fase de relaxamento antes de reiniciar o ciclo respiratório com a exalação do ar.[12] Períodos de apneia são comuns em espécies terrestres e podem ser alternados com períodos de ventilação contínua em espécies aquáticas.[29]

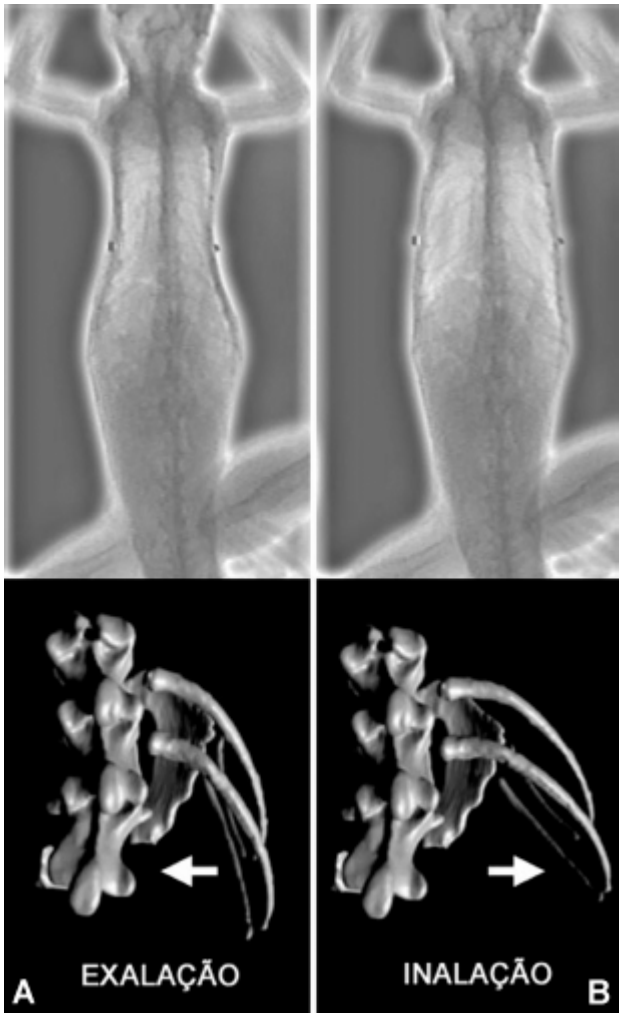


Figura 7.38 Aspiração costal no lagarto *Iguana iguana*. **A.** Momento da exalação, quando as costelas movimentam-se caudomedialmente. **B.** Momento da inalação, quando as costelas projetam-se craniolateralmente. (Adaptada de Brainerd[73] e Brainerd *et al.*[74])

Durante a locomoção, os músculos que influenciam no volume da cavidade torácica durante a respiração também estão envolvidos na manutenção da estabilidade e nas ondulações laterais produzidas na movimentação do corpo.[12] Com as variações de pressão entre os pulmões durante as ondulações laterais, o ar pode ser bombeado entre eles (Figura 7.39), mas o fluxo de ar pelas narinas diminui consideravelmente.[40] Como resultado, um lagarto não pode correr e respirar ao mesmo tempo; tanto que o fluxo de ar e as trocas gasosas de dióxido de carbono e oxigênio são mais altos, seguindo um período de locomoção.[12] Por isso, o padrão locomotor de *stop-and-go* típico de lagartos, no qual os animais param para respirar entre explosões de corridas, parece estar relacionado com esse conflito entre respiração e locomoção.



Figura 7.39 Ondulações laterais durante a locomoção influenciam até mesmo músculos envolvidos na aspiração costal. A pressão do ar aumenta (+) no lado comprimido, enquanto a pressão do ar diminui (−) no lado expandido. (Adaptada de Pough *et al.*[12])

Alguns lagartos parecem apresentar uma resposta para este conflito, ao inflarem a região gular do pescoço e contraírem músculos dessa região para forçar a entrada de ar para os pulmões. Essas espécies usam a chamada **bomba gular** (ou bucal) durante a locomoção e nos primeiros ciclos respiratórios após a corrida.[75]

As lagartixas-leopardo (*Eublepharis macularius*) – espécie da família Gekkonidae, noturna, de hábito terrestre, comum dos desertos no sul da Ásia Central – usam extensivamente a bomba bucal durante e após a locomoção.[73] Cada respiração começa com a exalação, seguida por aspiração costal, que enche apenas parcialmente os pulmões. A cavidade bucal também comprime

durante a exalação (para expelir o gás exalado) e depois expande (para encher de ar durante a aspiração costal). As narinas internas são então fechadas e a bomba bucal comprime mais ar para os pulmões. Estudos recentes parecem indicar que espécies muito ativas de lagartos podem suplementar a aspiração costal com a bomba bucal, modificando a visão tradicional de evolução dos pulmões que sugeria que o surgimento da respiração por aspiração implica na perda da utilização de uma bomba bucal.[73,75]

É importante ressaltar a diferença entre oscilação bucal e bomba bucal: na primeira, quando o ar entra e sai da cavidade bucal sem ser impelido para os pulmões, as narinas estão abertas e a glote está fechada; na segunda, quando a boca e as narinas estão fechadas, a glote está aberta e o ar é bombeado da cavidade bucal para os pulmões.[73] A oscilação bucal geralmente é associada à termorregulação e ao sentido do olfato. Além da relação com a ventilação pulmonar, a bomba bucal também pode ser ligada a *displays* agressivos e defensivos, quando os pulmões são hiperinflados para aumentar o tamanho aparente do animal.

Nos quelônios, a existência do casco teve influências profundas também sobre a respiração, uma vez que as costelas fusionadas com o casco são incapazes de promover a ventilação dos pulmões pelo padrão típico dos demais amniotas. Por isso, dois grandes conjuntos musculares ajudam na respiração ao pressionar o intestino contra o pulmão. A expiração é produzida pela redução do volume da cavidade visceral. A contração do músculo transverso abdominal ocorre ao puxar a membrana limitante anteriormente e dorsalmente; e a contração do músculo peitoral, puxando a cintura peitoral posteriormente. Esses movimentos forçam as vísceras contra a superfície ventral do pulmão, levando o ar para fora. A inspiração é produzida pela ampliação da cavidade visceral. A contração do músculo abdominal oblíquo faz puxar a membrana limitante posterior e ventral; desse modo, ocorre a contração do músculo serrátil, movendo, assim, a cintura peitoral anteriormente.[29] Durante a respiração dos quelônios, são visíveis os movimentos de entrada e saída dos membros peitorais e dos tecidos moles da parte caudal do casco. Além dessa estratégia, a laringe e a cloaca também são os principais locais das trocas gasosas no ambiente aquático.

Nos animais aquáticos, os mecanismos de respiração variam um pouco, utilizando a pressão hidrostática da água para ajudar o ar a se mover para dentro e fora dos pulmões.

Algumas espécies de quelônios apresentam papilas na faringe e no esôfago; estas podem facilitar na deglutição, podendo ser alongadas, pontiaguda e queratinizadas. Em geral, ocorrem em tartarugas marinhas; também podem ser estruturas vasculares e não queratinizadas, facilitando as trocas gasosas, encontradas nas famílias Trionychidae, Dermatemydidae, Carettochelyidae e Kinosternidae.[76]

As bexigas cloacais são consideradas órgãos acessórios e acredita-se que sejam estruturas respiratórias auxiliares; no entanto, suas paredes são lisas e ligeiramente vascularizadas, ao contrário da maioria das superfícies respiratórias.[32]

Algumas espécies de quelônios aquáticos desenvolveram órgãos respiratórios acessórios, como evaginações saculiformes no urodeo que contêm um epitélio respiratório, retirando oxigênio da água que penetra pela abertura cloacal. Um exemplo é a espécie *Rheodytes leukops*, da família Chelidae, que vive na Austrália e utiliza a respiração cloacal, mantendo a abertura cloacal aberta para que as trocas gasosas ocorram.

■ Circulação

O sistema circulatório é responsável pelo transporte de nutrientes e oxigênio para todos os tecidos do corpo do animal e da remoção das excretas e do dióxido de carbono. Para isso, ele envolve uma rede de vasos sanguíneos e linfáticos, como redes de distribuição, o próprio sangue como meio de transporte e o coração como bomba ou mecanismo propulsivo. Nos vertebrados, válvulas e/ou septos determinam a direção do fluxo, e músculos lisos envolvendo os vasos sanguíneos alteram o diâmetro dos vasos, regulando assim a quantidade de sangue que flui por uma via particular e controlando a distribuição do sangue dentro do corpo.[40]

O plasma sanguíneo dos répteis transporta principalmente três tipos de células: eritrócitos (hemácias), leucócitos e trombócitos.[32] Os eritrócitos carregam oxigênio e dióxido de carbono para os tecidos; os leucócitos consistem em uma variedade de células envolvidas na defesa do organismo e produção de anticorpos; enquanto os trombócitos servem como agentes coagulantes do sangue. É importante ressaltar que, diferentemente do encontrado em mamíferos, todas as células sanguíneas de répteis são nucleadas (Figura 7.40). O tamanho dos eritrócitos varia entre as espécies de répteis. *Sphenodon* é caracterizado como um dos répteis com maiores eritrócitos, enquanto os lagartos Lacertidae apresentam os menores eritrócitos.[77]

A invasão do meio terrestre e a independência da água pelos répteis também envolveram adaptações específicas do sistema cardiorrespiratório. O advento da respiração pulmonar modificou o padrão do fluxo sanguíneo que saía do coração para as brânquias e destas para o coração, em uma volta única. O padrão circulatório tornou-se mais complexo com um circuito duplo trabalhando em paralelo e o coração como interseção dessas duas voltas.[12] Neste sistema, o sangue pobre em oxigênio flui do lado direito do coração pelas artérias pulmonares para os pulmões, será oxigenado. O sangue, agora rico em oxigênio, volta para o lado esquerdo do coração pelas veias pulmonares.

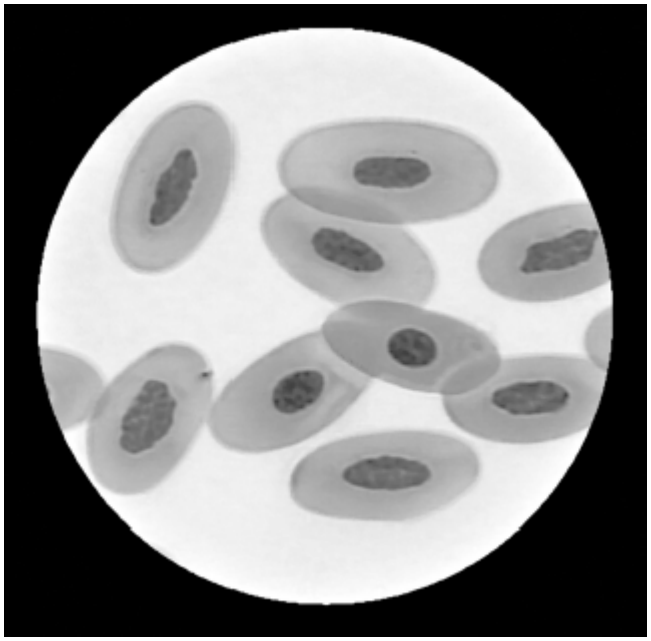


Figura 7.40 Hemácias nucleadas dos répteis. Note que as células são elípticas e os núcleos ficam na região central. Conforme a célula vai envelhecendo, os núcleos ficam mais condensados, como é possível observar na célula mais ao centro do campo de visão.

Apesar de o coração da maioria dos répteis (Testudines e Squamata) apresentar três câmaras (um átrio direito, um átrio esquerdo e um único ventrículo), ainda assim apresenta um mecanismo de separação dos circuitos pulmonar e sistêmico, a fim de evitar a mistura do sangue oxigenado e do sangue não oxigenado dentro do coração. Isso é possível porque, durante a contração do ventrículo, ele é dividido em três subcompartimentos funcionais. Uma crista muscular não fusionada à parede do coração forma um septo incompleto e separa o ventrículo parcialmente em dois espaços, *cavum venosum* e *cavum pulmonale*. O terceiro subcompartimento, o *cavum arteriosum*, comunica-se com o *cavum venosum* por um canal intraventricular.[12]

No coração, o fluxo sanguíneo funciona da seguinte maneira (Figura 7.41):

- os átrios contraem (diástole) e as válvulas atrioventriculares abrem, fazendo o sangue entrar no ventrículo
- as paredes da válvula entre o átrio direito e o *cavum venosum* são pressionadas contra a abertura do canal intraventricular, separando fisicamente o *cavum venosum* do *cavium arteriosum*
- o sangue rico em oxigênio vindo do átrio esquerdo fica restrito ao *cavum arteriosum*
- o sangue pobre em oxigênio passa do átrio direito para o *cavum venosum* e depois continua ultrapassando a crista muscular para o *cavum pulmonale*
- com a contração do ventrículo (sístole), a pressão sanguínea aumenta no coração
- o sangue sai primeiro para o circuito pulmonar em vez do circuito sistêmico, porque a resistência é menor no primeiro
- o sangue pobre em oxigênio sai do *cavum pulmonale* para a artéria pulmonar, mas o fluxo entre esse subcompartimento e o *cavum venosum* continua
- com a diminuição do ventrículo, durante a contração, a crista muscular encosta na parede do ventrículo, fechando o contato entre *cavum venosum* e *cavum pulmonale* e formando um septo ventricular funcional
- simultaneamente, com o aumento da pressão no ventrículo, as válvulas atrioventriculares são fechadas, evitando o refluxo de sangue para os átrios e abrindo o fluxo pelo canal intraventricular
- o sangue rico em oxigênio passa do *cavum arteriosum* para o *cavum venosum*, do qual ele sairá pelas artérias aórticas, entrando no circuito sistêmico.[12]

Nos quelônios aquáticos, ocorre uma diferença quanto à resistência ao fluxo sanguíneo antes e depois do mergulho. Quando a tartaruga respira, a resistência ao fluxo pela circulação pulmonar é baixa, e o fluxo sanguíneo é alto. Quando ela não respira (durante o mergulho), a resistência vascular pulmonar aumenta, mas a resistência vascular sistêmica diminui, resultando em desvio da direita para a esquerda e diminuição do fluxo sanguíneo pulmonar.[12] Assim como em outros animais que mergulham, durante essa atividade, ocorre uma redução do débito cardíaco e uma grande diminuição também da frequência de batimentos do coração (bradicardia).

A frequência dos batimentos cardíacos varia muito conforme a temperatura do corpo. Por exemplo, em *Trachemys scripta*, à

temperatura ambiental de 3°C (em estado de hibernação), a pulsação é de 3 pulsações/min, já a 20°C, é de 15 pulsações/min; a uma temperatura considerada ótima para a espécie, que seria de 27°C, a pulsação aumenta para 32 pulsações/min. No entanto, a frequência de pulsação é apenas uma medida da intensidade da circulação sanguínea, a qual depende igualmente do tamanho relativo do coração para cada espécie de quelônio.

Os corações dos Crocodyliformes, por outro lado, apresentam quatro câmaras (dois átrios e dois ventrículos) e estas são separadas completamente por válvulas cardíacas, à maneira do coração de aves e mamíferos. No entanto, o sangue dos Crocodyliformes apresenta uma significativa fusão de sangue arterial (rico em O_2 e pobre em CO_2) com sangue venoso (pobre em O_2 e rico em CO_2). Tal mistura ocorre logo após a saída do sangue do coração, no local conhecido como forame de Panizza, que é uma janela de comunicação entre ramos esquerdo e direito da aorta que possibilita a troca de quantidades de sangue venoso no fluxo de sangue arterial, mas não de maneira contínua, uma vez que existe um controle fisiológico que reduz o calibre do forame, tornando possível a melhor oxigenação da circulação arterial.

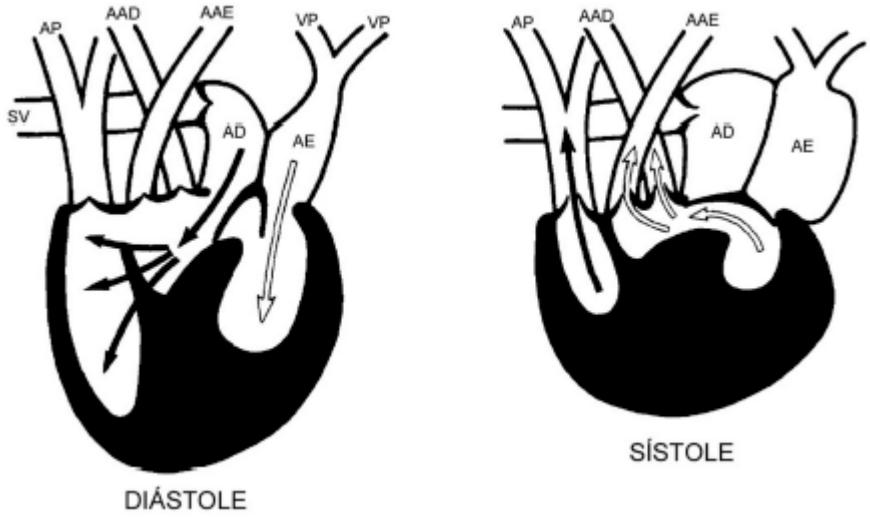


Figura 7.41 Fluxo sanguíneo no coração de um Testudine ou Squamata. A *seta branca* indica o sangue oxigenado e a *seta preta*, o sangue desoxigenado. AAD = arco aórtico direito; AAE = arco aórtico esquerdo; AD = átrio direito; AE = átrio esquerdo; AP = artéria pulmonar; SV = *sinus venosus;* VP = veia pulmonar. (Adaptada de Pough *et al.*[12])

A alternância de momentos com ampliada oxigenação (forame reduzido) e reduzida oxigenação (forame normal) possibilita um controle metabólico, facilitando a administração do consumo de calorias diretamente nos tecidos desses organismos. Com a reduzida oxigenação dos tecidos, Crocodyliformes podem subsistir longos períodos sem alimentos (excedendo 10 meses, no caso de organismos de maior massa) ou permanecer submersos por muito tempo (um mergulho comum dura por volta de 10 min, mas existem relatos de mergulhos de mais de 2 h). Alternativamente, altas taxas de oxigenação possibilitam maior aporte de energia para fuga, defesa, caça e atividades com maior consumo calórico (Figura 7.42).

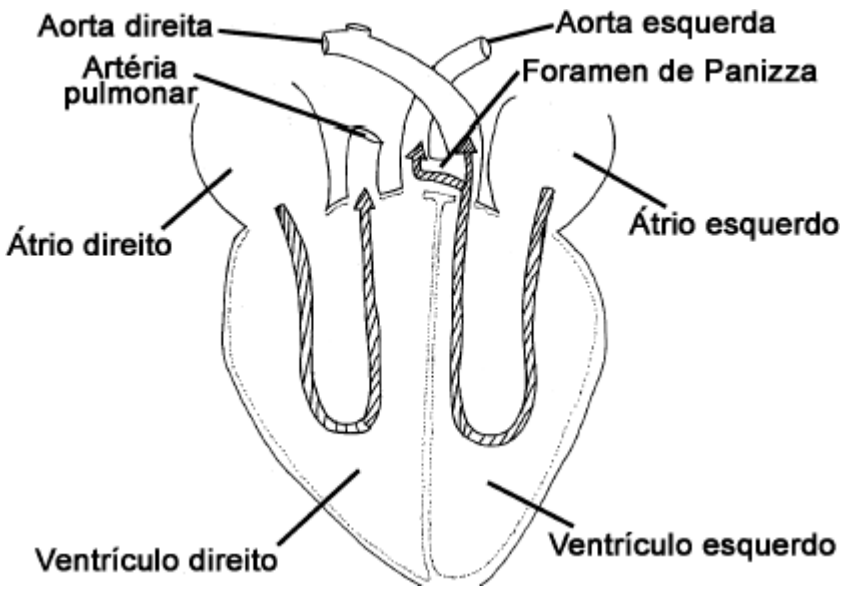


Figura 7.42 Fluxo sanguíneo dentro do coração de um Crocodylia. Observe o septo intraventricular completo, separando os

dois ventrículos e o forame de Panizza, responsável pela mistura de sangue oxigenado e desoxigenado, fora do coração, entre os dois arcos aórticos.

■ Excreção e osmorregulação

O sistema excretor dos vertebrados apresenta, de modo geral, as seguintes funções:

- manutenção de concentrações apropriadas de solutos
- manutenção de um volume corpóreo adequado (conteúdo hídrico)
- eliminação de produtos metabólicos
- eliminação de substâncias estranhas ou de seus produtos metabólicos.

Para um vertebrado terrestre, como os répteis, a principal ameaça é a desidratação. Contudo, o grupo que apresenta pele seca (com poucas glândulas) e altamente queratinizada é considerado como tendo uma pele impermeável à água. O ganho de água será por ingestão e alimentação.

Os rins dos répteis adultos são do tipo metanefro e variam em tamanho e formato. Nos quelônios e crocodilianos, eles são achatados, lobados e geralmente simétricos. Em alguns lagartos, eles podem ser lisos e quase esféricos, enquanto em serpentes são cilíndricos e alongados.[32] A região posteroventral do ureter é curta e apresenta uma túnica muscular de duas camadas. A bexiga urinária é uma estrutura de parede elástica que se junta à parede ventral da cloaca e está presente em quelônios e na maioria dos lagartos, mas ausente em serpentes e crocodilianos. Os ureteres e a bexiga se comunicam separadamente com a cloaca (Figura 7.43).

Os rins estão localizados lateralmente à coluna vertebral na região posterior do tronco; em geral, são estruturas alongadas. Histologicamente, caracterizam-se por glomérulos relativamente pequenos que tomam pouco líquido do corpo, de modo que podem apresentar longos túbulos para reabsorver a água. Os nefros carecem de longas alças de Henle. Os glomérulos se formam de capilares da artéria renal da veia cava posterior. A veia portarrenal, que recebe sangue da cauda e, em parte, das extremidades posteriores, forma um sistema capilar na zona dos túbulos e do sangue dos vasos da veia cava posterior.

A maioria dos répteis elimina como excreta principal o ácido úrico, uma substância nitrogenada que é insolúvel em água. As excretas são eliminadas no formato de uma pasta concentrada, representando mais uma economia desses animais com relação à perda de água. As espécies de hábito aquático apresentam algumas variações na concentração de ácido úrico, ureia e amônia.

Crocodyliformes atuais se assemelham a aves e lagartos, eliminando pela urina grandes quantidades de ácido úrico (70%) e amônia (20 a 30%) e reduzidas quantidades de ureia, o que faz com que esses organismos também percam pouca água. Nas tartarugas aquáticas, as excretas nitrogenadas consistem em mais de 75% de amônia; nas de água doce, consistem em partes aproximadamente iguais de amônia, ureia e ácido úrico; e nos jabutis, estes produzem até 90% de ácido úrico (como medida de conservação de água, reabsorvendo água da bexiga).

As tartarugas marinhas dispõem de glândulas especiais de sal localizadas na cabeça, capazes de secretar cloreto de sódio em concentração quase duas vezes maior que a água do mar. O produto dessas glândulas é liberado por meio de um ducto pelo canal lacrimal. Desde os tempos mais remotos, os observadores de tartarugas têm relatado que esses animais vêm à praia para pôr seus ovos com lágrimas nos olhos. Não se trata, portanto, de uma questão sentimental, como abordado no caso da tartaruga de Lewis Carrol (do livro *Alice no país das maravilhas*), mas sim de uma solução para o excesso de sal.

Nos Crocodylidae, os representantes atuais com ocorrência em ambientes marinhos, a salinidade é regulada a partir da excreção de forçada de sódio pelas glândulas exócrinas localizadas na língua; estas têm aparência de pontos escuros aleatoriamente espaçados. No entanto, essa regulação iônica não possibilita que esses crocodilianos consumam ativamente água salgada. Tais estruturas não são observadas em Alligatoridae nem em Gavialidae, restringindo a ocorrência e permanência destes em ambientes costeiros ou salinos.

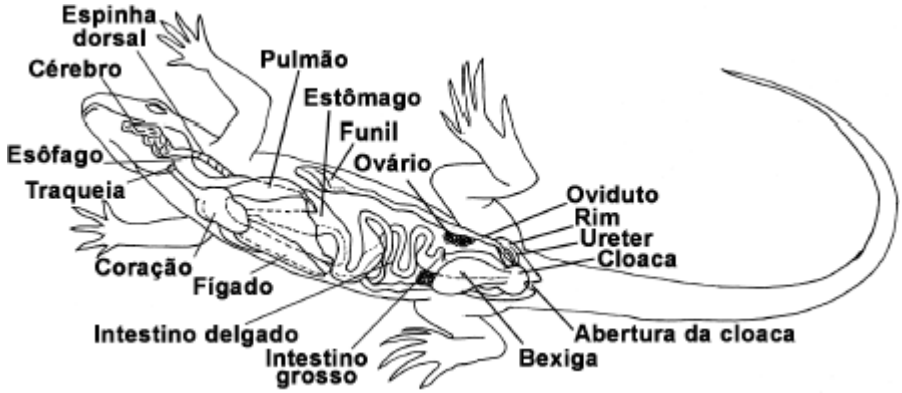


Figura 7.43 Anatomia interna de um lagarto fêmea. Observe a bexiga ventral à cloaca e a comunicação separada da bexiga e do ureter.

■ Sistema nervoso e órgãos dos sentidos

De modo geral, o sistema nervoso dos répteis se divide em sistema nervoso central (encéfalo e medula espinal), sistema nervoso periférico (nervos cranianos e raquidianos) e sistema nervoso autônomo (simpático e parassimpático).

No sistema nervoso central, a divisão do encéfalo corresponde à dos vertebrados primitivos, com a típica divisão longitudinal em prosencéfalo (telencéfalo, diencéfalo), mesencéfalo, rombencéfalo (metencéfalo e mielencéfalo). Primeiramente, diferencia-se do encéfalo dos anfíbios por um metencéfalo bem maior, assim como por um telencéfalo relativamente maior e mais diferenciado, mas nunca alcança o tamanho relativo de aves e mamíferos. Inicia a flexão do encéfalo: apical, média e nucal.

O telencéfalo apresenta lobos olfatórios bem formados, sendo que, nos quelônios, estão separados do restante do prosencéfalo. Pela primeira vez, em todos os amniotas, ocorre a mudança do centro de atividade encefálica para o telencéfalo (antes no mesencéfalo = centro de integração). Isso está relacionado com o aumento acentuado dos hemisférios cerebrais, resultante da invasão do pálio por muitas células nervosas na base dos hemisférios (corpo estriado) para formar o córtex cerebral (neopálio).

O diencéfalo é igual em todos os vertebrados e é importante na coordenação dos processos metabólicos, além de ser o centro determinante de processos de comportamento com relação à regulação da temperatura. O órgão parietal e a epífise estão bem formados e são visíveis dorsalmente. O mesencéfalo (cérebro médio) é bem desenvolvido, com lobos auditivos e ópticos, ligados às fibras do nervo óptico. Em todos os répteis, o teto do mesencéfalo é o centro de coordenação mais importante e realiza as funções de corte (durante a reprodução) e termorregulação; é mais desenvolvido nas espécies diurnas para a orientação por meio da visão.

O metencéfalo (cerebelo) é o maior, sendo mais desenvolvido nos crocodilianos e nos quelônios; é maior que dos anfíbios, mas não alcança o tamanho do cerebelo de alguns peixes nem se aproxima do das aves ou dos mamíferos. Parece que o tamanho está relacionado com a capacidade locomotora (grau e complexidade); é relacionado com o equilíbrio e a audição. A região do mielencéfalo (bulbo raquidiano) é contínua, sem demarcação com a medula espinal.

O sistema nervoso periférico em Reptilia é formado por nervos cranianos, que, pela primeira vez nos vertebrados, apresenta 12 pares de nervos cranianos, com um nervo acessório (XI) e um nervo hipoglosso (XII). Em alguns tipos, a base do nervo vago está fusionada com a do nervo acessório. Divide-se em três grupos: sensoriais, motores e misto. Nervos raquidianos ou espinais têm origem na medula, com número variável, sempre aos pares. A medula espinal e a área dos nervos espinais estão caracterizadas nos répteis, assim como nas aves e nos mamíferos, por uma separação das fibras sensitivas e motoras; as fibras sensitivas apresentam uma raiz dorsal ou posterior (fibras aferentes conduzem impulso para o sistema nervoso central); as fibras motoras têm uma raiz ventral ou anterior (fibras eferentes conduzem impulso nervoso para fora do sistema nervoso central).

O grupo Reptilia está representado por animais que são principalmente orientados pela visão.[29] Atualmente, já é bem conhecido que os répteis apresentam grande variedade de sinalizações visuais ou comportamentais, importantes em todos os aspectos do seu ciclo de vida.[39] A visão na maioria dos répteis é o sentido predominante. Em geral, o globo ocular é sustentado por uma cartilagem esclerótica e por placas escleróticas ósseas, exceto nas serpentes. A retina contém bastonetes nos animais noturnos e cones nos de hábitos diurnos, em maior quantidade que nos anfíbios. As glândulas lacrimais, as glândulas de choro e a glândula de Harder funcionam para lubrificação e todas as três são bem desenvolvidas no grupo. As pupilas podem ser desde esféricas a elípticas e, neste caso, são geralmente orientadas verticalmente.

O paladar é um sentido já conhecido nos répteis, com botões gustativos na faringe e, em algumas espécies, nas bordas das coanas. É pouco conhecido o sentido do tato, da temperatura e da dor nos répteis. Em diversos tipos, houve comprovação não apenas de terminações nervosas livres, como também de corpúsculos táteis.

Os órgãos de equilíbrio são constituídos de modo parecido aos dos anfíbios; no entanto, o ouvido interno, na zona do sáculo, se diferencia consideravelmente. Em Reptilia, a lagena (que nos anfíbios é somente uma ligeira evaginação da parede do sáculo) é um estrutura alongada, formando um conduto coclear que contém a mácula e a papila basilar, também denominado de Órgão de Corti. A papila basilar é constituída propriamente de receptor de som. A função da mácula e da lagena não está clara.

O ouvido médio é um canal pelo qual passam as ondas sonoras e varia muito dentro dos diversos grupos de répteis. O extremo proximal da columela (hiomandibular nos anfíbios) fica, normalmente, com a janela oval, e o extremo distal, que costuma estar em contato com o tímpano, se articula com o osso quadrado. O tímpano, quando presente, fica junto à parte posterior das mandíbulas, ligeiramente fundo em relação à superfície do corpo, podendo estar coberto por uma membrana.

A comunicação química é parte integrante do comportamento social exibido pelos répteis. A utilização da sinalização

química pelos animais confere grande eficiência energética para os indivíduos, uma vez que apresentem baixo custo energético para a sua produção, além da possibilidade de esse sinal químico ficar no meio ambiente por algum tempo após ter sido liberado pelo organismo produtor, que em muitos casos já não está mais presente na área em que liberou. Outra vantagem dos sinais químicos é que estes têm grande eficiência em atuar durante o período noturno e também são capazes de alcançar grandes distâncias.

Em répteis, cada órgão nasal consiste em uma narina externa, um vestíbulo, a cavidade nasal propriamente dita, um ducto nasofaringeal e uma narina interna. Estas estruturas servem como passagem de ar e contêm um epitélio não sensitivo, visto que o epitélio olfatório fica, principalmente, no teto da cavidade nasal. O órgão de Jacobson também é uma estrutura olfatória, mas usada principalmente para detecção de odores particulados químicos. Em Squamata, a comunicação com a cavidade oral é feita por um fino ducto, que recebe a informação química pela língua (Figura 7.44). Esse órgão é ausente em crocodilianos e, em quelônios, está localizado dentro da cavidade nasal, e não em um compartimento separado.

Além dos sentidos descritos, as serpentes desenvolveram um sentido extra de localização pela fosseta loreal, que nada mais é que uma abertura entre os olhos e a narina, presente em todos os viperídeos americanos (jararacas, cascavéis e surucucus). Essas aberturas apresentam uma membrana ricamente enervada, com terminações nervosas capazes de perceber variações mínimas de temperaturas. As emissões de calor, emanadas pelo animal homeotérmico, chegam à membrana e, por meio das enervações ligadas ao cérebro, criam uma "imagem térmica" altamente precisa, fornecendo o tamanho do animal (por meio das concentrações dos raios infravermelhos), a distância (pela variação de temperatura) e os movimentos (pelo deslocamento da "imagem térmica").

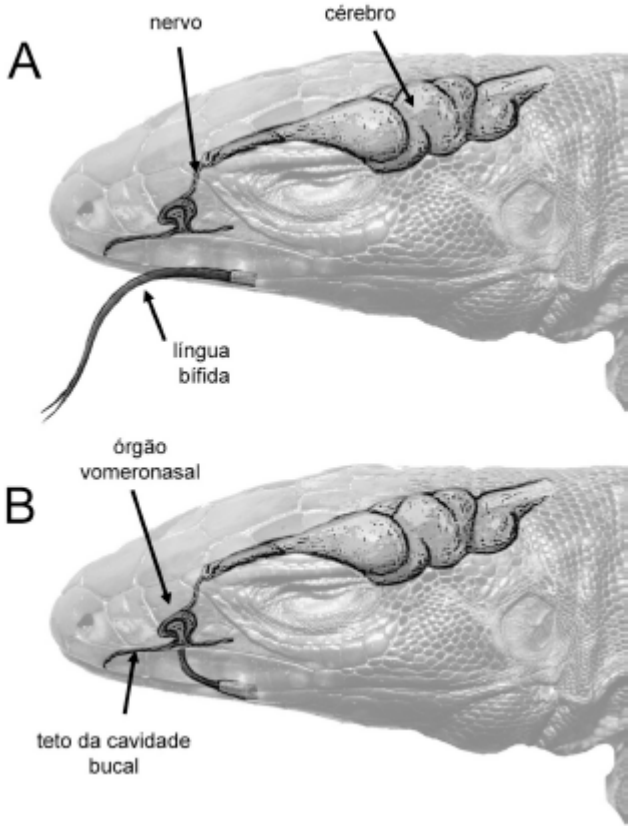


Figura 7.44 Órgão de Jacobson ou vomeronasal de Squamata. **A.** A língua se estende, capturando partículas químicas pelo ar. **B.** A língua retrai e passa a informação para as aberturas do órgão vomeronasal no teto da cavidade bucal.

■ Reprodução e desenvolvimento

A anatomia básica do sistema reprodutor e os processos de oogênese e espermatogênese são característicos de todos os vertebrados.

Em répteis, o par de ovários nas fêmeas ocupa a mesma localização dos testículos nos machos; em Squamatas, é comum o ovário direito anteceder o esquerdo. Algumas espécies de serpentes não têm o ovário esquerdo (Mader, 1996). Dependendo do estágio de oogênese, os ovários podem ser pequenos e granulares ou grandes sacos lobulares cheios de folículos esféricos ou elipsoidais. Um oviduto é adjacente a cada um dos ovários e abre, independentemente, no *sinus* urogenital da cloaca. Os testículos variam de ovoides a fusiformes e, em geral, localizam-se lado a lado, apesar de o testículo direito ser mais anterior que o esquerdo em serpentes e em alguns lagartos.

A espermatogênese acontece nos testículos e os espermatozoides amadurecidos são encontrados ainda no próprio testículo e no vaso deferente. A maturação estrutural final acontece no oviduto da fêmea.

Já a oogênese acontece no ovário, onde os óvulos recebem o vitelo, substância nutritiva rica em lipoproteínas e glicogênio. Assim como em outros vertebrados, durante a ovulação, o óstio (abertura do oviduto) engloba o ovário para que o óvulo entre no oviduto; este produz albúmen e a casca. O útero acomoda os ovos nas espécies ovíparas antes da ovoposição e a gestação nas espécies vivíparas.

Todos os répteis têm fertilização interna. Um dos passos importantes para a ocupação do ambiente terrestre foi a mudança da fertilização externa para a interna, que veio associada à alteração do ovo gelatinoso anamniota para o ovo amniota. A fertilização do óvulo agora deve ser feita antes que a casca seja depositada no ovo; para isso, todos os répteis têm órgãos copulatórios. Crocodilianos e Testudines têm um único pênis mediano, enquanto os Squamata apresentam um par de hemipênis (Figura 7.45).

O hemipênis é característico de Squamata. Durante a cópula, apenas um dos hemipênis é evertido, sendo posteriormente retraído por uma musculatura intrínseca. Esses órgãos geralmente apresentam diversas ornamentações de espinhos e cristas, que são amplamente usados como caracteres sistemáticos.

A fertilização acontece quando o óvulo entra no oviduto, fato que geralmente é associado ao momento da cópula. No entanto, algumas fêmeas podem armazenar esperma nos seus tratos reprodutivos, de modo a ser capaz de fecundar os óvulos no caso da ausência de machos ou em ciclos reprodutivos desassociados. Dentre as serpentes, nas quais a cópula antecede a ovulação em muitos meses, é comum a fêmea armazenar esperma na parte anterior do oviduto.

Os répteis podem ser ovíparos ou vivíparos. Enquanto as espécies vivíparas geram filhotes completamente formados e independentes, as espécies ovíparas depositam ovos com embriões ainda em formação. Os ovos das espécies ovíparas apresentam uma casca semelhante ao couro ou à calcária, que protege o embrião contra choques mecânicos e perda de água, ainda assim possibilitando a troca de gases respiratórios.

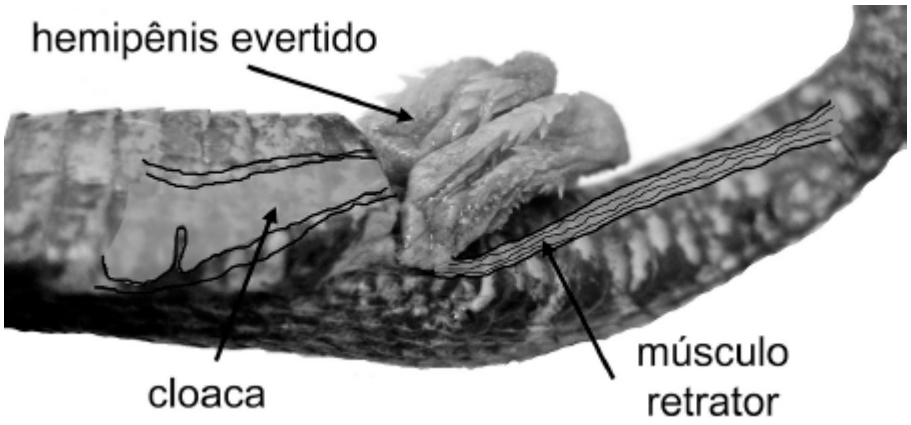


Figura 7.45 Base da cauda de uma serpente, mostrando o hemipênis evertido. Observe o esquema do músculo retrator, responsável pela eversão do órgão. (Esta figura encontra-se reproduzida em cores no Encarte.)

A viviparidade é um modo derivado de reprodução nos répteis, encontrado apenas nos Squamata. Algumas linhagens são inteiramente ovíparas (Dibamidae, Helodermatidae, Leptotyphlopidae, Pygopodinae, Pythoninae, Teiidae e Varanidae), enquanto outras são inteiramente vivíparas (Acrochordidade, Aniliidae, Boinae, Shinisauridae, Thamnophiini, Tropidophiidae, Uropeltidae, Xantusiidae e Xenosauridae).[12] Dentre as famílias que apresentam tanto espécies ovíparas como vivíparas, a viviparidade teve pelo menos 100 origens independentes, geralmente associadas a climas frios (altas altitudes e latitudes).

■ Comportamento de nidificação e cuidado parental

Os quelônios depositam seus ovos em diferentes ambientes terrestres, que podem ser praias fluviais ou costeiras, solos barroso e arenoargiloso próximos aos cursos d'água ou em meio à vegetação.[48] Diversas espécies de serpentes depositam seus ovos de maneira mais casual, em folhagens ou cavidades no solo ou em árvores. Lagartixas são conhecidas por colarem seus ovos em paredes.

Os Testudines de água doce e terrestres costumam depositar seus ovos em ninhos que são construídos dentro de suas áreas domiciliares. É provável que os mecanismos de orientação que usam para encontrar as áreas de nidificação sejam os que também são utilizados para encontrar seu caminho entre as áreas de forrageio e de repouso. A familiaridade com sinais locais é um método eficiente de navegação para essas tartarugas, que também podem utilizar o sol para orientação. Já as tartarugas marinhas enfrentam obstáculos maiores, porque o mar aberto não tem sinais conspícuos, e também porque as áreas de

alimentação e nidificação são geralmente muito separadas.[29] A capacidade que as tartarugas marinhas têm de nadar por milhares de quilômetros de oceano e encontrar seu caminho até praias de nidificação, que podem consistir em não mais que estreitas enseadas de uma pequena ilha, é um fenômeno surpreendente.[29]

As fêmeas utilizam as patas posteriores para escavar um ninho na areia ou solo, onde depositam uma postura que varia de quatro ou cinco ovos, nas espécies pequenas, até mais de 100 ovos, nas maiores tartarugas marinhas. O número, o formato e a dimensão dos ovos variam de acordo com as espécies e o tamanho das fêmeas. As tartarugas das famílias Cheloniidae, Dermochelyidae e Chelydridae depositam ovos com cascas moles e flexíveis, a exemplo da maioria das espécies das famílias Emydidae e Pelomedusidae. Os ovos das tartarugas das famílias Carettochelyidae, Chelidae, Kinosternidae, Testudinidae e Trionychidae apresentam casca rígida. Em geral, os ovos com casca mole desenvolvem-se mais rapidamente que os de casca rígida.[29]

O desenvolvimento embrionário também varia de acordo com a espécie, podendo ser de 28 até 420 dias.[29] O longo período de desenvolvimento embrionário torna seus ninhos vulneráveis aos predadores. Durante o processo de eclosão, os filhotes utilizam o ovorruptor ou dente do ovo (uma pequena estrutura esbranquiçada e pontiaguda localizada abaixo das narinas) para fazer pequenos cortes na casca do ovo, que depois são ampliados pela movimentação da cabeça e dos membros torácicos. Esse processo dura em torno de 1 a 2 dias.[35]

As tartarugas são autossuficientes ao nascer; em alguns casos, no entanto, interações entre os jovens podem ser essenciais para tornar possível que abandonem o ninho. Os ninhos das tartarugas marinhas são muito profundos; os ovos podem estar enterrados a 50 cm abaixo da superfície da areia e as tartarugas que eclodem devem se dirigir à superfície pela areia. Após várias semanas de incubação, todos os ovos eclodem dentro de um período de poucas horas, e cerca de 100 filhotes ficam em uma pequena câmara no fundo do ninho. A atividade espontânea de poucos indivíduos coloca todo o grupo em movimento, uns rastejando sobre os outros. As tartarugas do topo da pilha deslocam areia do teto da câmara à medida que se arrastam, e a areia cai através do aglomerado de filhotes até o fundo da câmara.[29]

Gradualmente, todo o grupo de tartarugas move-se para cima, pela areia, como uma unidade, até que cheguem à superfície. À medida que os filhotes se aproximam da superfície, as altas temperaturas da areia provavelmente inibem sua atividade, e eles aguardam, a alguns centímetros abaixo da superfície, até a noite, quando um declínio da temperatura desencadeia a emergência.[29]

O cuidado parental é distribuído de maneira irregular entre os clados de répteis, com a maioria das espécies não apresentando este comportamento. Tartarugas, por exemplo, raramente cuidam diretamente de seus ninhos, protegendo o local por, no máximo, 3 dias; por outro lado, o cuidado com a prole é universal em crocodilianos.

As espécies de crocodilianos, no entanto, apresentam cuidados parentais de diferentes tipos e níveis de envolvimento, com exceção dos Gaviais, que não apresentam tal estratégia. Em geral, espécies que dividem hábitat apresentam uma divergência temporal nos períodos reprodutivos, sincronizada com a sazonalidade e os ciclos de inundações e secas regionais. Comumente, crocodilos e jacarés constroem ninhos com materiais disponíveis em seus hábitats (madeira apodrecida, serrapilheira, raízes, solo, cupinzeiros, formigueiros desativados, tocas abandonadas), geralmente buscando umidade ambiente, mas não saturação total do ninho. Gaviais depositam a ninhada, à semelhança de certos quelônios, em buracos escavados em praias fluviais. O tempo de incubação dura entre 40 e 80 dias, dependendo da espécie, e a ninhada costuma variar de 20 a 80 ovos, com fêmeas de maior porte apresentando maiores ninhadas.

O cuidado parental inicia-se com a construção do ninho e sua defesa em quase tempo integral. Fêmeas são aguerridas na proteção do ninho contra praticamente qualquer perigo, mesmo vertebrados maiores. Em algumas espécies, os machos podem desempenhar alguma proteção ao ninho ou à localidade em que o ninho foi construído. Durante a eclosão dos ovos, os neonatos emitem chamados que estimulam a fêmea a esperar próxima ao ninho e, em algumas espécies, até mesmo a sua abertura para a facilitação da saída dos pequenos crocodilianos.

Depois da eclosão, diferentes espécies apresentam estratégias distintas. Algumas se mantêm próximas aos infantes por diferentes intervalos de tempo, chegando a 18 meses. Outras transportam os neonatos a locais mais restritos de corpo d'água, muitas vezes com vegetação restritiva ao deslocamento de organismos de maior porte que os filhotes. Os cuidados podem variar desde a simples presença da fêmea adulta até casos, ainda debatidos, de alimentação dos jovens durante poucos dias depois da eclosão. Durante o primeiro ano de vida, os filhotes apresentam um gregarismo intenso.

Algumas espécies de Squamata também exibem comportamento parental. O cuidado com o acompanhamento dos ovos e a manutenção do calor no ninho é comum em serpentes Boidae. Muitas espécies das famílias Colubridae, Elapidae e Viperidae, assim como lagartos do gênero *Eumeces*, são conhecidas por cuidarem dos ovos com visitas ao lugar de ovoposição. Apesar de não ser comum o cuidado com os filhotes depois de eclodidos dos ovos, algumas serpentes Crotalinae podem permanecer próximas aos filhotes até a primeira muda destes.

O cuidado parental no grupo dos Testudines, de modo geral, é tido como inexistente por muitos pesquisadores, mas é

considerado existente por outros que discutem os cuidados com a prole desde a escolha do local, para poder depositar os ovos (comportamento de nidificação), até enganar predadores com os rastros deixados na praia, como as tartarugas marinhas. Uma pesquisa ainda não publicada com as tartarugas-da-amazônia (*Podocnemys expansa*) já descreveu pelo menos sete tipos diferentes de vocalizações para a espécie, sendo quatro tipos de sons diferentes emitidos pelos filhotes (Projeto Chelonia: http://www.oeco.com.br/salada-verde/24104-vamos-tomar-sol-diz-a-tartaruga). Pelo fato de os sons emitidos pelas tartarugas serem capazes de atravessar barreiras como a água e a areia, existe a hipótese de que as vocalizações sejam um modo de comunicação entre os filhotes saindo do ninho e as fêmeas, dentro da água. Desse modo, a proposta é de que o cuidado parental não está relacionado apenas com o momento em que os filhotes eclodem, e sim com qualquer maneira ou comportamento exibido pela fêmea para garantir o sucesso de eclosão dos filhotes e de sua sobrevivência posteriormente.

■ Determinação sexual

O sexo de alguns Lepidosauria, da maioria dos quelônios e de todos os crocodilianos não é determinado pelo genótipo, como é comum em mamíferos, mas pela exposição a temperaturas específicas durante estágios de desenvolvimento. Em algumas temperaturas, somente são produzidas fêmeas e, em outras, apenas machos.[78]

A análise dos parâmetros que controlam a temperatura da incubação é uma tarefa árdua, pois as condições físicas do local da desova e as características meteorológicas variam muito no ambiente natural, sendo difícil separar a influência de cada fator, assim como quantificar a sua importância.[79]

De acordo com Ferreira Jr.,[79] a descoberta da determinação sexual dependente da temperatura de incubação (DST) chamou a atenção para as condições em que ocorre a incubação. Em inglês, são encontradas duas siglas, TSD (*temperature-dependent sex determination*) ou EDS (*environmental sex determination*), para o termo "determinação sexual dependente da temperatura de incubação". Na DST, uma determinada faixa de temperatura induz o desenvolvimento de machos e a outra faixa de temperatura, o desenvolvimento de fêmeas. Separando essas faixas termais, existe uma zona de transição em que são gerados machos e fêmeas. Neste caso, as condições físicas que interferem na incubação terão um papel decisivo na proporção de indivíduos machos e fêmeas produzidos em cada ninho (razão sexual). Para espécies com DST, a diferença na razão sexual é devido à influência da temperatura de incubação, e não a taxas de mortalidade diferenciadas entre os sexos.[80] O intervalo de temperatura que produz cada um dos sexos é muito pequeno, geralmente em torno de 1°C.

A determinação sexual depende do efeito cumulativo da temperatura. No estágio inicial, no primeiro terço da incubação, a temperatura influencia a determinação sexual, mas a reversibilidade é possível. No segundo terço da incubação, a determinação sexual é irreversível; nesse estágio, a temperatura atua na síntese de enzimas envolvidas na diferenciação das gônadas.

Existem três padrões descritos de DST. A maioria das tartarugas exibe o padrão 1a, quando os machos são produzidos em temperaturas mais baixas e as fêmeas, em temperaturas mais altas. No padrão 1b, ocorre o contrário, ou seja, machos produzidos em temperaturas mais altas e fêmeas em temperaturas mais baixas. Esse padrão é encontrado em várias espécies de lagartos. O padrão 2 é um pouco mais complexo, com machos sendo produzidos em temperaturas intermediárias e as fêmeas, em temperaturas mais baixas e mais altas. Esse padrão é encontrado em Crocodylia, algumas espécies de tartarugas e alguns lagartos. Extremos de temperaturas (inferiores a 26 e superiores a 40°C) são danosos à embriogênese e à sobrevivência da ninhada.

