

Diversidade Biológica
dos Deuterostomados





Fundação

CECIERJ

Consórcio **cederj**

Centro de Educação Superior a Distância do Estado do Rio de Janeiro

Diversidade Biológica dos Deuterostomados

Volume 2 - Módulo 3
3ª edição

Oscar Rocha-Barbosa
Ulisses Leite Gomes



SECRETARIA DE
CIÊNCIA E TECNOLOGIA



Ministério
da Educação



Apoio:



Fundação Cecierj / Consórcio Cederj

Rua Visconde de Niterói, 1364 – Mangueira – Rio de Janeiro, RJ – CEP 20943-001

Tel.: (21) 2334-1569 Fax: (21) 2568-0725

Presidente

Masako Oya Masuda

Vice-presidente

Mirian Crapez

Coordenação do Curso de Biologia

UENF - Milton Kanashiro

UFRJ - Ricardo Iglesias Rios

UERJ - Cibebe Schwanke

Material Didático

ELABORAÇÃO DE CONTEÚDO

Oscar Rocha-Barbosa

Ulisses Leite Gomes

Colaboradores

Ana Lúcia Rosário Velloso

Dirceu Esdras Teixeira

Gustavo Aveiro Lins

Mariana Fiuza de Castro Loguercio

COORDENAÇÃO DE DESENVOLVIMENTO INSTRUCIONAL

Cristine Costa Barreto

DESENVOLVIMENTO INSTRUCIONAL E REVISÃO

Anna Maria Osborne

José Meyohas

REVISÃO TÉCNICA

Marta Abdala

Departamento de Produção

EDITORA

Tereza Queiroz

COORDENAÇÃO EDITORIAL

Jane Castellani

REVISÃO TIPOGRÁFICA

Cristina Freixinho

Elaine Bayma

Kátia Ferreira

Patrícia Paula

COORDENAÇÃO DE PRODUÇÃO

Jorge Moura

PROGRAMAÇÃO VISUAL

Sanny Reis

COORDENAÇÃO DE ILUSTRAÇÃO

Eduardo Bordoni

ILUSTRAÇÃO

Jefferson Caçador

Morvan de Araujo Neto

CAPA

Jefferson Caçador

PRODUÇÃO GRÁFICA

Andréa Dias Fiães

Fábio Rapello Alencar

Copyright © 2004, Fundação Cecierj / Consórcio Cederj

Nenhuma parte deste material poderá ser reproduzida, transmitida e gravada, por qualquer meio eletrônico, mecânico, por fotocópia e outros, sem a prévia autorização, por escrito, da Fundação.

R672d

Rocha-Barbosa, Oscar.

Diversidade biológica dos Deuterostomados. v.2 / Oscar Rocha-Barbosa; Ulisses Leite Gomes. – 3.ed. – Rio de Janeiro: Fundação CECIERJ, 2009.

164 p.; 19 x 26,5 cm.

ISBN: 978-85-7648-472-1

1. Evolução. 2. Peixes. 3. Anfíbios. I. Gomes, Ulisses Leite. II. Título.

CDD: 593

Governo do Estado do Rio de Janeiro

Governador
Sérgio Cabral Filho

Secretário de Estado de Ciência e Tecnologia
Alexandre Cardoso

Universidades Consorciadas

**UENF - UNIVERSIDADE ESTADUAL DO
NORTE FLUMINENSE DARCY RIBEIRO**
Reitor: Almy Junior Cordeiro de Carvalho

**UERJ - UNIVERSIDADE DO ESTADO DO
RIO DE JANEIRO**
Reitor: Ricardo Vieiralses

UFF - UNIVERSIDADE FEDERAL FLUMINENSE
Reitor: Roberto de Souza Salles

**UFRJ - UNIVERSIDADE FEDERAL DO
RIO DE JANEIRO**
Reitor: Aloísio Teixeira

**UFRRJ - UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL
DO RIO DE JANEIRO**
Reitor: Ricardo Motta Miranda

**UNIRIO - UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESTADO
DO RIO DE JANEIRO**
Reitora: Malvina Tania Tuttman

Diversidade Biológica dos Deuterostomados

Volume 2 - Módulo 3

SUMÁRIO

Aula 12 – História evolutiva dos peixes _____	7
Aula 13 – Classe Myxini e Cephalaspidomorphi _____	29
Aula 14 – Classe Chondrichthyes _____	49
Aula 15 – Classe Osteichthyes _____	79
Aula 16 – Exemplo de prática de peixes: peixe ósseo _____	105
Aula 17 – Lissamphibia – Anfíbios atuais – Parte I _____	113
Aula 18 – Lissamphibia – Parte II _____	135
Aula 19 – Lissamphibia – Parte III _____	147
Gabarito _____	155
Referências _____	159

AULA 12

História evolutiva dos peixes

Meta da aula

Apresentar os principais grupos de peixes fósseis e aspectos de sua evolução.

objetivo

Ao final desta aula, você deverá ser capaz de:

- caracterizar os peixes fósseis e atuais quanto à sua evolução.

Pré-requisito

Para melhor compreensão desta aula, é importante que você leia a Aula 23 da disciplina Diversidade dos Seres Vivos, Módulo 3.

INTRODUÇÃO

Os peixes formam um grupo diverso de vertebrados com uma grande variedade de adaptações, sendo bem-sucedidos em qualquer *habitat* aquático. Possuem grande importância na história evolutiva dos cordados, sendo os primeiros vertebrados conhecidos. Um grupo de peixes está ligado à origem dos vertebrados terrestres (os tetrapodas).

Os peixes não formam um grupo natural (isto é, não compartilham o mesmo ancestral comum), possuindo uma longa história evolutiva que tem início há mais de 500 milhões de anos.

Existem várias classes de peixes, extintos ou recentes, que se mostram sob diferentes formas (por exemplo, os ostracodermas, os placodermas, os acantódios, as lampréias, os peixes-bruxa, os tubarões, as raias, as quimeras, os esturjões, os peixes pulmonados como a pirambóia, os celacantos e os peixes com nadadeiras raiadas como as sardinhas, os linguados, as garoupas, os cavalos-marinhos, os baiacus, etc). Mais de 25.000 espécies são conhecidas. Para entender a história evolutiva desses vertebrados, é importante entender quando cada grupo surgiu.