■ Dimorfismo sexual

Dimorfismo sexual de tamanho, formato, cor e/ou comportamento é um fenômeno comum entre vertebrados. A seleção sexual, agindo por meio da escolha do macho pela fêmea e por competição entre machos, em geral, é utilizada como uma explicação plausível para a evolução do dimorfismo.[81] No entanto, a seleção natural também pode ter papel importante quando a relação entre ecologia e morfologia difere entre os sexos, possibilitando a utilização diferencial de nichos ecológicos e reduzindo a competição entre machos e fêmeas.[82,83]

Em serpentes, por exemplo, o dimorfismo sexual pode ser encontrado com relação ao comprimento do corpo, da cabeça e da cauda, produção e composição do veneno, idade que alcança a maturidade sexual e outros aspectos morfológicos e bioquímicos.[84]

Em Testudines, alguns caracteres morfológicos externos são utilizados para identificar machos e fêmeas, tais como casco mais baixo e cauda mais comprida nos machos, além de uma concavidade no plastrão e garras dos membros anteriores mais compridas que as fêmeas.[48,65] Os machos adultos de *Hydromedusa maximiliani* (tartaruga-pescoço-de-cobra), por exemplo, são maiores que as fêmeas em comprimento da carapaça e apresentam um plastrão com concavidade (Figura 7.46), que auxilia durante a cópula.[65]

O dimorfismo sexual com relação ao tamanho é muito comum. Em inglês, esse fenômeno recebe a sigla de SSD (*sexual size*

dimorphism). Em lagartos, machos são maiores que fêmeas na maioria dos casos, alcançando extremos de os machos serem 50% maiores que as fêmeas em gêneros como *Anolis, Tropidurus, Amblyhynchus* e Varanus.[85]

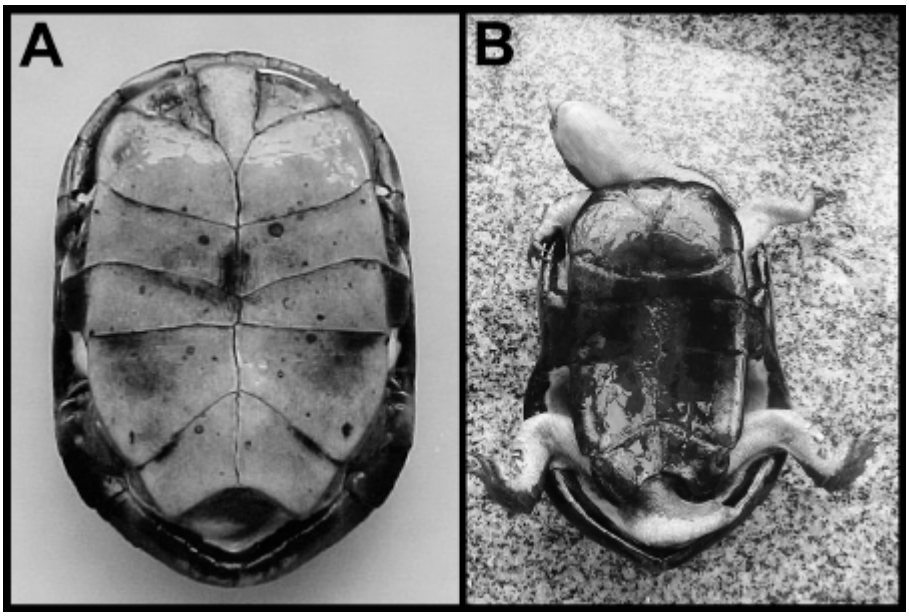


Figura 7.46 Dimorfismo sexual em *Hydromedusa maximiliani*, evidenciado no plastrão sem concavidade da fêmea **(A)** e no plastrão com concavidade do macho **(B).** (Esta figura encontra-se reproduzida em cores no Encarte.)

Por outro lado, serpentes, apesar de ser um clado derivado de lagartos, apresentam outro padrão, com fêmeas maiores que machos na maioria das espécies. As fêmeas excedem os machos em mais de 50% de comprimento em gêneros como *Nerodia, Farancia, Laticauda, Morelia* e *Ramphotyphlops*. As diferenças em massa corporal também são bem amplas em gêneros de Boidae como *Morelia, Python* e *Eunectes.*[85]

Muitas espécies de quelônios apresentam dimorfismo sexual, sendo expressa principalmente na diferença de porte entre machos e fêmeas, em que o macho costuma ser maior que a fêmea,[35] ou a fêmea também pode ser maior que o macho, como ocorre em *Trachemys scripta* e *Phrynops geoffroanus* (cágado-de-barbicha). Na maioria dos casos, assim como em serpentes, as fêmeas são maiores que os machos, com casos extremos de fêmeas sendo duas ou três vezes maiores que os machos no gênero *Kachuga* e *Graptemys.*[85]

Apesar de poucos dados para Crocodylia, na maioria dos casos, os machos excedem as fêmeas em cerca de 20 a 40% do comprimento em *Alligator, Caiman* e *Crocodylus*. No entanto, fêmeas são um pouco maiores que os machos em espécies de menor porte, tais como *Alligator sinensis* e o crocodilo-anão, *Osteolaemus tetraspis.*[85]

Sistemática e filogenia

Os quelônios são caracterizados por um plano corporal altamente derivado, tornando difícil a análise de suas relações com outros grupos de Reptilia. Considerando os grupos recentes de répteis, os Testudines são classificados tradicionalmente na base da árvore filogenética, como grupo-irmão do grupo Lepidosauria + Archosauria. A característica mais distintiva do grupo é o corpo de uma tartaruga, que é uma armadura dérmica composta de uma carapaça dorsal e um plastrão ventral. O desenvolvimento do casco de tartaruga está correlacionado com mudanças proeminentes, que afetam mais o esqueleto axial e a cintura peitoral. A carapaça da tartaruga é uma estrutura corpórea única que combina endoesqueleto, formado pela parte dérmica ossificada (costelas e vértebras neurais).

Atualmente, os quelônios estão representados por 14 famílias, 100 gêneros pertencentes a duas subordens: Cryptodira e Pleurodyra. Os criptodiras representam em torno de 80% das espécies de quelônios e 11 famílias (Trionychidae, Dermatemydae, Carettochelydae, Cheloniidae, Dermochelydae, Emydidae, Testudinidae, Kinosternidae, Bataguridae, Chelydridae, Platystermidae), enquanto os pleurodiras apresentam apenas três famílias (Chelidae, Pelomedusidae, Podocnemidae).[86]

No Brasil, há 36 espécies, com representantes de todas as famílias sul-americanas, sendo a fauna brasileira composta principalmente de espécimes pertencentes à subordem Pleurodira, Família Chelidae (20 espécies).

Dentre os Pleurodira, destaca-se a família Chelidae com 11 gêneros e aproximadamente 40 espécies no mundo,[48] das quais

23 ocorrem na América do Sul e 19 no Brasil.

Os Crocodyliformes são, juntamente com as aves, os únicos e últimos representantes vivos dos Archosauria.[87] Aparecem no registro fóssil durante o Triássico Médio há aproximadamente 210 milhões de anos, e estão dentre os mais primitivos Archosauria, emergindo de linhagens de "tecodontes".[3] Diversos caracteres pós-cranianos os relacionam proximamente com alguns grupos de Archosauria primitivos, como os Aetosauria, Rauisuchia e Poposauridae.[88] Tal relação foi proposta por uma análise da semelhança da estrutura e organização do calcâneo e astrágalo, caracterizada como "crurotarso" ou "tarso normal de crocodilo". A condição de tarso "crocodiliano" confere a esta proposta sistemática um monofiletismo. Tal condição, e por consequência um grado, foi então denominada Crocodylotarsi.[87] Outros autores como Sereno e Arcucci[88] propõem a inclusão de Ornitosuchidae dentre os Crocodylotarsi e a criação de um grupo monofilético mais amplo dentre os "tecodontes" primitivos, os Crurotarsi; sendo então grupo-irmão dos Ornithodyra, que inclui os Pterosauria, e os Dinosauria avianos e não avianos e aves. De modo geral, essas propostas são complementares e amplamente aceitas,[45,88] ainda que outros atribuam a essas características uma menor importância, sustentando na exclusão dos caracteres tarsais que outros caracteres ainda manteriam a monofilia dos Crurotarsi[89] (Figura 7.47).

A despeito das implicações sistemáticas, as modificações tarsais observadas entre os "tecodontes" primitivos da linhagem dos Crocodylomorpha foram marcadas por uma tendência que era a obtenção de posturas progressivamente mais eretas (membros projetados parassagitalmente ao corpo).

O táxon Crocodylomorpha foi proposto por Walker[91] para agrupar todos os Archosauria de aspecto crocodiliano, recentes e fósseis, com exceção dos Aetosauria, Rauisuchia e Poposauria. Tal proposta foi sustentada por diversos caracteres cranianos e pós-cranianos por autores diversos.[87,88] Este grupo é formado pelos Crocodyliformes + Sphenosuchia. O táxon Crocodyliformes relaciona os "crocodilianos" *lato sensu*, sendo eles compostos pelos Protosuchia + Mesoeucrocodylia.[87]

Os Protosuchia são Crocodyliformes primitivos temporalmente distribuídos do Triássico Médio ao Cretáceo Inferior.[92] Estão registrados em rochas do Triássico Médio ao Jurássico Inferior em todos os continentes. O primeiro a ser descrito foi *Protosuchus richardsoni* Brown, em 1933,[93] na América do Norte. Apresenta pequeno porte, crânio alto e rostro curto, órbitas laterais e narinas externas frontais e esqueleto apendicular leve, caracterizado por longos membros posteriores adequados à terrestrialidade,[93,94] e provavelmente a hábitos cursoriais.[91]

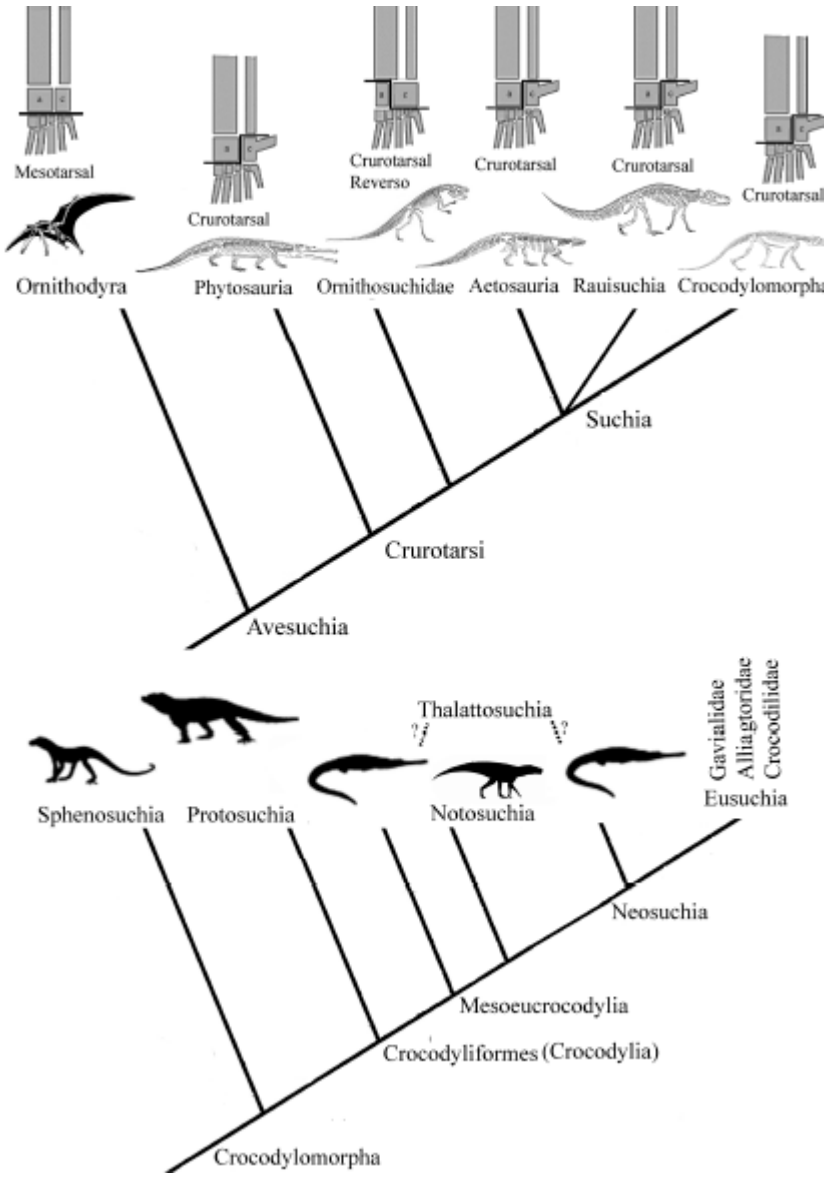


Figura 7.47 Proposta filossistemática para Avesuchia e Crocodylomorpha, de acordo com Benton (2004).[90]

O táxon Mesoeucrocodylia agrupa uma grande diversidade de formas do Jurássico, Cretáceo e Cenozoico, e compostos pelos grupos Thallatosuchia + Metasuchia.[87]

Os Thallatosuchia são um grupo provavelmente polifilético de crocodilianos jurássicos e cretáceos com adaptações à vida aquática (possivelmente marinha). São caracterizados por rostro longo, membros reduzidos e em formato de nadadeiras, cauda longa e terminada em um remo caudal, redução dos osteodermos ou concentração dos mesmos no dorso. Algumas propostas sistemáticas incluem os Thallatosuchia como um grupo-irmão dos Metasuchia[87] e outras como grupo-irmão dos Neosuchia,[94] ou até mesmo como um grupo polifilético, e distribuídos entre os Neosuchia e Metasuchia.[95]

Os Metasuchia são compostos pelos Ziphosuchia, por um grande número de famílias de afinidade sistemática complexa e controversa, e pelos Neosuchia; têm sua origem no Jurássico Superior e grande irradiação durante o Cretáceo. Os Ziphosuchia são um grupo diverso de Crocodyliformes de hábitos terrestres registrados em rochas do Cretáceo Inferior ao Mioceno. São divididos em diversos táxons com afinidades complexas e controversas. Dentre eles, estão os Notosuchia (Notosuchidae, Sphagesauridae, Baurusuchidae e uma série de espécies com sistemática indefinida) e Sebecia (que inclui diversos táxons do Cretáceo e Paleogeno, tais como *Peirosaurus, Trematochampsa* e *Sebecus).*[96,97] Sua história evolutiva e a distribuição paleobiogeográfica parecem estar atreladas a eventos de vincariância[98] e condicionados fortemente pelo clima e tectonismo (deriva continental).

Os Notosuchia são Crocodyliformes de pequeno a médio porte, crânios curtos e moderadamente altos, dentição numericamente reduzida, heterodontia morfológica e funcional e probabilidade de movimentos anteroposteriores da mandíbula. Estão distribuídos no Cretáceo Inferior e Superior, em localidades do contexto no gondwânico (América do Sul, África e Madagascar). Seus hábitos de vida são alvo de discussões, sendo por vezes propostos como onívoros e até mesmo herbívoros.[99,100]

O derradeiro grupo a aparecer na história geológica dos Crocodyliformes foi o dos Neosuchia, que abrangeria diversos táxons originados a partir do final do Cretáceo, como os Goniopholidae e Pholidosauridae,[87] e durante o Paleógeno e Neógeno, como os Nettosuchidae, Stomatosuchidae, Mekkosuchidae e Pristichampsidae. Os Neosuchia englobam também os Eusuchia recentes.

O presente estado do conhecimento a respeito dos Crocodyliformes recentes admite a existência de três famílias: Crocodylidae, Alligatoridae e Gavialidae. São reconhecidos cinco gêneros de Alligatoridae, três de Crocodylidae e apenas um de Gavialidae (há divergências sobre a localização de pelo menos um gênero, *Tomistoma*, que é filossistematicamente alocado em Gavialidae de acordo com dados morfológicos, e em Crocodylidae, a partir de informações moleculares) (Figura 7.48).

Dentre os répteis atuais, os tuataras, os lagartos, as Amphisbaenia e as serpentes formam os Lepidosauria, grupo-irmão dos Archosauria (aves + crocodilianos). Os Lepidosauria apresentam como sinapomorfias: abertura transversal da cloaca; muda regular da pele; desenvolvimento de planos de fratura na cauda (autotomia da cauda); dentre outros caracteres anatômicos.

Dentre os Lepidosauria, Rhynchocephalia é grupo-irmão dos Squamata (serpentes, lagartos e anfisbenas). Rhyncocephalia inclui um grupo diverso de táxons extintos e duas espécies atuais de tuataras: *Sphenodon punctatus* e *Sphenodon guntheri* (família Sphenodondia).

Os Squamata podem ser diagnosticados por mais de 70 caracteres, principalmente relacionados com o sistema musculoesquelético, atestando a monofilia do grupo.[17] Os crânios apresentam alto grau de cinetismo, quando comparados com os crocodilianos, os testudines e os tuataras. Dentre as sinapomorfias do grupo, há:

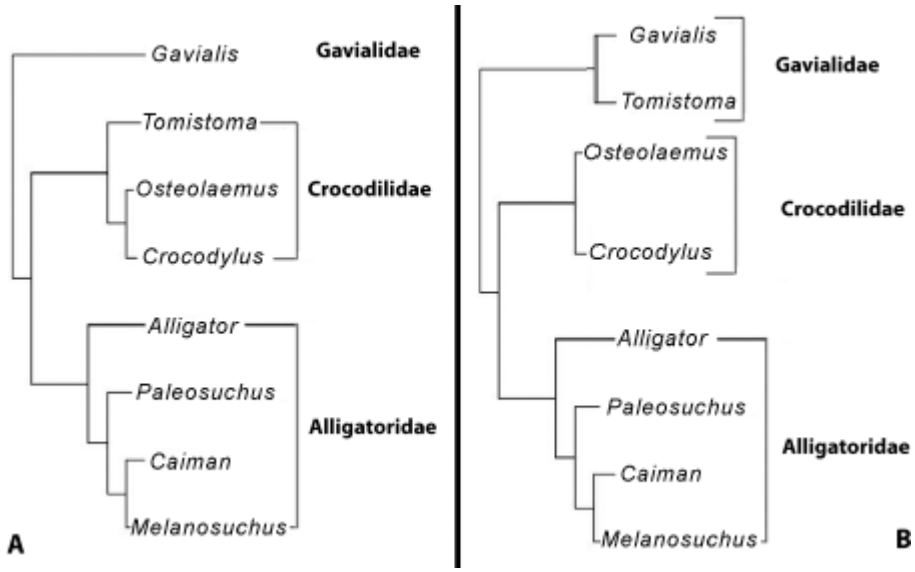


Figura 7.48 Propostas filogenéticas acerca das relações entre Aligatoridae, Crocodylidae e Gavialidae, com base em dados morfoanatômicos **(A)** e moleculares **(B).**

- no crânio, um pré-maxilar único (fusionado) e um parietal único
- ausência de dente vomeriano
- articulação especializada no pulso e no tornozelo
- quinto metatarso em formato de gancho
- um par de órgãos copulatórios (hemipênis)
- órgão vomeronasal (de Jacobson) separado da cápsula nasal
- glândulas femorais e pré-anais
- ducto lacrimal unido ao ducto vomeronasal.[12]

A sistemática do grupo Squamata ainda está em debate. Há pouco consenso sobre as relações entre os maiores clados do grupo (p. ex., Iguania, Gekkota, Scincomorpha, Anguimorpha, Amphisbaenia, e Serpentes) ou até a inclusão ou exclusão de certas espécies dentro desses clados. Em geral, as análises cladísticas com base na morfologia concordam com a dicotomia do grupo entre Iguania e todos os outros táxons.[32]

As posições filogenéticas de Amphisbaenia, de Dibamidae e de serpentes são particularmente problemáticas e difíceis de estimar. A comum perda dos membros por esses grupos significa que muitos caracteres informativos foram perdidos. As morfologias extremamente especializadas e muitas vezes convergentes desses clados dificultam as análises e mascaram as relações com os outros Squamata. Assim, cada um desses grupos já foi associado a variados clados dentro de Scleroglossa.[12]

Sugestão de aulas práticas

1. Identificar os caracteres morfológicos externos para as principais linhagens de répteis atuais: Crocodylia, Testudines, Squamata (lagartos, serpentes e Amphisbaenia).

2. Separar uma cobra-de-vidro (Squamata, Anguidae, *Ophiodes*), uma cobra-de-duas-cabeças (Squamata, Amphisbaenia) e uma cobra-coral (Squamata, Elapidae).

3. Separar uma serpente peçonhenta da não peçonhenta.

4. A partir do plano corpóreo de uma tartaruga, cágado ou jabuti, tentar inferir sobre o ambiente onde vive, bem como os possíveis hábitos alimentares.

5. Identificar e classificar os crânios de um lagarto, uma serpente, uma tartaruga e um jacaré.

Sugestão de leitura

Sociedade Brasileira de Herpetologia: www.sbh.org.br

Reptile Database: www.reptile-database.org/

Turtles of the World: http://www.eti.uva.nl/turtles/Turtles2.html

Chelonian Conservation and Biology: www.chelonian.org/ccb

Turtle and Tortoise Newsletter: www.chelonian.org/ttn

Família Chelidae: www.chelidae.com

Projeto Tamar: www.tamar.org.br/

Iguana respiration: http://www.xromm.org/projects/iguana-breathing

Vídeos sobre a respiração em tartarugas: http://www.brown.edu/Departments/EEB/brainerd_lab/video-library.php

Referências bibliográficas

1. Uetz, P.; Etzold, T.; Chenna, R. The EMBL Reptile Database. Disponível em: <http://www.reptile-database.org/db-info/SpeciesStat.html>. Acesso em: 03/jan/2011.
2. Bérnils, R. S. 2010. Brazilian reptiles: List of species. Disponível em: <http://www.sbherpetologia.org.br/>. Acesso em: 24/jan/2011.
3. Sill, W. D. The Zoogeography of Crocodilia. Copeia. 1968; 1:76-8.
4. Markwick, P. J. Fossil crocodilians as indicators of Late Cretaceous & Cenozoic climates: implications for using palaeontological data in recosntructing palaeoclimate. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 1998; 137:205-71.
5. Markwick, P. J. Crocodilian diversity in space and time: the role of climate in paleoecology and its implication for understanding K/T extinctions. Paleobiology, 1998. vol. 24. pp. 470-97.
6. Hagan, J. M.; Smithson, P. C.; Doerr, P. D. Behavorial response of the american alligator to freezing weather. Journal of Herpetology. 1983; 17(4):402-4.
7. Richardson, K. C.; Webb, G. J. W.; Manolis, S. C. Crocodiles: inside out. A guide to the crocodilians and their functional morphology. Australia: Surrey Beatty and Sons, 2002. p. 172.
8. Levy, C. Endangered species: Crocodiles and Alligators. New Jersey: Chartwell Books, 1991. p. 128.
9. Campos, Z.; Coutinho, M.; Magnusson, W. E. Terrestrial activity of Caiman in the Pantanal, Brazil. Copeia. 2003; 3:628-34.
10. Campbell, M.R.; Mazzotti, F.J. Characterization of natural and artificial Alligator holes. Southeastern Naturalist. 2004; 3(4):583-94.
11. Palmer, M. L.; Mazzotti, F. J. Structure of Everglades alligator holes. Wetlands. 2004; 24(1):115-22.
12. Pough, F. H.; Andrews. R. M.; Cadle. J. E. *et al*. Herpetology. 3. ed. New Jersey: Prentice Hall, 2004. p. 726.
13. Reisz, R. R.; Head, J. J. Palaeontology: turtle origins out to sea. Nature. 2008; 456:450-1.
14. Zug, G. R. Herpetology. San Diego: Academic Press, Inc., 1993. p. 527.
15. Duarte, L. D.; Silva, H. P.; Oliveira, G. R. *et al*. Santanachelys Gaffneyi (Testudines; Cryptodira; Protostegidae): tartaruga marinha fóssil mais antigo do mundo. Rio de Janeiro, Brasil: Revista saúde e ambiente, 2006.
16. Rhodin, A. G. J.;van Dijk, P. P.; Parham, J. F. Turtles of the world: annotated checklist of taxonomy and synonymy. In: Rhodin, A.G. J.; Pritchard, P. C. H.; van Dijk, P. P. *et al*. Chelonian Research Monographs. Online and Hardcopy Publications, 2008. n. 5.
17. Estes, R.; Queiroz, K.; Gauthier, J. Phylogenetic relationships within Squamata. In: Estes, R.; Pregill, G. Phylogenetic relationships

of lizard familie. Essaus commemorating Charles L. Camp. EUA: Stanford University Press, 1988. pp. 119-258.
18. Pianka, E. R.; Vitt, L. J. Lizards: windows to the evolution of diversity. EUA: University of California Press, 2006. p. 333.
19. Hedges SB, Thomas R. At the lower size limit in amniote vertebrates: a new diminutive lizard from the West Indies. Caribbean Journal of Science. 2001; 37:168-73.
20. Jessop, T. S.; Madsen, T.; Sumner, J. *et al*. Maximum body size among insular Komodo dragon populations covaries with large prey density. Oikos. 2006; 112:422-9
21. Gans, C. The characteristics and affinities of the Amphisbaenia. Transactions of the Zoological Society of London. 1978; 34:347-416.
22. Kearney, M. Systematics of the amphisbaenia (Lepidosauria: Squamata) based on morphological evidence from recent and fossil forms. Herpetological Monographs. 2003; 17:1-74
23. Gans, C. Checklist and bibliography of the amphisbaenia of the world. Bulletin of the American Museum of Natural History. 2005; 289:1-130.
24. Navega-Gonçalves, C. Anfisbênias: quem são essas desconhecidas? Ciência Hoje. 2004; 34(204).
25. Underwood, G. A. Contribution to the Classification of Snakes. London: British Museum (Natural History), 1967.
26. Greene, H. W. Snakes: The evolution of mystery in nature. EUA: University of California Press, 1997.
27. Fowler, M. E.; Cubas, Z. S. Biology, Medicine, and Surgery of South American Wild Animals. Iowa: State University Press, 2001.
28. Hickman C. P.; Roberts, L. S.; Larson, A. Princípios Integrados de Zoologia. 11. ed. McGraw-Hill, 2001. p. 918.
29. Pough, F. H.; Heiser, J.B.; Janis, C.M. *A vida dos vertebrados*. 4. ed. São Paulo: Editora Atheneu, 2008. p. 750.
30. Jacobson, E. R. Infectious diseases and pathology of reptiles. Boca Raton: CRC Press, 2007. p. 731.
31. Alibardi, L. Ultrastructural localization of alpha-keratins in the regenerating epidermis of the lizard Podarcis muralisduring formation of the shedding layer. Tissue & Cell. 2000; 32(2):153-62.
32. Vitt L. J.; Caldwell, J. P. Herpetology. EUA: Academic Press, 2009. p. 697.
33. Velloso, A. L. R.; Teixeira-Filho, P. F.; Ribas, S. C. *et al*. Comparative analysis of toes in scincid lizards by scanning electron microscopy. In: XIX Congresso da Sociedade Brasileira de Microscopia e Microanálise. Caxambu, MG: CD-Rom do XIX CSBMM., 2003.
34. Salisbury, S. W.; Frey, E. A biomechanical transformational model for the evolution of semi-spheroidal articulations between adjoining vertebral bodies in crocodilians. In: Grigg, G. C.; Seebacher, F.; Frankling, C. E. Crocodilian biology and evolution, surrey: beatty and sons, 2000. p. 377.
35. Molina, F. B. O comportamento reprodutivo de quelônios. Biotemas. 1992; 5(2):61-70.
36. Pritchard, P. C. H.; Trebbau, P. The turtles of Venezuela. Oxford: society for the study of amphibians and reptiles, 1984. p. 403.
37. Vidal, N.; Azvolinsky, A.; Cruaud, C. *et al*. Origin of tropical American burrowing reptiles by transatlantic rafting. Biological Letters. 2008; 4:115-8.
38. Hofling, E.; Oliveira, A. M. S.; Rodrigues, M. T. *et al*. Chordata: Manual para um curso prático. São Paulo: EDUSP, 1995. p. 242.
39. Hildebrand, M.; Goslow, G. E. Análise da estrutura dos vertebrados. São Paulo: Atheneu, 2006.
40. Kardong, K. V. Vertebrates: comparative anatomy, function, evolution. 2. ed. Boston: McGraw-Hill, 1998. p. 747.
41. Kardong, K. V.; Kiene, T. L.; Bels, V. Evolution of trophic systems in Squamates. Netherlands Journal of Zoology. 1997; 47(4):411-25.
42. Herrel, A.; Schaerlaeken, V.; Meyers, J. J. *et al*. The evolution of cranial design and performance in squamates: consequences of skull-bone reduction on feeding behavior. Integrative and Comparative Biology. 2007; 47(1):107-17.
43. Arnold, E. N. Overview of morphological evolution and radiation in the Lacertidae. In: Pérez-Mellado, V.; Riera, N.; Perera, A. The biology of lacertid lizards. Evolutionary and Ecological Perspectives, Menorca, Recerca 8, Institut Menorquí d'Estudis, 2004. pp. 11-36.
44. Kaliontzopoulou, A.; Carretero, M. A.; Llorente, G. A. Interspecific and intersexual variation in presacral vertebrae number in *Podarcis bocagei* and *P. carbonelli. Amphibia-Reptilia*. 2008; 29:288-92.
45. Kischlat, E. Tecodôntios: a aurora dos arcossáurios no Triássico. In: Holz, M.; De Ros, L. F. Paleontologia do Rio Grande do Sul. CIGO/UFGRS, 2000. pp. 273-316.
46. Gatesy, S. M. Hindlimb movements of the American alligator (*Alligator mississippiensis*) and postural grades. Journal of Zoology. 1991; 224:577-88.
47. Bujes, C. S.; Verrastro, L. Supernumerary epidermal shields and carapace variation in Orbigny`s slider turtles, *Trachemys dorbigni* (Testudines, Emydidae). São Paulo: Revista Brasileira de Zoologia, 2007. v. 24. pp. 666-72.
48. Ernst, C. H.; Baubour, R. W. Turtles of the world. Washington: Smithsonian Institution Press, 1989. p. 313.
49. Young, B. A.; Dunlap, K.; Koenig, K. *et al*. The buccal buckle: the functional morphology of venom spitting in cobras. Journal of Experimental Biology. 2004; 207: 3483-94.
50. Navas, C. A.; Antoniazzi, M. M.; Carvalho, J. E. *et al*. Morphological and physiological specialization for digging in

amphisbaenians, an ancient lineage of fossorial vertebrates. Journal of Experimental Biology. 2004; 207:2433-41.

51. Gatesy, S. M. Caudofemoral musculature and the evolution of theropod locomotion. Paleobiology. 1990; 16(2):170-86.
52. Russell, A. P.; Bauer, A. M. The m. caudofemoralis longus and its relationship to caudal autotomy and locomotion in lizards (Reptilia: Sauria). Journal of Zoology. 1992; 227:127-43.
53. Renous, S. Locomotion. Paris: Dunod, 1994. p. 252.
54. Russell, A. P.; Bels, V. Biomechanics and kinematics of limb-based locomotion in lizards: review, synthesis and prospectus. Comparative Biochemistry and Physiology A. 2001; 131:89-112.
55. Rocha-Barbosa, O.; Loguercio, M. F. C.; Velloso, A. L. R. *et al*. Bipedal Locomotion in *Tropidurus torquatus* (Wied, 1820) and *Liolaemus lutzae* Mertens, 1938. Brazilian Journal of Biology. 2008; 68:649-55.
56. Reilly, S. M.; Willey, J. S.; Biknevicius, A. R. *et al*. Hindlimb function in the alligator: integrating movements, motor patterns, ground reaction forces and bone strain of terrestrial locomotion. Journal of Experimental Biology. 2005; 208:993-1009.
57. Cott, H. B. Scientific results of an inquiry into the ecology and economic status of the Nile Crocodile (*Crocodilus niloticus*) in Uganda and Northern Rhodesia. Transactions of the Zoological Society of London. 1961; 29:211-356.
58. Gans, C. Amphisbaenians: reptiles specialized for a burrowing existence. Endeavour. 1969; 28:146-51.
59. Barros-Filho, J. D.; Hohl, L. S. L.; Rocha-Barbosa, O. Excavatory cycle of Leposternon microcephalum Wagler, 1824 (Reptilia, Amphisbaenia). International Journal of Morphology. 2008; 26(2):411-4.
60. Gaffney, E. S.; Meylan, P. A.; Wyss, A. R. A computer assisted analysis of the relationships of the higher categories of turtles. Cladistics. 1991; 7:313.
61. Shaffer, H. B.; Meylan, P.; Mcknight, M. L. Tests of turtles phylogeny: molecular, morphological, and paleontological approaches. Systematic Biology. 1997; 46:235.
62. Ford, D. K.; Moll, D. Sexual and seasonal variation in foraging patterns in the stinkpot, *Sternotherus odoratus*, in the southwestern Missouri. Journal of Herpetology. 2004; 38(2):296-301.
63. Novelli, I. A.; Sousa, B. M. Hábitos alimentares de *Hydromedusa maximiliani* (Mikan, 1820) (Testudinata: Chelidae) da Reserva Biológica Municipal Santa Cândida. Juiz de Fora. Revista Brasileira de Zoociências. 2006; 8(2):212.
64. Giles, J. C.; Davis, J. A.; Mccauley, R. D. *et al*. Voice of the turtle: the underwater acoustic repertoire of the long-necked freshwater turtle, *Chelodina oblonga*. Journal of the Acoustical Society of America. 2009; 126(1):434-43.
65. Novelli, I. A.; Sousa, B. M. Análise descritiva do comportamento de corte e cópula de *Hydromedusa maximiliani* (Mikan, 1820) (Testudines, Chelidae) em laboratório. Revista Brasileira de Zoociências. 2007; 9(1):49-56.
66. Malsavio, A.; Souza, A. M.; Molina, F. B. *et al*. Comportamento e preferência alimentar em *Podocnemis expansa* (Schweigger), *P. unifilis* (Troschel) e *P. sextuberlata* (Cornalia) em cativeiro (Testudines, Pelomedusidae). Revista Brasileira de Zoologia. 2003; 20(1):161-8.
67. Wainwright, P. C.; Bennett, A. F. The mechanism of tongue projection in chameleons. Journal of Experimental Biology. 1992; 168:23-40.
68. Goulart, C. E. S. Herpetologia, herpetocultura e medicina de répteis. Rio de Janeiro: L.F Livros de Veterinária, 2004.
69. Navega-Gonçalves, M. E. C. Anatomia visceral comparada de seis espécies de Amphisbaenidae (Squamata: Amphisbaenia). Zoologia. 2009; 26(3):511-26.
70. Russell, A. P.; Rittenhouse, D. R.; Bauer, A. M. Laryngotracheal morpholgy of Afro-Madagascan Geckos: a comparative survey. Journal of Morphology. 2000; 245:241-68.
71. Young, B. A.; Sheft, S.; Yost, W. Sound production in *Pituophis melanoleucus* (Serpentes: Colubridae) with the first description of a vocal cord in snakes. Journal of Experimental Zoology. 1995; 273(6):472-81.
72. Auffenberg, W. Display behavior in tortoises. American Zoologist. 1977; 17:241-50.
73. Brainerd, E. L. New perspectives on the evolution of lung ventilation mechanisms in vertebrates. Experimental Biology Online, 1999. vol. 4, n. 2.
74. Brainerd, E. L.; Ritter, D. A.; Dawson, M. M. *et al*. XROMM analysis of rib kinematics and intercostals muscle strain during breathing in Iguana iguana. Project. Disponível em: <http://www.xromm.org/projects/iguana-breathing>. Acesso em: 24 fev 2011.
75. Brainerd, E.; Owerkowicz, T. Functional morphology and evolution of aspiration breathing in tetrapods. Respiratory Physiology & Neurobiology. 2006; 154:73-88.
76. Dunson, W. A. Relation of the rate of hyoid movement to body weight and temperature in diving soft-shell turtles. Comparative Biochemistry Physiology. 1966; 19:597-601.
77. Sevinç, M.; Ugurtas, I. H.; Yildirimhan, H. S. Erythrocyte measurements in *Lacerta rudis* (Reptilia, Lacertidae). Turkish Journal of Zoology. 2000; 21:207-9.
78. Bull, J. J.; Vogt, R. C. Temperature-sensitive periods of sex determination in emydid turtles. Journal of Experimental Zoology. 1981; 218:435-40.
79. Ferreira Jr., P. D. Influência dos processos sedimentológicos e geomorfológicos na escolha das áreas de nidificação de *Podocnemis*

expansa (tartaruga-da-amazônia) e *Podocnemis unifilis* (tracajá), na bacia do rio Araguaia. Ouro Preto, 296p. Tese (Doutorado). Universidade Federal de Ouro Preto.

80. Bull, J. J.; Vogt, R. C. Temperature-dependent Sex Determination in Turtles. Science. 1979; 206:1186-8.
81. Anderson, M. Sexual Selection. New Jersey: Princeton University Press, 1994.
82. Shine, R.; Wall, M. Ecological divergence between the sexes in reptiles. In: Ruckstuhl, K. E.; Neuhaus, P. Sexual segregation in vertebrates: ecology of the two sexes. Cambridge University Press, 2005. pp. 221-53.
83. Stuart-Fox, D.; Moussalli, A. Sex-specific ecomorphological variation and the evolution of sexual dimorphism in dwarf chameleons (*Bradypodion* spp.). Journal of Evolutionary Biology. 2007; 20:1073-81.
84. Shine, R. Sexual dimorphism in snakes. In: Seigel, R. A.; Collins, J. T. Snakes, ecology and behavior. New York: McGraw-Hill, 1993. pp. 49-86.
85. Cox, R. M.; Butler, M. A.; John-Adler, H. B. The evolution of sexual size dimorphism in reptiles. In: Székely, T. Sex, Size and Gender Roles: Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism. Oxford University Press, 2007. pp. 38-49.
86. Fritz, U.; Havas, P. Checklist of Chelonians of the world. Vertebrate Zoology. 2007; 57(2):149-368.
87. Benton, M. J.; Clark, J. M. Archeosaur phylogeny and the relationships of the Crocodylia. In: Benton, M. J. The phylogeny and classification of Tetrapods, V.1: Amphibians, Reptiles, Birds. Systematics Association Special volume nº 35A. Oxford: Claderon Press, 1988. pp. 295-338.
88. Sereno, P. C.; Arcucci, A. B. The monophyly of crurotarsal archosaurs and the origin of bird and crocodile ankle joints. Neues Jarhbuch Geologie Palaontologie, Abhrtlung. 1990; 180(1):21-52.
89. Dyke, G. J. Does Archosaur Phylogeny Hinge on the Ankle Joint? Journal of Vertebrate Paleontology. 1998; 18(3):558-62.
90. Benton, M. J. Vertebrate Palaeontology. Wiley-Blackwell, 2004. p. 472.
91. Walker, A. D. A revision of a jurassic reptile *Hallopus victor* (Marsh), with remarks on the classification of crocodiles. Pyilosophical Transcripts of the Royal Society. London: Series B, 1970. vol. 257. p. 323-72.
92. Wu, X. C.; Sues, H. D. Anatomy and phylogenetic relationships of *Chimaerasuchus paradoxus*, a unusual crocodyliform reptile from the Lower Cretaceous of Hubei, China. Journal of Vertebrate Paleontology. 1997; 16(4):688-702.
93. Colbert, E. H.; Mook, C. C. The ancestral crocodilian *Protosuchus*. Bulletin of the American Museum of Natural History. 1951; 97:149-82.
94. Schwimmer, D. R. King of the Crocodylians: The paleobiology of Deinosuchus. Bloomington and Indianapolis: Indiana University Press, 2002. p. 220.
95. Jouve, S.; Iarochène, M.; Bouya, B. et al. A new species of *Dyrosaurus* (Crocodylomorpha, Dyrosauridae) from the early Eocene of Morocco: Phylogenetic implications. Zoological Journal of the Linnean Society. 2006; 148:603-56.
96. Turner, A. H. Osteology and phylogeny of a new species of *Araripesuchus* (Crocodyliformes: Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous of Madagascar. Historical Biology. 2006; 18(3):255-369.
97. Vasconcellos, F. M. Análise morfofuncional e hábitos de vida de Baurusuchus (Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia) na Bacia Bauru. Rio de Janeiro, 2010. 185p. Tese (Doutorado) – Universidade Federal do Rio de Janeiro.
98. Turner, A. H. Crocodyliform biogeography during the Cretaceous: evidence of Gondwanan vicariance from biogeographical analysis. Proceedings of the Royal Society of London Bulletin. 2004; 271:2003-9.
99. Vasconcellos, F. M.; Marinho, T. S.; Carvalho, I. S. The locomotion pattern of *Baurusuchus salgadoensis* Carvalho, Nobre & Campos, 2005 and the distribution of Baurusuchidae in Gondwanaland. In: Gondwana, 12, Mendoza, 2005. Resumos, 2005. p. 363.
100. Gasparini, Z.; Salgado, I.; Coria, R. A. Patagonian Mesozoic Reptiles. Bloomington & Indianapolis: Indiana University press, 2007. p. 374.

Capítulo 8

Biologia e Ecologia de Aves

Edson Varga Lopes, Andrea Larissa Boesing, Gabriel Lima Medina Rosa e Camila Crispim de Oliveira Ramos

- Introdução
- Diversidade
- Distribuição
- Estratégias de vida
- Morfologia | Introdução
- Morfologia externa
- Morfologia interna e funcionamento geral
- Sistemática e filogenia
- Sugestão de aulas práticas
- Sugestão de leitura
- Referências bibliográficas

Introdução

As aves constituem uma classe de vertebrados **homeotermos, amniotas, tetrápodes** e **bípedes,** que evoluíram a capacidade do voo. São descendentes de uma linhagem de dinossauros carnívoros e seus parentes atuais mais próximos são os répteis crocodilianos (Figura 8.1). A característica mais marcante das aves é o fato de elas terem penas, as quais revestem e isolam o corpo, contribuindo para a regulação térmica e o voo. Esta é praticamente a única característica exclusiva do grupo. Outras características utilizadas para definir uma ave, como a existência de um bico córneo e capacidade de voar, não são exclusivas do grupo. As aves estão dentre os animais mais conhecidos e facilmente encontrados, devido ao fato de serem ativas durante o dia e habitarem grande variedade de hábitats. As aves variam muito em formatos, cores, tamanhos e comportamentos, o que atesta o sucesso evolutivo do grupo. Considerando apenas caracteres externos, estes variam enormemente entre diferentes grupos e refletem adaptações a hábitats específicos, ocorridas ao longo dos mais de 150 milhões de anos.

Diversidade

Atualmente, são conhecidas cerca de 10.500 espécies de aves no planeta.[1] Um número ainda maior de subespécies é reconhecido, muitas das quais dependem apenas de mais estudos para que sejam elevadas à categoria de espécies. Além disso, espécies de aves ainda desconhecidas para a ciência continuam sendo descobertas; de acordo com o Comitê Brasileiro de Registros Ornitológicos (CBRO), entre 1997 e 2007, foram descritas 16 novas espécies de aves no Brasil – em média, quase duas novas espécies por ano.

A região **Neotropical,** em especial a América do Sul, é considerada a área com maior número de espécies de aves no planeta. No oeste da Amazônia, onde a floresta amazônica encontra com a Cordilheira dos Andes, é a região do planeta em que pode ser encontrado o maior número de espécies de aves em uma única localidade. No Parque Nacional Manu, no Peru, foi obtido o recorde mundial do número de espécies de aves (331) observado em um único dia em apenas uma localidade, pelos pesquisadores Ted Parker e Scott Robinson.[2] No Brasil, o pesquisador Mário Cohn-Raft *et al*. registraram 225 espécies de aves em um único dia, no Parque Nacional do Viruá, em Rondônia, sendo este o recorde brasileiro documentado.[2] Dentre os países, a Colômbia está em primeiro lugar no *ranking* (1.890 espécies; 85 **endêmicas),**[3] o Brasil está em segundo (1.872 espécies [1.901 se considerarmos 29 registros com carência de prova documental]; 253 endêmicas)[4] e, em terceiro, o Peru (1.788 espécies; 104 endêmicas).[3] Peru e Colômbia são países relativamente pequenos se comparados ao Brasil, mas rivalizam em número de espécies de aves, visto que abrangem, além de parte da região amazônica, um componente andino muito rico em espécies. De qualquer maneira, é impressionante o número de espécies de aves e de endemismos existentes nesses três países. Somente para ilustrar, juntos, EUA e Canadá contêm 1.187 espécies, sendo apenas 13 endêmicas,[3] e todo o continente europeu tem 870 espécies, e, atualmente, nenhum endemismo.[3]

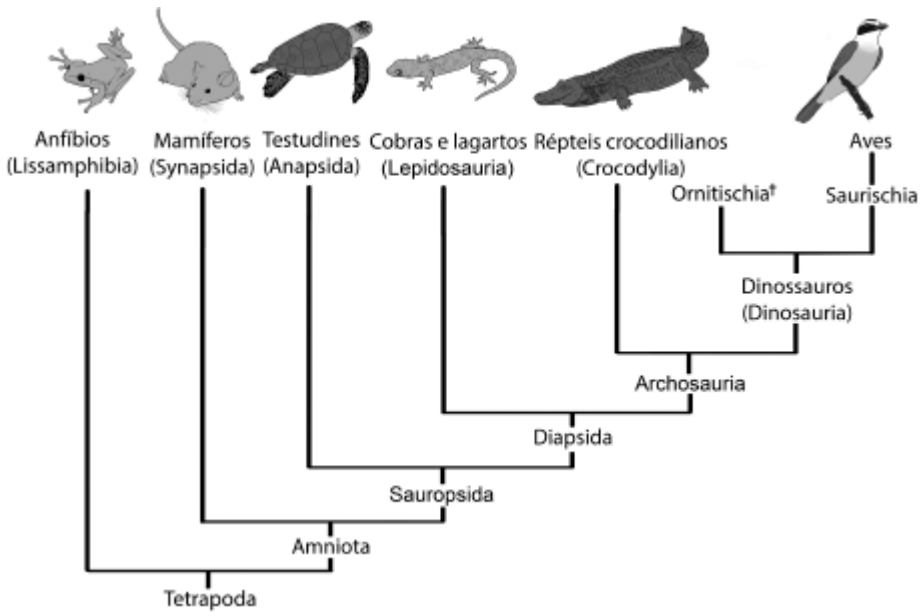


Figura 8.1 Cladograma filogenético mostrando a posição das aves dentro de Tetrapoda.

Em uma escala ampla, a variedade de biomas (e de ecossistemas dentro destes) no Brasil contribui para o grande número de espécies de aves que ocorrem no país. Atualmente, a Amazônia brasileira contém cerca de 1.300 espécies de aves (263 endêmicas), a Mata Atlântica apresenta pouco mais de 1.000 espécies (188 endêmicas), o Cerrado possui 837 espécies (36 endêmicas), a Caatinga tem 510 (15 endêmicas) e os Pampas, 476 (2 endêmicas).[5] O Pantanal apresenta mais de 600 espécies de aves e, em ambientes costeiros e marinhos, ocorrem cerca de 130 espécies, mas nenhuma dessas duas regiões apresenta endemismos. Alguns exemplos de espécies endêmicas dos biomas brasileiros são:

- corocochó (*Carpornis cucullata*), endêmico da Mata Atlântica
- pedreiro (*Cinclodes pabsti*), endêmico dos Pampas
- jacu-de-barriga-castanha (*Penelope ochrogaster*), endêmico do Cerrado
- lenheiro-da-serra-do-cipó (*Asthenes luizae*), endêmico do Cerrado
- arara-azul-de-lear (*Anodorhynchus leari*), endêmica da Caatinga
- ararinha-azul (*Cyanopsitta spixii*), já extinta na natureza, endêmica da Caatinga.

Outro fantástico endemismo da Caatinga é o soldadinhodo-araripe (*Antilophia bokermanni*), espécie restrita a uma pequena região do Ceará e descrita pela ciência apenas em 1998. Dentre as espécies endêmicas que ocorrem na Amazônia, estão a jacupiranga (*Penelope pileata*), a ararajuba (*Guaruba guarouba*) e a curica-urubu (*Pyrilia vulturina*).

Em escala local, o número de espécies de aves é muito influenciado pela diversidade de hábitats, de modo que áreas relativamente pequenas, desde que heterogêneas, costumam apresentar um número maior de espécies. Além da forte relação com a heterogeneidade ambiental, hábitats mais estruturados e complexos costumam abrigar maior número de espécies; em geral, ambientes florestais abrigam maior número de espécies de aves em comparação com áreas abertas ou semiabertas. Ainda, fatores como a oferta momentânea de recursos alimentares podem também contribuir para elevar localmente não apenas o número de espécies de aves, como também o número de indivíduos de cada espécie. Tal fenômeno é evidente no Pantanal, onde milhares de indivíduos de diversas espécies se reúnem nos corpos d'água durante as estações da vazante e da seca, para se alimentarem dos peixes e outros organismos aquáticos que ficam confinados em pequenas lagoas e canais (corixos), que vão secando gradativamente (Figura 8.2).



Figura 8.2 Aglomeração de aves, principalmente de tuiuiús (*Jabiru mycteria*) e de cabeças-secas (*Mycteria americana*) em uma lagoa do Pantanal sul mato-grossense. (Esta figura encontra-se reproduzida em cores no Encarte.)

Distribuição

A capacidade do voo, inerente à maioria das espécies de aves, certamente influenciou na irradiação do grupo. Somado a isso, a homeotermia contribuiu para que as aves ocupassem quase todos os tipos de hábitats do planeta. Elas estão presentes em florestas, em regiões desérticas, no alto de montanhas, em regiões polares, em ambientes antropizados, nos mais variados ambientes aquáticos continentais, em ambientes marinhos costeiros, em distantes ilhas oceânicas e até mesmo em mar aberto.

Afinal, como as aves estão distribuídas no globo? Entre as aves, observa-se um grosseiro gradiente latitudinal no número de

espécies, o qual tende a diminuir do equador em direção aos polos. De acordo com Brown e Lomolino, este amplo padrão de distribuição global é conhecido há muito tempo e está razoavelmente bem documentado, sendo observado também em alguns outros grupos de organismos.[7] No entanto, há muitas variações a esse padrão e várias exceções podem acontecer; extrapolações devem ser feitas com bastante cautela. É provável que a maior força motriz para tal fenômeno seja a produtividade primária, que, por sua vez, é muito influenciada ou até mesmo determinada pelo clima (*i. e*., temperatura e umidade).

De maneira semelhante, mas em menor escala, tanto a riqueza quanto a composição de espécies podem mudar ao longo de gradientes altitudinais. A temperatura é alterada devido à altitude do terreno, assim como outros fatores abióticos, tais como o tipo de solo, a incidência de raios solares, dentre outros. Em função dessas mudanças abióticas, a vegetação também é alterada. Assim, à medida que se sobe ou desce uma montanha, as condições ambientais se alteram, e a flora e a fauna acompanham essas mudanças. O número de espécies não muda linearmente em um gradiente altitudinal; em geral, o pico da riqueza seguindo este gradiente ocorre em uma altitude intermediária (em alguns casos, por volta dos 1.000 m), sendo normalmente menor tanto abaixo como acima dessa altitude. Ao se aproximar do topo, as condições climáticas vão impondo cada vez mais restrições, sendo estas bastante severas no alto de montanhas mais elevadas, e é relativamente pequena a quantidade de espécies de aves que ocorrem nessas condições. Geralmente, cada espécie de ave é restrita, por questões fisiológicas e/ou ecológicas a uma determinada faixa de altitude (que pode apresentar muita variação em amplitude entre as espécies). Desse modo, entre a base e o topo de uma montanha com uma variação de altitude relativamente grande, pode não haver nenhuma espécie de ave em comum. Terborgh[8] demonstrou a substituição de espécies **congêneres** ao longo de um gradiente altitudinal de mais de 3.000 m na região leste da Cordilheira dos Andes, no Peru. No Brasil, não ocorrem montanhas tão altas como na região andina, contudo, mesmo em montanhas com menos de 3.000 m, é perceptível o gradiente altitudinal nas comunidades de aves, inclusive com a possibilidade de substituição de espécies congêneres. Isso já foi documentado, por exemplo, para o gênero *Drymophila*, por Rajão e Cerqueira,[9] na Mata Atlântica.

Algumas espécies estão amplamente distribuídas no globo, como o falcão-peregrino (*Falco peregrinus*) e a coruja-da-igreja (*Tyto alba*),[*] que ocorrem em todos os continentes (exceto na Antártida). Muitas espécies, no entanto, ocorrem em áreas geográficas relativamente pequenas. Este é o caso, por exemplo, de várias espécies de aves que ocorrem na Mata Atlântica. Dentro de sua área de distribuição, as espécies de aves ocupam hábitats preferenciais e específicos. Albatrozes (Diomedeidae), por exemplo, habitam o mar aberto (exceto quando nidificam); gaivotas (Laridade) ocorrem principalmente ao longo da costa oceânica; patos e marrecos (Anatidade) são encontrados sobretudo em lagos e pântanos; emas (Rheidade) habitam áreas abertas; cotingas (Cotingidade) habitam ambientes florestados. Dentro de cada hábitat específico, esta separação pode ser ainda mais refinada. Muitas aves dependem da existência de árvores, mas as utilizam de maneira diferente. Arapaçus (Dendrocolaptidae) e pica-paus (Picidae), por exemplo, utilizam troncos e galhos para forragear, encontrando suas presas na superfície ou no interior destes, respectivamente, enquanto outras se restringem a ocupar a folhagem das árvores como, por exemplo, algumas aves pula-pula (Parulidae), que buscam pequenos artrópodes escondidos na folhagem.

Não raramente, as aves se especializam em **nichos** relativamente estreitos dentro dos hábitats, o que tem influência positiva na riqueza de espécies. Dentro das florestas tropicais, por exemplo, costuma existir uma **estratificação vertical** na distribuição das espécies de aves. Isso ocorre porque, mesmo apresentando a capacidade do voo, muitas espécies estão restritas, por questões evolutivas, a determinadas porções da floresta, e elas desencadeiam seus processos vitais nesses locais, como **forrageio** e reprodução. Assim, em uma floresta, enquanto algumas espécies vivem exclusivamente ou preferencialmente no solo, outras vivem no sub-bosque da floresta e outras, exclusivamente ou preferencialmente na copa das árvores.

Estratégias de vida

Algumas espécies são mais generalistas quanto ao uso do hábitat, enquanto outras são consideradas especialistas, havendo, contudo, um amplo gradiente de especialização das espécies entre os dois extremos. Difícil dizer qual é a melhor **estratégia de vida;** se, por um lado, os generalistas conseguem explorar um pouco de cada recurso, os especialistas são muito bem-sucedidos quando os recursos nos quais são especializados são abundantes. O bem-te-vi (*Pitangus sulphuratus*), uma das aves mais populares do Brasil, é um bom exemplo de ave generalista. Esta espécie alimenta-se tanto de matéria animal quanto vegetal; consegue inclusive pescar pequenos peixes; ocupa vários estratos verticais; ocorre em diversos tipos de hábitats, tais como bordas de floresta, florestas alteradas por ações **antrópicas,** áreas semiabertas, vegetação ripária, além de ser presença garantida em paisagens rurais e até mesmo em grandes metrópoles. É uma espécie flexível a novas situações, explorando muito bem os recursos disponibilizados pelo ser humano, como restos de alimento e até ração para cães. Em contraste, algumas espécies apresentam alto grau de especialização, que pode ser com relação ao item alimentar, a locais para alimentação ou reprodução ou outros parâmetros do hábitat. Devido ao fato de a ocorrência dessas espécies estar atrelada a características de hábitats ou forrageio, elas acabam sendo mais propensas à extinção do que espécies generalistas. Um exemplo de especialização ao hábitat

é das aves que forrageiam em moitas de bambus (ou taquaras). Algumas dessas espécies, tais como o pixoxó (*Sporophila frontalis*) e a paruru-espelho (*Claravis Geoffroyi*), se alimentam das sementes do bambu; enquanto outras, como algumas espécies do gênero *Drymophila*, se alimentam de invertebrados, capturados em meio aos taquarais.

Em qualquer caso, seja uma espécie generalista ou especialista, explorar um hábitat significa ter adaptações para fazê-lo. Talvez o caso mais claro de adaptação de uma ave vivente a um hábitat específico seja o dos pinguins (Spheniscidae) – para viver nas águas geladas da região austral, eles desenvolveram diversas adaptações a partir do plano básico de uma ave, como dispor de um corpo **fusiforme hidrodinâmico** e converter as asas em membros altamente adaptados à natação (algumas espécies nadam até a 40 km/h). Seus ossos não são **pneumáticos** (ver item *Esqueleto*, na Seção *Morfologia interna e funcionamento geral*), o que facilita o mergulho; além disso, conseguem mergulhar a muitos metros de profundidade e ficar submersos por vários minutos. O desenvolvimento de uma espessa camada de gordura (mais desenvolvida nas espécies que passam o inverno na Antártida, como o pinguim-imperador; *Aptenodytes forsteri*) e a distribuição uniforme de penas no corpo (diferentemente das outras espécies de aves, que têm as penas distribuídas em zonas específicas do corpo: pterigias – ver Seção *Morfologia | Introdução*) são claras adaptações ao clima extremamente frio a que são sujeitos.

Beija-flores (Trochilidae) são bons exemplos de dieta especializada, alimentando-se principalmente de néctar, embora existam vários outros exemplos de especialização alimentar em aves. O gavião-caramujeiro (*Rostrhamus sociabilis*), ave comum em muitas regiões de alagados nas Américas, alimenta-se principalmente de moluscos gastrópodes do gênero *Pomacea* (Ampullariidae). Ele tem o bico altamente adaptado para retirar os moluscos de suas conchas sem nem mesmo danificá-las (Figura 8.3). Muitas aves de rapina costumam capturar exclusivamente ou preferencialmente determinadas presas. Falcões do gênero *Micrastur*, por exemplo, caçam pequenas aves no interior de florestas com extrema destreza, enquanto o acauã (*Herpetotheres cachinnans*) é bastante eficaz em capturar cobras e lagartos em áreas mais abertas, como o Cerrado.

Um hábitat peculiar é ocupado pelas aves que se adaptaram a viver em paredões e grutas, um exemplo de especificidade de hábitat, como alguns gêneros de andorinhões (p. ex., *Streptoprocne* e *Cypseloides*). Tais aves repousam e pernoitam agarradas a essas estruturas e, muitas vezes, constroem ninhos nesses locais. Evolutivamente, a conquista de um local de tão difícil acesso confere segurança contra a maioria dos predadores. Um dos hábitats mais inusitados para aves é ocupado pelo guácharo (*Steatornis caripensis);* esta ave peculiar de hábitos noturnos passa as horas do dia no interior de profundas cavernas, onde também constrói seus ninhos, e utiliza um sistema de **ecolocalização** de maneira análoga aos morcegos, para se orientar no interior escuro das cavernas. Além disso, é a única ave noturna frugívora e, em alguns casos, viaja dezenas de quilômetros todas as noites em busca das frutas das quais se alimenta.[10]

As aves que ocorrem em áreas úmidas são comumente chamadas de aves aquáticas. No entanto, este termo não descreve a diversidade e a complexidade de ambientes aquáticos nem o grau de associação de certas espécies a determinado tipo de ambiente aquático.[11] É importante ressaltar que muitas espécies habitam áreas úmidas, mas nem todas dependem destas. Para essa abordagem, são consideradas aves de áreas úmidas aquelas que realmente dependem desses ambientes ao menos em uma fase da vida. As aves encontradas em ambientes úmidos podem ser separadas em dois grandes grupos: as que ocorrem em ambientes marinhos e as que ocorrem em ambientes aquáticos continentais. No entanto, algumas espécies típicas de ambientes marinhos são também encontradas em ambientes aquáticos continentais, como o trinta-réis-grande (*Phaetusa simplex*) e vice-versa, como a garça-branca-grande (*Ardea alba*).



Figura 8.3 Dois exemplos de especialização de aves em relação à dieta. **A.** Beija-flor-de-veste-preta (*Anthracothorax nigricollis*) durante a busca pelo néctar, alimento no qual a família Trochilidae se especializou. **B.** Gavião-caramujeiro, com seu bico altamente adaptado para retirar moluscos gastrópodes de sua concha. (Esta figura encontra-se reproduzida em cores no Encarte.)

As aves marinhas podem ser separadas em dois grupos: aves costeiras e aves pelágicas. Enquanto as primeiras vivem na costa ou em ilhas próximas dela, as últimas vivem principalmente em mar aberto, visitando a terra firme praticamente apenas para se reproduzirem. Um albatroz jovem, por exemplo, pode passar anos em mar aberto antes de retornar ao seu local de reprodução. Já as aves de ambientes aquáticos continentais ocupam uma grande variedade de hábitats. Aves limícolas são aquelas que forrageiam exclusivamente ou preferencialmente em terrenos alagadiços, pantanosos ou lodosos, na vazante da maré, em que a profundidade não ultrapassa poucos centímetros, como os maçaricos e batuíras (Figura 8.4). Aves palustres vivem em meio à vegetação densa, geralmente alagada, em áreas como banhados. Os membros deste grupo variam bastante em tamanho e aparência, podendo ser pequenas e discretas aves, que muitas vezes passam despercebidas em meio à vegetação, como muitos frangos-d'água e saracuras (Rallidae) e alguns Passeriformes ou aves de grande porte, tais como socós e garças (Ardeidae). Muitas espécies de patos e gansos são também exemplos de aves palustres.

Além das espécies que vivem intimamente associadas a corpos d'água, inúmeras espécies de aves vivem e dependem especificamente da vegetação ribeirinha. Em regiões como o Cerrado, onde a vegetação ribeirinha (representada pelas matas de galeria) é totalmente diferente da vegetação do seu entorno (savana), pode ser mais fácil perceber que o grupo de aves que vive no hábitat ribeirinho é distinto daquele da paisagem adjacente. Contudo, mesmo em uma floresta contínua, as aves que habitam a proximidade de um corpo d'água tendem a formar um grupo distinto daquele que ocorre mais distante destes.



Figura 8.4 Exemplo de espécie limícola, maçarico-pintado (*Actitis macularius*) forrageando em praia lamacenta e capturando um invertebrado, principal tipo de alimento do grupo. (Esta figura encontra-se reproduzida em cores no Encarte.)

■ Comunicação

Todo e qualquer animal precisa se comunicar para que possa sobreviver e reproduzir. De modo geral, a comunicação exige além de um sinal (químico, visual ou sonoro) que possa carregar a informação de maneira eficiente, um emissor e um receptor. Mamíferos, por exemplo, costumam emitir sinais químicos, como o cheiro de suas fezes e sua urina, além de outros odores, produzidos por glândulas específicas, os quais são percebidos pelo olfato do indivíduo receptor, sendo utilizados principalmente para a demarcação de territórios e para o encontro de parceiros reprodutivos ou em interações sociais. Em contraste, a maioria das espécies de aves não apresenta o olfato muito desenvolvido (com exceção de algumas poucas espécies que o utilizam para localizar alimento, como os urubus). Por outro lado, as aves geralmente têm visão e audição bem desenvolvidas, muitas vezes superando a dos mamíferos. Dessa maneira, as aves utilizam suas manifestações sonoras, suas cores e, muitas vezes, movimentos de partes do corpo para se comunicarem. Tal comunicação é direcionada principalmente para a obtenção e manutenção de territórios, na conquista de parceiros reprodutivos, na conversação entre os membros do casal, entre pais e filhotes e entre membros do bando, no caso de espécies sociais.

Um exemplo evidente de comunicação visual das aves é, certamente, o dos pavões (gêneros *Pavo* e *Afropavo*). Os machos têm uma cauda muito longa (que pode alcançar quase 2 m de comprimento), com cores exuberantes, que eles expõem aberta (em formato de leque) para as fêmeas durante cerimônias de acasalamento (Figura 8.5). Os ornamentos mais vistosos de espécies como os pavões ou as aves-do-paraíso (um grupo de cerca de 40 espécies de aves da família Paradisaeidae que ocorrem na Australásia) são preferidos pelas fêmeas, apesar de não indicarem nenhuma vantagem adaptativa que confira maior sobrevivência aos portadores. Darwin chamou tal situação de seleção sexual, diferenciando-a da seleção natural. É possível que uma plumagem exuberante, colorida e em bom estado ateste para as fêmeas a boa saúde do macho. A ausência ou baixa incidência de predadores também pode ter contribuído para a fixação de tais características nessas espécies.

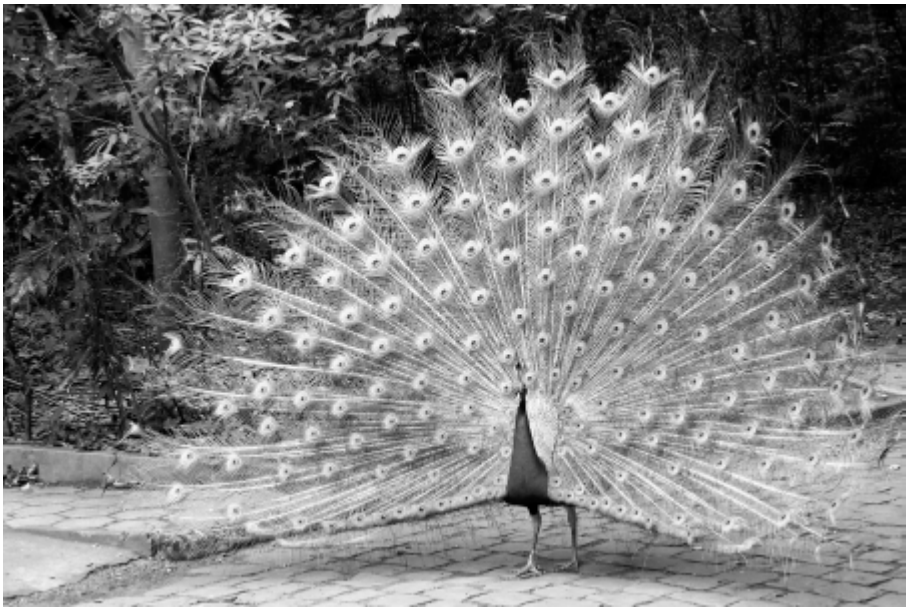


Figura 8.5 Pavão (*Pavo* sp.) exibindo a cauda aberta em leque. Este comportamento faz parte dos sinais visuais utilizados por espécies deste gênero durante cerimônias de corte/acasalamento. (Esta figura encontra-se reproduzida em cores no Encarte.)

Nos casos citados anteriormente, a comunicação visual entre os indivíduos é feita por meio de cores vistosas e expostas. Contudo, em sua comunicação, algumas espécies utilizam colorações que permanecem ocultas a maior parte do tempo. Tais cores geralmente são expostas em momentos específicos, como em um *display* (exibição comportamental constituída de vocalizações, movimentos e alteração de postura, frequentemente estereotipados em aves), que são evidenciados em interações como territorialidade e em eventos reprodutivos e/ou sociais. Muitas vezes, cerimônias de corte ou interações **agonísticas** apresentam *displays* que envolvem movimentos de partes do corpo associados à exposição de colorações ocultas e vocalização (Figura 8.6). Várias espécies de Thamnophilidae que vivem no estrato inferior do interior de florestas densas apresentam coloração escura e discreta; no entanto, em algumas partes do corpo, tais como flancos e costas, exibem uma coloração contrastante, geralmente branco, que permanece oculta na maior parte do tempo, mas é exposta em momentos específicos das interações **intraespecíficas.**

As manifestações sonoras estão dentre os mais importantes sinais de comunicação das aves e têm papel fundamental nos processos reprodutivos. O canto de algumas espécies de aves, como o uirapuru-verdadeiro (*Cyphorhinus arada*), está dentre os mais belos sons produzidos na natureza. Contudo, as aves não vocalizam por prazer, havendo um custo energético ao emitir a voz, que é compensado pelo sucesso reprodutivo da ave que vocaliza mais eficientemente. Toda ave vocaliza, mesmo os urubus que não dispõem de siringe (ver Seção *Morfologia* | *Introdução*) são capazes de produzir algum tipo de som. O aparato vocal das espécies de aves varia em complexidade, o que resulta em diferentes padrões de vocalização nos distintos grupos de aves. Na subordem Oscines (que concentra as aves ditas canoras), por exemplo, a extraordinária capacidade da siringe pode produzir até 45 notas por segundo.[10] A capacidade de respirar durante o canto torna possível que algumas espécies emitam vocalizações relativamente prolongadas, como o acauã, sendo que, de acordo com Sick,[10] os sacos aéreos possivelmente também influenciam nesse processo.

Em geral, o **repertório vocal** de uma ave é constituído de mais de um tipo de voz. Além disso, o repertório pode mudar conforme a estação do ano, e as aves geralmente vocalizam mais durante a estação reprodutiva. Cada vocalização é emitida em situações específicas e tem diferentes significados. Elas podem ser usadas para demarcar territórios, para atrair fêmeas e para advertir outros indivíduos sobre algum perigo. A comunicação entre os indivíduos de um casal enquanto forrageiam é feita com frequência por meio da vocalização; além disso, filhotes pedem alimento utilizando vocalizações específicas. Algumas espécies de aves produzem, além da vocalização, sons com outras partes do corpo, como as asas, e que são espécie-específicos. Por exemplo, alguns jacus e jacutingas (Cracidae) produzem um som característico com as asas por meio de penas modificadas; enquanto pica-paus produzem o tamborilar, batendo seu bico fortemente contra o tronco de árvores. Em ambos os casos, os sons produzidos podem ser reconhecidos em nível de espécie.



Figura 8.6 Exibição de coloração oculta no alto da cabeça. Esta coloração é exibida durante algumas interações sociais do bentevizinho-de-asa-ferrugínea (*Myiozetetes cayanensis*). (Esta figura encontra-se reproduzida em cores no Encarte.)

No caso de espécies sociais, como as gralhas (Corvidae) e o anu-branco (*Guira guira*), a comunicação entre os membros do bando vai muito além do que encontrar um parceiro reprodutivo e defender um território. Aparentemente, a complexidade do repertório é proporcional ao grau de socialização e de inteligência, de modo que algumas espécies apresentam repertórios muito vastos, os quais podem envolver um número razoável de diferentes vozes, além de posturas e movimentos específicos do corpo. O anu-branco tem um repertório com mais de 20 tipos de vocalizações, cada uma com função própria.[12] De acordo com Anjos e Vielliard,[13] caso semelhante se passa com a gralha-azul, que emite pelo menos 14 tipos de vocalizações diferentes. Em muitas espécies, tanto os machos quanto as fêmeas vocalizam. Em várias espécies o casal canta em dueto, como é o caso do joão-de-barro (*Furnarius rufus*), da saracura-três-potes (*Aramides cajaneus*) e de alguns Troglodytidae. Essas espécies harmonizam tanto suas notas, que parecem uma única ave cantando. Algumas espécies sociais podem vocalizar em conjunto, como é o caso do anu-coroca (*Crotophaga major*), e machos de algumas espécies de Cotingidae e Pipridae cantam em coro exibindo-se para as fêmeas.

As aves não costumam se interessar pela voz de outras espécies, mas existe um padrão geral de **convergência** para algumas vocalizações, especialmente quanto a gritos de alarme aos quais várias espécies podem responder. Por exemplo, os gritos de alarme de alguns Passeriformes assustados com a proximidade de uma ave de rapina podem ser muito semelhantes, de maneira que a voz que anuncia a aproximação de um potencial predador pode ser reconhecida por um grupo de espécies diferentes. De acordo com Sick,[10] o padrão de gritos de alarme evoluiu de tal maneira suas propriedades, que, em várias espécies, essas propriedades dificultam que o predador localize o emissor do som, especialmente se houver vários indivíduos vocalizando. Outro caso de comunicação **interespecífica** se refere à formação de bandos mistos (agrupamento de diferentes espécies que se reúnem para forragear), em que a coesão do grupo é feita pelo reconhecimento da vocalização de diferentes espécies, especialmente algumas chamadas de espécies nucleares.

As manifestações sonoras das aves são como digitais e, muitas vezes, são um caractere taxonômico utilizado na descrição e separação de espécies e até gêneros. Até mesmo vozes muito parecidas podem ser distinguidas em campo por pesquisadores experientes ou em **sonogramas** produzidos por computador. As manifestações sonoras das aves são tão características de cada espécie quanto os aspectos morfológicos e, juntamente com estes, são utilizadas por pesquisadores para diagnosticar espécies em campo. Muitas vezes, é possível distinguir facilmente pela vocalização duas espécies com morfologia e coloração semelhante. Em alguns gêneros, como *Myiarchus* e *Elaenia*, o conhecimento da voz é fundamental para a correta identificação destas espécies em campo, que são muito parecidas entre si morfologicamente.

A Bioacústica é a ciência que se encarrega do estudo das manifestações sonoras dos animais. No Brasil, um dos maiores pesquisadores do ramo foi o Professor Jacques Marie Edme Vielliard, do Departamento de Biologia Animal, do Instituto de Biologia da Unicamp, que veio a falecer em 2010. Ele foi responsável pela introdução desta ciência no Brasil e deixou um enorme legado, tanto em gravações (principalmente de vocalizações de aves por sua formação de ornitólogo/ecólogo) quanto em material humano por meio de seus alunos. A incrível coleção de sons por ele constituída e organizada está guardada na Fonoteca Neotropical "Jacques Vielliard" (FNJV), na Unicamp, e contempla sons de animais, invertebrados e vertebrados, com mais de 15 mil arquivos sonoros, formando o maior acervo do tipo na América Latina. Atualmente, existem bancos de vozes em outros museus, como o da Universidade Estadual de Londrina, que consiste em excelente fonte de consulta. Há também acervos

livres disponíveis na internet (como o xeno-canto e o wikiaves); contudo, é importante atentar para a confiabilidade das identificações e autenticidade das gravações ali depositadas.

■ Reprodução

Dentre as estratégias de vida de qualquer organismo, o ciclo reprodutivo representa uma importante dimensão. Por meio da reprodução, o indivíduo busca perpetuar suas características genéticas; no entanto, na maioria das vezes, o gasto energético dos pais neste processo é muito significativo, devendo existir então um balanço entre a sobrevivência da prole (garantindo que seus genes sejam passados adiante) e a sobrevivência dos pais. Todas as aves são dioicas, com formação de gametas masculinos e femininos e fecundação interna. A transferência de espermatozoides para fêmea ocorre pela justaposição das aberturas das cloacas de ambos durante a cópula. Isso se dá devido à ausência, nos machos, de órgão copulador (pênis) para a maior parte das espécies de aves, com exceção de poucos grupos evolutivamente mais primitivos – dentre eles, avestruzes (Struthionidae), patos e inhambus. De maneira geral, as etapas do processo reprodutivo de uma ave incluem: encontro do parceiro e formação do casal, nidificação e cuidado parental.

A imagem mais comum que se faz da reprodução de uma ave pode ser a de um Passeriforme dentro de um ninho em formato de cesta aberta, ou esta mesma ave alimentando algumas bocas famintas dentro do ninho. Contudo, as aves apresentam grande variedade de estratégias reprodutivas e estas influenciam diretamente no sucesso biológico (*fitness*) da espécie. Seria imprudente dizer que a estratégia reprodutiva de uma dada espécie é melhor que a de outra, até porque as aves enquanto grupo são evolutivamente bem-sucedidas. Em vez disso, é mais coerente associar as diferentes estratégias às distintas pressões seletivas a que as espécies estiveram sujeitas em seus hábitats. Assim, pode-se entender cada estratégia reprodutiva como uma resposta evolutiva selecionada ao longo do tempo.

Geralmente, o ciclo reprodutivo das aves é ajustado à **sazonalidade,** sendo isto mais perceptível em latitudes maiores. Contudo, mesmo em regiões equatoriais como a Amazônia, as aves frequentemente mantêm seus ciclos reprodutivos atrelados à sazonalidade de chuva diretamente, ou ao efeito da chuva sobre a oferta de recursos. Uma vez que o investimento do casal reprodutivo é alto, é vantajoso investir neste processo durante a época de maior oferta de alimento, que consequentemente aumentará a chance de sobrevivência da prole. Em zonas temperadas, é comum as aves apresentarem períodos reprodutivos mais curtos em comparação com aquelas que vivem em ambientes tropicais. No Brasil, durante a primavera e o verão, ocorre a reprodução da maioria das espécies de aves, pois a maior a oferta de alimento costuma ser nesse período. No entanto, há muitas exceções a tal sincronismo e é preciso evitar generalizações. Sick[10] relata que em latitudes equatoriais é possível encontrar algumas espécies reproduzindo-se ao longo do ano todo; contudo, não se trata dos mesmos indivíduos.

Durante o ciclo reprodutivo, ocorrem muitas transformações nas aves. Os machos de muitas espécies vocalizam mais devido à produção de hormônios específicos; hormônios também regulam o aumento das gônadas nessa época. Em muitas espécies, desenvolve-se o que se chama de placa de incubação, que corresponde a uma queda de penas e aumento da vascularização e consequentemente da temperatura corpórea na região ventral da ave, que fica em contato direto com os ovos, contribuindo, assim, para a regulação da temperatura dos mesmos. Após a reprodução, é comum que as aves mudem as penas, pois estas costumam ficar bastante desgastadas durante o processo, embora a mudança de penas possa ocorrer também sem estar associada ao ciclo reprodutivo.

O dimorfismo sexual ocorre quando machos e fêmeas de uma determinada espécie apresentam caracteres não sexuais diferentes (Figura 8.7). Em geral, a função do dimorfismo está relacionada com a disputa dos indivíduos de uma espécie pelo direito de reproduzir. Ele ocorre dentre as aves, mas não se pode dizer que é a regra nem que está mais concentrado em algum grupo específico. O dimorfismo sexual surgiu cedo na história evolutiva das aves. Nas aves atuais, o dimorfismo ocorre em grupos tão antigos como nas emas (Rheidae) ou tão recentes como os pardais (Passeridae). A intensidade com que o dimorfismo se manifesta também é muito variável. Em algumas espécies, a diferença entre machos e fêmeas é sutil a ponto de ser difícil separá-los em campo; em outras, essa diferença pode ser muito acentuada, levando o observador a pensar que são duas espécies distintas (Figura 8.7).

O principal modo de dimorfismo sexual está relacionado com a coloração da plumagem das aves. Neste caso, os machos geralmente são mais coloridos e vistosos, enquanto as fêmeas são mais discretas, por vezes **crípticas.** Do ponto de vista evolutivo, para um macho, que deve ser visto por seus rivais e pelas fêmeas, para estabelecer um território e para acasalar, as cores destacadas da paisagem podem ser úteis. Por outro lado, para as fêmeas, que em muitos casos passam mais tempo que o macho dentro do ninho, incubando ovos ou protegendo os filhotes, situações em que elas se expõem mais a predadores, uma cor mais discreta pode ser mais vantajosa. Contudo, manter uma coloração intensa apresenta certo custo energético. É provável que, por esse motivo, muitas espécies de aves apresentem dois tipos de plumagem ao longo do ano – uma utilizada durante o período reprodutivo (plumagem reprodutiva ou nupcial) e outra no período não reprodutivo (plumagem de descanso – ver Seção *Morfologia | Introdução*). Algumas espécies de garças desenvolvem um tipo de penas (egretas) somente na época reprodutiva,

que são usadas em cerimônias de corte (Figura 8.8). Em geral, essas mudanças são mais acentuadas nos machos, que costumam ser mais ornamentados e exuberantes que as fêmeas. Outro tipo de dimorfismo sexual que ocorre nas aves está relacionado com o tamanho; nesse caso, os machos geralmente são maiores, como ocorre em alguns Icteridae, mas há também casos em que a fêmea é maior, como ocorre em Jacanidae e Accipitridae (um gavião-real *[Harpia harpyja]* fêmea tem quase o dobro do tamanho do macho).

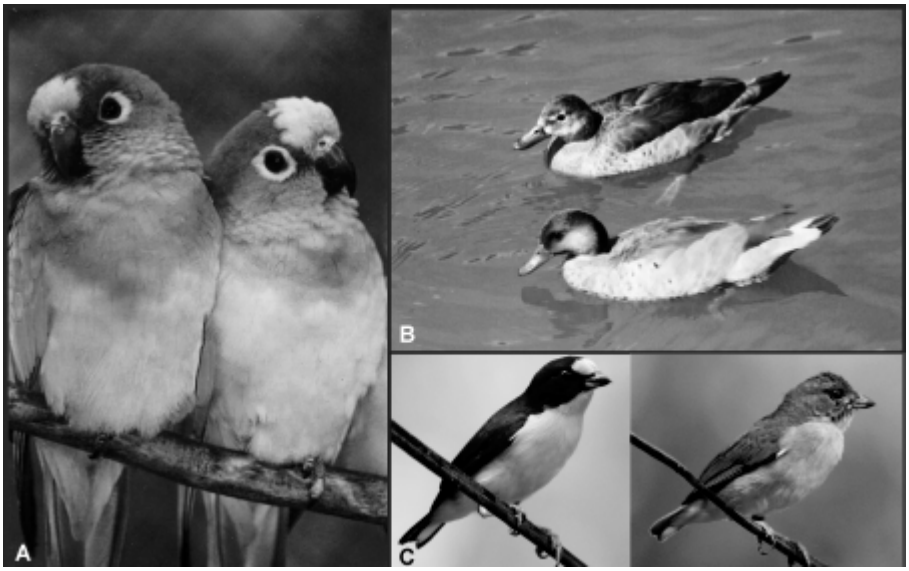


Figura 8.7 Exemplos de variação no dimorfismo sexual de aves. **A.** Periquito-rei (*Eupsittula aurea*), espécie sem dimorfismo sexual aparente. **B.** Pé-vermelho (*Amazonetta brasiliensis*), espécie com pouco dimorfismo sexual, sendo que o macho tem o bico avermelhado e a fêmea tem o bico azulado. **C.** Gaturamo-verdadeiro (*Euphonia violacea*), espécie com acentuado dimorfismo sexual, sendo o macho de coloração amarela na região frontal e violácea escura na parte dorsal enquanto a fêmea tem coloração amarelo-esverdeada. (Esta figura encontra-se reproduzida em cores no Encarte.)

A primeira etapa do processo reprodutivo em aves é a formação do casal. O reconhecimento do parceiro é fundamental para a reprodução e, para isso, são imprescindíveis os sinais visuais e/ou auditivos utilizados na comunicação, como descrito anteriormente. A formação do casal geralmente envolve uma etapa de corte ou cerimônias pré-nupciais. Uma estratégia comum é os machos estabelecerem os seus territórios e as fêmeas então percorrem cada um deles e escolhem o macho que, para elas, apresentem o melhor território. Em algumas famílias (p. ex., Cotingidae, Pipridae, Trochilidae), a formação do casal envolve uma cerimônia chamada leque, na qual vários machos se reúnem e realizam exibições sincronizadas e as fêmeas então percorrem cada leque para selecionar seu parceiro reprodutivo.[14] Dentre as espécies de aves viventes, as aves-do-paraíso estão entre as que apresentam as mais exuberantes cerimônias de corte.



Figura 8.8 Plumagem nupcial com egretas na garça-branca-grande (*Ardea alba*), desenvolvidas durante a estação reprodutiva. A coloração verde na face da ave também se desenvolve apenas na época reprodutiva da espécie. (Esta figura

encontra-se reproduzida em cores no Encarte.)

A regra geral para aves é a monogamia, situação na qual o casal acasala com o mesmo indivíduo durante toda a estação reprodutiva, que ocorre em cerca de 90% das espécies. Evolutivamente, a monogamia está relacionada com o fato de que, nas aves, as fêmeas não serem equipadas com um suplemento alimentar embutido para os jovens, como nos mamíferos. Assim, na maioria das espécies, ambos os sexos são hábeis em prover cuidado parental, especialmente alimentando os jovens durante seu desenvolvimento. Em menor proporção (6% das espécies atuais), pode ocorrer a poligamia, em que tanto o macho quanto a fêmea se acasalam com diferentes parceiros. Outros sistemas de acasalamento são a poliginia (2%), na qual o macho se acasala com diversas fêmeas, enquanto estas copulam com apenas um macho, e a poliandria (0,4%), na qual a fêmea copula com diversos machos, enquanto os machos se associam a uma única fêmea. Apesar de serem minoria, as espécies pertencentes aos últimos padrões de reprodução citados têm sido muito estudadas recentemente, pois esses sistemas de acasalamento pouco usuais podem revelar muito sobre evolução e seleção sexual.

Nas aves, a monogamia pode durar a vida toda, como em muitos papagaios e aves de rapina, ou pode restringir-se a um único ciclo reprodutivo, como em muitos Passeriformes. É importante lembrar que, em muitas aves, mesmo nas monogâmicas, os parceiros não são sexualmente exclusivos. A ocorrência de cópula extrapar em aves parece ser mais comum do que se supunha.[15] Em alguns casos, a porcentagem de filhotes gerados por cópula extrapar pode ser equiparada ao gerado pelo casal reprodutor, como documentado no Passeriforme *Malurus splendens.*[16] Independentemente de qual seja o caso, a principal consequência da cópula extrapar pode ser um aumento na variabilidade genética da espécie, o que é vantajoso evolutivamente. No entanto, ainda são necessários estudos para comprovar empiricamente essa hipótese.[17]

Após a formação do casal, as próximas etapas do processo reprodutivo geralmente envolvem a construção de um ninho, a postura dos ovos e a incubação. A maioria das espécies de aves constrói um ninho, mas o formato deste pode variar bastante entre elas. Uma minoria de espécies não constrói um ninho, depositando seus ovos diretamente no solo ou outro substrato – é o caso da mãe-da-lua (*Nyctibius griseus*), que põe um único ovo sobre um galho, no qual ele é incubado por cerca de 30 dias. Existem ainda algumas espécies parasitas de ninhos, as quais depositam seus ovos em ninhos de outras espécies, para que elas os incubem e cuidem de seus filhotes, como algumas das famílias Cuculidae e Icteridae. O exemplo mais clássico é o do cuco-europeu (*Cuculus canorus*), que apresenta tal grau de evolução desse comportamento, que o seu filhote, assim que eclode, joga para fora do ninho os demais ovos ou filhotes pertencentes à espécie hospedeira. No Brasil, há registros de vira-bosta (*Molothrus bonariensis*) parasitando ninhos de mais de 50 outras espécies (Figura 8.9), sendo o tico-tico (*Zonotrichia capensis*) a espécie mais parasitada.[10] Outro tipo de parasitismo ocorre quando uma espécie de ave expulsa o dono do ninho e se apropria do mesmo para a sua reprodução, como o bem-te-vi-pirata (*Legatus leucophaius*), que ocupa ninhos de algumas espécies, preferencialmente aqueles em formato de bolsas suspensas de alguns Icteridae.

São tantos os tipos de ninhos construídos por diferentes espécies, que se torna impossível descrever aqui todas as variedades. Dentre os formatos de ninhos, aqueles esféricos em formato de cesto aberto são os mais comuns. Esse tipo de ninho é construído por muitos Passeriformes, dentre outras aves, e a estrutura e o modo como é construído podem variar substancialmente entre as espécies. Outros tipos de ninho comumente encontrados são aqueles em formato de bolsa suspensa, como o dos Icteridae, ou esféricos com uma abertura, como o dos bem-te-vis. Alguns Furnariidae constroem enormes ninhos de gravetos, desproporcionais ao tamanho da ave, como o ninho do graveteiro (*Phacellodomus ruber*). A Figura 8.10 apresenta alguns exemplos de ninhos de aves.

Além de variar em tamanho, os ninhos das aves podem ser construídos com uma grande variedade de materiais. Há ninhos de poucos centímetros de diâmetro, como os de beija-flores, enquanto outros podem alcançar mais de um metro de diâmetro, como o do tuiuiú (*Jabiru mycteria*) (ver Figura 8.10). Em geral, são construídos com matéria vegetal, como galhos e ramos, mas também são utilizados outros materiais de origem vegetal, tais como folhas, paina e musgos. Penas, barro, líquens e até saliva ou mesmo fezes podem também ser utilizados. O guácharo, que nidifica no interior de cavernas, constrói seu ninho com as próprias fezes, em associação às sementes dos coquinhos dos quais a espécie se alimenta e regurgita o caroço. Os ninhos de barro construídos por algumas espécies do gênero *Furnarius* impressionam pela engenharia e arquitetura. Os ninhos dos Furnariidae são tão variados e peculiares, que podem auxiliar na separação de alguns gêneros, servindo assim para trabalhos filogenéticos do grupo.

Os pica-paus e algumas espécies das famílias Anatidae, Psittacidae, Trogonidae, Ramphastidae e Dendrocolaptidae, por exemplo, nidificam em cavidades, geralmente em troncos de árvores. Nesse aspecto, os pica-paus prestam importante serviço ambiental para outras espécies que não são capazes de produzir uma cavidade na madeira e que acabam utilizando seus ninhos abandonados para reproduzir. Algumas espécies das famílias Hirundinidae, Momotidae, Galbulidae, Alcedinidae e Furnariidae, entre outras, escavam seus ninhos no solo; o ninho da coruja-buraqueira (*Athene cunicularia*), comum em muitas regiões do Brasil, pode apresentar vários metros de galerias subterrâneas. Algumas espécies de andorinhões (Apodidae) constroem seus ninhos com saliva e outros materiais como musgos, liquens e penas, em faces verticais (como em paredões) ou até mesmo em

estruturas humanas (como em grandes chaminés); algumas espécies desta família o fazem em paredões atrás de cachoeiras.



Figura 8.9 Ninho de pipira-vermelha (*Ramphocelus carbo*) parasitado por vira-bosta (*Molothrus bonariensis*). **A.** Ninho com um ovo de cada espécie, sendo o ovo avermelhado pertencente a pipira-vermelha. **B.** Filhotes das duas espécies com 1 a 2 dias de idade, sendo o filhote mais escuro o da pipira-vermelha. (Esta figura encontra-se reproduzida em cores no Encarte.)

A maioria das espécies de aves nidifica individualmente, mas muitas espécies (em torno de 15%) nidificam em colônias. Quase todas as aves marinhas nidificam em colônias, e algumas colônias de pinguins, atobás (Sulidae) e pardelas (Procellariidae) podem chegar a centenas de milhares de indivíduos. Este também é um fenômeno relativamente comum no Pantanal, nos chamados ninhais, nos quais algumas espécies como garças e biguás (Phalacrocoracidae) constroem seus ninhos em colônias de centenas ou até milhares de casais. A reprodução em colônias pode ter evoluído em função da proteção contra predadores. A desova sincronizada em grandes colônias pode diluir a ação dos predadores em virtude da grande oferta de alimento para estes (estratégia de saciar o predador). Além disso, os indivíduos que nidificam na periferia das colônias sofrem mais a ação de predadores em comparação com os indivíduos que nidificam no centro da colônia, havendo assim uma hierarquia na distribuição dos ninhos dentro das colônias.[18]

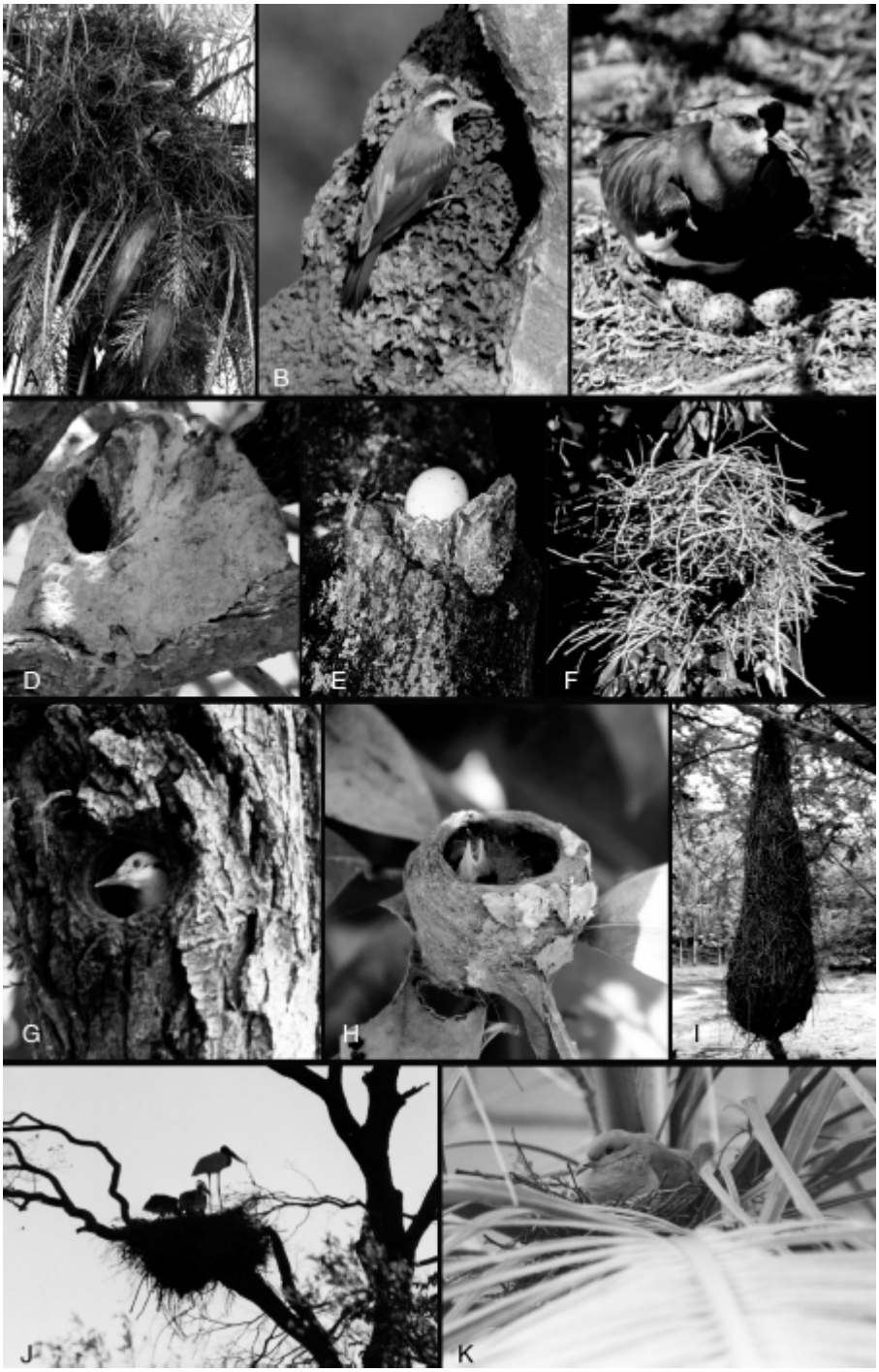


Figura 8.10 Alguns tipos de ninhos construídos por aves existentes no Brasil. **A.** Ninho de caturrita (*Myiopsitta monachus*), único ninho de Psittacidae brasileiro construído de gravetos. **B.** Ninho de arapaçu-do-cerrado (*Lepidocolaptes angustirostris*) construído em cavidade em um cupinzeiro arborícola. **C.** Ninho de quero-quero (*Vanellus chilensis*) construído no solo com pouco uso de materiais. **D.** Ninho de joãozinho (*Furnarius minor*) construído com barro. **E.** Ninho de mãe-da-lua (*Nyctibius griseus*) que deposita um único ovo sobre uma rasa cavidade natural na extremidade de um galho quebrado. **F.** Ninho de graveteiro (*Phacellodomus ruber*) construído com gravetos. **G.** Ninho de pica-pau-branco (*Melanerpes candidus*), construído em uma cavidade em tronco de arvore, como todos os pica-paus. **H.** Ninho de beija-flor-tesoura-verde (*Thalurania furcata*) construído com materiais como paina, teias de aranha, liquens e saliva. **I.** Ninho de xexéu (*Cacicus cela*) construído de materiais vegetais em formato de bolsa suspensa. **J.** Ninho de tuiuiú (*Jabiru mycteria*) construído de gravetos que formam uma enorme plataforma. **K.** Ninho de pomba-de-bando (*Zenaida auriculata*) construído com materiais vegetais, como gravetos e capim, frouxamente arranjados em formato de cesta aberta. (Esta figura encontra-se reproduzida em cores no Encarte.)

Dentre as milhares de espécies de aves viventes, apenas cerca de 200 apresentam um sistema de reprodução cooperativo, enquanto um número ainda menor tem um sistema de reprodução comunitário. No sistema cooperativo, o casal reprodutivo é auxiliado por outros membros do bando, os quais ajudam na alimentação dos filhotes e na defesa do território. Tal sistema ocorre em gralhas, em que os ajudantes de ninho geralmente são filhotes da cria anterior, os quais permanecem com os pais por

um, dois ou mais anos.[19] Durante esse período, os jovens auxiliam na criação dos irmãos e aprendem com os pais a sobreviver com mais eficiência. Já no sistema comunitário, duas ou mais fêmeas utilizam o mesmo ninho. Este é o caso, por exemplo, da ema e do avestruz, em que várias fêmeas botam ovos em um mesmo ninho e um macho os incuba e cria os filhotes.

Em contraste com a grande diversidade nos mais variados aspectos de sua reprodução, as aves estão limitadas à postura de ovos. Todas as aves, sem exceção, são ovíparas, ou seja, seus embriões se desenvolvem dentro de ovos de casca rígida, fora do corpo da mãe. A oviparidade é uma estratégia que aparece em outros grupos de vertebrados, como répteis e até em alguns mamíferos, mas nenhum outro grupo é exclusivamente ovíparo. Uma grande vantagem da oviparidade é que ela contribui para a redução do peso da fêmea, visto que ela não precisa carregar o embrião dentro de seu próprio corpo, o que pode ser vantajoso para um animal que voa. De modo geral, nas aves, a regra é a postura de um ovo por dia, diferentemente de outros grupos, como quelônios, que depositam um grande número de ovos em um único momento. O número de ovos por postura difere substancialmente entre as espécies, variando desde um único ovo a mais de uma dúzia. A coloração dos ovos também é muito variável, podendo ser rajados nas mais diversas cores ou de uma única cor, principalmente branco. O investimento no número de ovos por postura dentro de uma estação reprodutiva é influenciado evolutivamente por características do ambiente, como sazonalidade e intensidade de predação, podendo, por exemplo, variar entre regiões temperadas e tropicais. Nas zonas temperadas, as aves são adaptadas para aproveitar um curto período de tempo do ano, quando as condições e os recursos são mais favoráveis para a postura e criação da prole. Durante esse período, exploram ao máximo seu potencial reprodutivo. Por outro lado, em zonas equatoriais, onde a sazonalidade é menos variável e o número de predadores é relativamente grande, as aves investem em um número menor de ovos por postura, mas realizam mais posturas ao longo da mesma estação reprodutiva.

Nas aves, a incubação dos ovos para o desenvolvimento do embrião é feita pela transferência de calor metabólico do corpo dos pais; em muitas espécies, a placa de incubação auxilia neste processo. Em muitos casos, a fêmea é responsável pela incubação, como nos beija-flores e tangarás (Pipridae), mas é comum que ela divida essa tarefa com o macho. De modo geral, o tempo de incubação dos ovos é proporcional ao tamanho da ave; espécies de maior porte costumam ter períodos de incubação mais longos. Por exemplo, o tempo de incubação da pomba-de-bando (*Zenaida auriculata*) é de aproximadamente 13 dias; da gralha-azul (*Cyanocorax caeruleus*), em torno de 16 dias; da galinha doméstica, 21 dias; e o do gavião-real, 55 dias. No entanto, há várias exceções a essa regra, como a mãe-da-lua, que pesa menos de 500 g e tem um período de incubação de cerca de 30 dias. O risco de predação parece ter influenciado na evolução de períodos de incubação mais curtos, de modo que espécies que constroem ninhos em locais mais vulneráveis (como próximo ao solo) ou ninhos mais expostos (como cestas abertas) costumam apresentar períodos de incubação mais curtos em comparação com espécies que constroem ninhos em locais mais seguros ou tenham ninhos fechados.

O cuidado parental é a regra entre as aves – os pais (ou ao menos um deles) cuidam dos filhotes mesmo depois que estes deixam o ninho. Contudo, os membros da família Megalopodidae enterram seus ovos em montes de terra e matéria vegetal, onde estes são incubados pelo calor da decomposição; quando os filhotes eclodem, eles precisam cuidar de si mesmos sozinhos. Pode-se dizer que o único cuidado parental deste grupo de aves é o controle da temperatura dos ovos durante a incubação, que é feito pelos adultos que visitam regularmente o local em que os ovos estão enterrados e ajustam o substrato em volta, a fim de aumentar ou diminuir a temperatura. Para a maioria das espécies, tanto o macho quanto a fêmea participam do trabalho de alimentação da prole, como é observado em gralhas.[19] No entanto, nos beija-flores e tangarás, por exemplo, o macho não participa da criação dos filhotes, sendo todo o trabalho atribuído às fêmeas. Por outro lado, nas emas e inhambus, por exemplo, são os machos quem cuidam sozinhos da prole. Em Accipitriformes, é comum o macho ser responsável pela captura da presa, a qual é entregue para a fêmea, que alimenta não apenas os filhotes como também a si mesma.[20]

Duas estratégias bem distintas se referem ao tempo de permanência dos filhotes no ninho. Os filhotes das aves nidícolas (altriciais) permanecem no ninho por um número variado de dias após a eclosão. Em geral, esses filhotes nascem nus ou com poucas plumas, como no caso dos beija-flores ou aves de rapina (Figura 8.11). Por outro lado, aves nidífugas (precoces), assim que nascem ou em pouco tempo após a eclosão, já estão aptas a deixar o ninho e acompanhar os pais. Nessas espécies, os filhotes já nascem de olhos abertos e cobertos por penugem, como em Galliformes e Charadriiformes. Após deixar o ninho, tanto aves nidícolas quanto nidífugas ainda dependem dos pais por períodos de tempo que variam entre as espécies, para alimentá-las e ensiná-las a sobreviver. Em geral, aves com alto grau de inteligência e predadores dependem por mais tempo dos pais devido ao maior período de aprendizado. Um jovem de gavião-real pode depender dos pais por mais de 2 anos.

Em muitas espécies de aves, os jovens apresentam coloração da plumagem diferente daquela dos adultos. Em alguns casos, como nos gêneros *Sporophila* e *Sicalis* (Emberezidae), por exemplo, os jovens dos dois sexos são semelhantes às fêmeas adultas e somente após duas ou três mudas é que os machos jovens irão adquirir a plumagem característica do macho da espécie. Em algumas espécies de gaviões (Acciptridae) e falcões (Falconidae), os jovens são diferentes de ambos os pais, geralmente apresentando coloração críptica. Na jaçanã (*Jacana jacana*), assim como no savacu (*Nycticorax nycticorax*), os jovens são tão diferentes dos pais que aparentam ser outra espécie (Figura 8.12). Podem existir razões evolutivas por trás da diferença entre jovens e adultos. De modo geral, percebe-se que tal diferença ocorre no sentido de tornar o jovem mais discreto

no ambiente, pois este normalmente apresenta uma coloração discreta (como a das fêmeas) ou críptica, o que pode favorecer um indivíduo ainda inexperiente frente a predadores. Outro aspecto positivo é que, em espécies muito territorialistas, um macho adulto pode até tolerar a presença de um macho em plumagem juvenil, mas dificilmente toleraria outro macho com plumagem adulta, o qual representaria um rival.