OSTRACODERMAS

Surgiram na Era Paleozóica, no período Cambriano Superior, há pouco mais de 500 milhões de anos. Os primeiros fragmentos ósseos eram de formas denominadas OSTRACODERMAS, um nome de origem grega que significa “ostraco = concha + derme = pele”, devido à presença de uma armadura óssea externa de revestimento. Isso nos mostra que o tecido ósseo surgiu cedo na evolução dos vertebrados.

Esses peixes não apresentavam arcadas dentárias (eram agnatos) portanto, obtinham o alimento através de sucção. Eram epibentônicos (viviam sobre os fundos dos ambientes aquáticos). Com isso, filtravam o alimento proveniente de vasa orgânica. O formato da boca podia variar desde circular até a forma de fenda. O aparato respiratório consistia em um variável número de aberturas branquiais, fazendo com que a região da faringe fosse bastante desenvolvida (as aberturas branquiais localizam-se na faringe). A água com nutrientes penetrava na faringe como resultado de um mecanismo de bombeamento efetuado pelo movimento muscular da região branquial. Possuíam apenas a notocorda como base de sustentação. Eram pequenos, variando desde dez centímetros de comprimento total, podendo atingir pouco mais de meio metro.

Posteriormente, nos períodos Ordoviciano (há cerca de 480 milhões de anos) e Siluriano (aproximadamente há 440 milhões de anos), houve uma grande diversidade dos ostracodermas (*Anatolepis*, *Sacabambaspis*, *Eryptychius*, *Astrapis* são alguns gêneros conhecidos). Os ostracodermas são encontrados na América do Norte, na Inglaterra, na Escócia, na Noruega, na Austrália, na China, no Vietnã e na Bolívia. Eram abundantes tanto em ambientes dulcícolas como marinhos. Não existem ostracodermas atuais. Todos os representantes estão extintos, portanto, conhecidos apenas pelos registros fósseis.

A classificação desses peixes é complicada. Dois grandes grupos são conhecidos (muitas vezes são aceitos como subclasses): os DIPLORHINA e os MONORHINA.

OS DIPLORHINA

Os representantes dos Diplorhina, como o nome se refere, apresentam duas narinas (um par de orifícios nasais). Os olhos estão localizados lateralmente no escudo cefálico. No topo na cabeça existe um pequeno orifício para o olho pineal (que deveria servir para perceber claridade). A boca na maioria das vezes é terminal (pode ser ventral em algumas formas) Como exemplo de Diplorhina temos os HETEROSTRACI e os THELODONTI.

Os registros mais antigos de um Ostracoderma são formados por escamas de um HETEROSTRACI do gênero *Anatolepis* do período Cambriano dos Estados Unidos (mais ou menos 570 milhões de anos). Esses peixes mediam aproximadamente trinta centímetros, podendo atingir um metro e meio de comprimento total. A cabeça e a parte anterior do tronco são achatadas dorso-ventralmente. Um escudo, formado por um variável número de placas ósseas, cerca a cabeça e a parte anterior do tronco. Na parte anterior da cabeça geralmente existe um prolongamento denominado rostro, projetado sobre a boca. Apresentam olhos laterais, podendo possuir também um olho pineal. As brânquias se abrem para o exterior através de um único orifício. *Pteraspis* (Figura 12.1), *Doryaspis* (Figura 12.2) e *Drepanaspis* (Figura 12.3) são exemplos desse grupo.

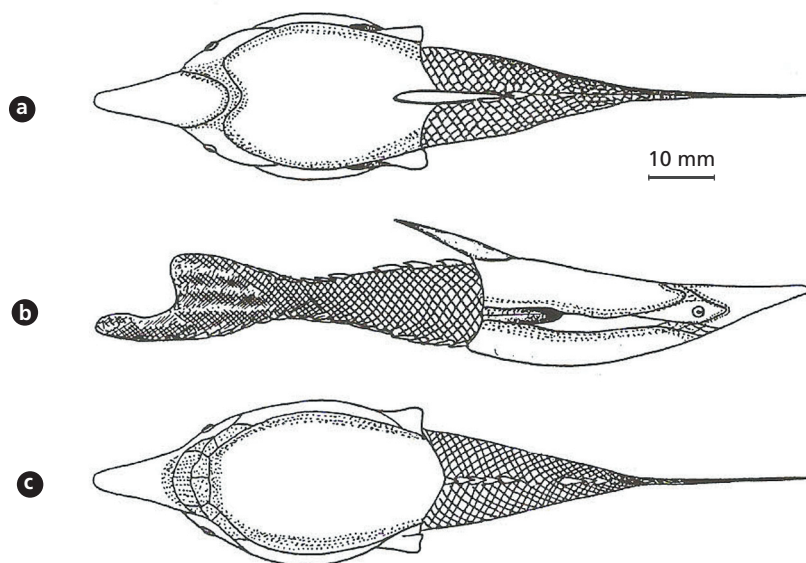


Figura 12.1: (a) Vista dorsal; (b) vista lateral; (c) vista ventral. OSTRACODERMA, DIPLORHINA, HETEROSTRACI do gênero *Pteraspis*.

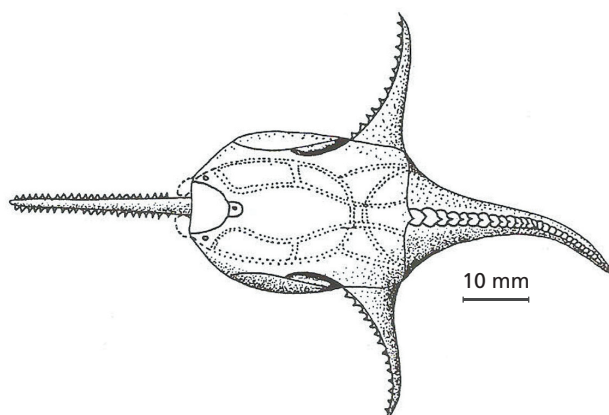


Figura 12.2: (Vista dorsal). OSTRACODERMA, DIPLORHINA, HETEROSTRACI do gênero *Doryaspis*.

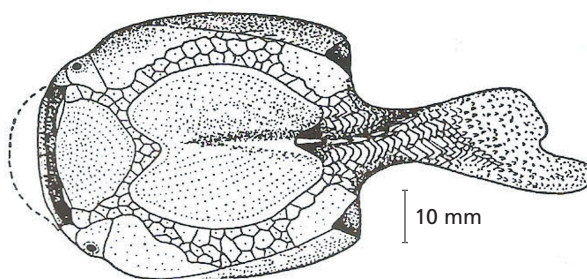


Figura 12.3: (Vista dorsal). OSTRACODERMA, DIPLORHINA, HETEROSTRACI do gênero *Drepanaspis*.

Os THELODONTI apresentam uma cobertura dérmica formada por diminutos dentículos ósseos. Foram encontrados representantes desse grupo nos períodos Ordoviciano (aproximadamente há 570 milhões de anos) e Devoniano (por volta de 400 milhões de anos atrás). Eram epibentônicos. Habitavam fundos com lama tanto de ambientes marinhos como de água doce. Seus representantes alcançavam tamanhos de 10 a 40 centímetros. Eram achatados dorso-ventralmente ou fusiformes e apresentavam olhos laterais bastante espaçados. A boca era localizada bem na frente (boca terminal), em alguns grupos as aberturas branquiais se abrem em um único orifício. A nadadeira caudal possuía o lobo inferior mais desenvolvido (nadadeira do tipo hipocerca). Alguns representantes apresentavam apenas nadadeira dorsal e anal (não possuíam nadadeiras pares: peitorais e pélvicas). Um representante bastante conhecido pertence ao gênero *Phlebolepis* (Figura 12.4).

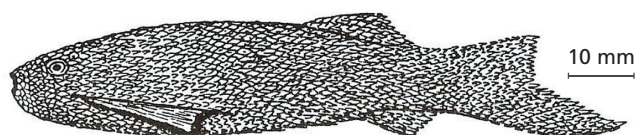


Figura 12.4: (Vista lateral). OSTRACODERMA, DIPLORHINA, THELODONTI do gênero *Phlebolepis*.

OS MONORHINA

Os MONORHINA apresentam apenas uma grande abertura nasal no centro da cabeça e na frente e também possuem o olho pineal. Dois grupos são mais conhecidos: os OSTRACODERMA e os ANASPIDA.

Os Osteostraci são os mais bem representados, com inúmeros gêneros e espécies, sendo os OSTRACODERMAS mais conhecidos e estudados. Sua distribuição vai desde o período Siluriano até o Devoniano. A maioria não ultrapassa o tamanho de 30 centímetros. A exceção é a espécie *Cephalaspis magnifica*, que atinge 60 centímetros.

Esse grupo apresenta uma cabeça larga e achatada dorso-ventralmente com os olhos dorsais e juntos. A boca e as aberturas branquiais são ventrais. A cabeça e a parte anterior do tronco estão abrigadas por um escudo cefálico, enquanto a região abdominal é coberta por placas e pequenas escamas ósseas. Podem possuir uma ou duas nadadeiras dorsais. O gênero *Hemicyclaspis* é um típico representante (Figura 12.5).

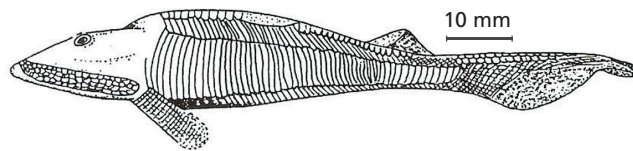


Figura 12.5: (Vista lateral). OSTRACODERMA, MONORHINA, THELODONTI do gênero *Hemicyclaspis*.

Os Anaspida são formas pequenas, medindo menos de 15 centímetros. São encontrados no período Siluriano, atingindo o Devoniano. São fusiformes, comprimidos lateralmente, com o corpo coberto por placas ósseas de vários tamanhos e formas. Os olhos são desenvolvidos, boca terminal ligeiramente ovalada, aberturas branquiais numerosas e laterais. *Pharyngolepis* (Figura 12.6) é um exemplo de anaspida.

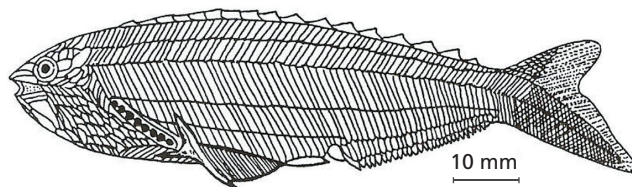


Figura 12.6: (Vista lateral). OSTRACODERMA, MONORHINA, ANASPIDA do gênero *Pharyngolepis*.

ACANTÓDIOS E PLACODERMAS

A partir do período Siluriano surgiram peixes que apresentaram uma novidade anatômica: possuíam arcadas dentárias (superior e inferior), conhecidos também como peixes mandibulados ou peixes gnathostomados (*gnatha* = arcada + *stoma* = boca). As arcadas perpetuaram-se, nos vertebrados terrestres. Esses primeiros peixes mandibulados eram conhecidos como ACANTHODII (acantódios) e PLACODERMI (placodermas). Os dois grupos estão extintos.

OS ACANTÓDIOS

Os acantódios mais antigos datam de cerca de 440 milhões de anos atrás (embora em 1996 cientistas tenham descoberto fósseis desses peixes em um terreno datado de 450 milhões de anos, no período Ordoviciano) e tiveram grande diversidade lá pelo Devoniano. Os representantes do gênero *Climatius* são bastante conhecidos pelos pesquisadores

(Figura 12.7). Os acantódios compartilham com os peixes ósseos a presença de ossos operculares e de otólitos (são concreções de carbonato de cálcio presentes dentro de câmaras do ouvido interno, e compõem os órgãos que mantêm o equilíbrio dos peixes). Eram peixes fusiformes e mediam desde cerca de 20 centímetros até 2 metros de comprimento, com o corpo coberto por escamas. As nadadeiras eram suportadas por espinhos desenvolvidos, razão do nome (*Acanthodii*, de *acantho* = espinhos). Tinham espinhos até na barriga, entre as nadadeiras peitorais e pélvicas.