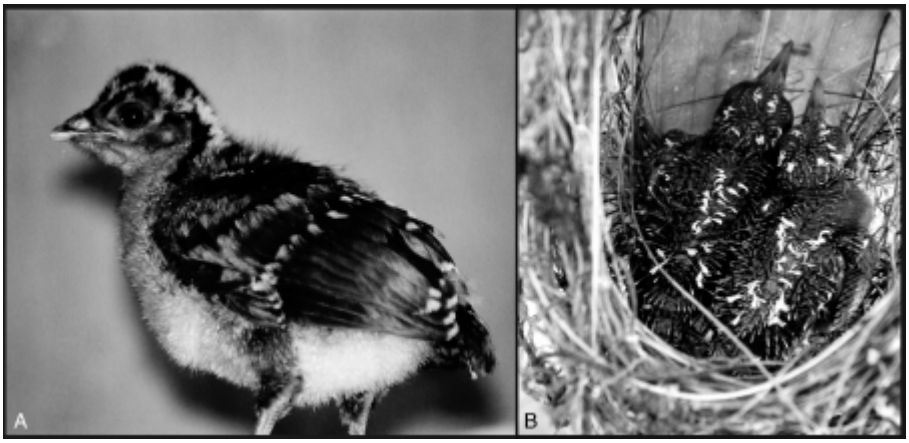


Figura 8.11 Filhotes de aves nidícolas e nidífugas. **A.** Filhote de jacuaçu (*Penelope obscura*) com poucos dias de idade, apresentando o corpo coberto por densa penugem e já apto a acompanhar os pais fora do ninho. **B.** Filhotes de balança-rabo-de-bico-torto (*Glaucis hirsutus*), com 2 dias de idade, apresentando seus corpos quase desprovidos de penugem. (Esta figura encontra-se reproduzida em cores no Encarte.)



Figura 8.12 Exemplo de variação na plumagem em relação à idade da ave. **A.** Juvenil. **B.** Adulto de savacu (*Nycticorax nycticorax*). (Esta figura encontra-se reproduzida em cores no Encarte.)

■ Migração

A migração das aves é um dos mais fascinantes e desconhecidos fenômenos da natureza. Na América do Sul, assim como em várias partes do globo, aparecem determinadas espécies de aves apenas periodicamente, seja para reproduzir, para passar o período não reprodutivo ou apenas de passagem, para alcançar outras regiões. A permanência de muitas espécies de aves na parte mais austral do continente americano pode durar entre 4 e 7 meses e, em seguida, elas desaparecem da região, para reaparecerem no ano seguinte, na mesma época.[21] Tal fenômeno é denominado migração. Pode-se caracterizar grosseiramente a migração como um deslocamento sazonal e cíclico, ou seja, que ocorre de maneira previsível e regular, espacial e temporalmente. Outros grupos de animais, incluindo invertebrados, realizam movimentos migratórios, mas em nenhum outro grupo a migração tem tanta importância quanto para as aves.

De modo geral, as aves migram em busca de melhores condições para alimentação e/ou reprodução. Normalmente, quando se fala em migração, pensa-se logo em um deslocamento em larga escala, como a migração de um polo a outro. Contudo, existem espécies que realizam movimentos que podem ser caracterizados como sazonais e cíclicos em escalas muito menores. Assim, as migrações podem ser classificadas com base na extensão do deslocamento em: migrações locais, migrações regionais e migrações continentais.

É importante ressaltar ainda que, além dos movimentos migratórios, ocorrem outros que não são cíclicos nem obedecem necessariamente à sazonalidade, como os diários em busca de alimento ou, ainda, para locais de dormitórios coloniais.

A motivação para a migração pode ter várias origens. A mais clássica e evidente é a forte sazonalidade, como invernos rigorosos e consequente redução na oferta de recursos alimentares das regiões temperadas. No entanto, outras motivações mais sutis e difíceis de documentar ocorrem em vários locais (p. ex., floração e frutificação, estação seca e chuvosa ou o nível da água em corpos d'água). Algumas espécies se deslocam previsivelmente de um tipo de vegetação a outro, fenômeno típico para algumas aves do Cerrado e Caatinga.[22] Para aves granívoras, por exemplo, a estação seca oferece mais alimento, enquanto as aves aquáticas continentais serão mais influenciadas pelo nível das águas. Assim, diferentes fatores podem estar envolvidos de acordo com a espécie em questão. A maioria das migrações é latitudinal e horizontal, mas existem importantes migrações verticais chamadas de altitudinais, que ocorrem em cadeias de montanhas, como a Serra do Mar e a Cordilheira dos Andes, sem relação direta com a latitude.[21] Várias espécies exibem complexos padrões migratórios; algumas podem apresentar populações migradoras e, mesmo dentro de uma população, pode haver indivíduos que migram e outros que não migram em um dado ano.

A flutuação na oferta de alimento ao longo do ano deve ter sido a maior força evolutiva que levou as aves ao desenvolvimento, no passado, de movimentos migratórios e, posteriormente, a adaptações endócrinas e fisiológicas que as ajustaram para realizar esses movimentos sazonais e cíclicos. Nas regiões temperadas, por exemplo, as migrações são reguladas pelo **fotoperíodo.** Em regiões tropicais e subtropicais, onde a variação no fotoperíodo é menos pronunciada, os motivos das migrações são menos claros, mas outros fatores ambientais, tais como a floração e a frutificação, devem influenciar mais que o fotoperíodo. De maneira geral, regiões com sazonalidade mais acentuada abrigam maior riqueza de espécies de aves migratórias, em virtude da acentuada diminuição na oferta de recursos alimentares em um determinado período do ano. Há um gradiente no número de espécies de aves migratórias que coincide inversamente com o padrão global geral de riqueza de espécies, quando se vai do equador em direção aos polos; enquanto a riqueza de espécies tende a diminuir na medida em que se afasta do equador em direção a latitudes maiores, o número de espécies de aves migratórias tende a aumentar.

Como será que as aves sabem aonde devem ir, especialmente aquelas que viajam milhares de quilômetros sem escalas? Durante os deslocamentos migratórios, diferentes espécies podem apresentar diversos mecanismos de orientação; elas podem se orientar por características da paisagem, tais como os acidentes de terreno, os sistemas hidrológicos e montanhosos, as linhas costeiras continentais e os maciços florestais. Além disso, podem se orientar pela posição do sol, da lua e das estrelas, ou até mesmo pela direção dos ventos dominantes e diferenças na temperatura e umidade das massas de ar. Algumas espécies têm a extraordinária capacidade de orientar-se pelo campo magnético do planeta. Além do sentido de orientação, são inúmeras as estratégias que diferentes espécies empregam para conseguir finalizar as migrações. Algumas espécies de aves preferem realizar os movimentos migratórios durante o dia, enquanto outras o fazem principalmente durante a noite. Em alguns casos, como muitos maçaricos (Scolopacidae) e batuíras (Charadriidae), elas acumulam energia em forma de gordura para que possam percorrer grandes percursos sem escalas para alimentação; outras espécies, como vários Passeriformes, percorrem pequenas distâncias diariamente, parando frequentemente para se alimentar. Pode-se dividir o ciclo anual de uma ave migratória em quatro períodos distintos, dois sedentários (nos sítios de invernada e reprodução) e dois dinâmicos (quando está se deslocando entre esses locais).

Em geral, as migrações ocorrem no sentido latitudinal (norte-sul e vice-versa). Neste contexto, o Brasil é um país

privilegiado para a realização de migrações de aves devido a uma grande amplitude latitudinal que abrange (desde 4° de latitude norte até 34° de latitude sul), além da enorme variedade de hábitats propícios para as aves que contém. No Brasil, há grande número de espécies migratórias neárticas, que visitam o país por semanas a meses, mas que não se reproduzem aqui, fazendo do Brasil sua área de invernada, ou apenas parando por pouco tempo para logo retomarem a migração. Em número reduzido, ocorrem também aves migratórias paleárticas, vindas do Velho Mundo, principalmente da Europa e África. Há ainda migrantes setentrionais, que migram do norte para o sul, e migrantes meridionais, que fazem o caminho inverso. Algumas áreas importantes para aves migratórias no Brasil incluem a região da Lagoa do Peixe, o Pantanal e vários pontos ao longo do litoral, especialmente nos estados do norte e nordeste, mas também nos estados do sul e sudeste (Figura 8.13).

Há padrões globais gerais de rotas migratórias, mas há uma enormidade de peculiaridades de estratégias e variações dos padrões gerais reconhecidos em qualquer região biogeográfica. No Brasil, o entendimento sobre as rotas migratórias de muitas espécies ainda é insipiente em comparação com o que já se sabe sobre o assunto no hemisfério norte. Contudo, a ornitologia brasileira é uma ciência em franca expansão, e o conhecimento sobre as aves migratórias tem aumentado substancialmente nos últimos anos. Por exemplo, Nunes e Tomas[23] e Morrison *et al.*[24] trazem importantes informações sobre as aves migratórias que frequentam o Pantanal. Valente *et al*. [25] apresentaram uma análise abrangente realizada no Brasil, com destaque para as aves migratórias neárticas.

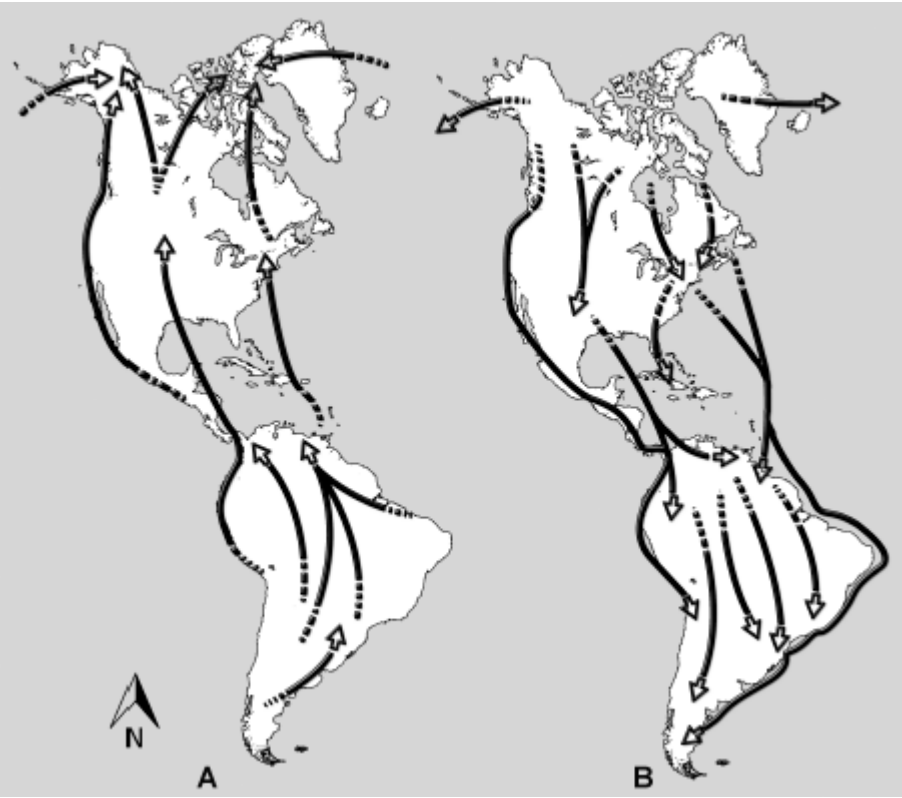


Figura 8.13 Esquema generalizado das principais rotas utilizadas pelas aves migratórias nas Américas. As rotas de ida e volta são discriminadas em **A** e **B.** Note que as rotas percorridas por uma ave para ir de norte a sul e retornar podem não ser as mesmas.

O anilhamento de aves silvestres (procedimento no qual um anel metálico é implantado geralmente no tarso da ave) é a técnica mais antiga e tradicional para estudos das rotas migratórias das aves. O anilhamento possibilita, por exemplo, obter dados sobre a procedência da ave, o tempo que levou para fazer a jornada e a longevidade da espécie. Muitas aves anilhadas na América do Norte, Europa e Antártida já foram recuperadas em território brasileiro.[26] Em alguns países, como EUA e Inglaterra, o anilhamento é feito há mais de um século. No Brasil, em 1978, foi criado o Centro de Estudos de Migrações de Aves (CEMAVE), junto ao IBAMA, responsável por desenvolver e incentivar o anilhamento de aves no país. Atualmente, existem técnicas sofisticadas, como a telemetria e a utilização até mesmo de satélites, para monitorar os deslocamentos dos indivíduos em seus movimentos através da paisagem. Algumas dessas técnicas tornam possível o acompanhamento em tempo real do deslocamento da ave. Sem deixar de reconhecer a importância do anilhamento, essas novas técnicas têm propiciado um substancial aumento no conhecimento das rotas migratórias e das estratégias empregadas pelas aves.

Dentre as aves, a migração não está concentrada em um único grupo; há aves migratórias em diversas ordens e com os mais diversos hábitos. Migrações ocorrem em aves tão diminutas como beija-flores ou tão grandes como cegonhas, diurnas como os Passeriformes ou noturnas como corujas, aquáticas ou continentais, florestais ou campestres. Independentemente do grupo

considerado, as aves podem apresentar diversos padrões, por vezes, muito complexos de migração. Por exemplo, o trinta-réis-boreal (*Sterna hirundo*) se reproduz na região leste da América do Norte e visita o Brasil no período não reprodutivo. Ela chega ao norte do Brasil a partir do final de setembro e vai rumo ao sul; por volta de novembro, chega ao Rio Grande do Sul, mas há pontos de invernada em vários locais no Brasil, especialmente ao longo da costa atlântica. De acordo com Sick[21] e Antas,[22] apenas uma parte da população se torna ativamente reprodutiva a cada ano, a qual retorna para a sua área de reprodução no hemisfério norte; ao passo que outra parte da população permanece no Brasil ao longo de todo o ano, incluindo jovens e alguns adultos que passam este ano sem desenvolver atividade reprodutiva. Esta parte da população que permanece no Brasil pode ainda realizar movimentos dentro do país ao longo do ano em que não fazem a longa migração para a América do Norte.

Um dos grupos que mais atrai a atenção pelas distâncias percorridas, pela rapidez com que as percorrem, pelas grandes concentrações de indivíduos nos locais de paradas e pela multiplicidade de estratégias que apresentam inclui aves das famílias Charadriidae e Scolopacidae. Um indivíduo da espécie maçarico-de-papo-vermelho (*Calidris canutus*) anilhada na latitude de 30° sul foi recuperado 13 dias depois na latitude de 40° norte, sugerindo um voo sem escalas substanciais. O trinta-réis-ártico (*Sterna paradisaea*) percorre 18 mil km desde a sua área de nidificação no Ártico até a zona de invernada na Antártida, para fazer todo o caminho de volta alguns meses depois.

Dentre as inúmeras espécies de ambientes terrestres que realizam movimentos migratórios, uma das mais conhecidas é o falcão-peregrino, que se reproduz no hemisfério norte e tem áreas de invernada no hemisfério sul. Tal espécie realiza suas migrações solitariamente e ocorre em baixa densidade nas áreas de invernada. Por outro lado, o gavião-papa-gafanhoto (*Buteo swainsoni*), que migra da América do Norte aos pampas do sul da América do Sul, pode ser observado em bandos com centenas ou até milhares de indivíduos em alguns locais de sua rota migratória. O gavião-caramujeiro também pode ser observado em bandos de centenas de indivíduos em suas migrações pela Amazônia.

Muitas aves de pequeno porte também realizam movimentos migratórios. Dentre os Passeriformes, é possível destacar espécies das famílias Tyrannidae e Hirundinidae (esta última é um símbolo de aves migratórias). A migração também é um fenômeno comum nas famílias Columbidae, Trochilidae, Turdidae, Emberezidae, Parulidae, Thraupidae, Vireonidae, dentre outras. Um bom exemplo desses pequenos migradores é a tesourinha (*Tyrannus savana*), uma ave bastante conhecida por frequentar também ambientes urbanos. Suas áreas de invernada ficam no norte do Brasil, na Venezuela e Guianas, e suas áreas reprodutivas estão no Brasil central e sul da América do Sul. Outro caso interessante é o da pomba-de-bando, que apresenta um padrão de migração no nordeste brasileiro associado à produção de sementes.[22] O pinguim-de-magalhães (*Spheniscus magellanicus*), uma ave não voadora, migra da Patagônia e Terra do Fogo para a foz do Rio da Prata, podendo alcançar o litoral sul do Brasil.[22]

Para qualquer espécie de ave e em qualquer escala espacial considerada, a migração apresenta seus riscos e, muitas vezes, seu preço é alto. Os benefícios da migração devem ultrapassar os seus custos, levando a um incremento no sucesso reprodutivo da espécie, ou não faria sentido realizar a migração. Durante a migração, uma porcentagem de aves morre devido a diversos fatores, tais como maior exposição a predadores (incluindo caça por seres humanos), exaustão, más condições climáticas, colisões com estruturas de origem antrópica (p. ex., prédios, moinhos de vento, torres e cabos de transmissão de energia) e degradação ambiental nos extremos das rotas migratórias. A área de distribuição de uma ave migratória inclui toda a extensão geográfica alcançada pela espécie, e a conservação dessas espécies deve considerar a preservação de hábitats ao longo de toda sua extensão. Isso pode ser muito difícil de alcançar, visto que a distribuição geográfica dessas espécies é ampla e frequentemente engloba vários países e suas fronteiras políticas. Considerando que as políticas de conservação podem divergir muito entre os países, há uma incerteza de que o hábitat utilizado pela espécie em um determinado ano estará lá no ano seguinte para fornecer os recursos necessários à manutenção da população. Por exemplo, a população de gavião-papa-gafanhoto que se reproduz na região central dos EUA está em declínio possivelmente pelo aumento da conversão de suas áreas de invernada na América do Sul em áreas agrícolas.

Além da preocupação com a conservação dessas aves, é necessário considerar o caráter sanitário e socioeconômico. Justamente por não estarem sujeitas às fronteiras políticas, as aves migratórias também chamam a atenção pela sua potencialidade em serem vetores de agentes patogênicos, fato este já evidenciado em doenças como a gripe aviária e a febre do Nilo, que podem ter as aves migratórias como vetores.

Morfologia | Introdução

De modo geral, a morfologia das aves é bastante uniforme, e as necessidades do voo moldaram claramente muitos de seus aspectos. Algumas partes, no entanto, são bastante variáveis, devido às especializações atreladas ao modo de vida, como os bicos e os pés, relacionados com a alimentação e locomoção, respectivamente, ou ainda o formato da asa, que se relaciona com o tipo de voo.

Morfologia externa

■ Penas

Assim como as escamas córneas dos répteis e os pelos dos mamíferos, a pena tem origem epidérmica e constitui o revestimento externo do corpo das aves. Do mesmo modo que o cabelo, as unhas e as escamas, as penas são apêndices tegumentares, sendo considerados os mais complexos dentre os presentes nos vertebrados. As aves apresentam vários tipos de penas, cada uma com estruturas especializadas de acordo com sua função, e dependem delas para propósitos específicos. No entanto, na maioria das aves, as penas não crescem uniformemente pelo corpo. As regiões em que as penas se desenvolvem são chamadas pterilas, as quais são separadas por regiões aptérias (sem penas) (Figura 8.14). Algumas aves como as ratitas e os pinguins têm as penas distribuídas uniformemente sobre a pele de todo o corpo, não apresentando regiões pterilas definidas.

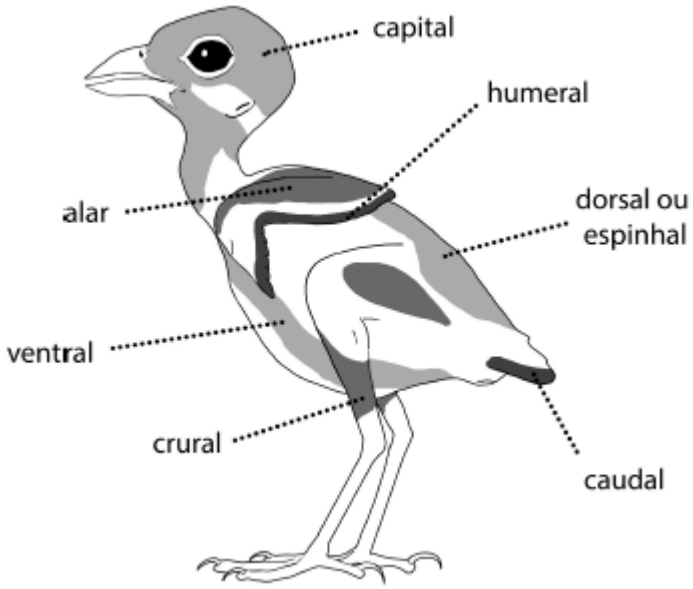


Figura 8.14 Representação da distribuição das penas sobre o corpo das aves, destacando as regiões pterilas (com inserção de penas) com suas denominações específicas e também as regiões aptérias (desprovidas de penas).

A pena cresce a partir de sua base como um fio de cabelo. Inicia-se com o espessamento da epiderme rica em vasos sanguíneos, estrutura chamada placoide ou papila epidérmica. A proliferação das células ao redor desse primórdio cria uma depressão (folículo). Estes folículos estão arranjados nas regiões pterilas. O crescimento de queratenóides na epiderme do folículo força as células mais velhas a subir e a sair. O folículo então se divide em uma série de cristas longitudinais, que crescem **helicoidalmente** ao redor do germe tubular da pena para formar a ráqui, que irá sustentar o vexilo (superfície plana expandida e entrelaçada). O folículo constitui o cálamo, um simples tubo que é a base da pena e fica inserido na epiderme da ave (Figura 8.15).

Apesar de toda a sua complexidade estrutural, as penas são notavelmente simples quanto a sua composição química. Mais de 90% de uma pena consiste em betaqueratina; em torno de 1% é lipídio; 8%, água e o restante são outras proteínas e pigmentos, como a melanina. Uma pena típica (como as penas de contorno descritas adiante) é formada por uma ráqui que sustenta numerosas barbas, as quais estão dispostas de modo paralelo e normalmente muito próximas, procedentes de ambos os lados da ráqui, formando o vexilo. Ao microscópio, é possível observar que cada barba parece uma miniatura de uma pena, com numerosos filamentos paralelos denominados, por sua vez, bárbulas. As bárbulas de uma barba se sobrepõem às bárbulas da barba vizinha, formando um padrão de zigue-zague e se mantendo unidas com grande tenacidade por minúsculos ganchos (Figura 8.15). Músculos lisos e fibras elásticas da pele possibilitam à ave levantar ou agitar as penas, a fim de facilitar seu arranjo quando está, por exemplo, se banhando ou se alisando. O hábito de alisar as penas com o bico provoca o realinhamento das bárbulas, sendo um comportamento eficaz em situações em que o vexilo destas se desarranje por meio de algum impacto mecânico.

Existem dois tipos básicos de penas: penas de contorno (que revestem todo o corpo e estabelecem a superfície do voo) e plumas (tufos macios alocados sob as penas de contorno).

As penas de contorno ou tectrizes são as responsáveis pela habilidade de voo nas aves, principalmente as de contorno da

margem posterior do braço, da mão (rêmiges) e da cauda (retrizes). Já as plumas são macias não apenas devido à existência de uma ráqui rudimentar, como também à ausência de ganchos nas bárbulas. Os folículos das plumas são ricamente supridos por terminações nervosas, o que pode indicar que elas funcionam como órgãos sensoriais auxiliando na movimentação das outras penas, proporcionando controle **aerodinâmico** e reduzindo a turbulência. No entanto, fundamentalmente, são responsáveis pelas propriedades de isolamento térmico. Quando uma ave está com frio, uma estratégia é ficar "encorajada" e, nessas ocasiões, as plumas são responsáveis por manter o ar próximo ao corpo da ave, evitando que ela perca calor para o ambiente. Contrariamente, quando estão com muito calor, elas mantêm as penas bem ajustadas ao corpo.

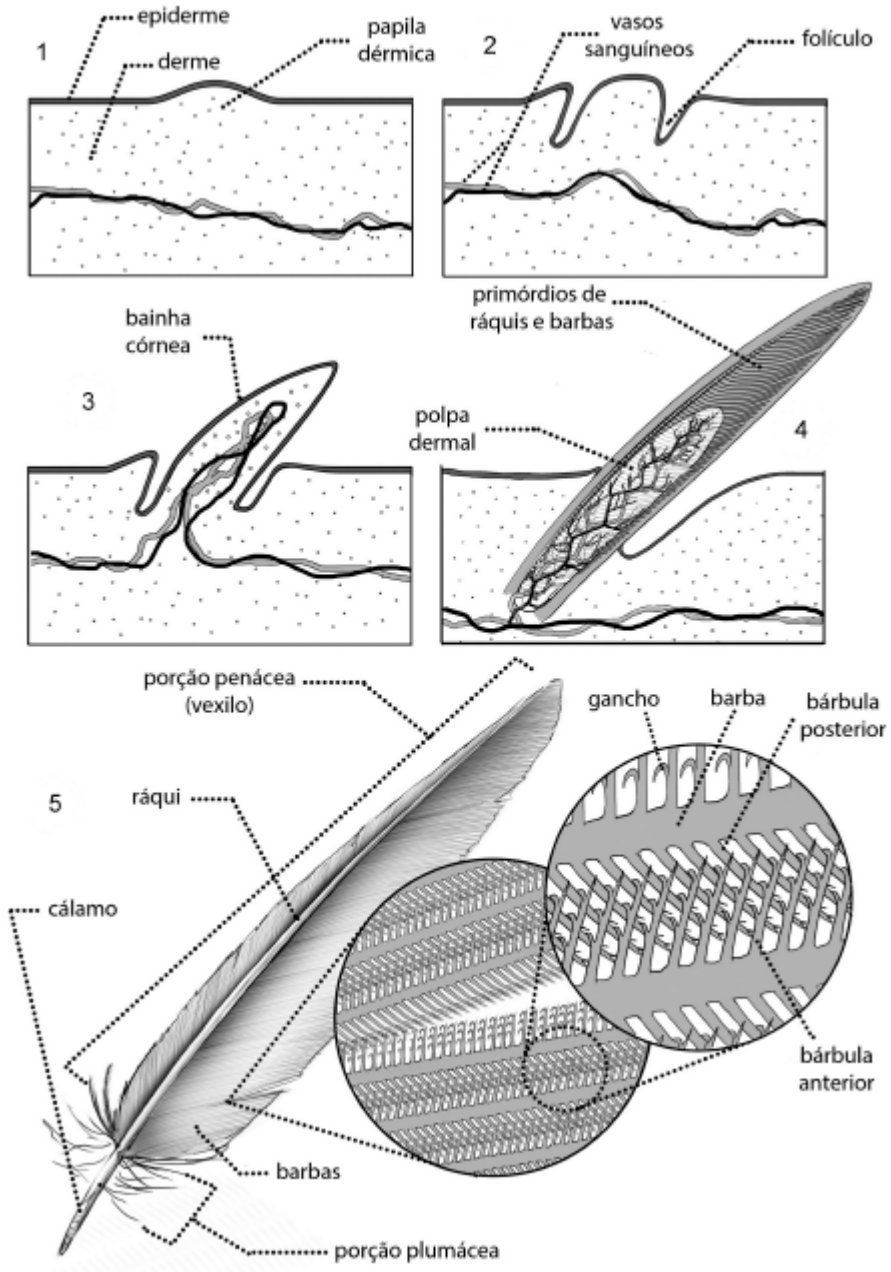


Figura 8.15 Desenvolvimento e partes da pena. Etapas sucessivas do desenvolvimento de uma pena de contorno de 1 a 5. Em 5, uma típica pena da asa com vexilos, mostrando suas principais características estruturais. Nos detalhes, o arranjo das barbas, bárbulas e ganchos, o que mantém a estrutura da pena.

Além das plumas e penas de contorno, outros tipos de penas ocorrem em menor quantidade, mas com propósitos específicos. As filoplumas são penas filiformes com poucas barbas e bárbulas, e estão esparsamente distribuídas pelo corpo da ave, aparentemente com função sensorial, auxiliando a manter as penas de contorno no lugar e ajustando-as adequadamente ao voo. Há também as cerdas, consideradas filoplumas modificadas (Figura 8.16); são comuns ao redor do bico de alguns Tyraniidae e Caprimulgidae, parecendo indicar que as mesmas auxiliam na detenção e/ou captura de presas. Contudo, em algumas aves tipicamente insetívoras, como as andorinhas e até certas espécies de bacuraus, as cerdas são muito pequenas ou inexistem. As plumas pulverulentas apresentam barbas em sua extremidade, muito semelhante às plumas, mas que se desintegram à medida que crescem, formando um pó fino que ajuda a impermeabilizar as penas, substituindo até certo ponto a secreção oleosa da

glândula do uropígio. Tal pó é distribuído quando as aves estão alisando as penas, ocorrendo em vários grupos de aves, como em garças, gaviões e papagaios. Pouco mencionadas, mas de grande importância, são as penas sonoras encontradas em alguns grupos, como em alguns representantes da família Cracidae. Nessas aves, as primárias mais externas são modificadas e apresentam um brusco adelgaçamento em sua porção terminal, funcionando como rêmiges sonoras (ver Seção *Comunicação*). Por outro lado, as corujas, predadoras exímias, apresentam um voo extremamente silencioso, eliminando componentes ultrassônicos, devido ao fato de o vexilo das penas dessas aves ser serrilhado na borda, o que elimina o ruído de voo.

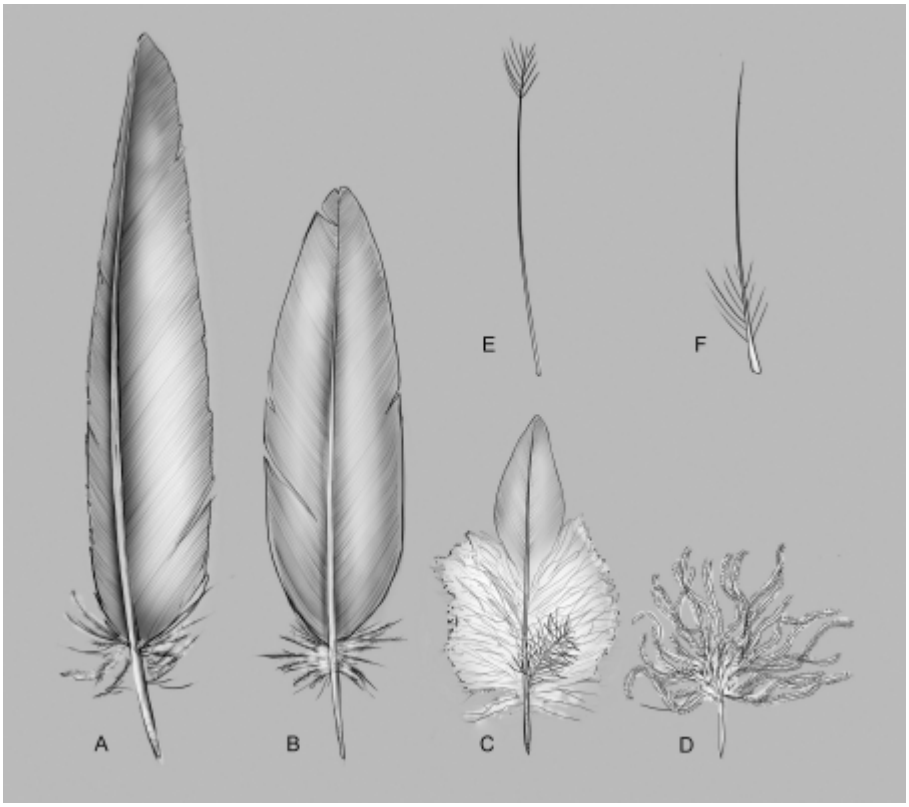


Figura 8.16 Tipos de penas. **A.** Rêmige. **B.** Rectriz. **C.** Pena de contorno ou tectriz. **D.** Pluma. **E.** Filopluma. **F.** Cerdas.

A coloração variada das penas resulta principalmente de pigmentos depositados durante o crescimento da pena no folículo (cores pigmentares) e de características estruturais que causam reflexão e refração de certos comprimentos de onda (cores estruturais). Penas amarelas, laranjas e vermelhas são produzidas pelo depósito de lipocromos nas bárbulas das penas durante seu desenvolvimento. Já a melanina produz as cores preta, marrom, marrom-avermelhado e cinza. A maioria dos tons de azul são cores estruturais, que não dependem da pigmentação, mas da dispersão de comprimentos mais curtos de ondas de luz pelas partículas das penas. Em geral, o verde é uma combinação do pigmento amarelo com o azul estrutural, e as cores iridescentes, como as que ocorrem em muitos beija-flores, baseiam-se na interferência de algumas ondas luminosas sobre as outras que as reforçam, as enfraquecem ou as eliminam. Alguns pigmentos podem ser adquiridos através da alimentação, como no caso do guará (*Eudocimus ruber);* a coloração vermelho-carmesin dessas aves na fase reprodutiva é consequência de um pigmento chamado caratenoide cantaxantina, o qual é produzido devido à ingestão de alguns tipos de crustáceos. A falta destes crustáceos na dieta inibe a produção desta pigmentação, e a cor da ave vai desbotando gradativamente.

As penas das aves são substituídas periodicamente durante sua vida por meio da muda – crescimento de novas penas pelo mesmo folículo após a queda das penas antigas. Tipos distintos de penas apresentam diferentes resistências ao desgaste e a efeitos de agentes ambientais. Dessa maneira, para manter a funcionalidade da plumagem, as penas devem ser substituídas periodicamente. Assim, a principal função da muda é substituir a plumagem desgastada e adaptar o aspecto da ave em suas diferentes etapas vitais e anuais. Tal fenômeno é desencadeado por uma secreção da tireoide e já se notava no fóssil de *Archaeopterix*. De modo geral, todas as aves passam pelo menos uma vez ao ano por esse processo, sendo normalmente um fato atrelado à reprodução. No entanto, a muda ocorre mesmo se o indivíduo não reproduzir, garantindo a troca das penas desgastadas. Não é rara a ocorrência de duas mudas anuais:

- uma parcial (pré-nupcial), antes da reprodução, com substituição das penas do corpo e frequentemente alterando o colorido (ver Seção *Reprodução*)
- uma completa (pós-nupcial; chamada também de muda de descanso ou repouso), com a substituição de todas as penas do corpo.

O processo de muda exige muita energia; assim, ela raramente coincide com a estação reprodutiva ou com a época de migração. A muda das rêmiges primárias normalmente ocorre de maneira sucessiva de dentro para fora (motivo pelo qual são numeradas neste sentido, sendo a décima a mais externa), enquanto as rêmiges secundárias podem ser mudadas nos dois sentidos (Figura 8.17). Há muita variação no ciclo das mudas e na época em que elas ocorrem, variando até mesmo entre indivíduos da mesma população. A duração da muda é condicionada a muitos fatores e varia em resposta adaptativa a diferentes necessidades ecológicas. Em pássaros pequenos, por exemplo, o processo de muda costuma durar algumas semanas; nas águias, pode durar vários meses. Em qualquer caso, a muda é um processo altamente ordenado, em que as penas são substituídas aos poucos para evitar o aparecimento de partes nuas. As penas de voo das asas e da cauda são trocadas aos pares (de modo simétrico), uma de cada lado, para que o equilíbrio de voo não seja prejudicado (Figura 8.18). Em geral, as penas substituídas emergem antes que a próxima dupla seja perdida, possibilitando que a maioria das aves continue a voar durante a muda. Contudo, em algumas aves aquáticas, como nas marrecas e saracuras, ocorre a queda de todas as rêmiges do corpo ao mesmo tempo, provocando a perda periódica da capacidade de voo. Algumas aves apresentam a muda de susto, em resposta a uma ameaça, na qual a ave deixa cair uma grande quantidade de penas, sobretudo retrizes e penas da barriga (que são rapidamente substituídas), sendo possível interpretar como um tipo de defesa para salvar a vida, fenômeno análogo à perda da cauda pelos lacertílios.

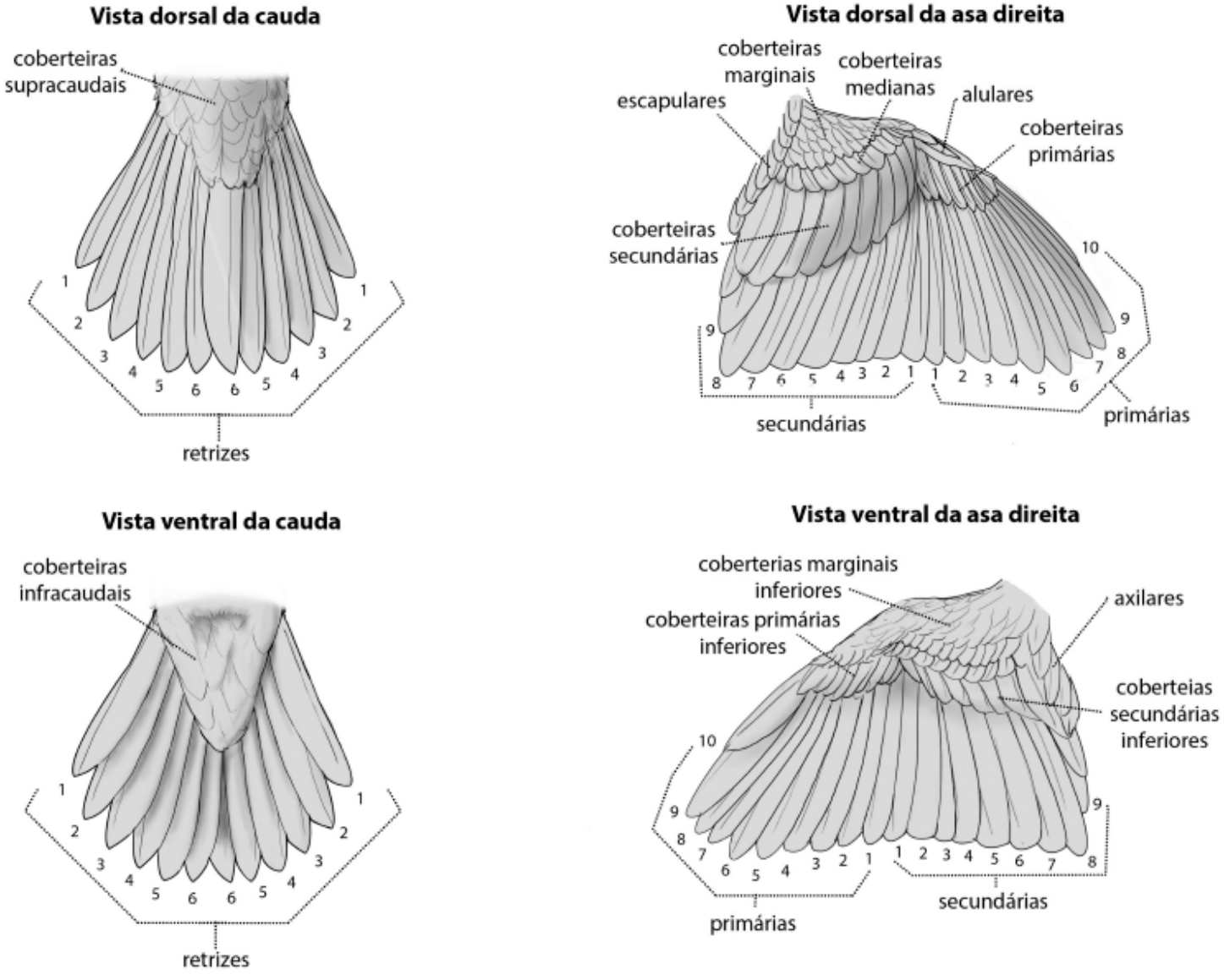


Figura 8.17 Nomenclatura e numeração das penas da asa e da cauda.



Figura 8.18 Urubu-de-cabeça-amarela (*Cathartes burrovianus*) jovem demonstrando a muda sincronizada e simétrica das rêmiges das duas asas. (Esta figura encontra-se reproduzida em cores no Encarte.)

Morfologia interna e funcionamento geral

■ Esqueleto

A aquisição da faculdade de voo implicou em uma redução máxima do peso dos ossos sem prejudicar a estabilidade e a resistência do esqueleto. O esqueleto das aves é leve e delicado, contém alguns ossos entremeados por cavidades aéreas que diminuem o peso (ossos pneumáticos), mas a substância óssea é extremamente dura. O principal requisito para o sucesso do voo nas aves é a leveza do esqueleto. No entanto, se compararmos o peso total do esqueleto de uma ave com o de um mamífero de tamanho similar, o peso é muito similar. A diferença ocorre na distribuição da massa: enquanto os ossos pneumáticos e o crânio são extremamente leves nas aves, os ossos das pernas são mais pesados que os dos mamíferos. Isso auxilia na distribuição da gravidade, fundamental para a estabilidade aerodinâmica. Em algumas espécies de aves que perderam secundariamente a capacidade de voo durante sua história evolutiva, os ossos se tornaram compactos e pesados (p. ex., emas e pinguins).

O crânio das aves modernas pode ser considerado mais especializado que em seus ancestrais, sendo quase imperceptível sua origem **diapsida.** Ele é levemente construído e, na maioria das vezes, os ossos que o compõem são fusionados em uma única peça. De modo geral, devido à ordenação motora rápida e visão aguçada, a caixa craniana e as órbitas são amplas para abrigar os olhos e o encéfalo protuberante. Existe uma conexão flexível entre o crânio e a maxila superior, que possibilita um aumento da abertura da boca. Aves modernas são desprovidas de dentes, mas o bico córneo queratinizado está moldado ao redor dos ossos das maxilas. A maxila inferior é um complexo de vários ossos articulados que proporcionam a dupla articulação necessária para abrir amplamente a boca. Em corujas (Strigiformes), ocorre uma particularidade com relação à morfologia da cabeça, sendo detentoras de um crânio sem simetria bilateral, visto que os ouvidos estão dispostos assimetricamente na cabeça, auxiliando na detecção de fontes sonoras de diferentes direções.

A coluna vertebral das aves é extremamente rígida. A maioria das vértebras, com exceção das cervicais, é fusionada, e junto à cintura pélvica há uma firme, porém leve, estrutura que sustenta as pernas e proporciona grande rigidez para o voo. As costelas também são fundidas (na maioria das vezes) com as vértebras, com a cintura peitoral e com o esterno para auxiliar na rigidez. O tórax ósseo protege os órgãos internos e é capaz de ligeira contração e expansão para tornar possível a respiração, consistindo em:

- vértebras dorsalmente
- costelas achatadas lateralmente
- esterno ventralmente, com uma quilha mediana em que se prendem os músculos peitorais (Figura 8.19).

A cintura peitoral consiste em cada lado em:

- escápula em formato de espada (lâmina de ombro)
- coracoide, um forte elemento de ligação entre o esterno e a escápula que os prendem fortemente contra os poderosos movimentos para baixo das asas

- clavícula, sendo que as duas clavículas estão fundidas em suas extremidades ventrais para formar a fúrcula em formato de V, ou "osso da sorte", presa ao esterno. A fúrcula e a quilha são estruturas ósseas únicas da classe das aves (Figura 8.19).

O pescoço geralmente contém 16 vértebras cervicais, cada uma apresentando superfícies em formato de sela e que possibilitam os movimentos livres durante as atividades diárias. As vértebras do tronco são unidas fortemente por ligamentos que muitas vezes são ossificados, sendo relativamente imóveis, que combinadas ao sinsacro e ao pigostilo (constituído de 5 a 6 vértebras caudais fundidas) produzem uma coluna vertebral rígida. O sinsacro contribui para a formação do corpo compacto da ave (importante para a aerodinâmica) e para o controle das asas e da cauda, sendo formado pela fusão de um grande número de vértebras (10 a 23) (Figura 8.19). As quatro vértebras caudais livres e o pigostilo comprimido e terminal servem para o movimento das penas da cauda, sendo ausentes em aves que não desenvolveram a cauda, como é o caso da ema.

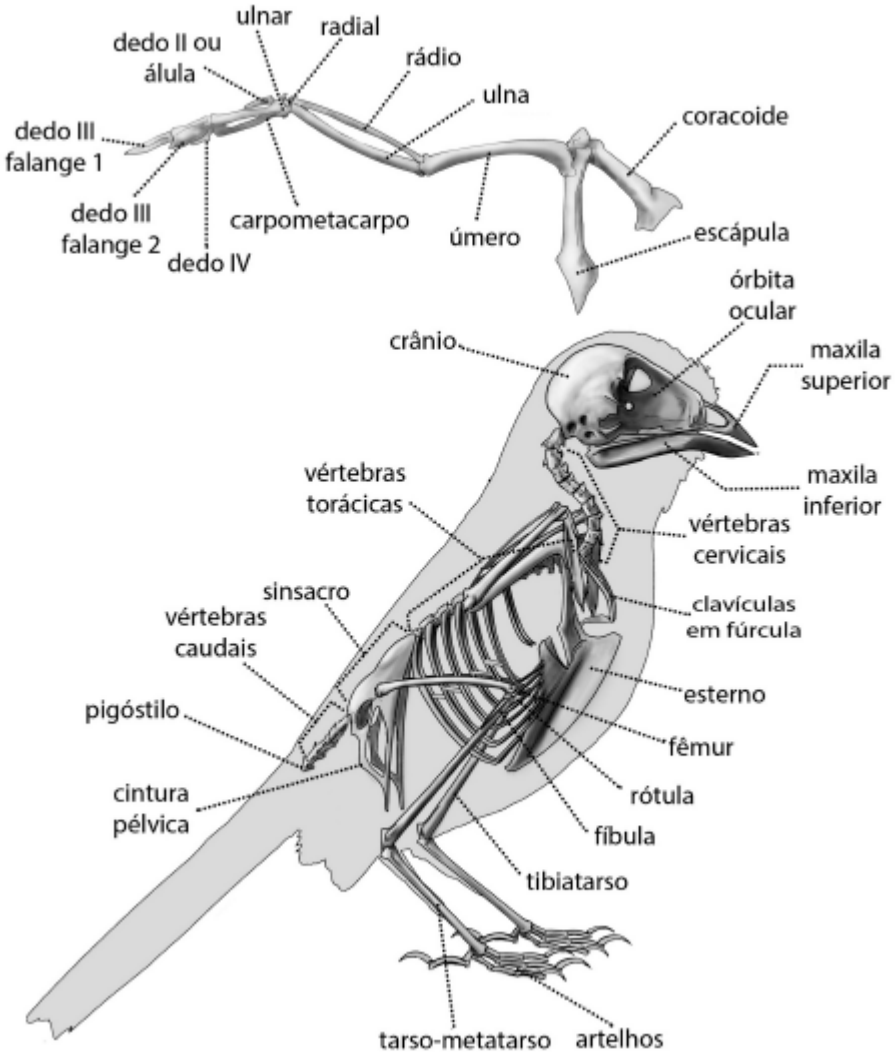


Figura 8.19 Esqueleto de um pardal (*Passer domesticus*), com detalhe dos ossos da asa.

Nas aves, os ossos dos membros anteriores são altamente modificados devido à faculdade de voo; além de serem reduzidos em número, muitos deles são fusionados. Assim, eles são claramente um "rearranjo" dos membros de um tetrápode. Cada membro anterior prende-se dorsalmente na parte superior do corpo, pelo úmero. O "antebraço" contém o rádio e a ulna, como em outros vertebrados terrestres, mas outros ossos das asas são modificados para prover suportes estáveis às rêmiges. Há apenas dois carpianos e três dedos (II, III e IV); os outros ossos do carpo estão fundidos aos três metacarpais para formar o carpometacarpo. Na "mão", o dedo anterior (II) apresenta a álula (Figura 8.19). As penas mais externas e principais penas de voo ou rêmiges primárias (geralmente em número 10, sendo a décima rudimentar) são sustentadas pelos dedos III e IV e pelo carpometacarpo; as rêmiges secundárias (geralmente em número 9, mas variáveis) são sustentadas pela ulna e as terciárias pelo úmero. Os cálamos das rêmiges são protegidos contra a torção por tecidos conjuntivos das extensões da pele (patágio posterior). A articulação do cotovelo evita a torção da asa durante o voo.

Já os membros posteriores das aves sofreram modificações menos acentuadas em relação ao plano básico tetrápode. Conforme a espécie, esses membros são designados para caminhar, empoleirar, cavar, apanhar alimento ou nadar. Cada perna consiste em: (1) fêmur, (2) tibiotarso com cabeça triangular e, paralelamente a ele, (3) perônio, (4) tarsometatarso fundidos, (5)

rótula, mantida por ligamentos na frente da articulação fêmur-tibiotarsal e (6) quatro artelhos, geralmente sendo três para a frente e um para trás (Figura 8.19). Devido à diferente orientação dos artelhos em adaptação aos diferentes usos, houve uma diversificação nos tipos de pés: papagaios, tucanos e pica-paus, por exemplo, são zigodáctilos (o artelho externo deslocado para trás junto ao hálux); martins-pescadores são sindáctilos (todos os três artelhos anteriores unidos na base) e surucuás são heterodáctilos (dois dedos para a frente e dois para trás) (Figura 8.20). Em gaviões e corujas, caçadores de vertebrados, as garras são afiadíssimas, mas isso também ocorre em aves que usam as unhas para se afixar no substrato, como os Andorinhões (Chaetuinae), que pousam em rochas verticais. Representantes da família Motacilidae (caminheiros) têm dedos afilados e longos com a unha do hálux modificada em uma espécie de esporão, o que auxilia na locomoção, que consiste em caminhar e correr pelo solo. O comprimento de tal unha varia entre as espécies de Motacilidae.

■ Musculatura

Boa parte da musculatura de uma ave é voltada para promover o deslocamento aéreo. O movimento das asas durante o voo é devido principalmente aos grandes músculos peitorais, que compreendem a maior porção de toda a musculatura da ave. Em cada lado, o grande peitoral origina-se da parte externa da quilha do esterno e insere-se na cabeça ventrolateral do úmero; sua contração move a asa para baixo e levanta o corpo da ave durante o voo. Responsável pela elevação da asa e atuando em conjunto com o grande peitoral, existe o pequeno peitoral ou supracoracoide, o qual se origina na quilha (por dentro do grande peitoral) e afila-se em um forte tendão na porção superior do úmero, puxando a asa para cima por um engenhoso sistema de "cabo e roldana". Assim, quando o músculo peitoral é contraído, ele puxa a asa para baixo; quando o peitoral é relaxado, o supracoracoide se contrai, puxando a asa para cima.