Os acantódios eram encontrados tanto em água doce quanto salgada. Muitos nadavam na superfície, e acredita-se que se alimentavam de organismos microscópicos por meio de filtração (eram micrófagos).

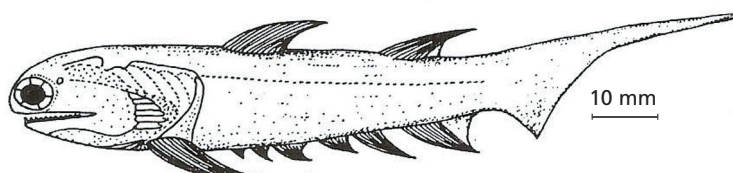


Figura 12.7: (Vista lateral). ACANTHODII do gênero *Climatius*.

OS PLACODERMAS

Os placodermas tiveram o seu primeiro registro no período Devoniano (cerca de 400 milhões de anos atrás) em que tiveram grande diversidade, perdurando até o período Carbonífero (há cerca de 350 milhões de anos). Eram em geral bentônicos e tiveram muito sucesso nos mares e em água doce. Possuíam uma arcada dentária inferior (mandíbula) bem desenvolvida e uma armadura óssea corporal dividida em duas partes: um escudo cefálico e um escudo do tronco (ou torácico). O escudo cefálico se articulava posteriormente com o escudo do tronco, fazendo com que a cabeça apresentasse alguma mobilidade, permitindo uma melhor abertura da boca, o que podia melhorar o poder respiratório. Em alguns grupos, havia fusão desses dois escudos. A nadadeira caudal apresentava um dos lobos mais desenvolvidos (nadadeira heterocerca).

Os principais grupos de placodermas mais conhecidos são os ARTRODIRA (2/3 pertencem a este grupo) e os ANTIARCHI.

Os Artrodira podiam atingir até seis metros de comprimento. Possuíam olhos desenvolvidos e dois pares de placas dentárias na arcada superior (os outros representantes possuíam um par). As nadadeiras peitorais eram desenvolvidas, o que nos leva a crer que tinham um poderoso poder de mobilidade, o que os tornavam bons nadadores. O nome deste grupo é baseado nessa característica (*arthros* = articulação + *dira* = pescoço). *Coccosteus* era um gênero bastante representativo (Figura 12.8).

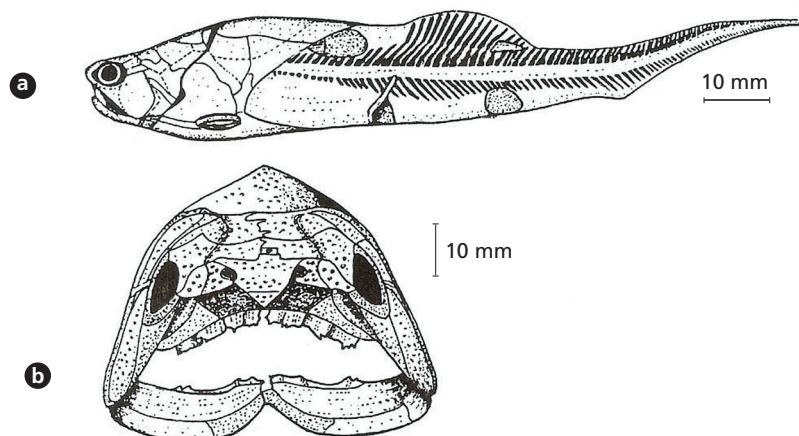


Figura 12.8: (a) Vista lateral; (b) Vista frontal. PLACODERMA, ARTRODIRA do gênero *Coccosteus*.

Os Antiarchi apresentavam anteriormente uma fusão dos escudos cefálicos e do tronco, formando uma carapaça óssea achatada e resistente. Lateralmente um apêndice se articula com essa carapaça como se fosse uma nadadeira peitoral. Esse tipo de apêndice parece ter sido utilizado como apoio no substrato para o deslocamento do peixe. Seus olhos dorsais eram próximos uns dos outros. Os gêneros *Bothriolepis* (Figura 12.9) e *Perichthyodes* (Figura 12.10) exemplificam esse grupo de placoderma.

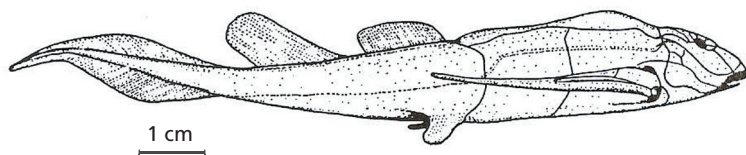


Figura 12.9: (Vista lateral). Placoderma, PLACODERMA, ANTIARCHI do gênero *Bothriolepis*.

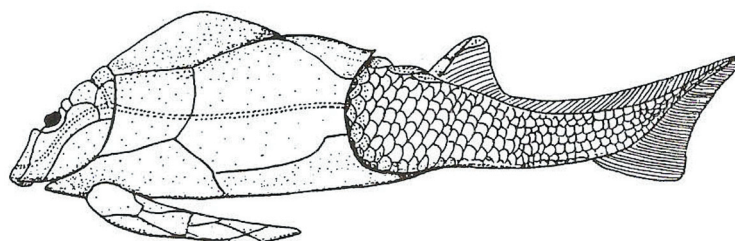


Figura 12.10: (Vista lateral). PLACODERMA, ANTIARCHI do gênero *Perichthyodes*.

OS PEIXES CARTILAGINOSOS (CHONDRICHTHYES)

Durante o reinado dos placodermas, um grupo de peixes com um tipo especial de esqueleto estava surgindo. Eram os peixes cartilaginosos (classe Chondrichthyes) cujo esqueleto, embora bastante calcificado, era formado apenas por cartilagem.

Esses peixes tiveram os primeiros registros no período Siluriano (há cerca de 440 milhões de anos). Os holocéfalos (peixes-elefantes e quimeras) (Figura 12.11) e os elasmobrânquios (os tubarões e as raias) (Figuras 12.12 e 12.13) são os representantes da classe Chondrichthyes.