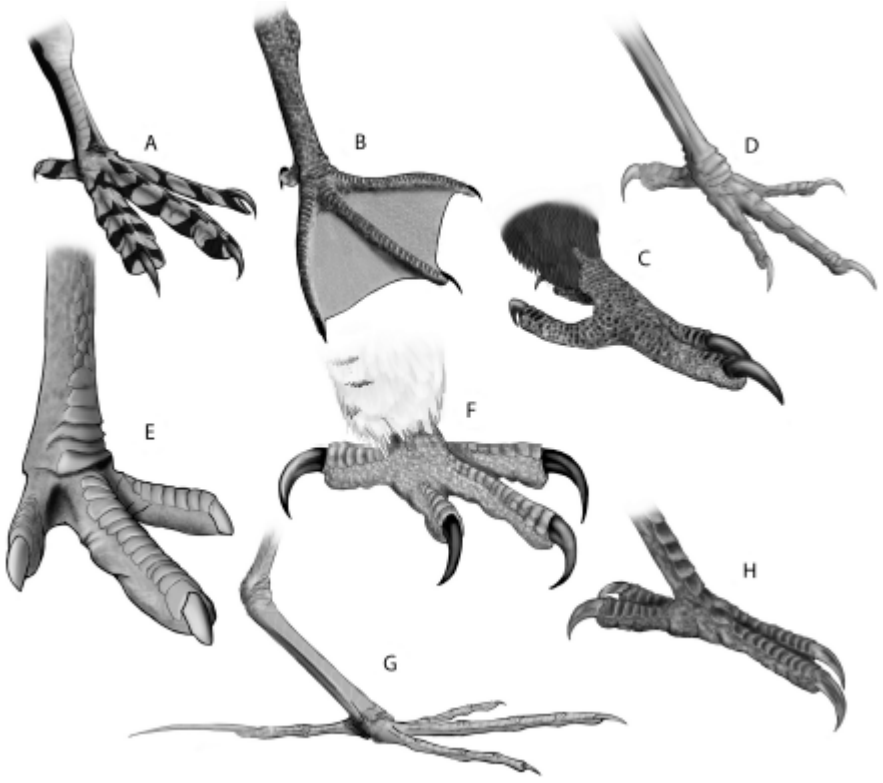


Figura 8.20 Alguns tipos de pés de aves. **A.** Picaparra (*Heliornis fulica*). **B.** Irerê (*Dendrocygna viduata*). **C.** Arara-vermelha-grande (*Ara chloropterus*). **D.** Sabiá-barranco (*Turdus leucomelas*). **E.** Ema (*Rhea americana*). **F.** Gavião-real (*Harpia harpyja*). **G.** Jaçanã (*Jacana jacana*). **H.** Surucuá-de-barriga-amarela (*Trogon rufus*).

As pernas e os pés das aves contêm poucos músculos, uma adaptação que garante formatos aerodinâmicos e evita a perda de calor por essas partes, geralmente desprovidas de penas. A principal massa muscular nas pernas se localiza na coxa; os artelhos são movidos por tendões ligados a músculos nos segmentos superiores das pernas. Os tendões se movem por espaços lubrificados por um líquido, similar ao que ocorre em mamíferos, e sua ação sobre os artelhos é dirigida pelas alças do tendão. Este arranjo coloca a principal massa muscular (músculos peitorais) próxima ao centro de gravidade da ave e, ao mesmo tempo, fornece agilidade para os esbeltos pés.

Quando uma ave se empoleira, um engenhoso mecanismo de fechamento dos artelhos é acionado para que ela se mantenha empoleirada enquanto dorme. Isso ocorre pela contração dos tendões, fechando automaticamente os artelhos ao redor do poleiro quando a ave se empoleira. Este mesmo mecanismo faz com que as garras de um gavião ou de uma coruja penetrem

profundamente em uma presa, ao flexionarem as pernas sob o impacto do choque. Além disso, é bastante complexo o sistema muscular do pescoço das aves, o qual oferece o máximo de flexibilidade encontrada entre os vertebrados, que é obtida por meio de músculos delicados e filamentosos, entrelaçados e subdivididos.

■ Locomoção

De modo geral, as aves apresentam os seguintes meios de locomoção:

- marcha bípede: utilizando os membros posteriores
- natação impulsionada: geralmente pelos membros posteriores; para algumas espécies, no entanto, também os membros anteriores
- voo: propiciado pelos membros anteriores.

A marcha bípede pode incluir correr ou andar. Como o centro da gravidade da ave precisa ficar sob os pés, para a manutenção do equilíbrio, a redução na zona de contato com o solo somente pode ser mantida com alguma perda de estabilidade da ave. Nenhuma ave chegou a reduzir a extensão ou o número de artelhos em contato com o solo. No entanto, a avestruz, que é uma ave de grande porte e exclusivamente terrícola, tem somente dois artelhos e, mesmo assim, é atualmente a ave terrestre mais veloz.

Saltar é um modo especial de locomoção podal, encontrada principalmente em aves arborícolas. Isso é mais desenvolvido nos Passeriformes e poucas aves não Passeriformes saltam regularmente. Contudo, diferenças podem ocorrer dentro da mesma família, como em Corvidae, em que os corvos são marchadores, enquanto as gralhas e pegas são saltadoras. Aves limícolas são especializadas em explorar diferentes profundidades de água e tipos distintos de sedimentos. Em uma comunidade de praia, por exemplo, há representantes de pernas curtas, intermediárias ou longas, cada uma explorando diferentes profundidades e recursos. Caso o substrato seja mole, por exemplo, são necessários artelhos longos (como nas garças) ou curtos parcialmente, providos de membranas interdigitais (como nos flamingos). A jaçanã, que caminha sobre vegetação flutuante, tem os maiores artelhos em relação ao tamanho corporal entre as aves.

Algumas espécies desenvolveram pouco o sistema de locomoção podal. Espécies altamente aéreas, como os andorinhões, utilizam-se dos pés apenas para se empoleirar. Já as nadadoras mais especializadas têm suas pernas posicionadas acentuadamente para trás em relação a outras espécies, a fim de auxiliar na propulsão em água. Essa adaptação dificulta seu caminhar em terra firme, pois não é possível caminhar de maneira ereta. Os pinguins ficam em pé e caminham em terra firme, mas suas pernas são muito curtas, o que os impede de se deslocar rapidamente; por outro lado, são exímios nadadores. Os pinguins também desenvolveram uma maneira peculiar de locomoção, deslizando na neve sobre a barriga e utilizando as asas como apoio para dar impulso.

Muitas espécies de aves não relacionadas adquiriram especializações para escalar e forragear em troncos de árvores; elas escalam em árvores ou superfícies verticais, utilizando os pés, a cauda e até mesmo o bico para auxiliar, mas não as asas. Espécies de pica-paus e arapaçus usam seus fortes artelhos agarrando-se na casca das árvores; a cauda é usada como meio de apoio, sendo as penas adaptadas para isso. O pigostilo e as vértebras caudais são mais alargados nessas espécies e sustentam penas mais fortes e rijas (Figura 8.21).

Ainda que nenhuma ave tenha se tornado totalmente aquática, um grande número de espécies apresenta especializações para a natação. Dentre as modificações para o hábito aquático, no caso das espécies nadadoras de superfícies, como patos e marrecas (Anseriformes), estão:

- corpo amplo, que aumenta a estabilidade
- plumagem densa, que provê flutuabilidade e isolamento térmico
- glândula uropigial, que produz óleo para impermeabilizar a plumagem contra a água
- modificações estruturais nas penas do corpo, que retardam a penetração da água até a pele
- pés providos de membranas interdigitais.

A transição de uma ave nadadora de superfície (p. ex., patos e marrecas) para uma de subsuperfície (p. ex., pinguins) ocorreu principalmente de duas maneiras: pela especialização ainda maior dos membros posteriores já adaptados para a natação ou pela modificação da asa para usá-la como nadadeira embaixo da água. Mergulhadores de asas propulsoras evoluíram nos Procellariiformes, Sphenisciformes e Charadriiformes. Dentre outras modificações morfológicas e fisiológicas necessárias para a evolução das aves mergulhadoras, estão:

- redução no volume dos sacos aéreos e também a redução dos ossos pneumáticos
- necessidade de expelir o ar da plumagem antes de submergir ou, ainda, ingestão de algumas pedras que funcionam como lastro

(no caso dos pinguins)

- constrição da circulação periférica, redução do ritmo cardíaco e diminuição da taxa metabólica enquanto submersas
- tendência a ter grande volume sanguíneo, com alta capacidade de transporte de oxigênio
- músculos especialmente capazes de tolerar altas taxas de dióxido de carbono no sangue e com a possibilidade de conseguir uma quantidade considerável de energia pelo seu metabolismo anaeróbico.

O voo promovido pela modificação dos membros anteriores em asas nas aves funciona como um dispositivo para ascensão. Para voar, é preciso que as aves produzam uma força de ascensão maior que sua própria massa. Em geral, a parte mais distal das asas, em que estão localizadas as rêmiges primárias, funciona como uma hélice para prover propulsão. A sustentação é dada pelas rêmiges secundárias, associadas ao antebraço. A asa de uma ave não é uma estrutura sólida como um aerofólio convencional e possibilita que alguma quantidade de ar flua entre as penas e através delas. A asa é aerodinâmica em corte transversal, com uma superfície côncava discreta, com pequenas penas fixadas firmemente, em que o bordo de ataque entra em contato com o ar. O ar desliza suavemente pela asa, produzindo ascensão com um mínimo de arrasto.



Figura 8.21 Postura de forrageamento do arapaçu-de-listas-brancas-do-leste (*Lepidocolaptes layardi*), utilizando as penas da cauda com raqui modificadas como apoio para o corpo. (Esta figura encontra-se reproduzida em cores no Encarte.)

Quando o bordo de ataque de um corpo simetricamente aerodinâmico corta o ar, ele empurra o ar igualmente para cima e para baixo, reduzindo a pressão do ar nas superfícies ventral e dorsal, e nenhuma força de sustentação resulta dessa condição. Assim, existem dois modos de alterar esse sistema, dado pelo aumento do ângulo de ataque do aerofólio ou pela modificação da configuração da sua superfície. Em um aerofólio arqueado, a pressão do ar nas duas superfícies é desigual, visto que é deslocado mais ar sobre a superfície dorsal convexa, e também mais rapidamente, em comparação com a superfície ventral côncava. O resultado é uma pressão reduzida sobre a asa (força de sustentação) quando essa força se iguala ou excede a massa corporal da ave; ela então voa.

Nas aves, a curvatura da asa apresenta variação de acordo com as características de voo. Além disso, as asas das aves variam em formato e proporção com relação ao corpo, devido à ocupação de diferentes hábitats e nichos específicos. Em geral, são reconhecidos quatro tipos de asas: elípticas, de alta velocidade, planadoras e de grande sustentação (Figura 8.22).

As asas elípticas geralmente são encontradas em espécies de ambientes florestais (p. ex., Thamnophilidae e Tyraniidae), que necessitam realizar certas manobras nesses ambientes. Em geral, essas asas são muito arqueadas e apresentam numerosas fendas profundas nas rêmiges primárias externas, que auxilia a evitar o estol em mudanças bruscas de direção, auxiliando em voos de baixa velocidade, decolagem e aterrissagens regulares. As asas de alta velocidade são características de aves que se alimentam em voo e/ou que realizam migrações como andorinhas (Hirundinidae). Essas asas costumam apresentar ponta afilada, perfil achatado (pouco arqueada) e não têm fendas nas rêmiges primárias externas, como as asas elípticas. Como esse tipo de asa é adaptado para voos de alta velocidade, não se mostra propícia para conservar uma ave em velocidade baixa.

Os outros dois tipos de asas são adaptados para o planeio, sendo este o modo mais simples de voo, com as asas abertas não requerendo propulsão por parte da ave. As asas planadoras (voo planado ascendente dinâmico) detêm um coeficiente de proporcionalidade alto, sendo longas e estreitas, sem fendas e adaptadas para velocidade e ascensão altas, planando dinamicamente. O voo planado ascendente dinâmico somente é possível em locais em que há um pronunciado gradiente vertical de vento. Os albatrozes e outras aves marinhas são bons exemplos de aves detentoras desse tipo de asa, que são menos

manobráveis que as asas de grande sustentação, associadas, por sua vez, ao voo planado ascendente estático. O voo feito com asas de grande sustentação ocorre com ajustes mínimos em seu formato ou posição, tirando vantagem das correntes de ar. Esse tipo de asa tem um gradiente de proporcionalidade intermediário entre o da asa elíptica e aquela de alto coeficiente de proporcionalidade; é muito arqueada e exibe fendas pronunciadas nas rêmiges primárias, as quais fornecem sustentação a velocidades baixas, necessária para planar estaticamente nas correntes inconstantes de ar sobre a Terra. O voo planado estático é uma excelente maneira para voar com baixo custo energético, mas necessita de condições ambientais adequadas. Exemplos de detentores dessas asas são algumas aves de rapina e urubus.

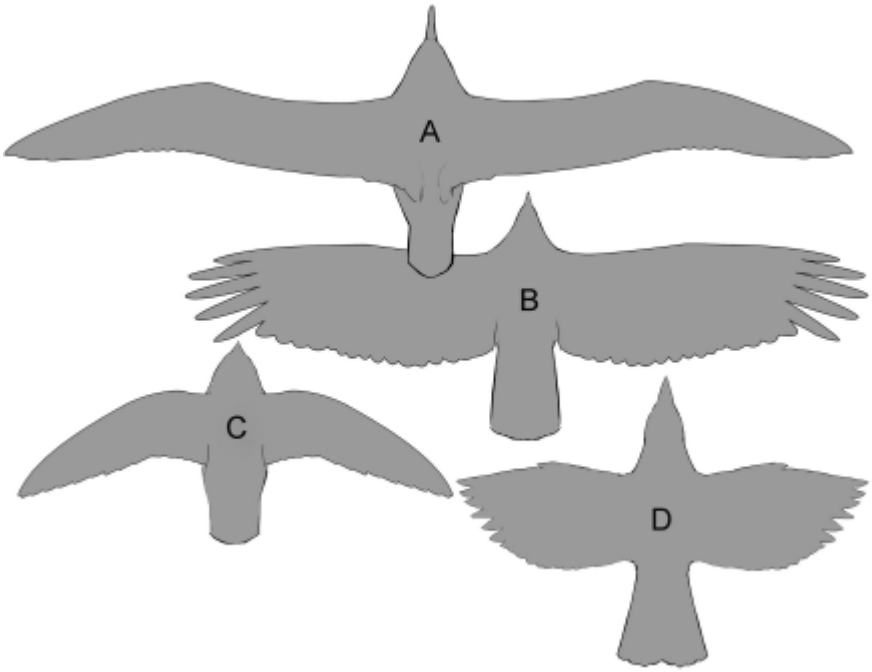


Figura 8.22 Tipos de asas. Vista dorsal de: albatroz-gigante (*Diomedea exulans*), com asas planadoras **(A),** urubu-de-cabeça-preta (*Coragyps atratus*), com asas de grande sustentação **(B),** taperuçu-velho (*Cypseloides senex*), com asas de alta velocidade **(C)** e bem-te-vi (*Pitangus sulphuratus*), com asa elíptica **(D).**

■ Tomada de alimento

As aves evoluíram para utilizar quase todos os tipos de recursos alimentares. No início da evolução da classe, a maioria delas tinha como principal recurso alimentar a proteína animal, alimentando-se principalmente de insetos. Com a vantagem do voo, as aves puderam alcançar recursos em outros locais de difícil acesso aos demais vertebrados. Atualmente, elas vasculham o solo, as cascas das árvores, a folhagem e até galerias de insetos dentro da madeira das árvores. Além dos artrópodes e larvas de insetos, outros alimentos de origem animal são encontrados na dieta das aves, tais como moluscos, crustáceos, répteis, peixes, anfíbios, mamíferos e outras aves. Há ainda as que se alimentam de recursos de origem vegetal, como néctar, folhas, flores, frutos, e sementes.

Com a especialização dos membros anteriores em asas, as aves concentram seus mecanismos predatórios no bico e nos pés. A ausência de dentes impede que o alimento seja processado na boca, como ocorre em mamíferos; assim, o aparato gástrico assume esse papel. O bico das aves é adaptado para hábitos alimentares específicos; em muitos casos, a morfologia do bico é proximamente relacionada com o método de captura da presa ou outras especializações alimentares. A diversidade de tipos de bicos nas aves é notável, sendo, por exemplo, robusto em pica-paus que perfuram a madeira; largo e delicado em andorinhas e tiranídeos que capturam pequenos insetos durante voo; forte e cônico em tentilhões e pardais granívoros; afiado em gaviões, corujas e outros carnívoros; e com margens serrilhadas em patos que filtram pequenas partículas na água (Figura 8.23).

Muitas aves carnívoras, tais como gaviões e corujas, matam suas presas com as garras e usam o bico afiado para dilacerá-la em pedaços menores para serem engolidos. Algumas aves piscívoras, como os biguás (*Phalacrocorax brasilianus*) e os pelicanos (Pelecanidae), têm a ponta bico em formato de gancho afiado, o qual é usado para apreender peixes. Já o biguatinga (*Anhinga anhinga*) tem o bico em formato de arpão, usado para perfurar o peixe. Algumas aves aquáticas, como patos e flamingos (Phoenicopteriformes), coletam pequenos crustáceos, insetos ou plâncton, da água ou lama, com bicos que dispõem de um tipo de aparelho filtrador. Maçaricos e curicacas (Threskiornithidae) têm bicos bastante longos, os quais são usados para localizar invertebrados sob a lama e areia.

As aves granívoras, incluindo vários Emberezidae, por exemplo, constituem um grupo bastante especializado. Algumas

dessas espécies seguram a semente com o bico e cortam-na, fazendo movimentos para a frente e para trás com a maxila inferior; o outro grupo segura a semente contra sulcos no palato e quebra a testa da semente exercendo uma pressão para cima com a sua robusta maxila inferior. Depois de a testa ter sido rompida, essas aves usam suas línguas para remover os conteúdos. Para muitas espécies de aves, a língua é uma importante ferramenta na tomada de alimento. Os pica-paus, por exemplo, escavam buracos em troncos e galhos e então usam suas longas línguas para investigar as galerias feitas por larvas de insetos, capturando-as com sua língua, dotada de espinhos córneos que espetam suas presas, possibilitando retirá-las de seus túneis. Nos beija-flores, a ponta da língua é dividida em um conjunto de finíssimas projeções que retiram o néctar por capilaridade.

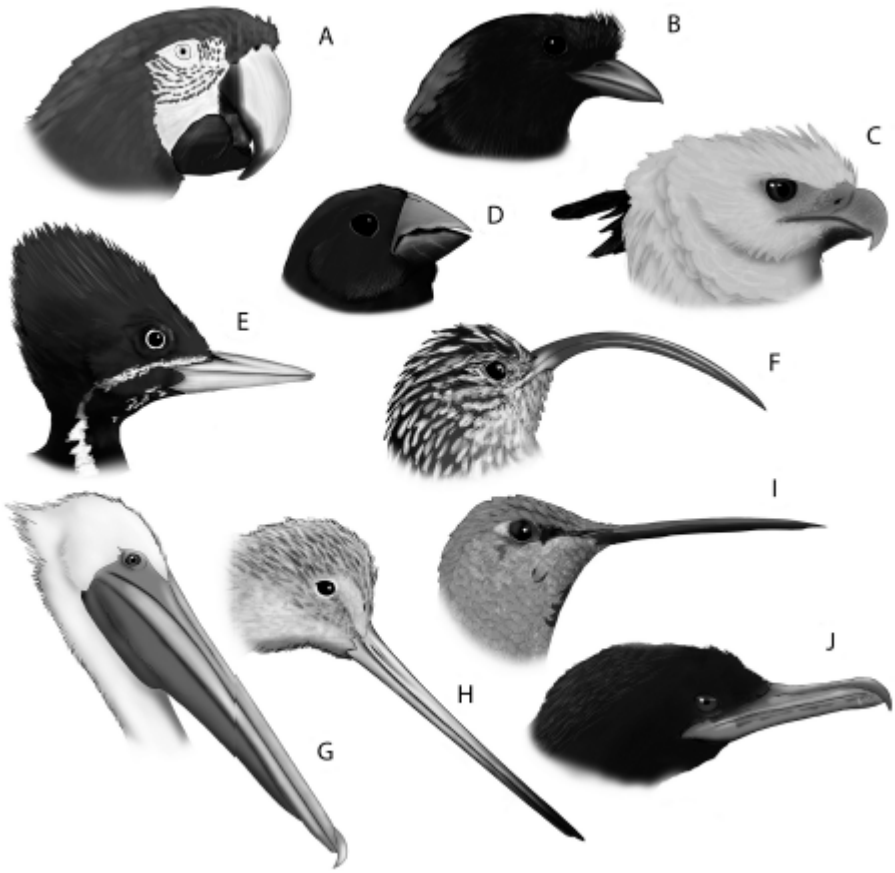


Figura 8.23 Alguns tipos de bicos de aves. **A.** Arara-vermelha-grande (Ara *chloropterus*). **B.** Gralha-azul (*Cyanocorax caeruleus*). **C.** Gavião-real (*Harpia harpyja*). **D.** Curió (*Sporophila angolensis*). **E.** Pica-pau-de-banda-branca (*Dryocopus lineatus*). **F.** Arapaçu-beija-flor (*Campylorhamphus trochilirostris*). **G.** Pelicano-pardo (*Pelecanus occidentalis*). **H.** Maçarico marmóreo (*Limosa fedoa*). **I.** Besourinho-de-bico-vermelho (*Chlorostilbon lucidus*). **J.** Biguá (*Phalacrocorax brasilianus*).

■ Digestão

As aves dispõem de um eficiente sistema digestório que processa o alimento rapidamente. Elas têm poucos botões gustativos, embora, em algum grau, todas possam sentir sabores. A partir da faringe curta, o esôfago muscular e elástico estende-se até o estômago. Muitas aves têm uma dilatação do esôfago (papo) na sua porção inferior final que serve como câmara de estocagem. Glândulas salivares, que são pouco desenvolvidas, secretam muco para a lubrificação do alimento. Algumas aves coletam mais alimento do que podem processar em um período curto de tempo, sendo o excesso armazenado no papo, o qual também serve para umedecer o alimento, facilitando sua quebra. O papo serve ainda para transportar alimento para os ninhegos quando o adulto retorna ao ninho, e então regurgita para os mesmos. Em rolas, pombos e papagaios, além de armazenar alimento, o papo também produz um "leite" rico em proteínas e lipídios, composto de células epiteliais do revestimento do papo, o qual é utilizado para alimentar os filhotes recém-eclodidos.

O formato do estômago das aves, assim como o bico, está relacionado com a sua dieta. Aves carnívoras e piscívoras precisam expandir as áreas de estocagem para acomodar grandes quantidades de alimentos moles. Aves que comem insetos e/ou sementes precisam de um órgão muscular que possa contribuir na trituração do alimento. Em geral, o estômago das aves consiste em duas câmaras relativamente distintas: um proventrículo (estômago químico ou glandular) mole e anterior, com paredes grossas secretando os sucos gástricos; e o ventrículo ou moela (estômago físico), com paredes grossas e musculatura densa. Além dessa função mecânica na trituração do alimento, a moela também estoca alimento enquanto a digestão química continua. No geral, ela é mais desenvolvida em espécies que se alimentam de materiais mais duros, como sementes, chegando a

ser ausente em aves como os gaturamos (Fringillidae), que se alimentam quase exclusivamente de frutos moles. Algumas aves como as galinhas domésticas engolem pequenas pedras intencionalmente para auxiliar na trituração dentro da moela. Sabe-se que aves de rapina, especialmente as corujas, formam bolotas de materiais indigeríveis, como ossos e pelos, os quais são englobados no proventrículo e expelidos pela boca. No entanto, é possível observar esse comportamento, embora em menor frequência, em vários outros grupos de aves, tais como biguás, martins-pescadores, gaivotas e até em Passeriformes.[27]

O intestino é delgado, com algumas alças, e termina no reto; na união destes, existem dois cecos, nos quais ocorre decomposição bacteriana dos materiais fibrosos, sendo bem desenvolvidos em aves herbívoras, onde ocorre a fermentação. Pombos, papagaios e pica-paus não contêm cecos.[28] O reto tem conexão com a cloaca, saída comum para fezes, excretas, gametas (no caso dos machos) e ovos (no caso das fêmeas); a cloaca pode estocar produtos residuais temporariamente enquanto a água é reabsorvida. Em aves jovens, a parede cloacal apresenta uma pequena saliência, a Bursa de Fabrício, um órgão linfático formador de anticorpos que protegem contra infecções. O fígado é bilobado, com vesícula biliar e dois ductos biliares; o pâncreas geralmente tem três ductos e todos eles desembocam na alça anterior do intestino.

■ Trocas gasosas

O sistema respiratório das aves difere radicalmente de répteis e mamíferos, sendo bastante adaptado para suprir as altas demandas metabólicas do voo. Nas aves, em vez de as ramificações mais finas dos brônquios terminarem em alvéolos (como nos mamíferos), elas são desenvolvidas como parabrônquios tubulares, por meio dos quais o ar flui continuamente. O sistema de sacos aéreos também é único, inexistente em outros vertebrados. As narinas no bico ligam-se às coanas acima da cavidade bucal. A glote, em formato de fenda, no assoalho da faringe, abre-se em uma traqueia longa e flexível, reforçada por arcos cartilaginosos parcialmente calcificados. A traqueia segue para baixo no pescoço até a siringe (caixa vocal), dentro da qual existem os músculos vocais. Da siringe, parte um brônquio curto para cada pulmão.

O pulmão de uma ave talvez seja mais eficiente que o de outros vertebrados, visto que o ar inalado passa através dele em vez de entrar e sair. Nas aves, a reversão do fluxo do ar resulta em uma considerável mistura de ar fresco e ar residual. Existem muitos canais intercomunicantes pequenos (capilares aéreos) que se abrem em canais maiores (parabrônquios), e as trocas gasosas ocorrem nas paredes dos capilares aéreos. Os parabrônquios se comunicam com os brônquios e com os sacos aéreos que se localizam aos pares no tórax e no abdome, e se estendem mesmo por finos tubos no interior dos ossos longos. Os sacos aéreos apresentam numerosos divertículos que se estendem no interior dos ossos pneumáticos maiores das cinturas pélvica e peitoral, das asas e das pernas. Pelo fato de conterem ar aquecido, eles contribuem para a flutuabilidade da ave.

Os pulmões das aves são estruturas rígidas e compactas; diferentemente dos pulmões de mamíferos, eles sofrem poucas mudanças de volume ao longo de cada ciclo respiratório. Os sacos aéreos, por outro lado, expandem e contraem substancialmente, sugando e empurrando o gás pelas vias aéreas.[29] O ar é inalado por meio de movimentos dos músculos abdominais e costais e é expelido pela contração do tórax. O caminho preciso do fluxo do ar dentro dos pulmões das aves ainda não está totalmente esclarecido, mas as seguintes etapas parecem ocorrer:

- na inspiração, o ar entra nos brônquios e a maior parte entra nos sacos aéreos posteriores sem entrar nos pulmões
- na expiração, ele então flui dos sacos aéreos posteriores para dentro dos pulmões
- na inspiração seguinte, quando uma segunda quantidade de ar enche os sacos aéreos posteriores, a primeira sai dos pulmões e vai para os sacos aéreos anteriores
- em seguida, com a expiração, o ar dos sacos aéreos anteriores é expelido para o exterior via traqueia, e a segunda quantidade de ar dos pulmões entra nos sacos aéreos anteriores. Dessa maneira, o movimento do ar é unidirecional. Nos pulmões, a direção do ar é oposta à do fluxo sanguíneo, criando um efeito de contracorrente. Isso pode ajudar a explicar o motivo de muitas aves que voam em grandes altitudes serem tão eficientes na extração de oxigênio. Assim, dois ciclos respiratórios são exigidos para uma única inspiração de ar passar pelo sistema respiratório, possibilitando um ciclo contínuo de sentido único pelos parabrônquios (Figura 8.24).

A siringe é o aparelho fonador nas aves, equivalente à laringe dos mamíferos. Ela está situada no começo superior da traqueia, na bifurcação dos brônquios, e sua estrutura é muito variável dentre as espécies, podendo ser altamente complexa em algumas e muito simples ou até mesmo ausente em outras. A vocalização normalmente ocorre durante a expiração, quando a passagem do ar pela siringe produz uma vibração do par de membranas timpaniformes posicionadas nos dois lados da siringe. A frequência dos sons produzidos corresponde às taxas em que oscilam essas membranas. Os pássaros são capazes de modular a frequência dos sons produzidos pela contração ou relaxamento dos pares de músculos siringeais[30] (ver Seção *Comunicação*).

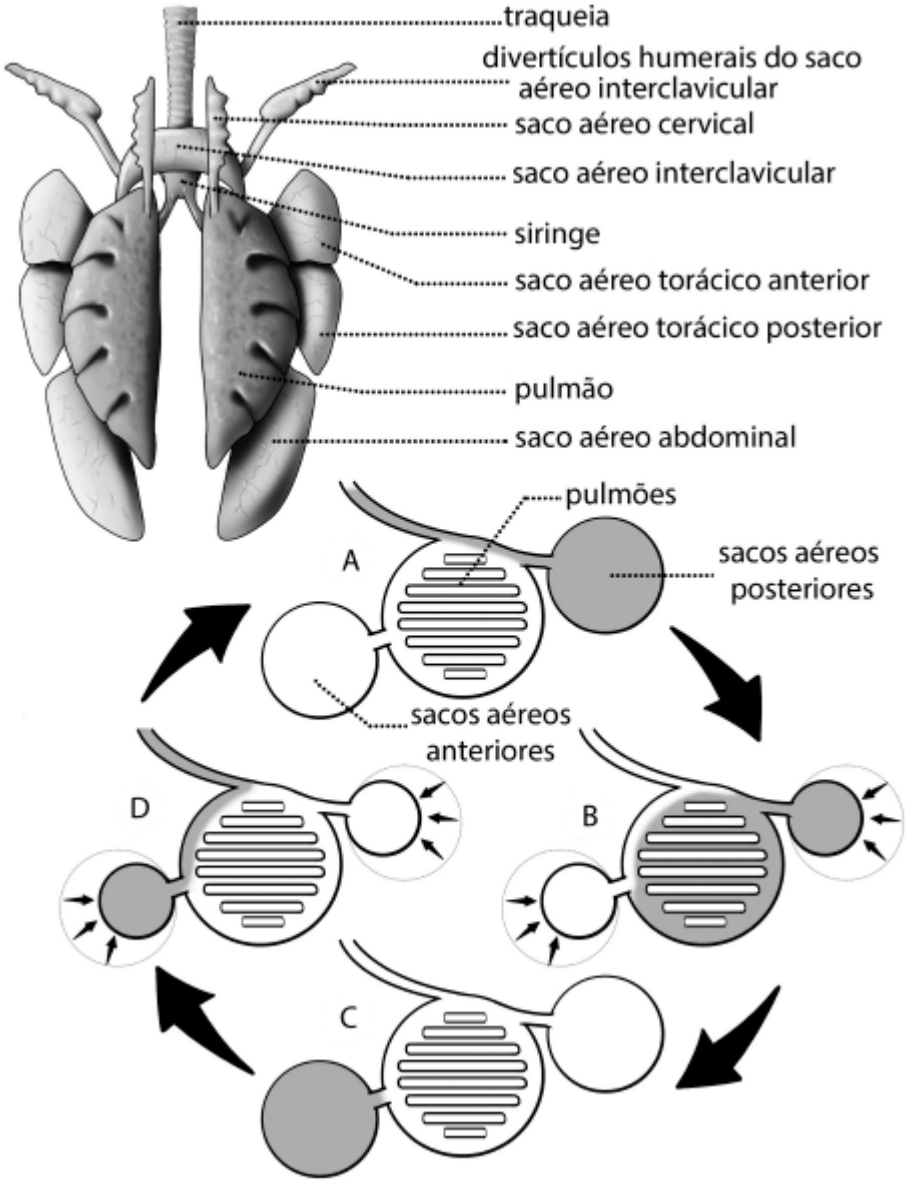


Figura 8.24 Sistema respiratório e ciclo respiratório das aves. **A.** Na primeira inspiração, a maior parte do ar entra nos sacos aéreos posteriores sem entrar nos pulmões. **B.** Em seguida, a ave expira e então o ar flui dos sacos aéreos posteriores para dentro dos pulmões. **C.** Na inspiração seguinte, a primeira quantidade de ar sai dos pulmões e vai para os sacos aéreos anteriores. **D.** Em seguida, com uma nova expiração, o ar dos sacos aéreos anteriores é expelido para o exterior .

■ Circulação

A organização geral da circulação das aves não difere muito da dos mamíferos, apesar de suas características derivadas terem evoluído em paralelo. O coração com quatro câmaras é grande, com uma forte parede ventricular e, assim como nos mamíferos, as aves compartilham a separação total das circulações sistêmica e respiratória. No entanto, é o arco aórtico direito (único), e não o esquerdo como nos mamíferos, que se dirige para a aorta dorsal; o seio venoso é incorporado à aurícula direita. O sangue das duas veias cavas anteriores e da veia cava superior entra na aurícula direita, passa ao ventrículo direito e daí pela artéria pulmonar aos capilares dos pulmões para oxigenação. Todo esse sangue volta pela veia pulmonar para a aurícula esquerda, depois ao ventrículo esquerdo e ao arco aórtico direito. Este dá origem a dois ramos, as artérias inominadas, cada uma com três grandes ramos, a carótida para a cabeça e pescoço, a braquial para a asa e a peitoral para músculos peitorais do voo. O arco continua para trás com a aorta dorsal servindo órgãos internos e o resto do corpo.

O sistema venoso retém alguns caracteres dos répteis. As duas veias cavas anteriores coletam o sangue da parte anterior da ave e a única veia cava posterior é curta, formada por duas grandes veias ilíacas que drenam sangue das partes posteriores do corpo. Assim como em outros vertebrados, existe um sistema porta-hepático, mas o sistema porta-renal é reduzido. Uma adaptação especial é a conexão cruzada das veias jugulares abaixo da cabeça, que evita a parada da circulação se uma veia for comprimida por movimentos da cabeça ou do pescoço. O baço relativamente pequeno fica perto do estômago. Atrás do saco pericárdico contendo o coração há um delicado septo oblíquo separando o coração e os pulmões das outras vísceras.

O batimento cardíaco de uma ave é mais rápido que o de um mamífero de mesmo porte; além disso, a temperatura corporal é

mais alta que a dos mamíferos (em média 41°C). Contudo, similarmente aos mamíferos, há uma relação inversa entre a taxa cardíaca e a massa corpórea. A pressão sanguínea das aves é grosseiramente equivalente à dos mamíferos de mesmo porte. O sangue das aves contém eritrócitos biconvexos nucleados, diferentemente de mamíferos, que apresentam eritrócitos anucleados. Os fagócitos móveis do sangue são muito ativos e eficientes nas aves, reparando feridas e destruindo microrganismos.

■ Excreção e osmorregulação

As aves, assim como os répteis, excretam seus resíduos nitrogenados na forma de ácido úrico em vez de ureia. Essa adaptação está relacionada com a evolução do ovo amniótico durante o desenvolvimento do embrião, visto que os produtos da excreção devem permanecer no interior do ovo; se em vez de ácido úrico fosse produzido ureia, esta se acumularia rapidamente alcançando níveis tóxicos. Já o ácido úrico é cristalizado fora da solução e pode ser estocado inofensivamente no interior da casca do ovo. Além disso, a excreção de ureia necessita de mais diluição, sendo inviável para aves, devido à faculdade do voo. O ácido úrico contorna também esse problema, pelo fato de ser relativamente insolúvel e excretado na forma de cristais semissólidos nas fezes. A concentração do ácido úrico ocorre quase inteiramente na cloaca, junto ao material fecal; ali, parte da água também é reabsorvida.

Os rins são estruturas trilobadas presas dorsalmente por baixo da pelve. De cada um (são dois), um delgado ureter estende-se para trás até a parede dorsal da cloaca. Algumas aves (especialmente as marinhas) excretam grande quantidade de sal proveniente do alimento ingerido e da água do mar, para compensar a baixa capacidade de concentração de solutos nos rins. As aves marinhas usam um mecanismo extrarrenal para remover o excesso de sal do corpo, as glândulas de sal, localizadas acima de cada olho. Essas glândulas podem excretar soluções altamente concentradas de cloreto de sódio.

■ Sistema nervoso e órgãos dos sentidos

O desenvolvimento do sistema nervoso e sensorial nas aves reflete as necessidades de uma vida muito especializada, principalmente devido ao voo. Diferentemente da maioria dos mamíferos, mas de maneira similar aos seres humanos, a visão e a audição são os sentidos mais desenvolvidos nas aves. O encéfalo de uma ave tem hemisférios cerebrais, cerebelo e teto do mesencéfalo (lobos ópticos) bem desenvolvidos. Ao contrário dos mamíferos, as aves apresentam um córtex cerebral pouco desenvolvido. O corpo estriado é expandido no principal centro integrativo do encéfalo, que controla atividades como comer, vocalizar, voar e todas as complexas atividades reprodutivas instintivas. Aves relativamente inteligentes, tais como corvos e papagaios, têm hemisférios cerebrais maiores que aves consideradas menos inteligentes, como pombos e galinhas.

Também de modo diferente dos mamíferos em geral, os sentidos olfatório e gustativo são pouco desenvolvidos, exceto em algumas aves, como os urubus. Outra exceção são os quivis (*Apteryx* spp.), aves noturnas primitivas da Nova Zelândia que procuram minhocas no solo. Em várias aves, há botões gustativos em partes da cavidade bucal e na língua, e receptores tácteis na língua e/ou no bico de pica-paus, patos e de espécies que reviram a lama com o bico, como maçaricos. Essas estruturas auxiliam na percepção de alimento que não está à vista. Contudo, em geral, o reconhecimento do alimento depende primariamente da visão. Por outro lado, as aves apresentam visão e audição extremamente aguçadas. Nas aves, o ouvido é constituído de três regiões:

- ouvido externo, canal condutor que se estende até o tímpano
- ouvido médio, detentor da cogumela, que transmite vibrações
- ouvido interno, em que se localiza a cóclea.

De cada ouvido médio, uma tuba auditiva (trompa de Eustáquio) dirige-se até a faringe, as duas tendo uma abertura comum na parte posterior do palato. A cóclea é maior que nos répteis, porém menos desenvolvida que nos mamíferos. No entanto, na cóclea, as aves têm cerca de 10 vezes mais células ciliadas por unidade de área que os mamíferos. Sua amplitude de frequência é de 40 a 29.000 Hz. Conseguem distinguir diferentes notas sonoras com muito mais acurácia que o homem. O ouvido pode ser tão aperfeiçoado em algumas espécies que a coruja-da-igreja (*Tyto alba*), por exemplo, consegue pegar um rato no escuro absoluto.

Os olhos das aves em sua forma macroscópica são similares aos de outros vertebrados; no entanto, são relativamente maiores para um mesmo tamanho corpóreo. Além disso, são menos esféricos e quase imóveis, tanto que, para varrer um campo visual, as aves precisam girar a cabeça em vez de apenas os olhos, e a musculatura do pescoço contribui para esse movimento. As aves têm mais fotorreceptores por unidade de área na retina que outros vertebrados. A retina é equipada com bastonetes (para visão com pouca luz) e com cones (para acuidade visual e visão em cores). A visão de cores em espécies diurnas é precisa, pois a retina contém muitos cones com gotículas de óleo, tornando as imagens mais nítidas, enquanto as espécies noturnas têm olhos maiores, além de numerosos bastonetes. Aves noturnas e crepusculares como os Nyctibiidae têm os olhos proporcionalmente

maiores. Espécies que vivem nas copas das árvores, sob a luz intensa do dia, têm olhos menores que espécies que vivem no interior escuro de florestas tropicais densas.

Nos olhos das aves, existe o pécten, uma estrutura altamente vascularizada que se liga à retina, próximo ao nervo óptico, e que é considerada responsável pela oxigenação e nutrição do olho. A acomodação visual (ou ajuste do foco) de objetos a diferentes distâncias é muito rápida nas aves, pois é necessária nas repentinas mudanças de visão de perto e de longe, especialmente durante o voo. Para visualizar objetos próximos, o cristalino é arredondado; na maioria das aves, isso ocorre por meio da ação dos músculos ciliares localizados entre o anel de placas escleróticas e o cristalino, como em lagartos.

A posição dos olhos na cabeça das aves está relacionada com o seu modo de vida. Aves de rapina, tais como corujas e gaviões, têm os olhos direcionados para a frente, o que aprimora a visão binocular propiciando melhor percepção de profundidade. Em aves de rapina (e também em outras aves), a retina apresenta uma região denominada fóvea, que é o local de maior acuidade visual da retina. A acuidade visual de um gavião é aproximadamente 8 vezes maior que a de um ser humano. As aves podem enxergar na faixa ultravioleta (UV), capacitando-as a ver características ambientais inacessíveis ao olho humano, mas acessíveis, por exemplo, aos insetos. Muitas espécies de aves conseguem enxergar próximo ao UV ou abaixo do cumprimento de onda de 370 nm (o olho humano filtra a luz UV abaixo de 400 nm).

As aves usam várias maneiras de navegação e muitas delas são extensões dos sentidos como, por exemplo, a percepção do infrassom (sons de muito baixa frequência, menores que 10 Hz, que são produzidos por movimentos de ar em grande escala). Tempestades, o vento soprando através dos vales e outros fenômenos geofísicos produzem infrassons que se propagam por milhares de quilômetros. Os pombos são capazes de detectar, por exemplo, frequências de 0,05 Hz. As aves ainda parecem capazes de perceber os campos magnéticos se utilizando destes durante seus movimentos migratórios (ver Seção *Migração*).

■ Reprodução

Diferentemente dos répteis, que em alguns casos dão à luz a seus filhotes, todas as espécies de aves põem ovos (ver Seção *Reprodução*, em *Estratégias de vida*). No macho, há dois testículos ovais presos perto da extremidade anterior dos rins. De cada testículo, estende-se para trás, paralelamente ao ureter, um ducto deferente muito convoluto; em muitas aves, ele é dilatado em uma vesícula seminal logo antes de entrar na cloaca, em uma papila próxima à abertura urinária. Os testículos aumentam muito na época de reprodução (até 300 vezes). Os espermatozoides desenvolvidos nos testículos são acumulados nas vesículas seminais, para serem transferidos da cloaca do macho para a da fêmea durante a cópula. A maioria das aves não apresenta órgão copulatório (pênis), com exceção de patos, gansos, inhambus e avestruzes, que têm um pênis na cloaca. Nas demais espécies, a cópula é feita colocando as superfícies cloacais em contato, normalmente enquanto o macho monta no dorso da fêmea. Algumas espécies, tais como andorinhões e algumas espécies de aves de rapina, conseguem copular durante o voo.

No aparelho reprodutor feminino, os ovários e os ovidutos costumam se desenvolver apenas do lado esquerdo, sendo os do lado direito normalmente reduzidos a órgãos vestigiais. Raras vezes são encontrados dois ovários, às vezes em Falconiformes, sobretudo do gênero *Accipiter*. O ovário esquerdo (funcional) está localizado perto do rim esquerdo e também do infundíbulo, para o qual os ovócitos são conduzidos. O oviduto estende-se para trás até a cloaca. Fora do período de postura, o ovário é reduzido em tamanho, contendo óvulos minúsculos, sendo o oviduto também reduzido; na época da postura, no entanto, ambos aumentam muito em tamanho. Cada óvulo recebe uma quota completa de vitelo antes de ser liberado para o oviduto. Quando está maduro, o óvulo escapa de seu folículo ovariano para a cavidade abdominal e penetra no oviduto. Uma vez lá, o óvulo é movido lentamente para baixo pela ação de músculos das paredes e faixas de cílios na superfície interna. A fecundação ocorre provavelmente na parte superior do oviduto. A albumina (clara do ovo) é adicionada por glândulas localizadas na porção média do oviduto e membranas da casca; a casca propriamente dita e os pigmentos da casca são secretados por glândulas da parte posterior (“útero”). Após esse processo, o ovo está pronto para a postura.

Sistemática e filogenia

O que é uma ave? De 1758, ano em que Lineu incluiu as aves em seu sistema de classificação dos seres vivos, até a descoberta do controverso fóssil denominado *Archaeopteryx lithographica*† em 1860 (dois anos depois da publicação do livro “A origem das espécies” de Charles Darwin), não havia dúvidas sobre quais organismos o termo designava. Penas, bico córneo, membros anteriores modificados em asas e ossos pneumáticos pareciam ser características comuns a todas as aves conhecidas. *Archaeopteryx lithographica*,† datado do início do Terciário (aproximadamente 150 milhões de anos), foi descoberto nas proximidades da cidade de Solnhofen, no sul da Alemanha, por Karl Häberlin e Hermann von Meyer. Posteriormente, foram descobertos outros fósseis como os norte-americanos Hesperornis† e Ichthyornist, trazendo a atenção da sociedade científica para a origem evolutiva das aves. O termo “ave” foi então colocado à prova, pois esses fósseis apresentavam não somente

características compartilhadas com as aves modernas (como a existência de penas), mas também características que às aproximavam aos répteis, tais como cauda alongada, dedos com garras nos membros anteriores e bico dotado de dentes. O desafio de determinar um limite entre aquilo que poderia ser chamado de ave e o que poderia ser chamado de "dinossauro não voador" estava lançado.

Atualmente, evidências demonstram que os répteis crocodilianos são os que apresentam parentesco mais próximo com as aves. Ambos os grupos compõem a totalidade dos descendentes vivos dos Archosauria, o que faz de Répteis um grupo parafilético. A hipótese do "dinossauro theropode", proposta inicialmente por Huxley, em 1868, remontava a origem das aves ao interior do grupo Theropoda, ao qual pertenceram os famosos Tyrannossaurus† e Velociraptor†. No entanto, até se chegar a tal conclusão, a origem das aves foi atribuída aos Thecodontes ou até mesmo aos répteis crocodilianos. Registros fósseis bem preservados descobertos mais recentemente confirmam a origem das aves no interior do grupo Theropoda, mais precisamente dentre os Coelurosauria. Características antes consideradas exclusivamente aviárias são, na verdade, compartilhadas com Theropoda, tais como:

- corpo revestido por penas
- clavículas fundidas em formato de fúrcula
- ossos pneumáticos
- formato do esterno
- prolongamento dos membros anteriores
- osso carpal semilunar
- três dedos nas mãos
- microestrutura da casca dos ovos
- postura de repouso
- modo de nidificação.[31]

A fragilidade do esqueleto das aves dificulta a sua fossilização. As evidências fósseis mais comumente observadas são as de aves aquáticas, pois estas foram as que viveram nos ambientes em que as condições ambientais necessárias para a fossilização poderiam ser satisfeitas mais facilmente. São raríssimos os fósseis de aves verdadeiramente florestais, ambiente em que os restos mortais são rapidamente decompostos.

Considerando a idade dos fósseis mais antigos (aproximadamente 50 milhões de anos), percebe-se que grande parte da história evolutiva das aves ocorreu durante o Cretáceo inferior (144-99 milhões de anos), antes do surgimento dos grupos modernos, que provavelmente aconteceu no início do Terciário (aproximadamente 65 milhões de anos).[32] Archaeopteryx†, Rahonavis† e Jeholornis† são aceitos como grupo-irmão de Pygostylia, que consiste no restante das espécies vivas e fósseis da classe das aves. O principal caractere compartilhado entre os Pygostylia é a existência de pigóstilo, como consequência da redução ou perda evolutiva da cauda.

Pygostylia, por sua vez, é composto pelos grupos Confuciusornithidae† e Ornithothoraces. Este último compartilha uma série de caracteres que, teoricamente, confeririam melhorias consideráveis ao voo, como o alongamento dos coracoides, esterno com quilha mais pronunciada, modificação das articulações glenoideas dos ombros e uma caixa torácica semirrígida. Ornithothoraces consiste em Enantiornithes†, Euenantiornithes† e Ornithuromorpha; os dois primeiros representam uma grande parcela da diversidade do registro fóssil anterior aos primeiro registros das linhagens modernas.

Ornithuromorpha é composto de Patagopteryx†, Vorona†, Apsaravis† e Ornithurae. Apesar de ser incapaz de voar, o Patagopteryx† argentino representa um marco evolutivo pelo fato de ser o grupo mais antigo desprovido de fossas temporais individualizadas, o que o aproxima consideravelmente das aves modernas. Apsaravis†, encontrado na Mongólia, apresentava pelve modificada e importantes alterações na funcionalidade das asas.

Ornithurae é formado por *Hesperornis*†, *Ichthyornis*† e Neornithes – este abrange todas as linhagens modernas. Ambos os grupos são compostos de espécies de hábitos aquáticos. Os *Hesperornis* tinham formato corporal similar ao cormorão-das-galápagos (*Phalacrocorax harrisi*), sendo equivalentes em tamanho ao pinguim-imperador (*Aptenodytes forsteri*). Embora fossem incapazes de voar, eram exímios nadadores, propulsionados pelos membros posteriores, apresentando uma série de adaptações notáveis na pelve e membros posteriores. *Hesperornis*† é o grupo mais primitivo a apresentar procinese, tipo de articulação entre os ossos componentes do crânio, comum às aves modernas. Os *Ichtyornis*† são anatomicamente modernos, com exceção de alguns aspectos, como a existência de dentes.

A velocidade e a localização no tempo e espaço das radiações evolutivas que originaram as linhagens de aves modernas têm sido um tema de longo debate entre paleontólogos, com base em registros fósseis, e geneticistas, a partir de relógios moleculares.[33] O limite K-Pg (em que "K" é a abreviatura de Cretáceo e "Pg", a abreviatura de Paleogeno) é marcado por grandes eventos de extinção e radiação evolutiva de diversos grupos, com destaque para aves e mamíferos. Além de *Dinornis*

paleogênica†, não há evidências de nenhum outro representante de aves não Neornithes que tenha cruzado o limite K-Pg, indicando que essas linhagens tenham se extinguido em massa juntamente com o restante dos dinossauros no final do Cretáceo.[32] Apesar disso, as evidências fósseis não apontam para um único evento de extinção em massa (67 a 65 milhões de anos), visto que os últimos registros das linhagens não Neornithes são anteriores em aproximadamente 10 milhões de anos ao limite K-Pg.[32]

Durante o final do Cretáceo (99 a 65 milhões de anos), foram registrados vários fósseis que podem ser classificados como Neornithes. Mesmo sem confirmação precisa, há indícios de que algumas linhagens deste grupo teriam se diversificado imediatamente antes do Paleogeno, e não após um "gargalo de garrafa" no limite K-Pg. Um dos registros que sustenta essa hipótese é *Vegavis*†, que viveu na Antártica no final do Cretáceo e cujo registro fóssil é o primeiro suficientemente completo para ser associado a um clado de aves modernas, os Anseriformes (gansos e patos). Os registros fósseis, com destaque para *Vegavis*†, indicam que houve diversificação significativa no final do Cretáceo ou até mesmo antes, entre 99 e 65 milhões de anos, mas mantiveram baixa diversidade durante o Mesozoico. Outros fósseis imediatamente posteriores, ainda pertencentes ao Cretáceo, mostram características próximas de ordens de aves modernas, como Charadriiformes, Gaviiformes, Procellariformes, Pelecaniformes e Psittaciformes. Essa hipótese também recebe suporte de estudos com base em relógios moleculares calibrados a partir de fósseis posteriores ao limite K-Pg, que indicam uma radiação evolutiva ainda maior que a observada a partir do registro fóssil.[33,34]

Thomas Huxley propôs, em 1867, a divisão da linhagem Neornithes em duas superordens, denominadas Paleognathae e Neognathae. A divisão foi feita a partir da morfologia do palato, íntegro em Paleognathae e bipartido em Neognathae. Atualmente, essa divisão também é suportada por dados moleculares.[33] A classificação proposta para Paleognathae indica que a diversificação das linhagens atuais ocorreu por vicariância, uma vez comprovada a hipótese de que esses eventos ocorreram paralelamente às separações sucessivas da Gondwana. A distribuição atual das espécies de paleognatos sustenta essa hipótese, com os Struthioniformes (avestruzes) na África, Casuariiformes (emus e casuares) na Austrália e Nova Zelândia e Rheiformes e Tinamiformes (emas e inhambus) nas Américas Central e do Sul. A superordem Neognathae pode ser dividida em Neoaves e Galloanserae. De acordo com dados moleculares, a separação entre essas duas linhagens aconteceu cerca de 20 milhões de anos antes do limite K-Pg.[34] Galloanserae compreende as ordens Anseriformes e Galliformes.