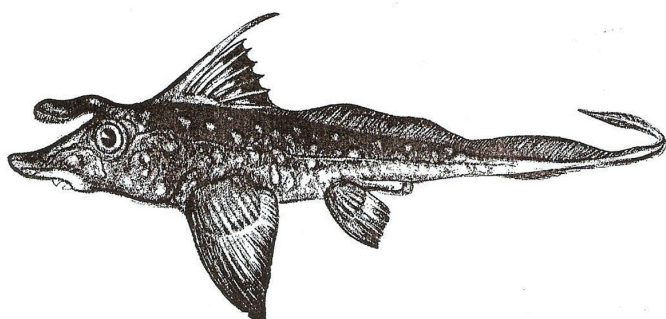


Figura 12.11: (Vista lateral). CLASSE CHONDRICHTHYES. Um exemplo de um holocéfalo do período Jurássico do gênero *Ischyodus*.

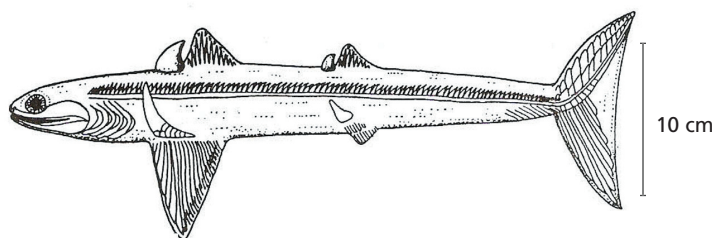


Figura 12.12: (Vista lateral). CLASSE CHONDRICHTHYES. Um exemplo de um tubarão do período Devoniano do gênero *Cladoselache*.

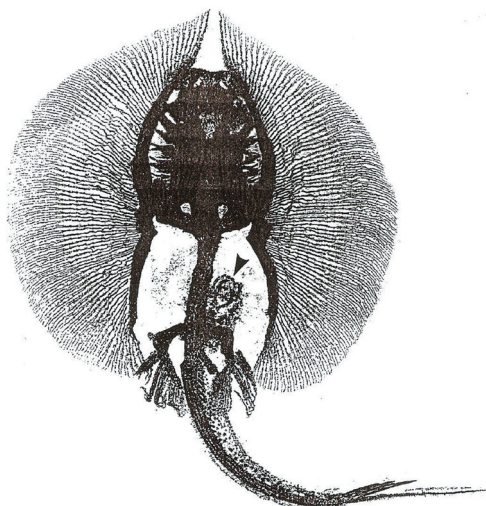


Figura 12.13: (Vista ventral). CLASSE CHONDRICHTHYES. Um exemplo de raia da Era Cenozóica do período Paleogeno do gênero *Asterotrygon*.

Os elasmobrânquios tiveram uma primeira radiação no Devoniano (há cerca de 400 milhões de anos). Seus representantes não apresentavam uma coluna vertebral (a notocorda estava presente). Os dentes apresentavam pouca diversidade de forma, em geral uma cúspide principal desenvolvida e várias secundárias. A base das nadadeiras peitorais geralmente era unida ao ventre. As nadadeiras em geral eram suportadas por raios achatados formando placas que se estendiam até as suas margens. A boca era terminal (isto é, estava localizada na frente). A arcada dentária superior era presa ao crânio por meio de encaixes e ligamentos, não permitindo que a boca se projetasse para a frente. Muitas formas apresentavam espinhos pesados em frente das nadadeiras dorsais. Esses tubarões são denominados Paleoselachii, que significa “tubarão antigo” (Figura 12.14).

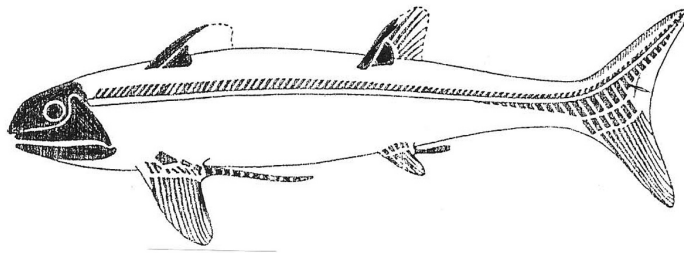


Figura 12.14: (Vista lateral). CLASSE CHONDRICHTHYES. Um exemplo das características de um tubarão arcaico: PALEOSELACHII.

A segunda radiação tem início na Era Mesozóica a partir do período Triássico (cerca de 225 milhões de anos), mas foi nos períodos Jurássico (aproximadamente 180 milhões de anos) e Cretáceo (mais ou menos 135 milhões de anos) que aconteceu a grande diversidade. Esses tubarões eram conhecidos por Neoselachii (“novo tubarão”) (Figura 12.15). São representados por muitas formas fósseis e por todas as espécies recentes de tubarões e também pelas raia.

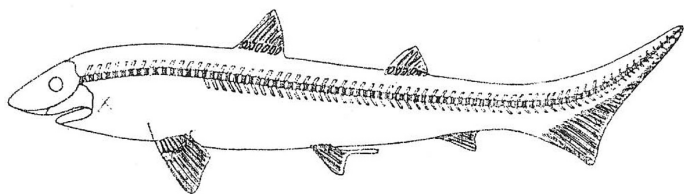


Figura 12.15: (Vista lateral). CLASSE CHONDRICHTHYES. Um exemplo das características de um tubarão moderno: NEOSELACHII.

Eram caracterizados por apresentarem coluna vertebral. Os dentes tinham formas variadas, podendo apresentar serrilhas, crenulações, lâminas dentárias, cúspides: podiam ser pontiagudos ou achatados, formando placas trituradoras (em algumas raia). As nadadeiras peitorais geralmente eram soltas do ventre. Internamente, as nadadeiras em geral apresentavam raios achatados curtos que não se estendiam até as suas margens. A boca era em geral ventral. A arcada dentária superior não era presa ao crânio por meio de encaixes e ligamentos, o que permitia projeção para a frente. Na maioria das formas, os espinhos dorsais desapareceram, e nas formas que ainda apresentam espinhos, estes são leves e diminutos.

Conclui-se que os *Neoselachii* tiveram diminuição de peso corporal com a redução das estruturas esqueléticas, o desaparecimento dos espinhos dorsais, com a possibilidade de uma eficiente projeção da boca que facilitava a captura de alimentos. Maior flexibilidade corporal surgiu como fortalecimento do esqueleto e com o aparecimento de uma coluna vertebral.

As primeiras quimeras (holocéfalos) surgiram no período Jurássico e possivelmente pouco se modificaram morfológicamente até os dias atuais.

OS PEIXES ÓSSEOS (OSTEICHTHYES)

Esse grupo de peixes apresenta o esqueleto ossificado e as brânquias cobertas pelo osso denominado opérculo (classe Osteichthyes). Os primeiros fragmentos datam da Era Paleozóica, período Siluriano superior (há cerca de 440 milhões de anos). No período seguinte (o Devoniano, por volta de 440 milhões de anos), houve grande diversificação de formas.

Na verdade, como você pôde observar anteriormente, o esqueleto ósseo não é uma característica única dessa classe, uma vez que apareceu desde os ostracodermas, passando pelos acantódios e placodermas. No entanto, o nome osteichthyes foi dado pelos pesquisadores a esse grupo de peixes por ainda conhecerem a estrutura óssea nas formas mais antigas.

No período Devoniano, duas subclasses se diversificaram: os *Sarcopterygii* (peixes com nadadeiras carnosas) (**Figura 12.16**) e os *Actinopterygii* (**Figura 12.17**) (peixes com nadadeiras com raios) surgiram.

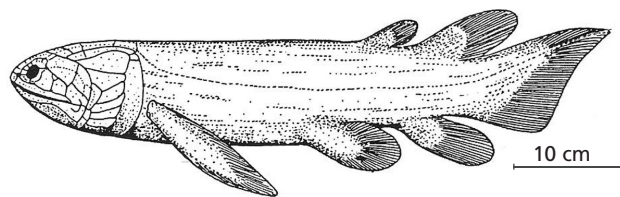


Figura 12.16: (Vista lateral). CLASSE OSTEICHTHYES. Um exemplo de sarcopterígio do gênero *Holoptychius* do período Devoniano.

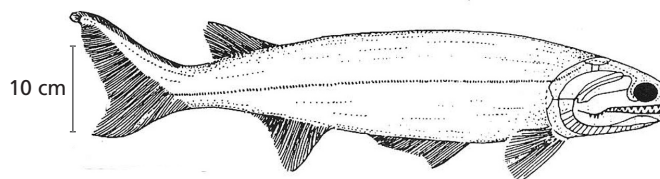


Figura 12.17: (Vista lateral). CLASSE OSTEICHTHYES. Um exemplo de actinopterígio do gênero *Cheirolepis* do período Devoniano.

OS SARCOPTERYGII (SARCOPTERÍGIOS)

Os Sarcopterygii são peixes de porte médio, podendo alcançar até cerca de 70cm de comprimento. São representados atualmente pelos peixes pulmonados (Dipnoi ou dipnóicos) conhecidos como pirambóias e pelos Coelacanthiformes ou celacantos. Existem muitos representantes fósseis de sarcopterígios.

OS PEIXES PULMONADOS

Os dipnóicos apareceram no Devoniano inferior, tendo sua grande expansão no Devoniano superior (**Figura 12.18**). Inicialmente eram formas marinhas; atualmente são encontrados apenas em água doce, com representantes na África (gênero *Protopterus*), (**Figura 12.19**); na América do Sul (gênero *Lepidosiren*, a nossa pirambóia), (**Figura 12.20**) e na Austrália (gênero *Neoceratodus*), (**Figura 12.21**).

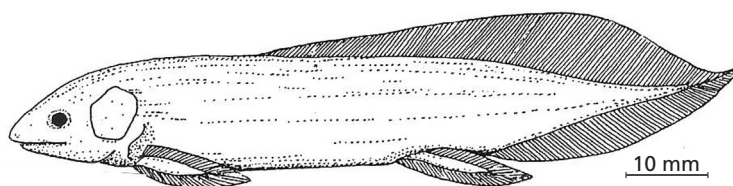


Figura 12.18: (Vista lateral). CLASSE OSTEICHTHYES, SUBCLASSE SARCOPTERYGII. Um exemplo de peixe pulmonado do gênero *Uronemus* do período Carbonífero.

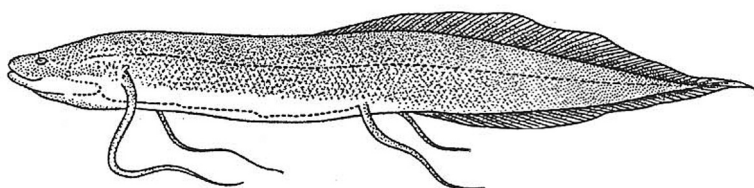


Figura 12.19: (Vista lateral). CLASSE OSTEICHTHYES, SUBCLASSE SARCOPTERYGII. Um exemplo de peixe pulmonado africano do gênero *Propterus*.

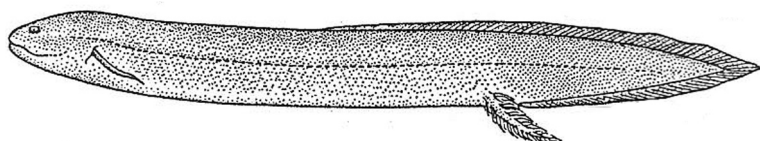


Figura 12.20: (Vista lateral). CLASSE OSTEICHTHYES, SUBCLASSE SARCOPTERYGII. Um exemplo de peixe pulmonado sul-americano do gênero *Lepidosiren*, a pirambóia.

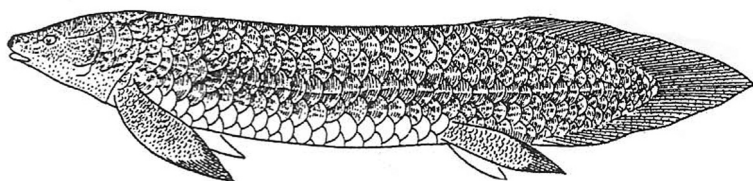


Figura 12.21: (Vista lateral). CLASSE OSTEICHTHYES, SUBCLASSE SARCOPTERYGII. Um exemplo de peixe pulmonado australiano do gênero *Neoceratodus*.

A principal característica desse grupo é apresentar pulmões rudimentares.

Pode-se dizer que desde as formas fósseis até as recentes, esse grupo era morfologicamente conservativo, isto é, poucas modificações aconteceram em seu corpo.