A seguir, serão apresentados os *taxa* superiores das aves modernas, seguidos por informações sobre número de gêneros e espécies, distribuição geográfica e algumas características do *taxon*, como porte e tipo de hábitat. Para classificar as espécies de acordo com seu porte foi adotado o seguinte critério: aves de pequeno porte (até 30 g), aves de médio porte (entre 31 e 200 g) e aves de grande porte (acima de 200 g). As indicações de hábitat são generalizadas. Há a indicação "BR" sobrescrita após o nome de famílias cuja distribuição geográfica coincide com o território brasileiro.

■ Superordem Paleognathae

Ordem Struthioniformes

Família Struthionidae (1 gên., 2 spp.), pop. avestruz; distribuição restrita à África. Aves de grande porte, associadas a hábitats abertos e semiabertos. Descendentes vivos da linhagem que permaneceu no principal centro de origem dos paleognatos. São as maiores espécies de aves viventes, chegando a 2,5 m de altura.

Ordem Rheiformes

Família Rheidae[BR] (1 gên., 2 spp.), pop. ema e nandu; distribuição restrita à América do Sul. Aves de grande porte, associadas a hábitats abertos e semiabertos. Apresentam aparência similar a Struthionidae, chegando a 1,5 m de altura.

Ordem Casuariiformes

Família Casuariidae (1 gên., 3 spp.), pop. casuar; distribuição restrita ao norte da Austrália, Nova Guiné e ilhas próximas. Aves de grande porte, associadas a hábitats abertos e semiabertos. A cabeça é desprovida de penas e apresentam cristas ósseas no topo.

Família Dromaiidae (*Dromaius novaehollandiae*), pop. emú; distribuição restrita à Austrália. Aves de grande porte, associadas a hábitats abertos e semiabertos. São maiores que Casuariidae e desprovidas de crista óssea no topo da cabeça.

Ordem Apterygiformes

Família Apterygidae (1 gên., 5 spp.), pop. quivi; distribuição restrita à Nova Zelândia. Aves de grande porte e portadores de asas vestigiais, sendo incapazes de voar. Apresenta olfato aguçado, raro entre as aves, e cerdas altamente sensíveis ao toque próximas ao bico, compensando a visão pouco desenvolvida. Suas penas filiformes têm aparência de pelos. Dentre todas as

aves, são as que põem os maiores ovos em relação ao próprio peso (1/5 do peso da fêmea).

Ordem Tinamiformes

Família Tinamidae[BR] (9 gên., 47 spp.), pop. inhambu e afins; distribuição abrange o neotrópico. Aves de médio a grande porte que habitam uma variedade de hábitats terrestres, tais como florestas e áreas abertas e semiabertas. Apresentam palato ósseo íntegro, como o restante dos paleognatos. São os únicos paleognatos capazes de voar, apesar de realizarem somente voos curtos, sugerindo que o ancestral comum aos paleognatos era também capaz de voar.

■ Superordem Neognathae

Ordem Anseriformes

Família Anhimidae[BR] (1 gên., 3 spp.), pop. anhuma; distribuição restrita à América do Sul. Aves de grande porte, associadas a ambientes aquáticos, tais como várzeas e planícies alagáveis. Apresentam algumas características peculiares para Anseriformes: podem ter um "chifre" no topo da cabeça, não exibem membrana interdigital nos membros posteriores e têm garras nos polegares dos membros anteriores.

Família Anseranatidae (*Anseranas semipalmata*), pop. ganso-oveiro; distribuição restrita à Austrália e Nova Guiné. Ave de grande porte, associada a ambientes aquáticos. É muito similar aos Anatidae, mas dados morfológicos a posicionam como uma linhagem distinta e mais primitiva, sendo um verdadeiro "fóssil vivo".

Família Anatidae[BR] (59 gên., 168 spp.), pop. marreco, pato, ganso e cisne; distribuição global. Aves de grande porte que ocorrem em uma variedade de hábitats aquáticos. Apresentam bico achatado e pés com membranas interdigitais.

Ordem Galliformes

Família Megapodiidae (7 gên., 22 spp.), pop. megápode; distribuição abrange a Austrália, a Oceania e o Sudeste Asiático. Aves de grande porte. Seu modo de reprodução é incomum; constroem montes de terra e folhas, cuja decomposição gera o calor que incuba os ovos depositados em seu interior. Os filhotes são altamente precoces.

Família Cracidae[BR] (9 gên., 52 spp.), pop. mutum, jacu, jacutinga e aracuã; distribuição restrita à região Neotropical. Aves de grande porte, associadas a ambientes florestais. Em geral, a cabeça é adornada por cristas ou apresenta áreas de pele desprovidas de penas e dotadas de coloração viva.

Família Numididae (4 gên., 6 spp.), pop. galinha-d'angola; distribuição das populações selvagens é restrita ao continente africano. Aves de grande porte, com a cabeça desprovida de penas e, ocasionalmente, provida de uma crista óssea.

Família Odontophoridae[BR] (10 gên., 34 spp.), pop. uru; distribuição restrita às Américas. Aves de médio a grande porte, havendo espécies florestais e campestres. Apresentam asas, pernas, pescoço e bico mais curtos que o restante dos Galliformes. Em grande parte das espécies da família, o macho apresenta ornamentos no topo da cabeça.

Família Phasianidae (53 gên., 182 spp.), pop. faisão, galo e pavão; a distribuição engloba Ásia, África, Europa e Oceania. Aves de grande porte e algumas espécies de médio porte, associadas a uma variedade de hábitats florestais e semiabertos. Apresentam alguns dos mais notáveis dimorfismos sexuais dentre as aves, levados ao extremo no pavão-indiano (*Pavo cristatus*). A esta família pertence o galo-doméstico, variante domesticada do galo-banquiva (*Gallus gallus*).

Ordem Phoenicopteriformes

Família Phoenicopteridae[BR] (3 gên., 6 spp.), pop. flamingo; distribuição abrange as Américas Central e do Sul, Europa, África e uma pequena porção da Ásia. Aves de grande porte, que ocorrem em hábitats aquáticos bastante específicos. Apresentam bico lamelado característico, pernas e pescoço longos e delgados.

Ordem Podicipediformes

Família Podicipedidae[BR] (7 gên., 23 spp.), pop. mergulhão; distribuição global, ausente somente em ambientes polares e ilhas oceânicas mais isoladas. Aves de médio a grande porte, que ocorrem em hábitats aquáticos. Pernas traseiras inseridas em posição relativamente mais posterior lhes conferem propulsão eficiente sob a água.

Ordem Phaethontiformes

Família Phaethontidae[BR] (1 gên., 3 spp.), pop. rabo-depalha; distribuição ampla nos oceanos tropicais. Aves de grande porte, associadas a hábitats marinhos. Apresentam cauda com duas penas mais alongadas e desprovidas de barbas.

Ordem Pteroclidiformes

Família Pteroclididae (2 gên., 16 spp.), pop. cortiçol; distribuição limitada às regiões Afrotropical, Paleártica e Oriental. Aves de grande porte, com aparência semelhante à de pombos; apresenta adaptações a ambientes desérticos, tais como narinas cobertas por penas, região abdominal dotada de penas que armazenam água por capilaridade e pernas adaptadas à corrida em terreno inconsistente, como areia fina.

Ordem Mesitornithiformes

Família Mesitornithidae (2 gên., 3 spp.), pop. mesite; distribuição restrita a Madagascar. Aves de médio porte, com formato semelhante ao dos faisões.

Ordem Columbiformes

Família Columbidae[BR] (46 gên., 331 spp.), pop. pombo, rola e juriti; distribuição global. Aves de médio a grande porte, que habitam grande variedade de hábitats terrestres, incluindo florestas, áreas abertas e semiabertas. Algumas espécies, como o pombo-doméstico (*Columba livia*), se adaptaram de maneira notável a ambientes urbanos. Produzem no papo uma substância de composição similar ao leite de mamíferos, utilizada para alimentação dos filhotes (leite-de-pombo).

Ordem Eurypygiformes

Família Rhynochetidae (*Rhynochetos jubatus*) pop. cagu; distribuição apenas em Nova Caledônia. Ave de grande porte, que apresenta estruturas córneas sobre as narinas, sendo esta uma característica exclusiva desta família; também apresenta uma grande e chamativa crista.

Família Eurypygidae[BR] (*Eurypiga helias*), pop. pavão-zinho-do-pará; distribuição abrange a porção norte da América do Sul e uma pequena porção da América Central. Ave de grande porte, associada a hábitats aquáticos. Sua coloração mostra o desenho de um par de olhos falsos quando as asas se encontram abertas.

Ordem Steatornithiformes

Família Steatornithidae[BR] (*Steatornis caripensis*), pop. guácharo; distribuição abrange o norte da América do Sul, América Central e Antilhas. Ave de grande porte, que habita o interior de cavernas, saindo destas para se alimentar. Única ave noturna frugívora, se reproduz no interior de cavernas profundas onde se orienta por ecolocalização como morcegos, porém utilizando sons em frequências audíveis para o homem.

Ordem Nyctibiiformes

Família Nyctibiidae[BR] (1 gên., 7 spp.), pop. urutau; distribuição abrange as Américas do Sul e Central. Aves de médio a grande porte, associadas a ambientes florestais e semiabertos. Aves noturnas com plumagem críptica, o que, em associação à postura de repouso que assumem durante o dia, faz com que sejam confundidas com pedaços de galho. Apresentam fendas nas pálpebras, possibilitando que enxerguem mesmo quando seus olhos se encontram fechados.

Ordem Podargiformes

Família Podargidae (4 gên., 16 spp.), pop. boca-de-sapo; distribuição abrange Índia, Sudeste Asiático e Austrália. Aves de médio a grande porte. São muito similares aos urutaus (Nyctibiidae); seus olhos, no entanto, são mais direcionados para a frente, de maneira que se confundem facilmente com corujas (Strigidae).

Ordem Caprimulgiformes

Família Caprimulgidae[BR] (14 gên., 94 spp.), pop. bacurau, curiango; distribuição global. Aves de pequeno a médio porte, que ocorrem em uma variedade de hábitats terrestres, incluindo florestas áreas abertas e semiabertas e algumas espécies associadas a hábitats aquáticos continentais. Várias espécies repousam no solo, em que se confundem com a serapilheira diferente de Nyctibiidae e Podargidae, que repousam em galhos. O bico é pequeno, porém a boca é grande, similar ao observado em Nyctibiidae; no entanto, diferentemente destes, é cercado de cerdas.

Ordem Apodiformes

Família Aegothelidae (1 gên., 11 spp.), pop. egotelo; distribuição restrita à Austrália e a ilhas próximas. Aves de médio porte, com aparência similar às famílias Nyctibiidae, Podargidae e Caprimulgidae.

Família Hemiprocnidae (1 gên., 4 spp.), pop. andorinha-das-árvores; distribuição restrita à Índia, ao Sudeste Asiático e a algumas ilhas da Oceania. Aves de pequeno a médio porte, similares aos andorinhões (Apodidae), diferindo destes pela existência de cristas e linhas superciliares.

Família Apodidae[BR] (19 gên., 105 spp.), pop. andorinhão; distribuição global. Aves de pequeno a médio porte, que ocorrem em grande variedade de hábitats terrestres, tais como florestas, áreas abertas e antropizadas, mas passam boa parte do tempo em voo. Apresentam adaptações que lhes possibilitam voos prolongados e rápidos, convergindo evolutivamente com as andorinhas (Hirundinidae). Contêm glândulas salivares bem desenvolvidas, cuja secreção (somada ao barro) produz uma argamassa utilizada para a construção do ninho.

Família Trochilidae[BR] (112 gên., 341 spp.), pop. beijaflor; distribuição restrita às Américas. Aves de pequeno porte, que ocorrem em grande variedade de hábitats terrestres, incluindo florestas, áreas abertas e semiabertas. Apresentam um tipo peculiar de voo, no qual a ave bate as asas dezenas de vezes por segundo, sendo capaz de parar completamente no ar ou até mesmo voar para trás. Além disso, apresentam altas taxas metabólicas, que somente são sustentadas a partir da coleta constante de néctar. Seus bicos podem ser especializados em relação ao formato das flores em que buscam néctar.

Ordem Opisthocomiformes

Família Opisthocomidae[BR] (*Opisthocomus hoazin*), pop. cigana; distribuição restrita à porção norte da América do Sul. Ave de grande porte, que habita a vegetação densa ao longo de corpos d'água. Apresenta relações de parentesco incertas com outros grupos de aves. São dotadas de polegar provido de garra, utilizada principalmente pelos jovens para escalar árvores. A dieta consiste principalmente em folhas, que são fermentadas no interior do papo, de maneira análoga ao que pode ser observado em mamíferos ruminantes.

Ordem Otidiformes

Família Otididae (32 gên., 147 spp.), pop. abetarda; distribuição restrita ao Velho Mundo. Aves de grande porte, e algumas delas estão dentre as mais pesadas capazes de voar.

Ordem Cuculiformes

Família Cuculidae[BR] (11 gên., 26 spp.), pop. anu, papa-lagarta, cuco e afins; distribuição global. Aves de pequeno, médio e grande porte, que ocorrem em grande variedade de hábitats terrestres, tais como florestas, áreas abertas e semiabertas e algumas associadas à vegetação ribeirinha. Apresentam pés zigodáctilos. Algumas espécies são parasitas de ninho.

Ordem Gruiformes

Família Psophiidae[BR] (1 gên., 6 spp.), pop. jacamim; distribuição restrita ao norte da América do Sul. Aves de grande porte, que habitam florestas bem preservadas. Também podem ser conhecidas popularmente como "trompeteiros" devido aos chamados de alarme que emite quando ameaçadas. Vivem em bandos.

Família Aramidae[BR] (*Aramus guarauna*), pop. carão; distribuição abrange regiões das Américas do Sul e Central, Antilhas e uma pequena porção da América do Norte. Ave de grande porte, associada a hábitats aquáticos, tais como várzeas e planícies de inundação. Apresenta aparência externa e detalhes da traqueia similar aos grous (Gruidae), indicando próxima relação de parentesco entre os dois *taxa*.

Família Gruidae (2 gên., 15 spp.), pop. grou; distribuição inclui todos os continentes, com exceção da América do Sul e Antártida. Aves de grande porte, associadas a ambientes aquáticos. Apesar da semelhança, não são diretamente relacionadas com as garças. Podem apresentar ornamentações na cabeça, que variam de cristas a áreas avermelhadas desprovidas de penas.

Família Heliornithidae[BR] (3 gên., 3 spp.), pop. picaparra, ipequi; sua distribuição compreende espécies tropicais encontradas na África Subsaariana, Ásia e América do Sul, respectivamente. Aves de médio porte, associadas a hábitats aquáticos. Os membros posteriores exibem cores vivas e dedos lobados, que auxiliam na propulsão em meio aquático.

Família Rallidae[BR] (35 gên., 136 spp.), pop. saracura, frango-d'água e afins; distribuição global. Aves de médio a grande porte e algumas de pequeno porte, que vivem em ambientes aquáticos com variados graus de dependência destes. Apresentam membros posteriores adaptados para a caminhada sobre vegetação flutuante, com dedos alongados que distribuem o peso da ave sobre a superfície. Algumas espécies têm dedos lobados para aumento da eficiência na natação e algumas insulares perderam a capacidade de voar.

Família Sarothruridae (2 gên., 13 spp.), pop. frango-d'água; distribuição restrita à África Subsaariana. Aves de médio porte e algumas espécies de pequeno porte, associadas a hábitats aquáticos continentais. Apesar de menores, são similares aos Rallidae.

Ordem Musophagiformes

Família Musophagidae (6 gên., 23 spp.), pop. turaco; distribuição restrita à África Subsaariana. Aves de grande porte, dotadas de cristas pronunciadas e pés semizigodáctilos. A coloração verde de algumas espécies de turacos se deve à existência

do pigmento turacoverdina, diferentemente da coloração verde de outras aves que têm sua origem na refração da luz nas penas.

Ordem Gaviiformes

Família Gaviidae (1 gên., 5 spp.), pop. mobelha; distribuição abrange a América do Norte, a Europa e a Ásia. Aves de grande porte, associadas a hábitats aquáticos. Lembram os patos (Anatidae), a não ser pelo bico retilíneo adaptado à captura de peixes sob a água.

Ordem Sphenisciformes

Família Spheniscidae[BR] (6 gên., 19 spp.), pop. pinguim; distribuição restrita ao sul do hemisfério sul, incluindo a Antártida. Aves de grande porte, associadas a hábitats marinhos específicos. São incapazes de voar, apresentando adaptações para hábitats aquáticos e frios, tais como asas modificadas para natação, espessa e impermeável camada de penas e rica reserva lipídica para isolamento térmico.

Ordem Procellariformes

Família Oceanitidae (5 gên., 8 spp.), pop. andorinha-do-mar; distribuição global. Aves de pequeno a médio porte, associadas a hábitats marinhos. Apresentam o peculiar comportamento de simularem caminhadas sobre a água enquanto voam, para se alimentar sobre a superfície da água.

Família Diomedeidae[BR] (4 gên., 21 spp.), pop. albatroz; distribuição na região sul de todos os oceanos e na região norte do oceano Pacífico. Aves de grande porte, associadas a hábitats aquáticos, principalmente os marinhos. São pelágicas e estão dentre as maiores aves voadoras, podendo alcançar mais de 3 m de envergadura. Dentre os Procellariiformes, são praticamente os únicos ainda capazes de caminhar em terra com alguma eficiência.

Família Procellariidae[BR] (15 gên., 88 spp.), pop. petrel; distribuição ampla nos oceanos. Aves de grande porte e algumas espécies de médio porte, associadas a hábitats marinhos. São pelágicas e passam a maior parte da vida em mar aberto, retornando a terra para nidificar em numerosas colônias.

Família Hydrobatidae[BR] (4 gên., 17 spp.), pop. painho; distribuição ampla nos oceanos. Aves de pequeno a médio porte, associadas a hábitats marinhos. São as menores aves consideradas pelágicas.

Família Pelecanoididae[BR] (1 gên., 4 spp.), pop. petrel-mergulhador; distribuição restrita aos mares mais frios do hemisfério sul. Aves de médio porte, associadas a hábitats marinhos. São mais adaptadas ao nado que ao voo, diferentemente do restante dos Procellariiformes, sendo encontradas mais próximas do continente.

Ordem Ciconiiformes

Família Ciconiidae[BR] (6 gên., 19 spp.), pop. cegonha, tuiuiú, cabeça-seca e afins; distribuição global, estando ausentes na Antártida. Aves de grande porte, que ocorrem em ambientes aquáticos continentais como várzeas e planícies de inundação. Apresentam pernas, pescoço e bico excepcionalmente longos, e comumente exibem a cabeça desprovida de penas.

Ordem Suliformes

Família Fregatidae[BR] (1 gên., 5spp.), pop. fragata; distribuição compreende a porção tropical dos oceanos Atlântico, Índico e Pacífico. Aves de grande porte, associadas a hábitats marinhos. Sua envergadura pode chegar a mais de 2 m. Os machos se exibem para as fêmeas inflando suas bolsas gulares de coloração vermelho-vivo. Adaptadas à alta capacidade de manobra em voo, costumam roubar alimento de outras aves pescadoras.

Família Sulidae[BR] (3 gên., 10 spp.), pop. atobá; distribuição abrange as regiões litorâneas tropicais e subtropicais do globo. Aves de grande porte, associadas a hábitats marinhos. Apresentam adaptações para capturar presas durante o mergulho, tais como visão binocular e narinas menos expostas para evitar a entrada de água durante os mergulhos.

Família Anhingidae[BR] (1 gên., 4spp.), pop. biguatinga; distribuição abrange regiões tropicais das Américas, África, Ásia e Oceania. Aves de grande porte, associadas a hábitats aquáticos com vegetação florestal nas margens. Apresentam aparência similar à dos biguás (Phalacrocoracidae), pescoço e bicos parecidos com os das garças (Ardeidae) e plumagem permeável.

Família Phalacrocoracidae[BR] (2 gên., 41 spp.), pop. Biguá, cormorão; distribuição global. Aves de grande porte, associadas a hábitats aquáticos continentais, mas também ocorrem em ambientes marinhos costeiros. Apresentam plumagem permeável à água, apresentando o hábito de abrir as asas para secar a plumagem ao sol.

Ordem Pelecaniformes

Família Scopidae (*Scopus umbretta*), pop. cabeça-de-martelo; distribuição restrita à África e a Madagascar. Ave de grande porte, com aparência similar a Ciconiiformes, mas apresenta pés com membranas interdigitais incompletas, pernas mais curtas e

uma crista na porção posterior da cabeça.

Família Balaenicipitidae (*Balaeniceps rex*), pop, bico-de-sapato; distribuição restrita ao oeste da África. Ave de grande porte, similar a uma cegonha (Ciconiiformes), porém apresenta pescoço mais curto e bico excepcionalmente largo.

Família Pelecanidae[BR] (1 gên., 8 spp.), pop. pelicano; distribuição global. Aves de grande porte, associadas a hábitats marinhos. Apresentam bicos longos e robustos, dotados de uma bolsa gutural elástica, utilizada como "rede de pesca". Os quatro dedos dos pés são unidos por membranas interdigitais.

Família Threskiornithidae[BR] (13 gên., 35 spp.), pop. íbis, curicaca, guará, colhereiro e afins; distribuição global. Aves de grande porte, associadas a hábitats aquáticos continentais, tais como várzeas e planícies de inundação. Exibem bicos diferenciados em dois tipos distintos: em formato de pinça longa e curva ou de espátula.

Família Ardeidae[BR] (20 gên., 67 spp.), pop. socó, garça e afins; distribuição global. Aves de grande porte e algumas espécies de médio porte, que ocorrem em uma grande variedade de hábitats aquáticos continentais e ambientes marinhos costeiros. Apresentam silhueta longilínea, com pernas, pescoço e bico longos e finos.

Ordem Charadriiformes

Família Charadriidae[BR] (10 gên., 63 spp.), pop. batuíra, quero-quero e afins; distribuição global. Aves de médio a grande porte com algumas espécies de pequeno porte, que ocorrem em áreas abertas e/ou associadas a hábitats aquáticos continentais e marinhos. Apresentam corpo compacto, pescoço curto e pernas longas. Algumas espécies, como o quero-quero (*Vanellus chilensis*), ainda retêm a garra do polegar nos membros anteriores utilizada como recurso de defesa.

Família Haematopodidae[BR] (1 gên., 12 spp.), pop. piru-piru; distribuição global. Aves de grande porte, associadas a hábitats marinhos costeiros. Algumas espécies exibem bico retilíneo de coloração vermelho-vivo.

Família Recurvirostridae[BR] (3 gên., 9 spp.), pop. pernilongo; distribuição global. Aves de médio a grande porte, associadas a hábitats aquáticos continentais e marinhos. Apresentam pernas e bicos excepcionalmente longos e finos.

Família Burhinidae[BR] (2 gên., 9 spp.), pop. téu-téu; distribuição global. Aves de grande porte, que ocorrem em áreas abertas ou semiabertas, e algumas associadas a hábitats aquáticos. Apresentam hábito noturno e são semelhantes em aparência a Charadriidae.

Família Chionidae[BR] (1 gên., 2 spp.), pop. pomba-antártica; distribuição restrita à Antártida. Aves de grande porte, associadas a hábitats marinhos. Apresentam corpo compacto. São oportunistas, se alimentam das fezes de outras aves ou até mesmo de filhotes de outras aves marinhas.

Família Scolopacidae[BR] (20 gên., 95 spp.), pop. narceja e maçarico; distribuição global. Aves de pequeno, médio e grande porte, associadas principalmente a hábitats aquáticos, em especial marinhos costeiros. Mostram dois tipos de adaptações do bico, ranfoteca dura e ranfoteca elástica com a ponta sensível, para a captura de presas dotadas de exoesqueleto rígido e presas moles, respectivamente.

Família Thinocoridae[BR] (2 gên, 4 spp.), pop. agachadeira; distribuição restrita à América do Sul. Aves de médio a grande porte, associadas a hábitats abertos, por vezes desérticos. Pernas e bico curtos lhes conferem aparência muito similar à dos Columbidae.

Família Jacanidae[BR] (6 gên., 8 spp.), pop. jaçanã; distribuição global. Aves de médio porte e algumas espécies de grande porte, associadas a hábitats aquáticos com vegetação aquática flutuante. Exibem dedos extremamente longos, adaptados para caminhar sobre a vegetação aquática enquanto forrageiam.

Família Rostratulidae[BR] (2 gên., 3 spp.), pop. narceja; distribuição abrange a América do Sul, África, Sul e Sudeste Asiático e Austrália. Aves de médio porte, associadas a hábitats aquáticos como planícies alagáveis. Seus bicos são medianamente longos, podendo ser retilíneos ou curvilíneos.

Família Glareolidae[BR] (4 gên., 17 spp.), pop. perdiz-do-mar; distribuição global. Aves de médio porte, associadas a hábitats abertos e áridos, mas algumas espécies são associadas a hábitats aquáticos. Apresentam bico curto e curvilíneo. Capturam insetos em voo, o que é pouco comum dentre Charadriiformes.

Família Alcidae (11 gên., 25 spp.), pop. alca ou papa-gaio-do-mar; distribuição restrita aos oceanos mais frios do hemisfério norte. Aves de grande porte e algumas espécies de médio porte, associadas a hábitats marinhos. Apresentam aparência similar à dos pinguins (Spheniscidae); no entanto, apesar de suas asas curtas, conseguem voar. Exibem pés dotados de membranas interdigitais.

Família Stercorariidae[BR] (1 gên., 7 spp.), pop. skua; distribuição abrange as regiões litorâneas temperadas e polares do globo terrestre. Aves de grande porte, associadas a hábitats marinhos. Semelhantes aos petréis (Procellariidae). São predominantemente carniceiras, mas algumas espécies podem ser predadoras.

Família Laridae[BR] (24 gên., 105 spp.), pop. gaivota, trinta-réis e talha-mar; distribuição global. Aves de grande porte,

associadas a hábitats marinhos e algumas a grandes rios. Corpo robusto, com pernas e bico curtos e asas longas. Há membranas interdigitais completas.

Ordem Cathartiformes

Família Cathartidae[BR] (5 gên., 7 spp.), pop. urubu e condor; distribuição restrita às Américas. Aves de grande porte, associadas a uma variedade de hábitats, desde florestas até ambientes antropizados, inclusive cidades. Apresentam grande eficiência para o voo planado, o que, em associação ao seu olfato bem desenvolvido, auxilia na localização de carne em putrefação, sua fonte de alimento.

Ordem Accipitriformes

Família Sagittariidae (*Sagittarius serpentarius*), pop. secretário; distribuição restrita à África Subsaariana. Ave de grande porte com corpo similar ao de outras aves de rapina (Accipitridae), com exceção das pernas excepcionalmente longas, semelhantes às das garças (Ardeidae). Apresenta crista na porção posterior da cabeça.

Família Pandionidae[BR] (*Pandion haliaetus*), pop. águia-pes-cadora; distribuição abrange todos os continentes, com exceção da Antártida. Ave de grande porte, associada a hábitats aquáticos, como grandes rios e lagos. Suas características são muito similares às dos gaviões e águias em geral (Accipitridae). Apresentam reversibilidade do dedo mais externo, o que aumenta a eficiência da captura de peixes, suas principais presas.

Família Accipitridae[BR] (67 gên., 251 spp.), pop. gavião e águia; distribuição global. Aves de grande porte e algumas espécies de médio porte, que ocorrem em grande variedade de hábitats terrestres, tais como florestas, áreas abertas e ambientes antropizados; algumas espécies são associadas a hábitats aquáticos. Apresentam bico e garras fortes e afiados, que juntamente com sua grande capacidade visual os torna predadores notavelmente eficazes na captura e abate de suas presas.

Ordem Coliiformes

Família Coliidae (2 gên., 6 spp.), pop. rabo-de-junco; distribuição restrita à África Subsaariana. Aves de médio porte, cuja aparência lembra a dos anus. O dedo mais externo é reversível, o que, dentre outras adaptações, confere a estas aves grande eficiência no deslocamento em folhagem densa.

Ordem Strigiformes

Família Strigidae[BR] (29 gên., 202 spp.), pop. coruja, caburé; distribuição global. Aves de médio a grande porte, associadas a uma grande variedade de hábitats terrestres, tais como florestas, áreas abertas e semiabertas e ambientes antropizados. Olhos grandes posicionados à frente da cabeça lhes conferem excelente visão binocular que, associada à audição bem desenvolvida, possibilita a captura de presas mesmo sob condições de pouquíssima luminosidade. Algumas espécies também exibem as penas da face dispostas na forma de um disco facial, que atua como estrutura de captação e convergência do som em direção ao ouvido. Suas penas são pouco rígidas e a disposição das rêmiges torna seu voo excepcionalmente silencioso.

Família Tytonidae[BR] (2 gên., 18 spp.), pop. coruja-da-igreja; distribuição global. Aves de grande porte, associadas a hábitats semiabertos, incluindo ambientes antropizados, tais como áreas rurais e até mesmo cidades. Exibem disco facial claramente delimitado, o qual apresenta formato de “coração”.

Ordem Leptosomiformes

Família Leptosomidae (*Leptosomus discolor*), pop. courol; distribuição restrita a Madagascar e a ilhas adjacentes. Ave de grande porte, que apresenta uma crista pequena posicionada posteriormente à cabeça.

Ordem Trogoniformes

Família Trogonidae[BR] (7 gên., 44 spp.), pop. surucuá; distribuição abrange a região Neotropical, África Subsaariana e Sudeste Asiático. Aves de médio porte, associadas a hábitats florestais. Exibem corpo compacto, porém delicado. O arranjo de seus dedos, denominado heterodáctilo, é único dentre as aves.

Ordem Bucerotiformes

Família Upupidae (1 gên., 3spp.), pop. boubela; distribuição restrita ao Velho Mundo. Aves de médio porte, que apresentam uma crista peculiar.

Família Phoeniculidae (2 gên., 9 spp.), pop. bico-de-foice; distribuição restrita à África Subsaariana. Aves de médio porte e algumas espécies de pequeno porte, com aparência similar à dos Passeriformes. Apresentam bico longo e curvilíneo e cauda longa.

Família Bucorvidae (1 gên., 2 spp.), pop. bico-de-corno; distribuição restrita à África Subsaariana. Aves de grande porte, que apresentam coloração destacada em áreas da face desprovidas de penas. Exibem pernas longas em comparação com o restante de Bucerotiformes; apresentam bicos de formato e tamanho similares aos dos tucanos (Ramphastidae), porém com a existência de uma crista óssea em sua porção superior.

Família Bucerotidae (14 gên., 59 spp.), pop. calau; distribuição restrita à África Subsaariana. Aves de grande porte e algumas espécies de médio porte. Exibem bicos grandes e curvos, sustentados por forte musculatura e por vértebras cervicais fundidas. Suas pernas mais curtas que às das espécies de Bucorvidae são mais adaptadas à vida nos estratos superiores da vegetação.

Ordem Coraciiformes

Família Meropidae (3 gên., 27 spp.), pop. abelharuco; distribuição abrange África, Ásia, sul da Europa, Austrália e Nova Guiné. Aves de pequeno a médio porte, com pernas curtas e bicos curvos, que utilizam para a captura e manipulação de insetos (principalmente abelhas). Apresentam cabeça proporcionalmente pequena, em comparação com o restante dos Coraciiformes.

Família Brachypteraciidae (4 gên., 5 spp.), cuco-roliero; distribuição restrita a Madagascar. Aves de médio porte, com corpo compacto e cabeça relativamente grande.

Família Coraciidae (2 gên., 12 spp.), pop. rolieiro; distribuição restrita ao Velho Mundo. Aves de médio porte, com aparência geral muito similar à dos Passeriformes. Os dois dedos mais externos dos membros posteriores são unidos.

Família Todidae (1 gên., 5 spp.), pop. cartacuba; distribuição restrita a algumas ilhas caribenhas. Aves de pequeno porte, com aparência similar à dos Passeriformes. Seus bicos são longos e ficam apontados para cima quando a ave está em repouso.

Família Alcedinidae[BR] (19 gên., 93 spp.), pop. martim-pescador; distribuição global. Aves de pequeno, médio e grande porte, associadas a uma grande variedade de hábitats aquáticos. Apresentam bico grande em formato de punhal, que utilizam para a captura de peixes sob a água a partir de mergulhos rápidos.

Família Momotidae[BR] (6 gên., 15 spp.), pop. juruva; distribuição restrita à região Neotropical. Aves de médio porte, associadas a hábitats florestais. Apresentam bico grande e serrilhado em suas bordas e cauda proporcionalmente longa, terminando em um par de raquetes em algumas espécies. Balançam a cauda.

Ordem Piciformes

Família Galbulidae[BR] (5 gên., 18 spp.), pop. ariramba; distribuição restrita à região Neotropical. Aves de pequeno a médio porte, associadas a hábitats florestais, sendo algumas associadas a florestas ribeirinhas. Exibem bico excepcionalmente longo e fino e coloração iridescente em algumas espécies.

Família Bucconidae[BR] (12 gên., 35 spp.), pop. macuru; distribuição restrita à região Neotropical. Aves de médio porte e algumas espécies de pequeno porte, que ocorrem em uma variedade de hábitats terrestres, tais como florestas e áreas semiabertas. Apresentam bico grande e forte, com um gancho na ponta ligeiramente curvada. É comum passarem horas no mesmo poleiro, o que lhes vale o nome de joão-bobo em algumas regiões do Brasil.

Família Megalaimidae (2 gên., 30 spp.), pop. barbudo; distribuição restrita a Ilhas do Sudeste Asiático. Aves de médio porte, dotadas de bicos robustos, porém não muito longos e circundados por cerdas.

Família Lybiidae (9 gên., 42 spp.), pop. barbaças ou barbudo; distribuição restrita à África Subsaariana. Aves de pequeno, médio e grande porte. Apresentam bico forte e plumagem dotada de cores vivas. Sua aparência é parecida com Semnornithidae e Capitonidae.

Família Semnornithidae (1 gên., 2 spp.), pop. barbudo; distribuição restrita à América Central. Aves de médio porte, que vivem em pequenos grupos. Sua aparência é parecida com Capitonidae e Lybiidae.

Família Capitonidae[BR] (2 gên., 15 spp.), pop. capitão-de-bigode; distribuição restrita às Américas Central e do Sul. Aves de pequeno a médio porte, associadas a hábitats florestais. As relações existentes entre as espécies de Capitonidae, Lybiidae e Semnornithidae ainda são confusas, não havendo limites claros entre essas famílias.

Família Ramphastidae[BR] (5 gên., 44 spp.), pop. tucano e araçari; distribuição restrita à região Neotropical. Aves de médio a grande porte, sendo a maioria associada a hábitats florestais, com algumas espécies ocorrendo em hábitats semiabertos. Apresentam bico notavelmente grande, com bordas serrilhadas e uma longa língua queratinizada, utilizada na manipulação do alimento. Seus pés são zigodác-tilos.

Família Indicatoridae (4 gên., 17 spp.), pop. indicador; distribuição restrita às regiões tropicais do Velho Mundo. Aves de pequeno a médio porte, com aparência similar à dos Passeriformes. Seu nome se deve à associação mutua-lística que estabelece com caçadores de tribos africanas, indicando-lhes o caminho para uma colmeia em que o caçador pilha o mel e a ave consegue acesso às larvas e à cera, anteriormente inacessíveis no interior da colmeia.

Família Picidae[BR] (33 gên., 232 spp.), pop. pica-pau; distribuição global. Aves de pequeno a médio porte e algumas espécies de grande porte, que ocorrem em grande variedade de hábitats arborizados, tais como florestas e áreas semiabertas. Apresenta bico resistente implantado diretamente em um crânio adaptado à absorção de impactos intensos, realizados enquanto buscam invertebrados sob o súber em troncos. Enquanto buscam alimento, ficam apoiadas nas penas rígidas da cauda e se fixam no substrato com pés zi-godáctilos.

Ordem Cariamiformes

Família Cariamidae[BR] (2 gên., 2 spp.), pop. seriema; distribuição restrita à América do Sul. Aves de grande porte, associadas a hábitats abertos e semiabertos. Sua aparência é similar à das abetardas (Otididae). Exibem um tufo de penas na fronte e são dotadas de cílios, característica rara dentre as aves.

Ordem Falconiformes

Família Falconidae[BR] (11 gên., 66 spp.), pop. falcão; distribuição global. Aves de médio a grande porte, associadas a uma grande variedade de hábitats terrestres, tais como florestas, hábitats semiabertos e áreas antropizadas, inclusive em cidades. Diferentemente de gaviões, matam suas presas com o bico. Suas asas são adaptadas a voos rápidos, conferindo capacidade de manobra superior à dos gaviões, perdendo, no entanto, a eficiência no voo planado. Apesar do grande número de adaptações similares, não pertencem à linhagem que originou a família Accipitridae.

Ordem Psittaciformes

Família Strigopidae (2 gên., 4 spp.), pop. kakapó; distribuição restrita à Nova Zelândia. Aves de grande porte, com hábitos terrestres, vivendo em maiores altitudes. Sua coloração é menos vistosa que a de Psittacidae e Cacatuidae.

Família Cacatuidae (6 gên., 21 spp.), pop. cacatua e calopsita; distribuição restrita à Australásia. Aves de pequeno a médio porte que se reúnem em bandos. Exibem vistosas cristas.

Família Psittacidae[BR] (79 gên., 353 spp.), pop. papagaios, maritacas, araras, periquitos e afins; distribuição abrange as regiões Neotropical, Afrotropical, Oriental, Australásia e, marginalmente, Neártica e Paleártica. Aves de pequeno, médio e grande porte, associadas a hábitats florestais e semiabertos. A característica mais notável é o bico arredondado e forte, que apresenta a parte superior articulada. Exibem pés zigodáctilos. As espécies arara-canindé (*Ara ararauna*) e o papagaio-cinza-africano (*Psittacus erithacus*) estão dentre as aves mais inteligentes, com capacidade equiparável à de primatas.

Ordem Passeriformes

Consiste em aproximadamente 60% das espécies das aves modernas. Mesmo antes das técnicas de genética molecular, parecia não haver dúvidas sobre o que era propriamente um Passeriforme, ainda que as relações internas de parentesco fossem confusas. Apesar de os Passeriformes serem considerados bons voadores, não tendo sua migração impedida por grandes corpos de água ou cadeias de montanhas, há fortes indícios de que a evolução das principais linhagens tenha ocorrido por vicariância.[32] De acordo com essa hipótese, as linhagens basais dos Passeriformes eram restritas a ambientes florestais e as características que proporcionavam maior dispersão teriam se desenvolvido secundariamente, depois do estabelecimento das principais linhagens. A família neozelandesa **Acanthisittidae,** sobrevivente da radiação evolutiva inicial dos Passeriformes, pode ser considerada a mais primitiva dentre os Passeriformes.

Família Acanthisittidae (2 gên., 4 spp.), pop. acantisitas; distribuição restrita à Nova Zelândia. Aves de pequeno porte, com aparência similar à da família Troglodytidae.

O restante dos Passeriformes, grupo-irmão de Acanthisittidae, pode ser dividido em duas subordens monofiléticas: Tyranni (Suboscines) e Passeri (Oscines). A única característica morfológica que suporta o monofile-tismo dos Suboscines é a morfologia da columela, um dos ossos que compõem o ouvido interno. O local de origem do ancestral comum a todos os Suboscines é incerto, mas sabe-se que o grupo se dividiu em duas linhagens: Eurylaimides, os Suboscines do Velho Mundo; e Tyrannides, os Suboscines do Novo Mundo. A família monotípica **Sapayoidae,** com apenas uma espécie (*Sapayoa aenigma*), é o único representante dos Eurylaimides fora do Velho Mundo, o que provavelmente ocorreu por migração de um ancestral dessa espécie para o Novo Mundo. Os Suboscines do Novo Mundo representam uma grande radiação evolutiva, algumas das famílias mais ricas em espécies dentre todas as aves modernas Tyrannidae, Furnariidae e Thamnophilidae.

Subordem Tyranni | Eurylaimides – Velho Mundo

Família Sapayoidae (*Sapayoa aenigma*), pop. sapaioa; distribuição restrita ao norte da América do Sul e sul da América Central. Ave de pequeno porte, com aparência muito parecida com os membros da família Pipridae.

Família Philepittidae (2 gên., 4 spp.), pop. asites ou filepitas; distribuição restrita a Madagascar. Aves de pequeno porte, de

classificação ainda pouco resolvida, sendo provável sua inserção na ordem Piciformes.

Família Eurylaimidae (9 gên., 15 spp.), pop. bico-largo; distribuição abrange regiões da África Subsaariana até o Sudeste Asiático. Aves de pequeno a médio porte, dotadas de bico largo e curvado na ponta.

Família Pittidae (3 gên., 33 spp.), pop. pita; distribuição compreende África, Sul e Sudeste Asiático e Oceania. Aves de médio porte, que apresentam pernas longas como adaptação à vida mais próxima ao solo.

Subordem Tyranni | Suboscines – Novo Mundo

Família Pipridae[BR] (12 gên., 51 spp.), pop. tangará; distribuição restrita à região Neotropical. Aves de pequeno porte, associadas a hábitats florestais. A maioria das espécies apresenta acentuado dimorfismo sexual, sendo o macho dotado de coloração vistosa e a fêmea, de coloração discreta. Os machos exibem notáveis danças ritualizadas às fêmeas.

Família Cotingidae[BR] (25 gên., 65 spp.), pop. anambés e cotingas; distribuição restrita à região Neotropical. Aves de médio porte, com algumas espécies de pequeno porte e algumas espécies de grande porte, associadas a hábitats florestais. Algumas espécies exibem uma plumagem exuberante e algumas vocalizações audíveis a longas distâncias.

Família Tityridae[BR] (11 gên., 41 spp.), pop. maria-leque, anambé e caneleiro; distribuição restrita à região Neotropical. Aves de médio porte e algumas espécies de pequeno porte, que ocorrem em hábitats florestais e semiabertos. Sua aparência é muito similar à da família Tyrannidae; no entanto, apresentam alguns padrões de plumagem distintos destes.

Família Tyrannidae[BR] (106 gên., 415 spp.), pop. papa-moscas; distribuição restrita às Américas. Aves de pequeno a médio porte, associadas a uma grande variedade de hábitats terrestres, tais como florestas, áreas abertas, semiabertas, antropizadas e hábitats aquáticos continentais. É a família com o maior número de espécies dentre os Passeriformes, representando uma boa parcela da avifauna em todos os ambientes terrestres do neotrópico. Reúnem vários gêneros, que devem ser convertidos em famílias com mais estudos.

Família Rhynchocyclidae[BR] (84 gên., 305 spp.), pop. maria-bonita, bico-chato e ferreirinho; distribuição restrita à região Neotropical. Aves de pequeno porte, associadas a uma variedade de hábitats florestais e semiabertos. Suas espécies compunham parte da família Tyrannidae, com a qual se parecem bastante.

Família Melanopareiidae[BR] (1 gên., 4 spp.), pop. tapaculo-de-colarinho; distribuição restrita à região Neotropical. Aves de pequeno porte, associadas a hábitats florestais. Seu parentesco é incerto com relação a outras famílias.

Família Conopophagidae[BR] (2 gên., 11 spp.), pop. chupa-dente; distribuição restrita à região Neotropical. Aves de pequeno porte, associadas a hábitats florestais. Estavam incluídas em Thamnophilidae, com os quais apresenta semelhança em vários aspectos biológicos.

Família Thamnophilidae[BR] (55 gên., 222 spp.), pop. chocas, choquinhas e afins; distribuição restrita à região Neotropical. Aves de pequeno porte e algumas espécies de médio porte, que ocorrem em hábitats florestais, com poucas espécies ocorrendo em hábitats semiabertos. Apresentam grande diversidade de formas e adaptações. Algumas espécies apresentam áreas desprovidas de penas e com pele de coloração viva na região dos olhos.

Família Grallariidae[BR] (4 gên., 51 spp.), pop. tovaca, tovacuçu e afins; distribuição restrita à região Neotropical. Aves de médio porte e algumas espécies de pequeno porte, associadas a hábitats florestais. Apresentam pernas longas, adaptadas à vida próxima ao solo.

Família Rhinocryptidae[BR] (12 gên., 56 spp.), pop. tapaculo; distribuição restrita à região Neotropical. Aves de pequeno porte e algumas espécies de médio porte, associadas a hábitats florestais. Suas narinas são parcialmente cobertas por uma membrana, característica que confere o nome à família. Mostram a redução de algumas características esqueléticas voltadas para a eficiência do voo, pois as asas são utilizadas quase exclusivamente para a manutenção do equilíbrio em saltos, para o deslocamento na vegetação densa que têm como hábitat.

Família Formicariidae[BR] (2 gên., 11 spp.), pop. tovaca, pinto-do-mato; distribuição restrita à região Neotropical. Aves de médio porte, associadas a hábitats florestais. São similares à família Grallariidae.

Família Furnariidae[BR] (66 gên., 284 spp.), pop. joão-de-barro e afins; distribuição restrita à região Neotropical. Aves de pequeno porte e algumas espécies de médio porte, que ocorrem em grande variedade de hábitats, incluindo florestas, áreas abertas, áreas semiabertas e hábitats aquáticos continentais. Uma característica marcante desta família é a coloração predominantemente em tons de marrom. Apresentam grande diversidade de formas e adaptações aos mais variados tipos de ambientes em que vivem.

Família Scleruridae[BR] (2 gên., 17 spp.), pop. vira-folha; distribuição restrita à região Neotropical. Aves de pequeno a médio porte, associadas a hábitats florestais. A aparência é intermediária à das famílias Furnariidae e Formicariidae. Forrageiam no solo da floresta e nidificam em túneis que escavam no solo.

Família Dendrocolaptidae[BR] (20 gên., 57 spp.), pop. arapaçus; distribuição restrita à região Neotropical. Aves de médio

porte e algumas espécies de pequeno porte, associadas a hábitats florestais. Prendem-se à superfície de troncos de forma similar aos pica-paus (Picidae), utilizando as penas da cauda como suporte enquanto capturam artrópodes na superfície dos troncos, diferentemente dos pica-paus que capturam principalmente larvas no interior dos troncos. Algumas espécies apresentam bicos longos e curvos.

Subordem Passeri ou Oscines

As espécies pertencentes à subordem Passeri (Oscines) são denominadas aves canoras, pois são capazes de emitir vocalizações mais complexas. Acreditava-se que a morfologia da siringe fosse um caractere que dava suporte à divisão de **Oscines** (siringe traqueofônica) e Suboscines (siringe haplofônica); no entanto, depois de identificadas linhagens de Suboscines dotadas de siringe traqueofônica, verificou-se que este caractere é plesiomórfico dentre os Passeriformes, não devendo ser utilizado para estimar relações entre linhagens mais basais.[34] Devido a constantes modificações, as classificações das linhagens mais basais dentre os Oscines ainda permanecem pouco resolvidas.

Parece certo que o ancestral comum dos Oscines habitava o território que hoje é a Austrália, quando esta começou a se separar da Antártica no fim do Cretáceo.[34] A subordem Passeri (Oscines) é formada pelas seguintes famílias: Menuridae, Atricornithidae, Climacteridae, Ptilonorhynchidae, Maluridae, Dasyornithidae, Pardalotidae, Meliphagidae, Ortonychidae, Pomatostomidae, Psophodidae, Mohouidae, Campephagidae, Oreoicidae, Pachycephalidae, Oriolidae, Vireonidae[BR], Neosittidae, Artamidae, Pityrisiareidae, Rhagologus, Aegithinidae, Platysteiridae, Vangidae, Malaconotidae, Dicruridae, Platylophus, Rhipiduridae, Corcoracidae, Melampitta, Paradisaeidae, Monarchidae, Laniidae, Corvidae[BR], Melanocharitidae, Cnemophilidae, Notiomystidae, Callaeidae, Petroicidae, Picathartidae, Chaetopidae, Eupetidae, Hyliotidae, Stenostiridae, Remizidae, Paridae, Panuridae, Alaudidae, Nicatoridae, Macrosphenidae, Hirundinidae[BR], Phoepygidae, Acrocephalidae, Donacobiidae[BR], Bernieridae, Locustellidae, Pycnonotidae, Cisticolidae, Hyliidae, Aegithalidae, Cettiidae, Phylloscopidae, Sylviidae, Paradoxornothidae, Zosteropidae, Timaliidae, Pellorneidae, Leiotrichidae, Regulidae, Dulidae, Hypocoliidae, Mohoidae, Bobycillidae, Ptilogonatidae, Tichodrmomatidae, Sittidae, Certhiidae, Polioptilidae[BR], Troglodytidae[BR], Buphagidae, Mimidae[BR], Sturnidae, Cinclidae, Turdidae[BR], Muscicapidae, Promeropidae, Dicaeidae, Nectariniidae, Irenidae, Chloropseidae, Urocyncramidae, Peucedramidae, Prunellidae, Ploceidae, Viduidae, Estrildidae[BR], Passeridae[BR], Motacillidae[BR], Fringilidae[BR], Calcariidae, Lamprospizidae, Parulidae[BR], Icteridae[BR], Emberizidae[BR], Passerelidae, Cardinalidae[BR], Thraupidae[BR] e Coerebidae[BR].

Dentre as famílias citadas, destacam-se a seguir as que ocorrem no Brasil.

Família Vireonidae[BR] (6 gên., 62 spp.), pop. pitiguarí, juruviara; distribuição restrita às Américas. Aves de pequeno porte, associadas a hábitats florestais e semiabertos. Algumas espécies apresentam voz forte, sendo muito mais ouvidas do que vistas. Apesar do pequeno porte, algumas espécies desta família são migrantes de longas distâncias.

Família Corvidae[BR] (25 gên., 128 spp.), pop. corvo, gralha e pega; distribuição global. Aves de médio a grande porte, associadas a uma grande variedade de hábitats florestais e semiabertos. São muito adaptáveis na exploração dos seus hábitats e consideradas, juntamente com psitacídeos, as aves mais inteligentes. Algumas espécies possuem repertórios vocais vastos, emitindo mais de 20 vocalizações, distintas em suas características acústicas e em suas funções.

Família Hirundinidae[BR] (18 gên., 88 spp.), pop. andorinha; distribuição global. Aves de pequeno porte e algumas espécies de médio porte, associadas a uma grande variedade de hábitats, principalmente abertos e semiabertos, incluindo áreas rurais e cidades. Apresentam silhueta em voo similar à dos andorinhões (Apodidae), de quem são parentes distantes. Exibem asas proporcionalmente longas em formato de foice, o que lhes proporciona grande capacidade de manobra durante o voo. A maioria das espécies realiza migrações.