Nas formas mais primitivas, as nadadeiras dos peixes pulmonados eram separadas. Posteriormente, as nadadeiras dorsais, caudal e anal se fusionaram.

Os dentes desses peixes apresentavam um tipo de placas, o que mostra que sua alimentação era baseada em dieta de itens duros (durofagia); o crânio era fusionado à arcada superior.

OS CELACANTOS

Os celacantos apresentam nadadeiras carnosas e lobadas (Figura 12.22). Surgiram na metade do período Devoniano e deixaram muitos representantes fósseis (no Brasil são encontrados na chapada do Araripe, na divisa dos estados do Ceará, Piauí e Pernambuco) e atualmente são representados pelo único gênero vivo *Latimeria* (Figura 12.23).

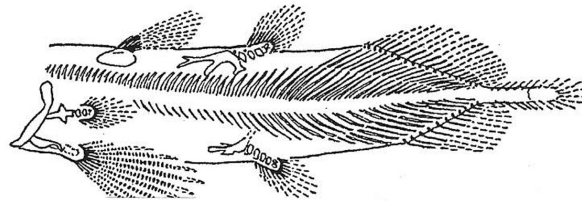


Figura 12.22: (Vista lateral). CLASSE OSTEICHTHYES, SUBCLASSE SARCOPTERYGII. Um exemplo de peixe celacanto da Era Mesozóica do período Triássico do gênero *Laugia*.

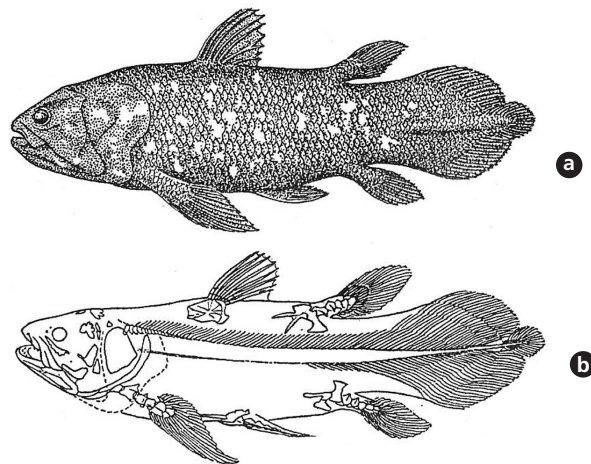


Figura 12.23: (Vista lateral). CLASSE OSTEICHTHYES, SUBCLASSE SARCOPTERYGII. Um exemplo de peixe celacanto do gênero *Latimeria*: (a) Aspecto externo; (b) aspecto interno.

Morfológicamente, poucas variações ocorreram ao longo da evolução deste grupo. Esses peixes apresentavam duas nadadeiras dorsais e uma caudal. A nadadeira caudal era trilobada. A cabeça era coberta por grandes placas simétricas, e o corpo coberto por escamas espessas denominadas cosmóides. Apresentavam olhos minúsculos e narinas desenvolvidas. Formas fósseis encontradas no período Carbonífero (há cerca de 350 milhões de anos) mostravam exemplares juvenis com saco vitelínico como o encontrado nas formas recentes de celacanto.

As primeiras formas eram encontradas em água doce de pouca profundidade. Já na Era Mesozóica muitos representantes foram encontrados em ambientes marinhos.

OS ACTINOPTERYGII (ACTINOPTERÍGIOS)

Os actinopterygii são representados pela maioria dos peixes ósseos que existem hoje. Cerca da metade das espécies de vertebrados pertence a este grupo.

São caracterizados pela presença de raios das nadadeiras unidas por membranas (actino = raio, espinho + pterygii = nadadeira). O revestimento externo dos primeiros actinopterígios era de escamas com uma camada espessa de uma estrutura denominada ganoína. Apresentavam também uma única nadadeira dorsal em todas as formas primitivas. A segunda nadadeira dorsal surgiu posteriormente (neoformação).

Seus representantes podem ser encontrados em quase todo *habitat* aquático, desde as regiões abissais dos oceanos até pequenos lagos e córregos de água doce, em águas quentes de certas regiões do deserto (como os que ocorrem no deserto da Austrália, que agüentam temperaturas altas até 42°C) até a muitos metros do nível do mar como o lago Titicaca na Bolívia, situado a 3,821 metros de altitude. Alguns chegam até a rastejar na terra por curtos períodos de tempo, como é o caso de alguns bagres e tamboatás.

Os primeiros representantes são conhecidos do Siluriano superior através de registros isolados de escamas. *Aeduella*, do período Permeano, é um exemplo de actinopterígio primitivo (Figura 12.24).

Existem vários tipos de classificação com o intuito de organizar os representantes desta subclasse numa tentativa de demonstrar a filogenia (evolução) do grupo. Pelo menos três grupos podem ser exemplificados: os Polypteriformes, os Chondrostei e os Neopterygii.

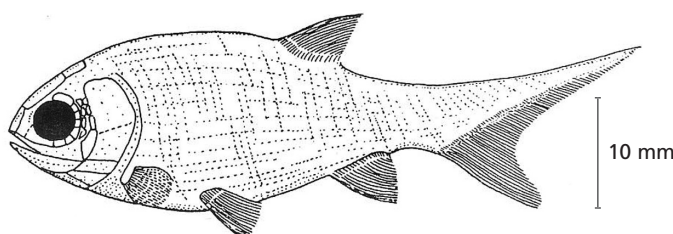


Figura 12.24: (Vista lateral). CLASSE OCTEICHTHYES. Um exemplo de actinopterígio do gênero *Aeduella* do período Permeano.

OS POLYPTERIFORMES

Os polypteriformes são representados pelos peixes africanos de água doce denominados “bichir” (Figura 12.25). São peixes que podem alcançar cerca de 90cm de comprimento e com características primitivas. Apresentavam escamas espessas e rômbricas com um tipo de esmalte denominado ganoína (escamas ganóides). Apresentavam espiráculos (uma pequena abertura atrás dos olhos), pulmões parcialmente utilizados na respiração e intestino com válvula espiralada (tilflossole). O que diferenciava externamente esse grupo dos demais peixes actinoptérios era a presença de cinco a dezenove raios na região dorsal do corpo. Cada espinho era independente do outro e não eram unidos por uma membrana (como nos demais peixes), isto é, cada espinho tinha a sua própria membrana.