Família Donacobiidae[BR] (*Donacobius atricapilla*), pop. japacanim; distribuição restrita à América do Sul. Ave de médio porte, associada a hábitats aquáticos continentais. Seu formato se assemelha ao das corruíras (Troglodytidae), de quem foi separada há pouco tempo.

Família Polioptilidae[BR] (3 gên., 15 spp.), pop. balança-rabo; distribuição restrita às Américas. Aves de pequeno porte, associadas a hábitats florestais e semiabertos. Costumam ocupar vegetação densa próxima ao solo.

Família Troglodytidae[BR] (20 gên., 86 spp.), pop. corruíra, garrinchão, uirapuru e afins; distribuição restrita às Américas, havendo uma espécie presente na Eurásia. Aves de pequeno porte e algumas espécies de médio porte, associadas a hábitats florestais e semiabertos. Algumas espécies apresentam cantos notavelmente melodiosos e complexos.

Família Mimidae[BR] (10 gên., 34 spp.), pop. sabiá-do-campo; distribuição restrita às Américas. Aves de médio porte, associadas a hábitats semiabertos. A aparência é similar à de espécies da família Turdidae, das quais se distinguem por uma linha superciliar branca, pela cor da íris e por terem pernas mais adaptadas à caminhada no solo.

Família Turdidae[BR] (19 gên., 165 spp.), pop. sabiá; distribuição global. Aves de médio porte e algumas espécies de pequeno porte, que ocorrem em grande variedade em hábitats com vegetação arbórea, tais como florestas, ambientes

semiabertos, áreas rurais e cidades. Seus cantos estão dentre os mais elaborados e melodiosos produzidos pelas aves.

Família Estrildidae[BR] (34 gên., 143 spp.), pop. bico-de-lacre; distribuição restrita às regiões tropicais da África, Ásia e Australásia; contudo, foi introduzida na América do Sul. Aves de pequeno porte, associadas a hábitats abertos e semiabertos. Apesar da grande variação de coloração entre suas espécies, sua aparência geral lembra a dos pardais (Passeridae).

Família Passeridae[BR] (8 gên., 42 spp.), pop. pardal; sua distribuição original é restrita ao Oriente Médio. Aves de pequeno porte e algumas espécies de médio porte, associadas a hábitats abertos e semiabertos, incluindo zonas rurais e cidades. O pardal-doméstico é a espécie de distribuição geográfica mais ampla atualmente, pois foi introduzida em diversos locais durante os séculos 19 e 20. Apresenta uma estrutura ossificada na língua que auxilia na manipulação do alimento.

Família Motacillidae[BR] (7 gên., 67 spp.), pop. caminheiro; distribuição global. Aves de pequeno porte e algumas espécies de médio porte, associadas a hábitats abertos e semiabertos. Exibem plumagem críptica e a unha do hálux modificada em um esporão de curvatura e comprimento variáveis, o que favorece seu modo de vida terrícola.

Família Fringillidae[BR] (60 gên., 217 spp.), pop. gaturamo, pintassilgo e verdilhão; distribuição global; no entanto, há mais espécies no hemisfério norte. Aves de pequeno porte e algumas espécies de médio porte, associadas a hábitats abertos e semiabertos, com algumas espécies associadas a hábitats florestais. São caracteristicamente dotadas de bicos fortes adaptados a uma dieta que consiste principalmente em sementes. Algumas espécies tropicais são atípicas (gêneros Euphonia e Chlorophonia), exibem bicos mais delicados, adaptados à dieta constituída sobretudo de frutos.

Família Parulidae[BR] (30 gên., 130 spp.), pop. pula-pula; distribuição restrita ao Novo Mundo. Aves de pequeno porte, associadas a hábitats florestais e semiabertos. Os machos das espécies migratórias apresentam coloração viva somente na época reprodutiva.

Família Icteridae[BR] (27 gên., 106 spp.), pop. chopim, japu, guaxe e afins; distribuição restrita às Américas. Aves de médio porte, com algumas espécies de grande porte e outras de pequeno porte. Ocorrem em grande variedade de hábitats terrestres e aquáticos continentais, incluindo florestas, áreas semiabertas, várzeas e planícies de inundação. São dotadas de bicos fortes e versáteis, combinando com sua dieta onívora. Suas vocalizações estão dentre as mais complexas de todas as aves.

Família Emberizidae[BR] (32 gên., 156 spp.), pop. canário-da-terra, canário-do-campo, curió, tico-tico e papa-capim; distribuição global. Aves de pequeno porte e algumas espécies de médio porte, associadas a uma grande variedade de hábitats abertos e semiabertos e algumas espécies associadas a hábitats florestais. São dotadas de bicos fortes, adaptados à dieta constituída principalmente de sementes. Por apresentarem vocalizações melodiosas e fácil adaptação ao cativeiro, alguns de seus membros são aves cobiçadas no comércio de aves silvestres, como o curió (*Sporophila angolensis*).

Família Cardinalidae[BR] (11 gên., 50 spp.), pop. trinca-ferro, galo-da-campina, azulão; distribuição restrita às Américas. Aves de médio porte e algumas espécies de pequeno porte, associadas a hábitats florestais e semiabertos. Assim como Emberizidae e Fringillidae, também apresentam bico adaptado à dieta granívora, mas várias espécies incluem frutos e pequenos invertebrados na alimentação.

Família Thraupidae[BR] (95 gên., 375 spp.), pop. sanhaçu, saíra, saí e afins; distribuição abrange as Américas, mas é predominantemente Neotropical. Aves de pequeno a médio porte, associadas a hábitats florestais e semiabertos, incluindo áreas rurais e cidades. Exibem plumagem vistosa. Algumas espécies apresentam bico similar ao de beija-flores (Trochilidae), embora relativamente menor, que é especializado na coleta de néctar.

Família Coerebidae[BR] (*Coereba flaveola*), pop. cambacica; distribuição restrita às Américas Central e do Sul. Ave de pequeno porte, associada a hábitats florestais e semiabertos, incluindo áreas rurais e cidades. Seu bico é ligeiramente curvo, adaptado para a coleta de néctar. No Brasil, é a única espécie considerada nectarívora, além dos beija-flores (Trochilidae).

Glossário

Aerodinâmico: que tem formato capaz de oferecer menos resistência ao ar.

Agonístico: comportamento de luta; diz respeito ao comportamento de um indivíduo direcionado às interações de disputa. Este tipo de interação envolve não obrigatoriamente agressão real, e pode ser realizado por meio de comportamentos ritualizados.

Amniotas: todos os animais cujos embriões são rodeados por uma membrana amniótica.

Antrópica: com relação ao ser humano ou a sua ação ou, ainda, a processo que resulta de ação humana.

Bípedes: em zoologia, usa-se o termo bípede para qualificar os animais terrestres que se deslocam normalmente na posição vertical, com o auxílio dos membros posteriores.

Congêneres: em biologia, são organismos congêneres aqueles pertencentes ao mesmo gênero.

Convergência: ocorre em linhagens distintas, originando adaptações semelhantes em espécies que ficam em hábitats similares. Ou seja, a seleção natural força linhagens distintas que vivem em hábitats semelhantes a apresentarem características parecidas ou convergentes.

Diapsida: animais de origem nos Diapsida, um grupo de vertebrados terrestres que inclui lagartos, tuataras, crocodilos e aves; além de inúmeras ordens de répteis pré-históricos, incluindo dinossauros, pterossauros, plesiossauros, notossauros, rincossauros, prolacertiformes e aetossauros. Apresentam esse nome pelo fato de exibirem duas aberturas na região temporal do crânio, ao contrário dos Synapsida (classe à qual pertencem os mamíferos), com apenas uma fenestra temporal.
Ecolocalização: sofisticada capacidade biológica de detectar a posição e/ou distância de objetos (obstáculos no meio ambiente) ou animais por meio de emissão de ondas ultrassônicas, no ar ou na água; e análise ou cronometragem do tempo gasto para essas ondas serem emitidas, refletirem no alvo e voltarem à fonte sobre a forma de eco (ondas refletidas).
Endêmicos: em biologia são grupos taxonômicos que se desenvolveram em uma região restrita.
Espécies crípticas: são aquelas com cores crípticas, ou seja, tons bege, cinza ou marrom, que normalmente as fêmeas apresentam, assim como seus filhotes. Isso facilita a camuflagem no meio ambiente em que vivem, pois como a cor da terra ou das pedras é parecida com a de seu corpo, passa a ser mais difícil avistá-los.
Estratégia de vida: engloba um conjunto de comportamentos, adaptações e especializações, características que favorecem a sobrevivência e a reprodução dos seres vivos em determinados ambientes.
Estratificação vertical: divisão de uma a floresta verticalmente em cinco camadas: dois estratos de dossel, sub-bosque, estrato arbustivo e chão da floresta. Cada camada tem uma relação única de interação animal-planta com o ecossistema ao seu redor.
Forrageio: ou comportamento de forrageamento consiste em mover ao redor de seu próprio hábitat à procura de alimento.
Fotoperíodo: intervalo de tempo decorrido entre o nascimento e o ocaso do sol. Também chamado de duração efetiva do dia, o fotoperíodo depende da latitude local e da inclinação do sol na data considerada.
Fusiforme: é chamado de fusiforme um objeto ou organismo em formato de fuso (antigo instrumento usado para fiar), ou seja, alongado e com as extremidades mais estreitas que o centro; elipsoide alongado.
Helicoidalmente: de modo helicoidal, palavra derivada de hélice. Aquilo que repete movimentos circulares, em espiral, da hélice.
Hidrodinâmico: com formato capaz de oferecer menos resistência à água.
Homeotermos: animais capazes de regular a temperatura interna corpórea; ou seja, independentemente do meio externo, seu corpo sempre está com a mesma temperatura.
Interespecífica: relação ecológica ou interação biológica entre organismos de espécies diferentes.
Intraespecífica: relação ecológica ou interação biológica entre organismos da mesma espécie.
Neotropical: região biogeográfica que compreende a América Central, incluindo a parte sul do México e da península da Baja Califórnia, o sul da Flórida, todas as ilhas do Caribe e a América do Sul.
Nicho: termo simplificado de nicho ecológico, que inclui não somente o lugar restrito em que vive um organismo, mas também sua função (posição trófica e posição com relação aos gradientes de vários fatores físicos, tais como temperatura, pH e umidade) na comunidade da qual faz parte.
Pneumático: dotado de cavidades, contém pequenos orifícios que possibilitam a passagem do ar.
Repertório vocal: conjunto de todas as vocalizações emitidas por uma espécie.
Sazonalidade: época do ano em que algo acontece; em termos ecológicos ou biológicos, é a época das chuvas, secas, ventos, acasalamento, hibernação, florescimento, frutificação, germinação, dentre outros.
Sonograma: representação gráfica do som do canto; registra a frequência pelo tempo gasto. Pode-se ver o gráfico de nota por nota, ficando evidente o tempo de cada uma delas, para que seja possível entender melhor a correta apresentação da frase musical.
Tetrápodes: os tetrápodes (Tetrapoda) constituem uma superclasse de vertebrados terrestres, que dispõem de quatro membros.

Sugestão de aulas práticas

O grupo Aves é uma ótima ferramenta para aulas práticas sobre biologia e ecologia de vertebrados. Tanto em laboratório quanto em ambientes naturais, a obtenção de material para as aulas é relativamente fácil. As aves estão presentes na maioria dos ambientes e geralmente em maior número de espécies, se comparadas a outros grupos de vertebrados, como mamíferos, por exemplo. Além disso, a maioria das pessoas está bastante familiarizada com o grupo e seus aspectos gerais. Outra vantagem é a grande variedade de adaptações apresentadas pelas aves, o que permite explorar questões evolutivas de especializações em hábitats e dieta, por exemplo.

Aula 1 | Tipos de penas e suas funções

O objetivo desta aula é levar os alunos a conhecerem os diferentes tipos de penas existentes em aves e discutir sobre suas funções.

Material necessário. É preciso providenciar:

- penas de vários tipos: da asa, da cauda, de contorno, plumas, plúmulas, cerdas etc. Como nenhuma ave apresenta todos os tipos de penas – diferentes espécies podem ter diferentes tipos de penas – é recomendável a utilização de penas de mais de uma espécie (quanto mais, melhor), contudo, penas de uma única galinha, ou de outra ave doméstica, de várias partes do corpo já possibilitam abordar o tema
- laboratório com bancadas para desenho e lupas para a observação de microestrutura
- material para desenho das penas: lápis, caderno de desenho ou folhas de sulfite.

Desenvolvimento. Durante a aula os alunos deverão:

- observar e desenhar as diferentes estruturas e microes-truturas das penas (raque, barba, bárbulas etc.)
- observar e também registrar em desenho a variação na assimetria de alguns tipos de penas
- discutir a diferença de estrutura e textura dos diversos tipos de penas em relação à sua função
- discutir sobre os diferentes tipos de voos que as aves podem apresentar e relacioná-los aos diversos tipos de penas da asa.

A avaliação da aula pode considerar os desenhos feitos pelos alunos, as respostas a perguntas feitas durante as discussões reatizadas na aula ou as respostas a questionário posteriormente à aula.

Aula 2 | Relação entre o tipo de bico e a dieta

O objetivo desta aula é mostrar aos alunos diferentes tipos de bico que as aves apresentam e relacioná-los aos diversos tipos de dieta.

Material necessário. É preciso providenciar:

- binóculos (pelo menos um para cada 4 alunos)
- guia para identificação das espécies (em número adequado para que todos os alunos tenham acesso à informação em campo)
- é desejável considerar a presença de alguém familiarizado com as espécies de aves do local a ser visitado (preferencialmente um ornitólogo) para direcionar a observação das aves em ambientes mais propícios ao rendimento do conteúdo e auxiliar na identificação correta das espécies.

Desenvolvimento. Durante a aula, os alunos, divididos em equipes, deverão:

- percorrer um transecto em um local com vegetação variada. É recomendável que haja diferentes tipos de hábitat, e que, de preferência, haja ambientes aquáticos, pois as aves aquáticas podem apresentar adaptações em seus bicos facilmente observáveis e relacionáveis com a sua dieta e a forma de captura de suas presas. Também seria interessante observar árvores e arbustos que fornecem frutos comestíveis para as aves e que estejam frutificando, pois são locais que atraem aves frugívoras e onívoras. Parques com lagos em áreas urbanas geralmente atendem bem ao proposto. O transecto deve ter, no mínimo, 1.000 metros e ser percorrido nas primeiras horas da manhã, período de maior atividade das aves diurnas
- observar do que as diferentes espécies de aves se alimentam e como capturam o alimento
- após o trabalho de campo, compilar os dados, pesquisar em literatura informações sobre a dieta das espécies observadas e desenvolver uma discussão em relação ao que foi observado em campo.

A avaliação da aula pode ter como base um relatório em formato de artigo científico, abordando a diversidade da dieta encontrada no grupo Aves e relacionando isso ao sucesso evolutivo do grupo. Pode-se explorar também a especialização das espécies em relação à dieta, argumentando sobre as mais generalistas *versus* as mais especialistas. Os resultados também podem ser apresentados em forma de seminários, com os mesmos dados sugeridos para o relatório.

Aula 3 | Riqueza de espécies de aves e diversidade de nichos ecológicos utilizados por elas

O objetivo desta aula é apresentar aos alunos a riqueza de espécies de aves em um determinado local e a diversidade de nichos ecológicos explorados por elas. Isso reflete o sucesso evolutivo e a irradiação ecológica deste grupo de vertebrados.

Material necessário. É preciso providenciar:

- binóculos (pelo menos um para cada 4 alunos)
- guia para identificação das espécies (em número adequado para que todos os alunos tenham acesso à informação em campo)
- um ornitólogo para auxiliar na identificação correta das espécies. Se o professor não for um ornitólogo, ele pode convidar um.

Desenvolvimento:

- percorrer um transecto em um local com vegetação variada. É preciso que haja diferentes tipos de hábitats para as aves. O transecto deve ter, no mínimo, 1.000 metros e ser percorrido nas primeiras horas da manhã, período de maior atividade das aves diurnas
- relacionar todas as espécies de aves observadas
- registrar o hábitat utilizado por cada espécie observada. O grau de refinamento da análise da distribuição das aves nos hábitats deve ser determinado pelo professor, podendo ser mais ou menos genérico, de acordo com o objetivo da aula. Pode ser registrado, por exemplo, o tipo de vegetação que a ave utiliza, a sua distribuição vertical, ou seja, a que altura a ave estava, a forma como explora o hábitat etc.
- após o trabalho de campo, compilar os dados, pesquisar em literatura informações sobre o uso do hábitat das espécies observadas e desenvolver uma discussão em relação ao que foi observado em campo.

A avaliação da aula pode ter como base um relatório em formato de artigo científico, abordando a riqueza de espécies de aves que é possível encontrar em um determinado local e a diversidade de nichos que as aves podem explorar, relacionando isto com o sucesso evolutivo do grupo Aves. Pode-se explorar também a especificidade do nicho das espécies, argumentando sobre as mais generalistas *versus* as mais especialistas em relação ao uso do hábitat. Os resultados também podem ser apresentados em forma de seminários, com os mesmos dados sugeridos para o relatório.

Sugestão de leitura

Stotz DF, Fitzpatrick JW, Parker III TA et al. 1996. Neotropical birds: Ecology and Conservation. The University of Chicago Press, Chicago, Illinois.

Sick H. 1997. Ornitologia Brasileira. Nova Fronteira, Rio de Janeiro, Brasil.

Del Hoyo J, Elliott A, Sargatal J. Handbook of the birds of the world. Vol. 1. Barcelona: Lynx Editions, 1992. 696 p.

Del Hoyo J, Elliott A, Sargatal J. Handbook of the birds of the world. Vol. 2. Barcelona: Lynx Editions, 1994. 638 p.

Del Hoyo J, Elliott A, Sargatal J. Handbook of the birds of the world. Vol. 3. Barcelona: Lynx Editions, 1996. 821 p.

Del Hoyo J, Elliott A, Sargatal J. Handbook of the birds of the world. Vol. 4. Barcelona: Lynx Editions, 1997. 679 p.

Del Hoyo J, Elliott A, Sargatal J. Handbook of the birds of the world. Vol. 5. Barcelona: Lynx Editions, 1999. 759 p.

Del Hoyo J, Elliott A, Sargatal J. Handbook of the birds of the world. Vol. 6. Barcelona: Lynx Editions, 2001. 589 p.

Del Hoyo J, Elliott A, Sargatal J. Handbook of the birds of the world. Vol. 7. Barcelona: Lynx Editions, 2002. 613 p.

Del Hoyo J, Elliott A, Christie DA. Handbook of the birds of the world. Vol. 8. Barcelona: Lynx Editions, 2003. 845 p.

Del Hoyo J, Elliott A, Christie DA. Handbook of the birds of the world. Vol. 9. Barcelona: Lynx Editions, 2004. 863 p.

Sites sugeridos:

www.birds.cornell.edu/page.aspx?pid=1609
proj.lis.ic.unicamp.br/fnjv/
www.ararajuba.org.br/sbo/index.htm
www.avesderapinabrasil.com/
www.xeno-canto.org/
www.wikiaves.com/
www.zoonomen.net/
www.natureserve.org/
ibc.lynxeds.com/

Referências bibliográficas

1. Zoonomen – Zoological Nomenclature Resource. Birds of the world. Versão 9.026 (19/12/2011) [on-line], 2011. Disponível em: <http://www.zoonomen.net/avtax/frame.html>. Acesso em: 16 ago 2012.
2. Centro de estudos ornitológicos. Livro de Recordes Ornitológicos Brasileiros. [on line], 2012. Disponível em: <http://www.ceo.org.br>. Acesso em: 16 ago 2012. http://www.natureserve.org/
3. Avibase – the word bird database. Listas de aves de todo o mundo. Versão 05/09/2010 [on-line], 2010. Disponível em: <http://avibase.bsc-eoc.org/checklist.jsp?lang=PT>. Acesso em: 18 mai 2014.
4. Comitê Brasileiro de Registros Ornitológicos (2014) *Listas das aves do Brasil*. 11ª Edição, 1/1/2014 [on-line], 2011. Disponível em: <http://www.cbro.org.br/CBRO/listabr.htm>. Acesso em: 18 maio 2014.

5. Marini, M. A.; Garcia, F. I. Bird Conservation in Brazil. Conservation Biology. 2005; 19(3):665-71.
6. Brown, J. H.; Lomolino, M. V. Biogeografia. 2ª ed. rev. e ampl. Ribeirão Preto: FUNPEC, 2006.
7. Stevens, G. C. The latitudinal gradients in geographical range: how so many species coexist in the tropics. American Naturalist. 1989; 133:240-56.
8. Terborgh, J. Distribution on environmental gradients: theory and a preliminary interpretation of distributional patterns in the avifauna of the cordillera Vilcabamba, Peru. Ecology. 1971; 52:23-40.
9. Rajão, H.; Cerqueira, R. Distribuição altitudinal e simpatria das aves do gênero Drymophila Swainson (Passeriformes, Thamnophilidae) na Mata Atlântica. Revista Brasileira de Zoologia. 2006; 23(3):597-607.
10. Sick, H. Ornitologia Brasileira. Rio de Janeiro: Nova Fronteira, 1997.
11. Accordi, I. A. Pesquisa e conservação de aves em áreas úmidas. In: von Matter, S.; Straube, F. C.; Accordi, I. A. *et al*. Organizadores. Ornitologia e conservação: ciência aplicada, técnicas de pesquisa e levantamento. 1ed. Rio de Janeiro: Technical Books, 2010. pp. 189-216.
12. Fandino-Marino, H. A comunicação sonora do anu-branco: Avaliações eco-etológicas e evolutivas. Campinas: Editora da UNICAMP, 1989.
13. Anjos, L.; Vielliard, J. Repertoire of the acoustic communication of Azure Jay, Cyanocorax caeruleus (Vieillot, 1818) (Aves, Corvidae). Revista Brasileira de Zoologia. 1993; 10(4): 657-64.
14. Anciães, M.; Durães, R.; Cerqueira, M. C. *et al*. Diversidade de piprí-deos (Aves: Pipridae) amazônicos: seleção sexual, ecologia e evolução. Oecologia Brasiliensis. 2009; 13:165-89.
15. Griffith, S. C.; Owens, I. P. F.; Thuman, K. A. Extra pair paternity in birds: a review of interspecific variation and adaptive function. Molecular Ecology. 2002; 11:2195-212.
16. Webster, M. S.; Tarvin, K. A.; Tuttle, E. M. *et al*. Reproductive promis-cuity in the splendid fairy-wren: effects of group size and auxiliary reproduction. Behavioral Ecolology. 2004; 15(6):907-15.
17. Akçay, E.; Roughgarden, J. Extra-pair paternity in birds: Review of the genetic benefits. Evolutionary Ecology Research. 2007; 9:855-68.
18. Brunton, D. H. Impacts of predators: center nests are less successful than edge nests in a large nesting colony of least terns. The Condor. 1997; 99:372-80.
19. Anjos, L.; Debus, S. J. S.; Madge, S. C. *et al*. Family Corvidae (Crows). In: Del Hoyo, J.; Elliot, A.; Christie, D. A., editors. Handbook of the birds of the world. Vol. 14: Bush-shrikes to old world sparrows. Barcelona: Lynx Edicions, 2009.
20. Thiollay, J. M. A world review of tropical forest raptors: Current trends, research objectives and conservation strategy. In: Meyburg, B. U.; Chancellor, R. D., editors. Raptor conservation today, London: WWGBP/The Pica Press, 1994. pp. 231-40.
21. Sick, H. Migração de aves na América do Sul continental. (Tradução de W.A. Voss), Brasília: Gráfica do IBDF, 1983.
22. Antas, P. T. Z. Migração de aves no Brasil. In: Encontro Nacional e Anilhadores de Aves, 1986, Rio de Janeiro, Anais¼ Rio de Janeiro, UFRJ, 1986. pp. 153-87.
23. Nunes, A. P.; Tomas, W. M. Aves migratórias e nômades ocorrentes no Pantanal. Corumbá: EMBRAPA-CPAP, 2008.
24. Morrison, R. I. G.; Serrano, I. L.; Antas, P. T. Z. *et al*. Aves migratórias do Pantanal: distribuição de aves limícolas neárticas e outras espécies aquáticas do Pantanal. Relatório técnico. Brasília: WWF-Brasil, 2008.
25. Valente, R. M.; Silva, J. M. C.; Straube, F. C. *et al*. Conservação de aves migratórias neárticas no Brasil. 1a ed. Belém: Conservação Internacional, 2011.
26. Antas, P. T. Z. Migração de aves da região do cerrado do Brasil Central. Revista Serviço Público. 1981; 1:159-61.
27. Wang, L. K.; Chan, M.; Chan, Y. N. *et al*. Pellet-casting by non-raptorial birds of Singapore. Nature in Singapore. 2009; 2:97-106.
28. Reece, W. O. Dukes – Fisiologia dos animais domésticos. 12a ed. Rio de Janeiro: Editora Guanabara Koogan, 2006.
29. Hill, R. W.; Wyse, G. A.; Anderson, M. Fisiologia animal. 2a ed. Porto Alegre: Artmed, 2012.
30. Podos, J.; Nowicki, S. Mechanical limits and evolution of vocalization in birds. In: A ornitologia brasileira: Pesquisa atual e perspectivas. Alves, M. A.; Silva, J. M. C.; van Sluys, M. *et al*, organizadores. 2000. Rio de Janeiro: EdUERJ, 2000. pp. 251-271.
31. Chiappe, L. M. The closest relatives of birds. Ornitologia neotropical. 2004; 15(Suppl.):101-16.
32. Chiappe, L. M.; Dyke, G. J. The early evolutionary history of birds. Journal of the paleontological society of Korea. 2006; 22(1). pp. 133-51.
33. Hackett, S. J. *et al*. A phylogenomic study of birds reveals their evolutionary history. Science. 2008; 320:763-1767.
34. Ericson, P. G. P. *et al*. Diversification of Neoaves integration of molecular sequence data and fossils. Biology letters. 2006; 2:543-7.

[*]A subespécie que ocorre no Brasil, *T. a. furcata*, foi recentemente elevada a categoria de espécie.[4] Desta forma, *T. alba* não ocorre mais em território brasileiro, mas sim *T. furcata*.

Capítulo 9

Classe Mammalia

Maíra Nunes Fregonezi, Nelio Roberto dos Reis e Adriano Lúcio Peracchi

- Introdução
- Morfologia externa
- Morfologia interna e funcionamento geral
- Sistemática e filogenia
- Sugestão de aulas práticas
- Sugestão de leitura
- Referências bibliográficas

Introdução

Os mamíferos (do latim *Mammalia*) constituem uma classe de vertebrados que se distingue das demais por apresentar diversas características exclusivas. As mais importantes são a existência de glândulas mamárias e pelos, apesar de algumas espécies marinhas só apresentarem pilosidade durante fases embrionárias.[1] Como peculiaridades desse grupo, há ainda tegumento rico em várias glândulas, fecundação interna e dentes molares, além de um cérebro grande, se comparado ao de outros vertebrados.[2]

A variedade de tamanho corpóreo, formato, cor e padrões de coloração é extremamente grande, já que dentro da classe são encontrados animais como a baleia-franca-austral (*Eubalaena australis*), que pode pesar até 80 t, e o morcego-de-tromba (*Rhynchonycteris naso*), que tem peso mínimo de 2 g.[3]

Porém, a despeito de seu sucesso evolutivo, os mamíferos são bem menos numerosos que os outros vertebrados. Isso está ligado, principalmente, ao tamanho grande de algumas espécies, aliado ao custo alto que a endotermia exige.[4] De acordo com Wilson e Reeder,[5] no último compêndio sobre os mamíferos viventes, 5.416 espécies foram registradas, distribuídas em cerca de 1.200 gêneros e 152 famílias. Dentro desse contexto, o Brasil detém aproximadamente 12% de toda a diversidade mundial, com 688 espécies,[6] sendo classificado como o país com a maior biodiversidade de mamíferos do planeta.

Das 22 ordens conhecidas de mamíferos em todo o mundo, 11 são encontradas no Brasil: Didelphimorphia (cuícas e gambás); Sirenia (peixe-boi); Cingulata (tatus); Pilosa (preguiças e tamanduás); Primates (macacos); Lagomorpha (coelhos e lebres); Chiroptera (morcegos); Carnivora (cachorro-do-mato, lobo, raposa, quati, lontra, furão, gato e onça); Perissodactyla (anta); Artiodactyla (porco-do-mato e veados); Cetacea (baleias) e Rodentia (rato, preá, capivara, cutia e paca).

Em relação aos biomas brasileiros, que, segundo o Ministério do Meio Ambiente (MMA), são seis (Amazônia, Caatinga, Cerrado, Pantanal, Mata Atlântica e Campos Sulinos), há grandes distinções em quantidades de espécies. Os biomas com maior riqueza de espécie são a Amazônia e a Mata Atlântica, seguidos pelo Cerrado, a Caatinga, o Pantanal e os Campos Sulinos.[7] Ainda, os ambientes com maior endemismo são a Amazônia e Mata Atlântica (Quadro 9.1).

Os mamíferos se adaptaram aos mais diversos ambientes e se distribuem por praticamente todas as regiões do mundo, apesar de estarem concentrados na região tropical. Essa ampla distribuição foi possível principalmente devido à difusão e à diversificação das espécies, que iniciou após a extinção dos dinossauros, aliadas ao aumento das florestas em decorrência da elevação da temperatura do planeta.[8]

Quadro 9.1 Quantidade total de espécies e quantidade de espécies endêmicas em relação aos biomas brasileiros.

Bioma	Quantidade total de espécies	Quantidade de espécies endêmicas
Amazônia	311	174
Caatinga	148	10
Cerrado	102	5
Pantanal	195	18
Mata Atlântica	250	55
Campos Sulinos	132	2

Fonte: MMA.[7]

Eles habitam na água (salgada e doce), na terra (floresta, desertos, savanas e geleiras) e no ar. Isso foi possibilitado pela grande diferenciação morfológica e fisiológica entre as ordens, que lhes deu capacidade de correr, saltar, cavar, escalar, nadar e voar.

Para se espalharem por todo o mundo, além de diferentes características morfológicas e fisiológicas, os mamíferos apresentam também alta variedade de estratégias de vida, observadas principalmente por alguns hábitos e comportamentos.

O comportamento noturno, por exemplo, surgiu em decorrência da coexistência com os répteis, já que as primeiras espécies de mamíferos, pequenos insetívoros, surgiram há 220 milhões de anos, justamente durante o período de ocorrência dos grandes répteis.[4] Devido à atividade noturna, um acurado senso olfatório foi desenvolvido e é considerado o maior entre os vertebrados.[2]

Além disso, estratégias reprodutivas contribuíram para o sucesso evolutivo da classe, dentre as quais, o cuidado com a prole, que propiciou o decréscimo da mortalidade pela diminuição da vulnerabilidade do filhote ao nascer. Durante esse período, o

filhote aprende e acumula informações novas, adquirindo, assim, melhores reações a situações ambientais futuras.[9]

Por fim, uma característica marcante dos mamíferos é a variedade em sua dieta. Dentro do grupo, encontram-se basicamente todos os tipos de alimentos, superando todas as demais classes. Podem ser encontradas espécies insetívoras, frugívoras, folívoras, nectarívoras, granívoras, polinívoras, carnívoras, piscívoras etc.[10]

Morfologia externa

Apesar de os mamíferos apresentarem grande variação em sua morfologia, seu corpo pode ser dividido basicamente em cabeça, tronco, membros e cauda, sendo a forma e o revestimento adaptados ao meio onde cada animal vive.

A cabeça é composta essencialmente por duas narinas, boca, olhos com pálpebras carnosas, orelhas e, em muitas ordens, vibrissas, que são prolongamentos de pelos queratinosos com função sensorial.[1]

As narinas são aberturas externas para a entrada de ar e em geral estão dispostas frontalmente, embora também sejam encontradas voltadas para os lados, como em macacos platirrinos.[11] Nos mamíferos aquáticos, esta estrutura modifica-se, como no caso dos golfinhos, tornando-se somente um orifício localizado no alto do crânio. Já nos sirênios, as narinas ficam cobertas por válvulas que só se abrem para respiração quando o animal está na superfície da água.[12]

Todos os mamíferos têm boca rodeada por lábios geralmente carnosos e com certa mobilidade. Ela é utilizada na alimentação, e os lábios constituem uma barreira de proteção para a entrada de microrganismos no sistema digestório.[9] Essa estrutura pode apresentar variações, como no único representante brasileiro dos perissodáctilos, a anta, em que o lábio superior modifica-se, formando uma pequena tromba.[13]

Na maioria das espécies, os olhos têm pálpebras móveis, que promovem a proteção dos olhos, também encontradas em outras classes como os anfíbios. A exceção são os indivíduos da ordem Sirenia, peixes-boi, que não têm pálpebras, mas podem fechar seus olhos por meio de um mecanismo parecido com o de um esfíncter.[14]

A disposição dos olhos pode variar. Em coelhos e lebres (pertencentes à ordem Lagomorpha), por exemplo, os globos oculares estão localizados lateralmente, o que proporciona amplo campo visual, mas pouca noção de profundidade. A disposição frontal dos órgãos oculares é observada principalmente nas espécies das ordens Carnivora e Primates e propicia a chamada visão binocular. Nesse tipo de visão, os dois olhos são usados em conjunto para a formação de uma única imagem, possibilitando que os animais percebam os objetos em modo tridimensional, o que confere maior noção de profundidade.[1,4]

A orelha, também chamada de pavilhão auditivo externo, varia muito em forma e tamanho. Está ausente em algumas espécies, como os mamíferos marinhos.[15] Ela tem tanto a função de direcionar o som para o conduto auditivo, agindo como um funil, quanto de detectar a localização da fonte de emissão das ondas sonoras, o que auxilia os animais na caça e na fuga. Além disso, animais com orelhas grandes, como os elefantes, utilizam-nas para a dissipação de calor.[1] Algumas espécies de morcegos também têm orelhas grandes e complexas, utilizadas para a recepção do eco de ondas hipersônicas, as quais são emitidas pelos próprios morcegos por um sistema de navegação chamado ecolocação.[16]

Em relação ao tronco, há diferenças de formato e tamanho, o que geralmente está ligado ao tipo de hábito e de locomoção. Podem-se observar animais com tronco cilíndrico, como os pequenos roedores, o que promove maior agilidade em seu deslocamento. Mamíferos aquáticos têm o tronco em formato de barco, adequado para a natação, e animais como os veados têm o tronco comprimido e esguio, o que proporciona maior desempenho em velocidade.

Ligados ao tronco estão os membros anteriores e posteriores, que são totalmente adaptados ao modo de vida das espécies. Estas, segundo Orr,[1] podem ser classificadas de acordo com seu modo de locomoção. Mamíferos que correm, como os veados, têm membros delgados e longos e são chamados de cursoriais (Figura 9.1 A). Os saltadores, nome utilizado para animais que caminham pelo substrato saltando, como alguns ratos, têm os membros posteriores maiores que os anteriores, além de patas traseiras mais alongadas, o que possibilita o impulso necessário para o salto (Figura 9.1 B).

Espécies chamadas de fossoriais (que vivem sob a terra), como alguns marsupiais, roedores e tatus, apresentam encurtamento dos membros anteriores, os quais se estendem lateralmente (Figura 9.1 C). Os mamíferos arborícolas, como a maioria dos macacos, têm as articulações dos membros em forma de bolsa, o que favorece a movimentação em todas as direções. As patas anteriores, munidas com garras fortes, também são modificadas e utilizadas para agarrar galhos e objetos (Figura 9.1 D).

Os morcegos, únicos mamíferos voadores, apresentam extremas modificações nos membros anteriores. Os ossos das mãos são alongados e unidos por uma membrana, formando as asas, que possibilitam o voo. Os membros posteriores são pequenos, podem girar e, aliados às unhas bem desenvolvidas, que se dispõem em forma de guarda-chuva, tornam possível que esses animais se pendurem em diversas superfícies[17] (Figura 9.1 E).

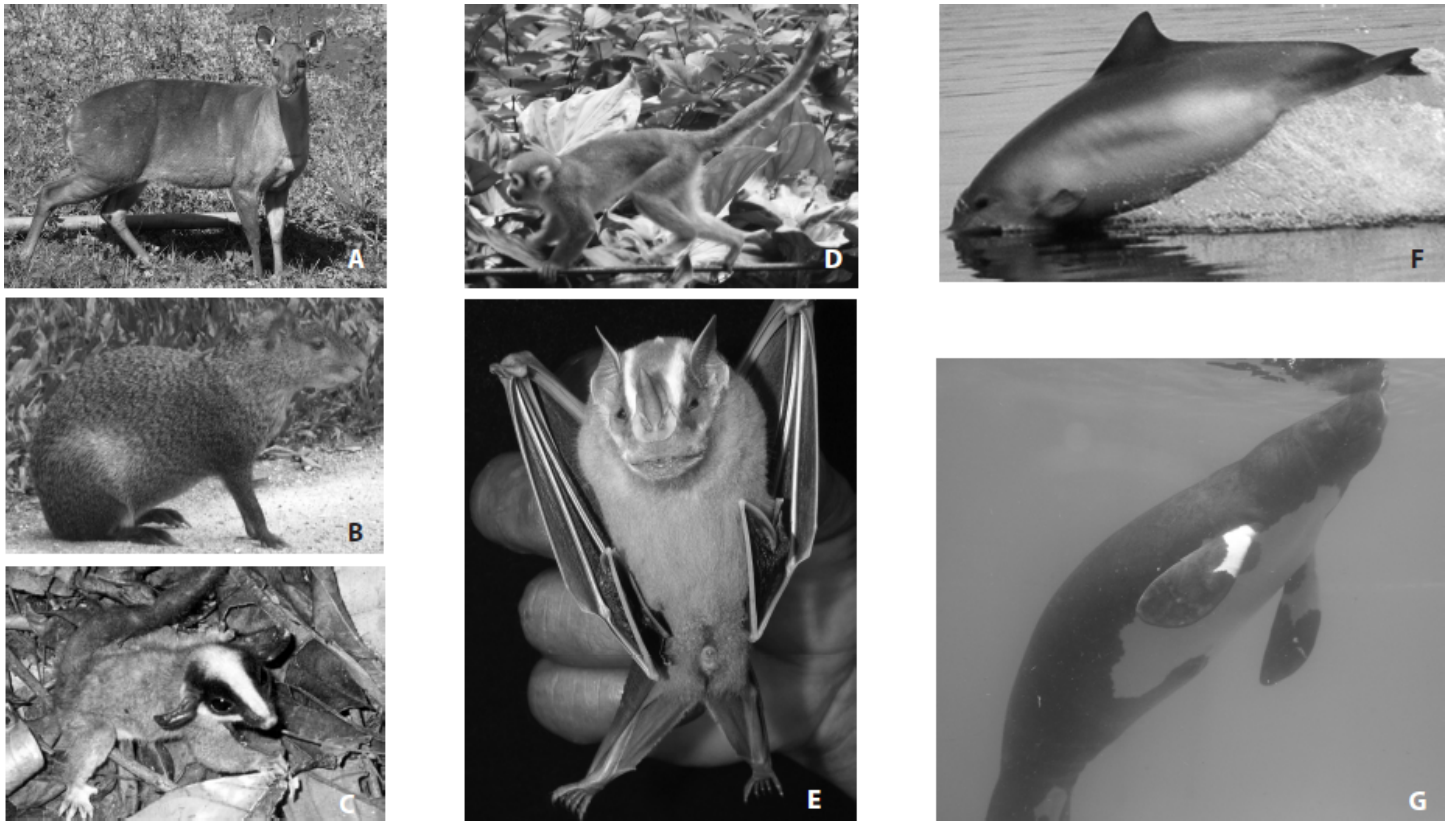


Figura 9.1 Mamíferos de diferentes categorias em relação ao formato dos membros e o tipo de locomoção. **A.** Cursorial. (Fotografia de José Maurício Barbanti Duarte.) **B.** Saltador. (Fotografia de Bruna Karla Rossaneis.) **C.** Fossorial. (Fotografia de Paulo Sérgio Bernarde.) **D.** Arborícola. (Fotografia de Maíra Nunes Fregonezi.) **E.** Voador. (Fotografia de Ana Carolina Moreira Martins.) **F** e **G.** Nadadores. (Fotografias de: F. Marcos Santos; G. Fabia Luna.) (Esta figura encontra-se reproduzida em cores no Encarte.)

Nos mamíferos marinhos, os membros também sofreram modificações e são adaptados para a natação. Nos cetáceos, os membros anteriores foram transformados em nadadeiras, e os posteriores são atrofiados, encontrados somente como ossos vestigiais[15] (Figura 9.1 F). Nos sirênios, os membros anteriores transformaram-se em nadadeiras com formato de remo, e os membros posteriores também são vestigiais e não funcionais[14] (Figura 9.1 G).

Morfologia interna e funcionamento geral

Esqueleto

O sistema esquelético dos mamíferos tem inúmeras características distintivas, dentre as quais, maior ossificação, com diminuição de material cartilaginoso. Ainda houve redução na quantidade de elementos ósseos devido à fusão de alguns ossos como os da região pélvica. Essas mudanças provavelmente estão associadas ao estilo de vida das espécies, já que um esqueleto mais simples, além de proporcionar maior agilidade e mobilidade, demanda menos energia para seu desenvolvimento e sua manutenção.4,[18]

A caixa craniana é larga para abrigar o encéfalo, mais desenvolvido nos mamíferos. Essa característica torna evidente a fusão de alguns elementos, já que ossos como os pré-frontais, pós-frontais, pós-orbitais e quadradojugais, encontrados em outros vertebrados, não existem mais[1] (Figura 9.2). Três ossículos formam o ouvido médio: o estribo, que é originário da columela dos répteis; a bigorna, do quadrado; e o martelo, do osso articular.[2]

A existência dos dentes junto com um aparato trófico, como uma musculatura forte relacionada com a mastigação, com certeza foi uma das chaves de sucesso dos mamíferos, pois, por meio deles, é possível que um animal endotérmico supra sua enorme necessidade de energia.

Os dentes são constituídos por uma substância chamada dentina, composta por material mineralizado e pouco material orgânico formando a parte interna do dente. A parte exposta, o esmalte, é um componente acelular de cristais de fosfato de cálcio. Cada dente é unido à maxila por um tipo de osso rígido e resistente, conhecido como cemento[4] (Figura 9.3). Em relação ao formato e à função, os dentes são divididos em incisivos e caninos, ambos com função de capturar, segurar ou coletar o

alimento. Os pré-molares e molares são modificados para triturar e mastigar os alimentos[9] (Figura 9.4).

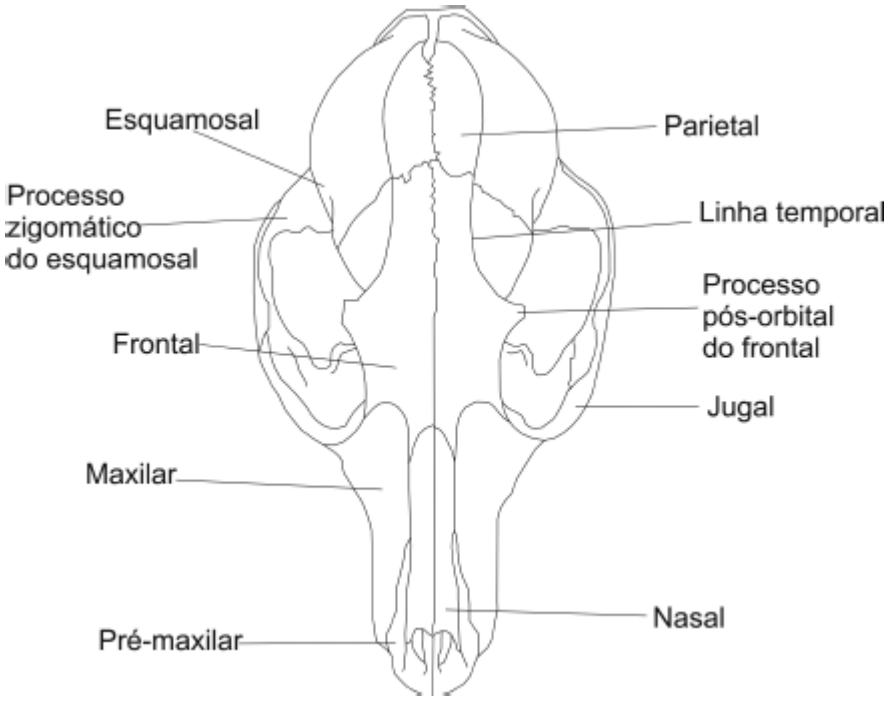


Figura 9.2 Vista dorsal do crânio de um canídeo.

A coluna vertebral é dividida em cinco regiões: cervical, torácica, lombar, sacra e caudal. As vértebras cervicais possibilitam grande flexibilidade e apresentam-se, geralmente, com sete elementos. As torácicas são pouco flexíveis e podem variar de 9 a 24, sendo que as superiores se articulam com o esterno, e as inferiores, com as costelas. As vértebras lombares são mais robustas e variam de cinco a sete. As sacras são fundidas para formar o sacro e em geral são três. As caudais podem variar em relação ao comprimento da cauda, podendo chegar a 484,[19] (Figura 9.5).

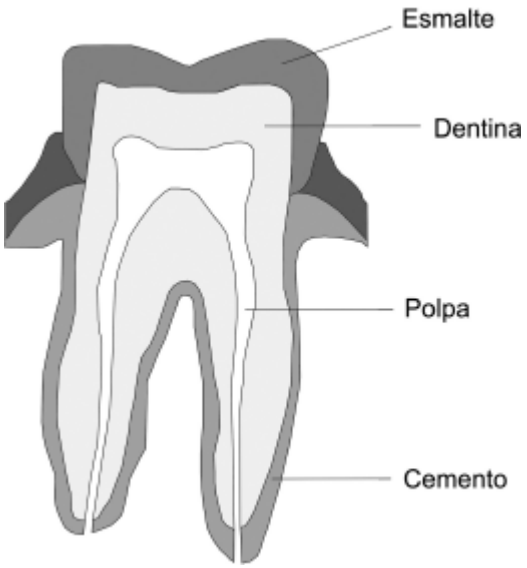


Figura 9.3 Esquema da composição básica dos dentes e suas três principais camadas.

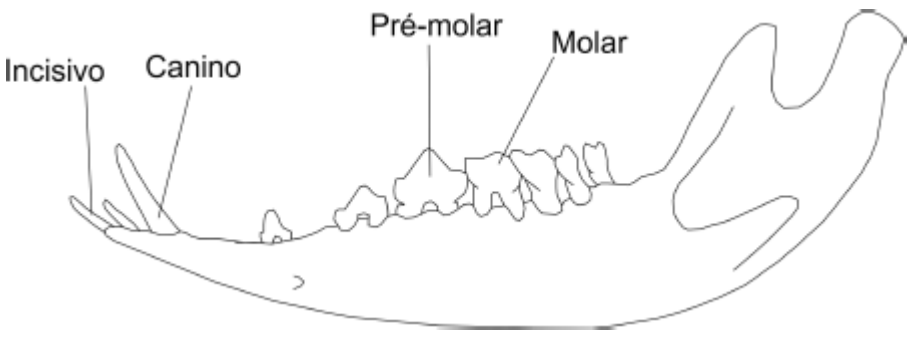


Figura 9.4 Modelo geral da disposição dos quatro tipos de dentes em um maxilar inferior.

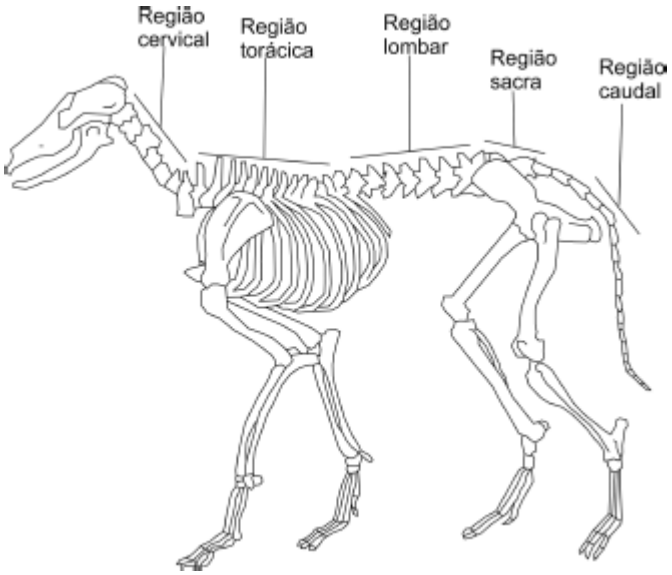


Figura 9.5 Representação do esqueleto de um mamífero, evidenciando as cinco regiões da coluna vertebral.

Em relação aos membros, existe grande variação no padrão ósseo de acordo com a locomoção das espécies; porém, de modo geral, os mamíferos dispõem de quatro membros pentadáctilos, definidos assim por terem cinco dígitos.

■ Musculatura

A estrutura muscular também é associada ao modo de vida das espécies, já que certas especializações favoreceram tipos específicos de locomoção. Como há extrema variação no formato e na disposição da musculatura, um padrão para todos os mamíferos se torna inviável; porém, pode-se apontar algumas características distintivas. A existência de músculos dermais altamente desenvolvidos nos mamíferos é uma delas e tem como funções expressão facial e movimento das pálpebras e dos lábios, favorecendo, ainda, a contração da pele como um todo. O músculo masseter, responsável pela mastigação, pode ser extremamente desenvolvido, como nos roedores e carnívoros. Por fim, há o diafragma, exclusivo dos mamíferos, o qual desempenha importante papel na respiração.[20]

■ Digestão

Assim como em vários vertebrados, os mamíferos têm diversas glândulas orais, que produzem muco de modo a facilitar a deglutição. No entanto, há glândulas especializadas, as salivares, divididas em parótidas, submaxilares e sublinguais, que produzem enzimas como a amilase salivar, que tem a função de transformar o amido em açúcar.[1,4]

A partir da boca, o bolo alimentar é conduzido ao estômago pelo esôfago, um tubo longo sem glândulas. Há novamente grande variação nos estômagos dos mamíferos, devido aos diferentes hábitos alimentares. Em animais ruminantes, ele é dividido em quatro câmaras principais (Figura 9.6). O rúmen e o retículo são considerados estômagos de armazenamento, sendo que o retículo promove a movimentação do alimento para o rúmen ou para o omaso, na regurgitação do alimento e na liberação de gases, também chamada de eructação. No omaso ocorre absorção de água e redução do alimento, que passa para o abomaso, considerado o estômago verdadeiro, onde ocorre liberação de suco gástrico.[21]

Em animais herbívoros, a digestão é realizada por microrganismos em uma estrutura denominada ceco, já que a celulose não pode ser digerida por nenhuma enzima natural. O intestino delgado de herbívoros é mais longo, pois as plantas são menos nutritivas e mais difíceis de serem digeridas quando comparadas com alimentos de origem animal. Assim, permanecem mais tempo no tubo digestivo para a completa digestão e absorção[9] (Figura 9.7).

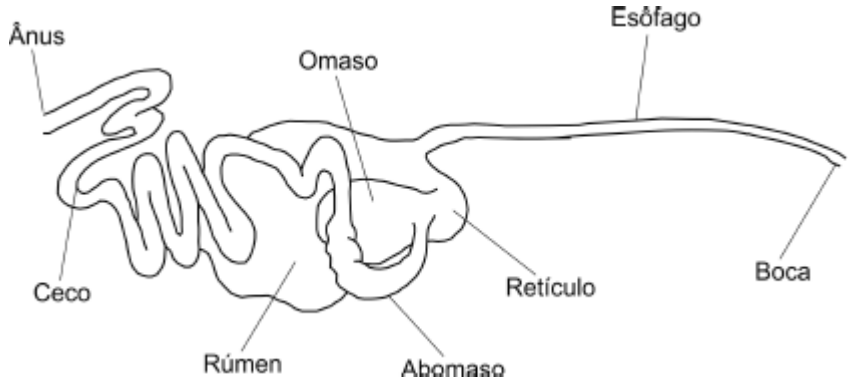


Figura 9.6 Esquema do estômago de ruminantes com suas subdivisões.

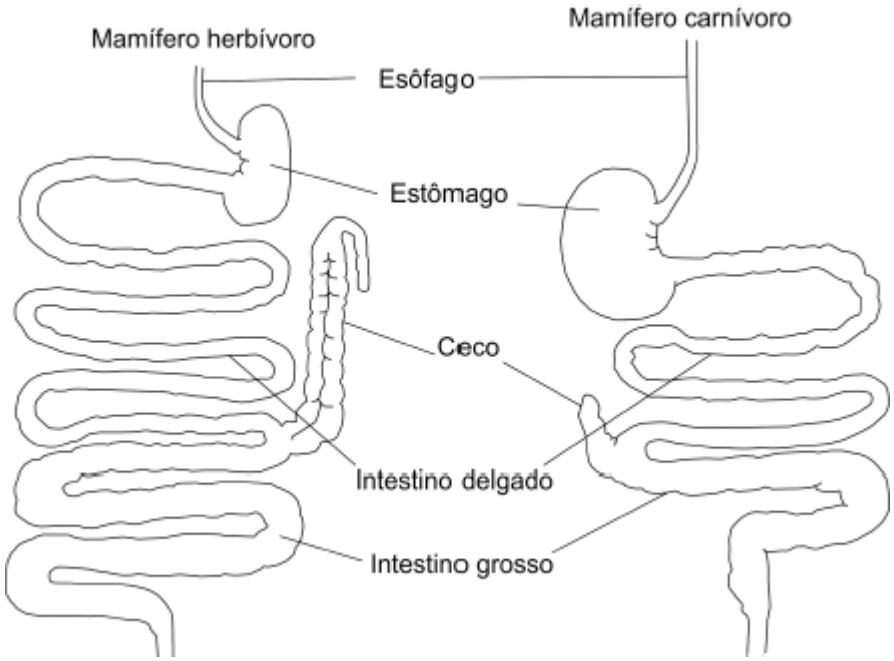


Figura 9.7 Comparação entre o sistema digestório de um mamífero carnívoro e o de um herbívoro.

De modo geral, a partir do estômago, o alimento parcialmente digerido chega ao intestino delgado, especificamente em uma parte denominada duodeno, onde enzimas produzidas no pâncreas e no fígado são adicionadas. No intestino delgado, a digestão continua, e os nutrientes são absorvidos. No intestino grosso, boa parte da água é absorvida, e as fezes são formadas, passando pelo reto e eliminadas pelo ânus.

■ Trocas gasosas

Os pulmões são grandes e ficam dentro da caixa torácica. A entrada do ar ocorre com o auxílio de diversos músculos, como o diafragma e os intercostais, que têm por função aumentar e diminuir o volume do tórax. Quando contraído, o diafragma se move para baixo, aumentando o volume e permitindo a entrada de ar. Quando relaxa, há diminuição do volume, o que promove a saída do ar.[2]

O ar entra pelas fossas nasais e passa por uma fenda denominada epiglote, localizada no início da laringe. Depois alcança a traqueia, que é um tubo formado por anéis cartilaginosos. A traqueia se bifurca em dois brônquios primários, que, por sua vez, dividem-se em brônquios secundários. Estes, já dentro dos pulmões, dão origem aos bronquíolos, que terminam em pequenos alvéolos onde ocorrem as trocas gasosas entre o ar e os minúsculos capilares sanguíneos que os envolvem4,[20] (Figura 9.8).

Existem adaptações no sistema respiratório de mamíferos marinhos. Os sirênios têm pulmões alongados, o que aumenta a capacidade pulmonar.[22] Algumas espécies podem permanecer por até 30 min submersas, e a foca-de-Weddell (*Leptonychotes weddellii*) é recordista, chegando a 70 min. Nesse caso, a modificação ocorre em nível fisiológico. O animal expira antes de submergir, o que promove menor disponibilidade de oxigênio; porém, durante o mergulho, a pressão exercida pela água aumenta a taxa de trocas gasosas, e a frequência cardíaca é diminuída.[23]

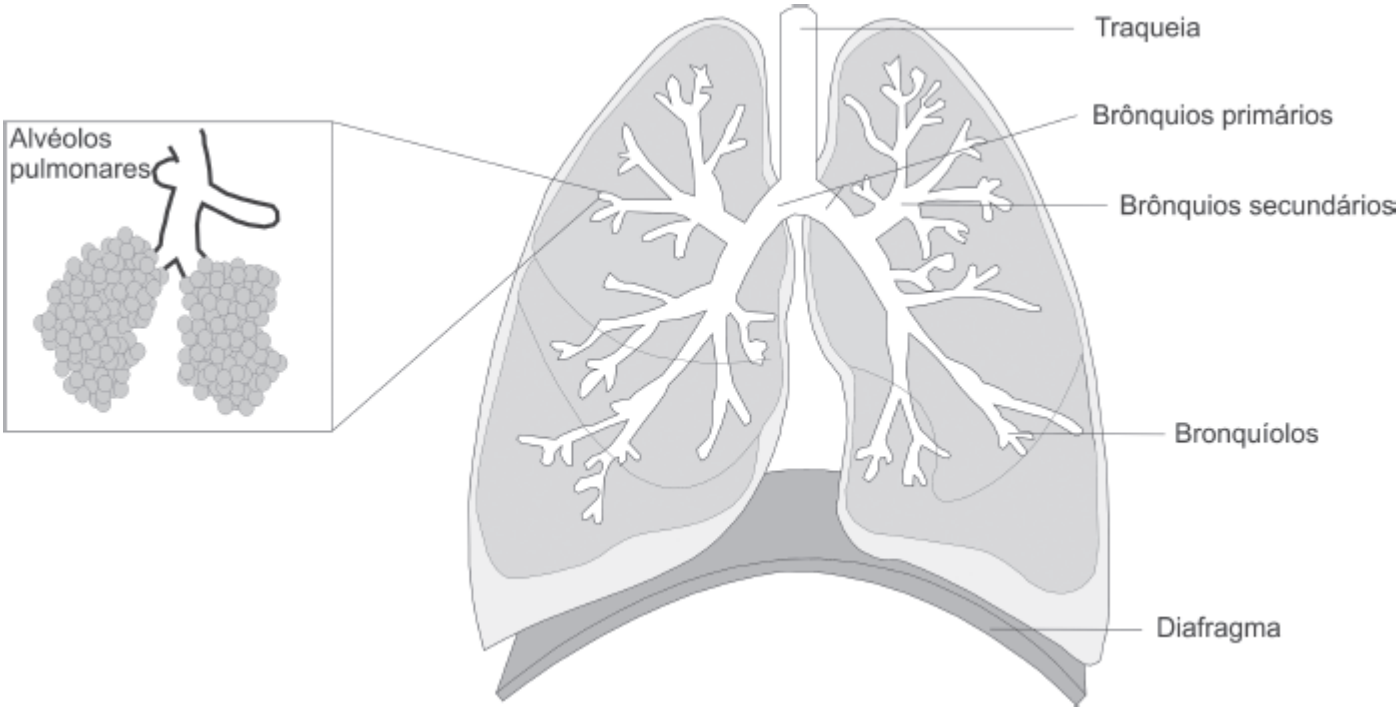


Figura 9.8 Diagrama de um pulmão e suas diversas ramificações, com destaque para o diafragma e os alvéolos pulmonares, em que ocorrem as trocas gasosas.

■ Circulação

Assim como nas aves, o sistema circulatório dos mamíferos é fechado e completo. O coração é dividido em quatro câmaras: átrio direito, átrio esquerdo, ventrículo direito e ventrículo esquerdo (Figura 9.9). Assim, não há mistura do sangue arterial com o venoso, proporcionando eficiente circulação, que sustenta a endotermia e o estilo de vida ativo das espécies.

As quatro câmaras funcionam como uma bomba dupla. O átrio direito recebe o sangue venoso, rico em gás carbônico, que é bombeado pelo ventrículo direito aos pulmões, onde ocorrem as trocas gasosas. O sangue arterial (rico em oxigênio) que deixa os pulmões chega ao coração pelo átrio esquerdo, e o ventrículo esquerdo o bombeia para todo o corpo.[1] Desse modo, pode-se perceber uma completa separação dos sistemas respiratório e circulatório, com troca gasosa mais eficiente e maior transporte de oxigênio aos tecidos, como observado nas aves. A diferença entre as classes está na posição da aorta, que, nas aves, curva-se para a direita, e nos mamíferos, para a esquerda.[2]

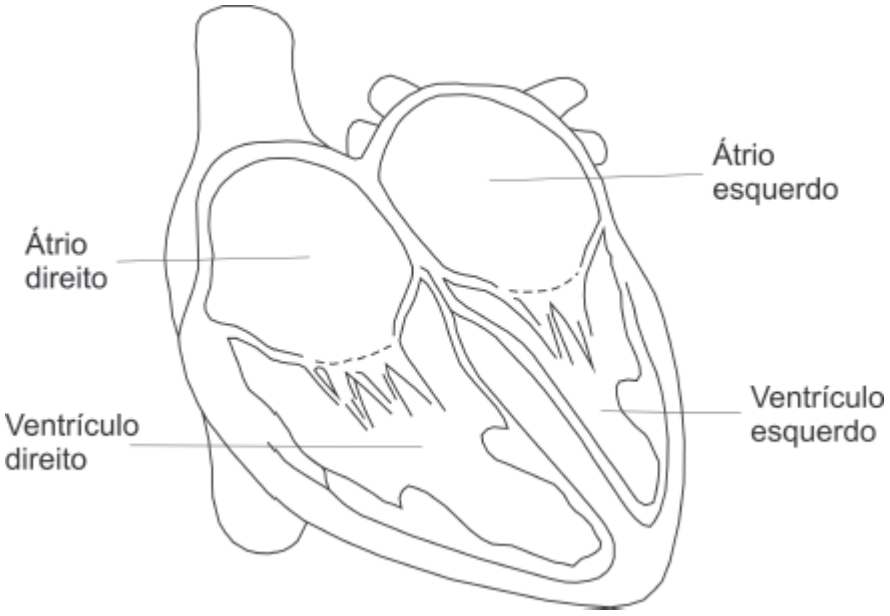


Figura 9.9 Representação de um coração, com destaque para as quatro câmaras devidamente separadas.

Entre as espécies, há extrema variação na frequência de batimentos cardíacos, a qual se correlaciona de modo inversamente proporcional ao peso corpóreo. Enquanto um elefante tem uma frequência de 25 bpm, um morcego insetívoro pequeno pode

chegar a espetaculares 1.000 bpm no início do voo.[24]

As células sanguíneas que transportam o oxigênio, denominadas eritrócitos ou hemácias, são anucleadas e em forma de disco bicôncavo, diferentes das encontradas nas aves, que são nucleadas e ovais. A ausência do núcleo proporciona maior maleabilidade à célula, favorecendo a passagem da hemácia por capilares extremamente delgados sem que ocorra o rompimento de sua membrana. Além disso, a ausência do núcleo faz com que a célula contenha maior quantidade de hemoglobina, substância que se liga ao oxigênio, acarretando maior eficiência no transporte desse gás.[25]

■ Excreção e osmorregulação

A água é indispensável em todos os processos bioquímicos, e as células precisam reter quantidades adequadas desse solvente e de solutos (sais e nutrientes), a fim de manter um ambiente interno constante. Isso é realizado por meio da excreção, um mecanismo de manutenção da concentração de sais, resíduos metabólicos e volume de água que estabelece equilíbrio entre o interior do corpo e o meio externo.

O sistema excretor dos mamíferos é basicamente composto por um par de rins do tipo metanéfrico, um par de tubos que leva a urina até a bexiga, os ureteres e a uretra, canal único que conduz a urina ao meio externo. Em cada rim existem de 1 a 4 milhões de néfrons, que funcionam alternadamente, atendendo as necessidades do organismo no momento. Essa estrutura é composta por um corpúsculo renal, formado pelo glomérulo e pela cápsula de Bowman, e por túbulos renais, que compreendem o túbulo contorcido proximal, a alça de Henle, o túbulo contorcido distal e o túbulo coletor. A parte do corpúsculo renal localiza-se na região cortical do rim, e os tubos renais são mais próximos da região medular4,[19] (Figura 9.10).

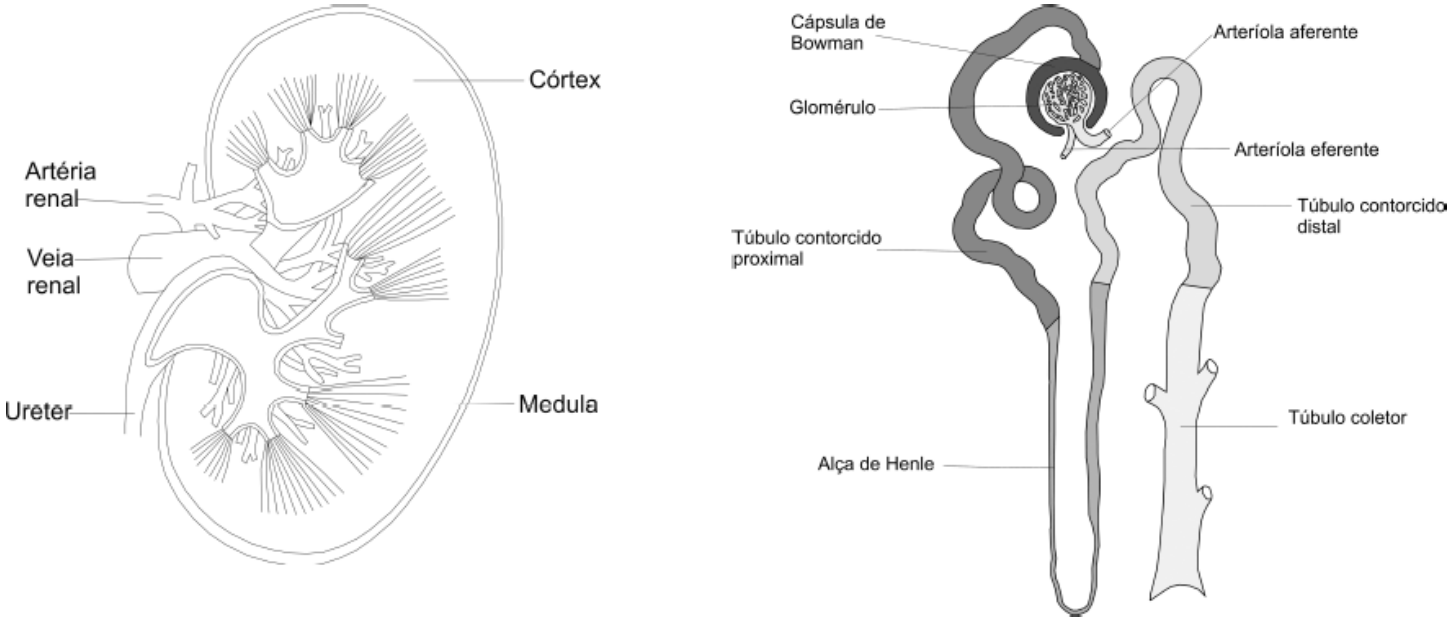


Figura 9.10 Secção de um rim com as principais estruturas renais (à esquerda) e esquema de um néfron (à direita).

O sangue chega ao néfron pela arteríola aferente e é filtrado, dando origem a um líquido destituído de proteínas. Nos tubos renais, há reabsorção de uma parte da água, glicose, aminoácidos e vários íons, e o produto final não absorvido pelos tubos constitui a urina. Nela, a excreta nitrogenada é a ureia, resultante da digestão de proteínas. Os mamíferos terrestres, como não dispõem de quantidades relativamente grandes de água, convertem a amônia, excreta nitrogenada primária, em ureia, que é menos tóxica e solúvel. Essa conversão é realizada pelo fígado.9,[20]

Os mamíferos marinhos, como vivem em constante risco de perder água para o meio, desenvolveram algumas estratégias para aumentar a retenção. Seus rins são reniculados, ou seja, compostos por rinículos – pequenas unidades semi-independentes. Cada rinículo tem sua própria região cortical e medular, e deles saem ductos independentes que se juntam para a formação da uretra. Nem todos estão ativos ao mesmo tempo, e essa variação é de acordo com as condições ambientais. Em espécies estuarinas, a quantidade é menor, já que há menor concentração de sais.[22]

■ Sistema nervoso

Os mamíferos possuem o córtex cerebral e a massa encefálica acentuadamente maior que outras classes, entre os vertebrados, assim como o sistema nervoso, que é mais desenvolvido neles. De modo geral, o cérebro é constituído por seis regiões, no sentindo craniocaudal: córtex cerebral (telencéfalo), tálamo, hipotálamo e epitálamo (diencéfalo), cerebelo e tronco

cerebral (Figura 9.11).

O tamanho maior do cérebro é atribuído ao desenvolvimento dos hemisférios cerebrais direito e esquerdo, originados do telencéfalo, que têm como característica diversas circunvoluções em sua superfície, chamadas de sulcos. Os hemisférios cerebrais são constituídos por dois componentes distintos: a massa cinzenta, em que estão localizados os corpos celulares dos neurônios, e a massa branca, formada pelos axônios dos neurônios.[1] Uma estrutura nova, encontrada nos mamíferos eutérios, é o corpo caloso, formado por grande concentração de nervos, o que promove basicamente a comunicação entre os hemisférios.[26]

O tálamo, considerado um centro de organização cerebral, consiste em duas massas compostas de substância cinzenta, cada uma ligada a um hemisfério cerebral.[4] O hipotálamo, localizado sob o tálamo, controla funções como a pressão sanguínea, a temperatura corporal e o metabolismo de carboidratos, essenciais para animais endotérmicos.[1] O epitálamo encontra-se na região posterior do tálamo, sendo a glândula pineal seu elemento mais evidente, que, em vertebrados inferiores, tem função semelhante às de células fotorreceptoras oculares. Em mamíferos, essa glândula está relacionada com os ciclos circadianos, ou seja, com o ciclo biológico que ocorre durante 24 h, já que produz melatonina, hormônio ligado principalmente à regulação dos ciclos de atividade-vigília.[27]

O cerebelo, mais desenvolvido em mamíferos, localiza-se na região posterior do córtex cerebral, é dividido em vários lobos e também tem diversos sulcos. Essa estrutura é responsável pela manutenção do equilíbrio, dos movimentos voluntários e do tônus muscular. Fixo ao cerebelo, entre o cérebro e a medula espinal, encontra-se o tronco cerebral, que pode ser dividido em três partes: pedúnculos cerebrais, ponte e bulbo.[19] De modo geral, serve como estação de passagem para os sinais dos centros neurais superiores.

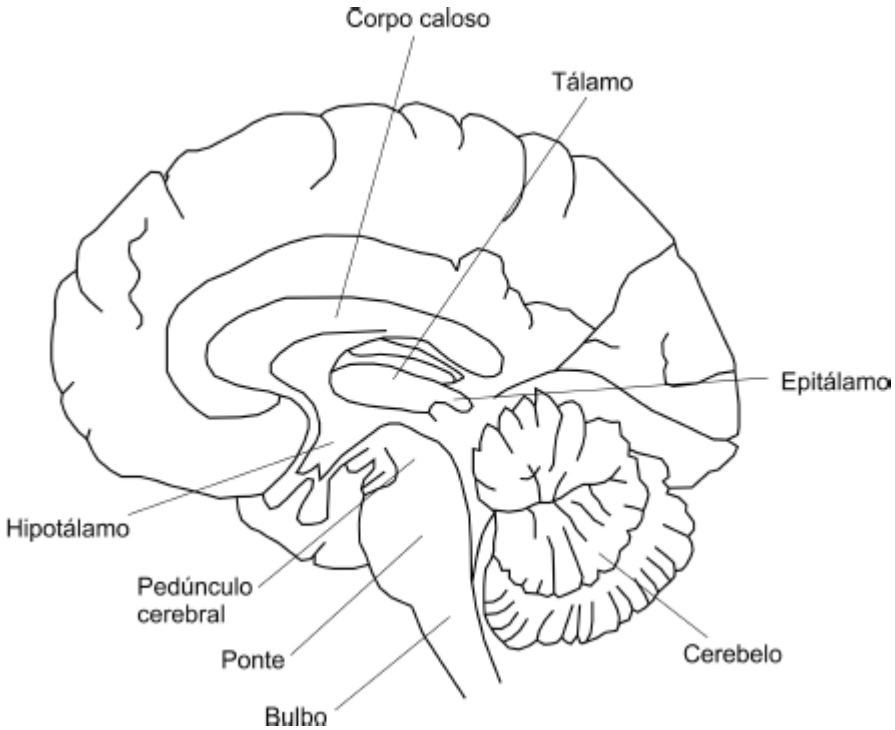


Figura 9.11 Organização básica do cérebro em corte sagital.

A medula espinal aloja-se no canal vertebral e atua na retransmissão de impulsos nervosos, e é por ela que o encéfalo estabelece comunicação com as demais regiões do corpo, exceto com a cabeça. Comparando com as aves, a medula espinal dos mamíferos é relativamente curta e, em somente algumas espécies, estende-se até a região sacra.

Todo o sistema nervoso, tanto cérebro quanto medula espinal, é revestido por três membranas conjuntivas, denominadas meninges. São elas:

- pia-máter: meninge mais interna, que fica em contato direto com o sistema nervoso. Seus capilares são responsáveis pela nutrição do cérebro
- aracnoide: segunda meninge, que tem como função amortecer possíveis impactos
- dura-máter: é a camada mais externa e espessa, ricamente inervada.1,[28]

■ Órgãos dos sentidos

Visão

Devido ao comportamento essencialmente noturno, a retina dos mamíferos é altamente desenvolvida, e quase todos têm suas retinas formadas por bastonetes – fotorreceptores responsáveis pela criação de imagens em ambientes de baixa luminosidade. Somente os primatas dispõem de três tipos de fotorreceptores de cor chamados cones, que proporcionam absorção de diferentes comprimentos de onda da luz, com discriminação tricromática.[29] Na maioria dos mamíferos noturnos, há uma estrutura chamada tapete lúcido, que tem como função refletir a luz para a retina, maximizando ainda mais a visão desses animais.[2]

Olfato

Os sensores olfatórios estão distribuídos principalmente em duas regiões próximas da região nasal, a do osso mesetimoide e a do órgão vomeronasal. Em animais insetívoros, em alguns carnívoros e roedores, os bulbos olfatórios, estruturas cerebrais responsáveis pela percepção olfatória, são desenvolvidos. Porém, em todos os mamíferos aquáticos e em primatas diurnos, essa região é extremamente reduzida.[4]

Audição

A audição é altamente aguçada e também está ligada à vida noturna. O ouvido médio dos mamíferos é diferente do de qualquer vertebrado, com o desenvolvimento de ossos ligados diretamente à audição. Em mamíferos como morcegos e golfinhos, uma conspícua especialização é observada, e o desenvolvimento de um sistema de navegação, a ecolocalização, que tem sua base nos ecos dos sons que esses próprios animais produzem, possibilita a detecção de objetos em seu ambiente durante sua locomoção.[1,16]

Gustação

Na maioria dos mamíferos, os botões gustativos estão na margem dorsal e lateral da língua, associados a estruturas especializadas chamadas papilas, que desempenham tanto função mecânica quanto gustativa. Sabe-se que a morfologia da língua e das papilas linguais de alguns mamíferos está ligada ao seu hábito alimentar. Provavelmente, esse órgão do sentido foi o principal envolvido na coevolução entre plantas e herbívoros, especificamente no que diz respeito a substâncias químicas, usadas como defesa em plantas.[2]

Tato

Além de terem uma percepção proporcionada por receptores mecânicos localizados na epiderme, diversas espécies têm vibrissas – estruturas queratinosas semelhantes a um pelo, só que mais longas. Estão localizadas principalmente na face, ao redor da boca e sob os olhos. Em mamíferos aquáticos como as focas, as vibrissas auxiliam na identificação de obstáculos e alimentos. Já em cetáceos, os pelos táteis existem somente em filhotes.[1,4]

■ Reprodução e desenvolvimento

Em relação ao aparelho reprodutor feminino, os dois ovários são funcionais, e a fertilização ocorre nas tubas uterinas, que geralmente são duplas. Porém, existem diferenças dentro da classe (Figura 9.12). Em monotremados, as tubas uterinas têm aberturas distintas na cloaca, apresentando-se como duas estruturas independentes.[30] Em marsupiais, a parte inferior das tubas se expande, dando origem a dois úteros. Estes se abrem em duas vaginas laterais, utilizadas apenas para a passagem do esperma, que se unem, formando a vagina mediana.[1,31] Em placentários, há diferentes graus de fusão das tubas.[4] De modo geral, o útero se abre em uma vagina, passagem pela qual o órgão copulador do macho o alcança para a deposição do sêmen.

Nos machos, uma distinção em relação aos outros vertebrados pode ser notada. Os testículos estão alojados em uma bolsa externa chamada escroto, em vez de localizarem-se dentro da cavidade celômica; porém, a bolsa escrotal nada mais é do que uma extensão dessa cavidade. Em algumas espécies, como as de morcegos, os testículos são retraídos e só descem para o escroto no período reprodutivo.[1] Isso acontece porque o desenvolvimento adequado dos espermatozoides só ocorre em temperatura ideal, também fornecida pela retração e pelo relaxamento da bolsa escrotal.[32]

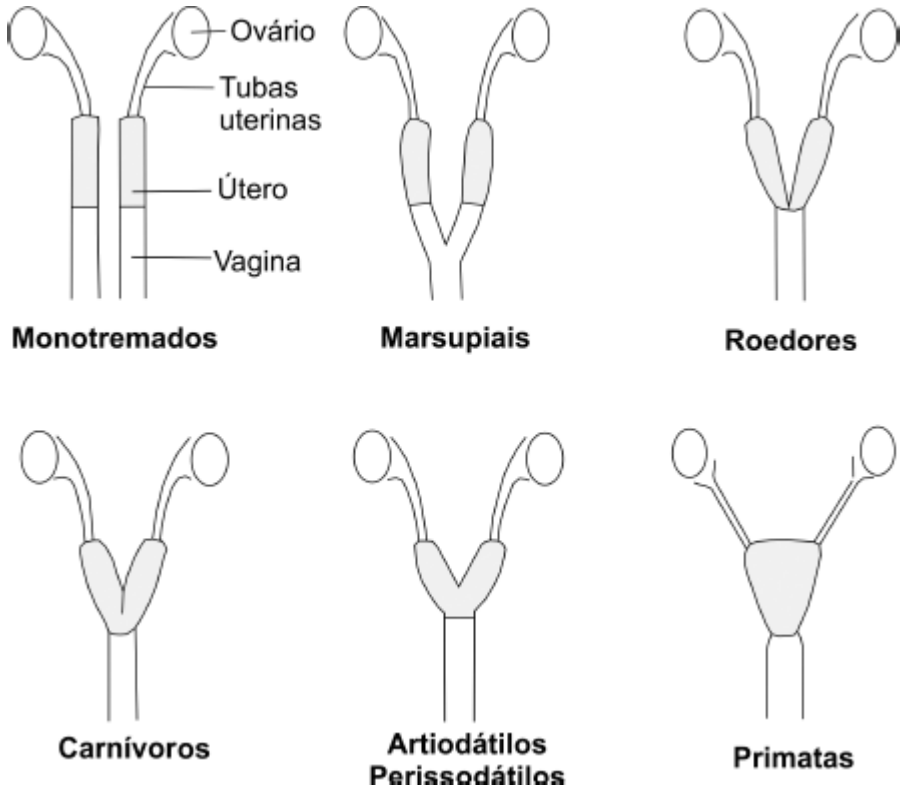


Figura 9.12 O útero apresenta várias configurações nas diferentes ordens dentro da classe Mammalia.

Há somente um órgão copulador, o pênis, que apresenta diferentes formas em relação às espécies. Em monotremados, ele fica na parede da cloaca, e nos marsupiais, é bifurcado, já que a fêmea tem duas vaginas.[31] Porém, essencialmente é uma estrutura que contém uma musculatura erétil contornada por camadas de pele, o prepúcio. A maioria dos mamíferos, como roedores, macacos, morcegos e alguns carnívoros, apresenta um osso no pênis chamado de báculo.[4]

O desenvolvimento do embrião também é diferenciado. Nos monotremados, ele é formado em um ovo, semelhante aos répteis, e a exemplo da fêmea de equidna, os ovos são depositados em uma bolsa, onde são chocados.[30] Os filhotes, ao saírem dos ovos, ficam um período dentro dessa bolsa se alimentando de leite materno. A fêmea põe de um a três ovos, e o período de incubação é de aproximadamente 10 dias.[3]

Os marsupiais, apesar de não serem considerados placentários, têm uma placenta reduzida. Por esse motivo, o desenvolvimento dos filhotes não é completo, como em mamíferos placentários. O filhote permanece em uma bolsa denominada marsúpio, localizada no abdome da mãe, até seu completo desenvolvimento.[31] Até 11 filhotes já foram encontrados no marsúpio e lá podem permanecer por 3 a 4 meses.[3]

Nos placentários, os embriões desenvolvem-se no útero das fêmeas e são nutridos por elas até seu completo desenvolvimento. Assim como em répteis, aves, monotremados e marsupiais, o embrião formado fica alojado no útero envolto por uma membrana denominada saco amniótico.9,[32] O período de gestação e o tamanho da prole são extremamente variáveis. Em alguns cetáceos, como a baleia-jubarte, a gestação pode chegar a 12 meses, com a geração de apenas um filhote. O porco-do-mato, vulgarmente conhecido como cateto, gera de um a quatro filhotes após aproximadamente 5 meses de gestação. Já algumas espécies de roedores têm ninhadas de até 10 filhotes, em um período gestacional de 21 dias.[3]

Sistemática e filogenia

Os mamíferos se originaram de um grupo extinto de répteis, os terapsídeos, que surgiram no final do período Triássico, há 300 milhões de anos, e tinham como características a endotermia, além de esqueleto e dentição parecidos com os dos mamíferos atuais.[4] Ainda no Triássico, os terapsídeos diversificaram-se, dando origem aos mamíferos verdadeiros, primeiramente aos monotremados, representados pelo ornitorrinco e a equidna.[33]

Somente durante o Cretáceo surgiram os marsupiais e os placentários, que não se difundiram devido à ocupação dos ambientes pelos dinossauros e por outros grandes répteis. A extinção dos dinossauros, que marca o final do Cretáceo e o começo do período Paleogeno, ocorrida há cerca de 65 milhões de anos, propiciou grande radiação e diversificação dos mamíferos pela liberação de diversos nichos ecológicos.[34]

A partir de fósseis desses períodos e do levantamento de diversos caracteres, principalmente morfológicos, os pesquisadores iniciaram a classificação dos mamíferos atuais. Porém, a sistemática mudou e continua em constante mudança devido à introdução, há alguns anos, de uma nova maneira de analisar as relações de parentesco, a sistemática filogenética.

Anteriormente, a sistemática evolutiva era mais aplicada e levava em consideração dois critérios: a origem comum das espécies e o grau de semelhança entre os táxons. Isso significa que a classificação resultante deveria conter outras informações além das relações genealógicas, como o grau de mudança evolutiva. Já a sistemática filogenética tem como único critério a relação de parentesco entre os táxons, e as classificações biológicas devem ser consequências do conhecimento sobre as relações de parentesco entre os grupos.[35]

Agora consolidada, a sistemática filogenética sofre novas mudanças com a utilização da genética, especificamente da análise de sequências de DNA, a qual produz uma nova gama de caracteres para serem analisados. Apesar disso, parece existir consenso geral, mas não universal, sobre a classificação dos mamíferos viventes, que foi proposta por Wilson e Reeder[5] (Quadro 9.2).

No que diz respeito às relações de parentesco ainda há questões não resolvidas entre muitas ordens. Apesar disso, Springer *et al*.,[36] por meio de análises de sequenciamento de DNA, sugeriram uma árvore filogenética dos mamíferos atuais (Figura 9.13).

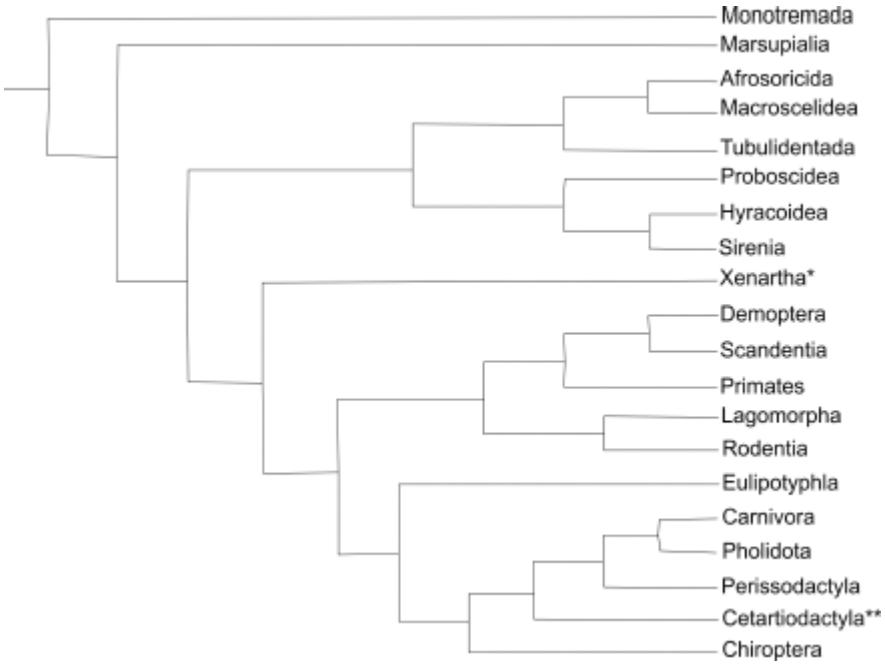


Figura 9.13 Filogenia sugerida por Springer *et al*.,[36] utilizando dados moleculares. *Recentemente, a ordem Xenartha foi dividida em duas ordens: Cingulata e Pilosa. **Ainda não utilizado por muitos pesquisadores, o nome indica a união das ordens Cetacea e Artiodactyla.

Quadro 9.2 Classificação dos mamíferos viventes de acordo com Wilson e Reeder.[5].

Classe Mammalia	**Quantidade de famílias**	**Quantidade de espécies**
Subclasse Prototheria		
Ordem Monotremata (ornitorrinco, equidna)	2	5
Subclasse Theria		
Infraclasse Metatheria (marsupiais)		
Ordem Didelphimorphia (gambás, cuícas)	1	87
Ordem Paucituberculata (cuíca-musaranho)	1	6
Ordem Microbiotheria (monito-del-monte)	1	1
Ordem Notoryctemorphia (toupeira-marsupial)	3	2
Ordem Dasyuromorphia (lobo-da-tasmânia, gatos-marsupiais)	3	71
Ordem Peramelemorphia (bilbies, bandicoots)	3	21

Ordem Diprotodontia	8	143
Subordem Vombatiformes (coala, vombate)		
Subordem Phalangeriformes (cuscus, possums, ringtail)		
Subordem Macropodiformes (cangurus, wallabies)		
Infraclasse Eutheria (placentários)		
Ordem Afrosoricida	2	51
Subordem Tenrecomorpha (tenrec)		
Subordem Chrysochloridae (toupeira-dourada)		
Ordem Macroscelidea (musaranhos-elefante)	1	15
Ordem Tubulidentata (pangolins)	1	1
Ordem Hyracóidea (hyraxes)	1	4
Ordem Proboscidea (elefantes)	1	3
Ordem Sirenia (peixes-boi, dugongos)	2	5
Ordem Cingulata (tatus)	1	21
Ordem Pilosa	4	10
Subordem Folivora (preguiças)		
Subordem Vermilingua (tamanduás)		
Ordem Scandentia (tupaias)	2	20
Ordem Dermaptera (colugo)	1	2
Ordem Primates	15	376
Subordem Strepsirrhini		
Infraordem Lemuriformes (lêmures)		
Infraordem Chiromyiformes (ai-ai)		
Infraordem Lorisiformes (lóris, gálagos)		
Subordem Haplorrhini		
Infraordem Tarsiiformes (társios)		
Infraordem Simiiformes		
Parvordem Platyrrhini (micos, macacos do Novo Mundo)		
Parvordem Catarrhini (macacos do Velho Mundo)		
Ordem Rodentia	22	2.277
Subordem Sciuromorpha (esquilos, marmotas)		
Subordem Castorimorpha (castor, pocket-mice, pocket gophers)		
Subordem Anomaluromorpha (esquilo-voador)		
Subordem Hystricomorpha		
Infraordem Ctenodactylomorphi (gundis)		
Infraordem Hystricognathi (ouriços, pacas, ratos-de-espinho etc.)		
Ordem Lagomorpha (coelhos, lebres)	3	92
Ordem Erinaceomorpha (hedgehogs)	1	24
Ordem Soricomorpha (musaranhos)	4	428

Ordem Chiroptera (morcegos)	18	1.116
Ordem Pholidota (pangolins)	1	8
Ordem Carnivora Subordem Feliformia (gatos, hienas etc.) Subordem Caniformia (cães, ursos, focas, guaxinins, quatis, lontras etc.)	15	286
Ordem Perissodactyla (cavalos, antas, rinocerontes)	3	17
Ordem Artiodactyla (porcos, camelos, veados, vacas etc.)	10	240
Ordem Cetacea Subordem Mysticeti (baleias filtradoras) Subordem Odontoceti (baleias com dentes, golfinhos)	11	84

Sugestão de aulas práticas

Identificação de mamíferos por meio de pegadas

A maioria dos mamíferos, com exceção de morcegos e roedores, pode ser identificada por suas pegadas. Para realizar essa atividade, a procura das pegadas deve ser direcionada a locais onde o solo favoreça sua impressão, como margens de rios e lagoas, estradas abandonadas e trilhas.

Se na área escolhida não houver locais como os citados, parcelas de areia podem ser instaladas. Em ambientes planos, a areia deve ser espalhada uniformemente em uma área de aproximadamente 50 × 50 cm, com uma camada de 3 a 5 cm de espessura. Em ambientes abertos ou com declive, é necessário delimitar a área da parcela com o auxílio de caixas de madeira. Visando atrair os animais para o local, iscas como sardinha, bacon, banana e milho devem ser colocadas no centro das parcelas.[37] Aconselha-se iscar as parcelas no período vespertino, já que a maioria das espécies é crepuscular ou noturna. No dia posterior, preferencialmente de manhã, a checagem deve ser realizada.

Ao localizar a pegada, aconselha-se tirar fotografias com escalas, para posteriores identificações. Moldes de gesso também podem ser tirados com o encaixe de uma cartolina na área da pegada, que, em seguida, é preenchida com uma mistura de gesso em pó e água.

As medidas que geralmente são utilizadas para determinar o tamanho das pegadas são a largura e os comprimentos das patas dianteiras e traseiras, assim como as palmas e os dígitos. Para a identificação das impressões, existem diversos livros com ilustrações, fotos e esquemas dos rastros, e entre os mais utilizados está *Rastros de Mamíferos Silvestres Brasileiros: Um Guia de Campo*, de Becker e Dalponte.[38]

Levantamento de dieta

A dieta pode ser analisada por meio das fezes coletadas em determinado ambiente, mas algumas espécies depositam suas fezes em trilhas, estradas e bordas do fragmento florestal, para marcação territorial. Vale ressaltar que o formato das fezes de algumas espécies é característico, o que serve para identificar a espécie foco da atividade.

Após a localização da amostra, esta deve ser recolhida e acondicionada em sacos plásticos. Recomenda-se realizar uma preparação inicial do material para evitar a proliferação de fungos, a qual consiste em lavagem das fezes em uma peneira de malha fina. Em seguida, os itens alimentares já podem analisados. Se as amostras forem armazenadas, é necessário que sejam secas em estufa.

A análise é realizada com o auxílio de uma lupa, se o item analisado for pequeno, e de instrumentos para o manuseio da amostra, como pinças. O objetivo é separar os itens em categorias, como ossos, pelos, penas, escamas, sementes etc. A identificação deve ser feita por comparação com coleções de referência disponíveis em herbários, quando o item for vegetal, ou em museus de zoologia, quando o item for animal (ossos e escamas).

Identificação de felinos por meio de pelos

Os pelos podem ser encontrados nas fezes de algumas espécies, já que a maioria dos felinos tem como hábito se

higienizarem lambendo-se diariamente. Nesse processo, alguns pelos podem ser ingeridos. Ainda pode ocorrer o processo de regurgitação de pelo, também característico de felinos. A procura das fezes deve ser realizada em trilhas, estradas e até em meio à vegetação.

As fezes devem ser lavadas como descrito para o levantamento da dieta. Após a separação dos pelos, análises microscópicas da parte cuticular e medular devem ser realizadas por meio da confecção de uma lâmina, segundo Cheida e Rodrigues.[37] Para a análise cuticular, é necessário espalhar uma fina camada de esmalte incolor sobre a lâmina. Após a secagem, o pelo é pressionado sobre a superfície, e, em seguida, a lâmina é colocada entre duas placas de madeira, sendo prensadas. Já para a análise medular, é necessário deixar o pelo imerso em água oxigenada por cerca de 80 min. Após esse período, ele é lavado, seco e imerso em glicerina. Por fim, a lâmina é coberta por uma lamínula.

Após a análise, as características observadas são comparadas com uma coleção de referência de pelos. Se não houver disponibilização de uma coleção, existem trabalhos que demonstram esquemas de pelos de diferentes espécies de felinos, entre eles o publicado por Vanstreelss.[39]

Estudo de comportamento animal

Esse estudo pode ser feito tanto em ambiente selvagem como em zoológicos, ressaltando que o comportamento se modifica em ambientes fechados, quando comparados com o ambiente natural.

No estudo do comportamento animal, a construção de um etograma geralmente é a primeira atividade a ser realizada, já que ele descreve eventos comportamentais da espécie. Os eventos são dispostos como tabela e divididos em diversas categorias:

- locomoção (andar, correr, saltar etc.)
- repouso (sentado, em pé, dormindo, deitado etc.)
- cuidado corporal (lamber, coçar, afiar as garras)
- exploratório (cheirar, vasculhar, tatear, degustar)
- marcação de território (com urina, com odor)
- fisiologia (defecar, urinar, regurgitar, comer, beber)
- alerta (rondar, vigiar, focalizar, escutar com atenção)
- comunicação acústica (rugir, rosnar, emitir outros sons)
- defesa (esconder-se, fugir, recuar)
- comportamento social (brincar, encostar, catar, abraçar etc.)
- comportamento agonístico (mostrar dentes, lutar, morder, eriçar pelos, dar patadas)
- comportamento reprodutivo (cortejar, copular, inspecionar genitália)
- cuidado parental (amamentar, brincar, esconder, alimentar o filhote).[40]

De acordo com o animal escolhido para a atividade, alguns eventos podem ser retirados do etograma. O período de observação desses eventos pode variar de acordo com o objetivo do estudo; porém, sugere-se observar o animal em todos os períodos do dia: no amanhecer (6 às 9 h), no final da manhã (9 às 12 h), no início da tarde (12 às 15 h) e no final da tarde (15 às 18 h).

Apesar de ser um método trabalhoso e que exige muita atenção e concentração, os dados obtidos favorecem o conhecimento de hábitos e atitudes de uma determinada espécie. Ao final do estudo, algumas conclusões podem ser tiradas, como que atividades a espécie realiza com maior frequência ao acordar.

Sugestão de leitura

Berta, A. Return to the sea: The life and evolutionary times of marine mammals. University of California Press, 2012.

Kemp, T. S. The Origin and Evolution of Mammals. Oxford University Press, 2004.

MacDonald, D. W. The Encyclopedia of Mammals. 3. ed. Oxford University Press, 2006.

Reis, N. R.; Peracchi, A. L.; Rossaneis, B. K.; Fregonezi, M. N. (Org.). Técnicas de estudos aplicadas aos mamíferos silvestres brasileiros. 2. ed, Technical Books Editora, 2014.

Wilmer, P.; Stone, G.; Johnston, I. Environmental Physiology of Animals. 2. ed. Blackwell Publishing, 2005.

Referências bibliográficas

1. Orr, R. T. Biologia dos vertebrados. São Paulo: Roca, 1986.
2. Pough, F. H.; Janis, C. M.; Heiser, J. B. A. Vida dos vertebrados. 3. ed. São Paulo: Atheneu, 2003.
3. Reis, N. R. *et al*. Mamíferos do Brasil: Guia de identificação. Rio de Janeiro: Techical Books, 2010.
4. Vaughan, T. A.; Ryan, J. M.; Czaplewski, N. J. Mammalogy. 4. ed. Fort Worth, Texas: Saunders College Publishing, 2000.
5. Wilson, D. E.; Reeder, D. M. Mammal species of the world: A taxonomic and geographic reference. 3. ed. Baltimore, Maryland: John Hopkins University Press, 2005.
6. Reis, N. R. *et al*. Mamíferos do Brasil. 2. ed. Londrina: *On-line*, 2011. Disponível em: http://pt.scribd.com/doc/126081718/MAMIFEROS-DO-BRASIL-2-EDICAO.
7. MMA. Biodiversidade brasileira: avaliação e identificação de áreas e ações prioritárias para conservação, utilização sustentável e repartição de benefícios da biodiversidade brasileira. Brasília, DF: Ministério do Meio Ambiente Brasília, 2002.
8. Gore, R. A ascensão dos mamíferos. National Geographic Brasil. 2003; 36:26-61.
9. Storer, T. I. *et al*. Zoologia geral. São Paulo: Nacional, 1991.
10. Nowak, R. M. Walkers Mammals of the world. 5. ed. London: The Johns Hopkins University Press, 1991.
11. Reis, N. R. *et al*. Primatas brasileiros. 1. ed. Rio de Janeiro: Techical Books, 2008.
12. Reeves, R. R.; Stewart, B. S.; Leatherwood, S. The Sierra Club Handbook of seals and Sirenian. San Francisco: Sierra Club Books, 1992.
13. Eisenberg JF. Mammals of the neotropics. The northern neotropics. EUA: University of Chicago Press, 1989. v. 1.
14. Rosas, F. C. W; Pimentel, T. L. Order Sirenia (Manatees, Dugongs, Sea Cows). In: Fowler, M. E.; Cubas, Z. S. Biology, medicine and surgery of South American wild animals. Ames: Iowa State University Press, 2001. pp. 332-51.
15. Jefferson, T. A.; Leatherwood, S.; Webber, M. A. Marine Mammals of the world. Rome: FAO, 1993.
16. Jones, G.; Teeling, E. C. The evolution of echolocation in bats. Trends in Ecology & Evolution. 2006; 21(3):149-56.
17. Reis, N. R. *et al*. Morcegos do Brasil. Londrina: EDUEL, 2007.
18. Boitani, L.; Bartoli, S. Simon & Schuster's guide to Mammals. New York: Simon & Schuster Inc., 1989.
19. Hickman, C. P.; Roberts, L. S.; Larson, A. Princípios integrados de Zoologia. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2004.
20. Hildebrand M. Análise da estrutura dos vertebrados. São Paulo: Atheneu, 1995.
21. Van Soest PJ. Nutricional ecology of the ruminant. 2. ed. Ithaca: Cornell University Press, 1994.
22. Reynolds, J. E.; Rommel, S. A. Biology of marine Mammals. Washington: Smithsonian Institution Press, 1999.
23. Zapol, W. M. Diving adaptations of the Weddell Seal. Scientific American. 1987; 256(6):100-5.
24. Schmidt-Nielsen, K. Fisiologia animal: adaptação e meio ambiente. 5. ed. São Paulo: Santos, 1999.
25. Junqueira, C. L.; Carneiro, J. Biologia celular e molecular. 8. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2005.
26. Braillon, M. G. El sistema nervioso central. 3. ed. Madrid: Ediciones Morata, 1992.
27. Moore, R. Y.; Heller, A.; Axelrod, J. Visual pathway mediating pineal response to environmental light. Science. 1967; 155(759):220-3.
28. Machado, A. B. M. Neuroanatomia funcional. 2. ed. São Paulo: Atheneu, 1998.
29. Dominy, N. J.; Lucas, P. W. Ecological importance of trichromatic vision to primates. Nature. 2001; 410(6826):363-66.
30. Collins LR. Monotremes and marsupials. Washington, DC: Smithsonian Institution, 1973.
31. Caceres, N. C.; Monteiro-Filho, E. L. A. Os marsupiais do Brasil: biologia, ecologia e evolução. Mato Grosso do Sul: Editora da Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, 2006.
32. Hafez, E. S. E.; Hafez, B. Reprodução animal. 7. ed. São Paulo: Manole, 2004.
33. Benton, M. J. Vertebrate paleontology. 3. ed. Blackwell Science Ltd, 2004.
34. Kemp, T. S. The origin and evolution of Mammals. New York: Oxford University Press, 2005.
35. Amorim, D. S. Fundamentos de sistemática filogenética. Ribeirão Preto: Holos Editora, 2002.
36. Springer, M. S. *et al*. Molecules consolidate the placental mammal tree. Trends in Ecology and Evolution. 2004; 19(8):430-8.
37. Cheida, C. C.; Rodrigues, F. H. G. Introdução às técnicas de estudo em campo para mamíferos carnívoros terrestres. In: Reis, N. R. *et al*. Técnicas de estudos aplicadas aos mamíferos silvestres brasileiros. 1. ed. Rio de Janeiro: Technical Books, 2010. pp. 89-121.
38. Becker, M.; Dalponte, J. Rastros de mamíferos silvestres brasileiros: um guia de campo. Brasília: Editora da Universidade de Brasília, 1991.
39. Vanstreels, R. E. T. Microestrutura de pelos-guarda de felídeos brasileiros: Considerações para a identificação de espécies. Biota Neotropica. 2010; 10(1):333-7.
40. Reis, N. R.; Andrade, F. R.; Gallo, P. H. Um modelo de catálogo comportamental para estudo de mamíferos de médio e grande porte em cativeiro. In: Reis, N. R. *et al*. Técnicas de estudos aplicadas aos mamíferos silvestres brasileiros. 1. ed. Rio de Janeiro: Technical Books, 2010. pp. 240-50.