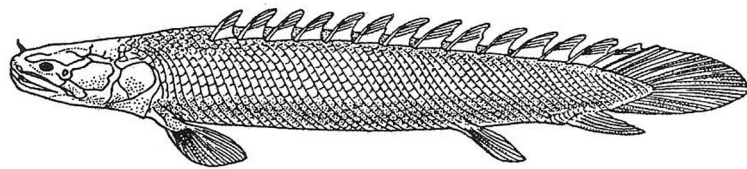


Figura 12.25: (Vista lateral). CLASSE OSTEICHTHYES. Um exemplo de actinoptério polypteriforme do gênero *Polypterus*, conhecido como “bichir”.

OS CHONDROSTEI (CONDRÓSTEOS)

Os chondrostei são representados atualmente pelo esturjão (muito pescado por causa do caviar) (Figura 12.26) e pelo peixe-espátula (Figura 12.27). Eram abundantes na Era Paleozóica a partir do período Devoniano, declinando no início da Era Mesozóica.

Esses peixes apresentam também um espiráculo. O esqueleto é quase todo cartilaginoso, com algumas regiões ossificadas. A cauda apresenta a coluna vertebral seguindo para o lobo superior da cauda (cauda heterocerca epicerca). O intestino apresenta válvula espiral (ou tiflossole). As escamas são do tipo ganóide, podendo formar escudos nos esturjões ou serem diminutos nos peixes-espátula.

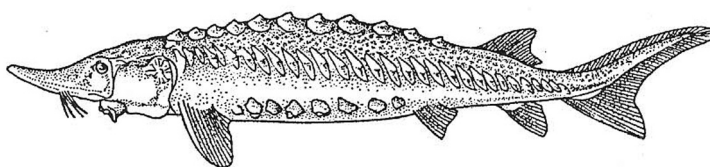


Figura 12.26: (a) Vista lateral; (b) vista ventral. CLASSE OSTEICHTHYES. Um exemplo de actinoptérigio condrósteo do gênero *Acipenser*, conhecido como "esturção".

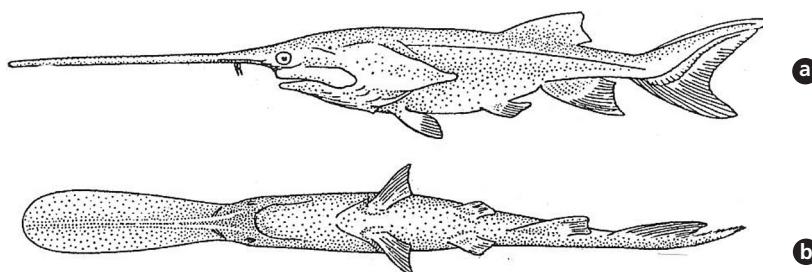


Figura 12.27: CLASSE OSTEICHTHYES. Um exemplo de actinoptérigio condrósteo do gênero *Polyodon*, conhecido como "peixe-espátula". (a) Vista lateral; (b) vista ventral.

OS NEOPTERYGII (NEOPTERÍGIOS)

Os neopterygii (neopterígijs: os novos peixes de nadadeiras raiadas) englobam os holostei (holósteos) e os teleostei (teleósteos).

Os neopterígijs apresentavam os raios das nadadeiras unidos por uma membrana (ao contrário dos Polypteriformes). Nas formas mais primitivas, as escamas são espessas, tornando-se delgadas nas formas mais recentes.

OS HOLOSTEI (HOLÓSTEOS)

Os holostei são atualmente representados pelo peixe-lagarto (*Lepisosteus*) (Figura 12.28) e pelo peixe-arco-íris (*Amia*), todos encontrados na América do Norte. São os neopterígijs atuais mais primitivos. O grupo surgiu na Era Mesozóica. A cobertura corporal desses peixes é espessa, encaixando-se uma nas outras formando uma armadura flexível. A nadadeira caudal nas duas formas é semi-heterocerca.

Os holósteos extintos apresentavam a abertura da boca pequena e circular quando vista de frente.

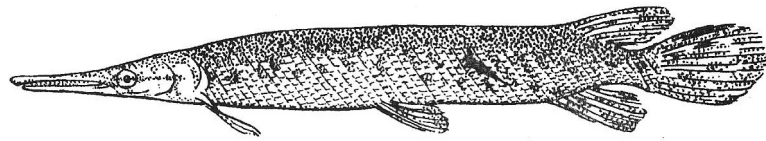


Figura 12.28: (Vista lateral). CLASSE OSTEICHTHYES. Um exemplo de actinoptério neoptério holósteo do gênero *Lepisosteus*, conhecido como “peixe-lagarto”.

OS TELEOSTEI (TELEÓSTEOS)

Os teleostei são considerados os representantes mais modernos dos neoptérios (Figura 12.29). São caracterizados por apresentarem o esqueleto totalmente ósseo, coluna com as vértebras completamente ossificadas. Normalmente a coluna vertebral na nadadeira caudal termina reta com a extremidade formada por vértebras modificadas em forma de placas (caudal homocerca). As escamas são finas, laminares e normalmente imbricadas (escamas elasmóides; elasmóide quer dizer em forma de lâmina). Nadadeiras com bastante maneabilidade.

A abertura da boca dos teleósteos é notável por ser bastante protrátil, fazendo com que os ossos pré-maxilares e maxilares se projetassem bastante.

Conclui-se que os teleósteos tiveram uma diminuição de peso corporal com a redução da espessura das escamas. A possibilidade de projeção da boca facilita a captura de alimentos. Também uma maior flexibilidade corporal surgiu com o fortalecimento do esqueleto, que é quase totalmente ossificado.

A bexiga natatória (estrutura que na maioria dos peixes modernos serve como órgão hidrostático) se desenvolveu e, em alguns casos, modificou para emissão ou recepção do som (uma vez que pode estar ligado ao ouvido em muitos peixes).

Essas modificações permitiram a grande diversificação e domínio desses peixes, atualmente nos *habitats* aquáticos de todo o mundo.

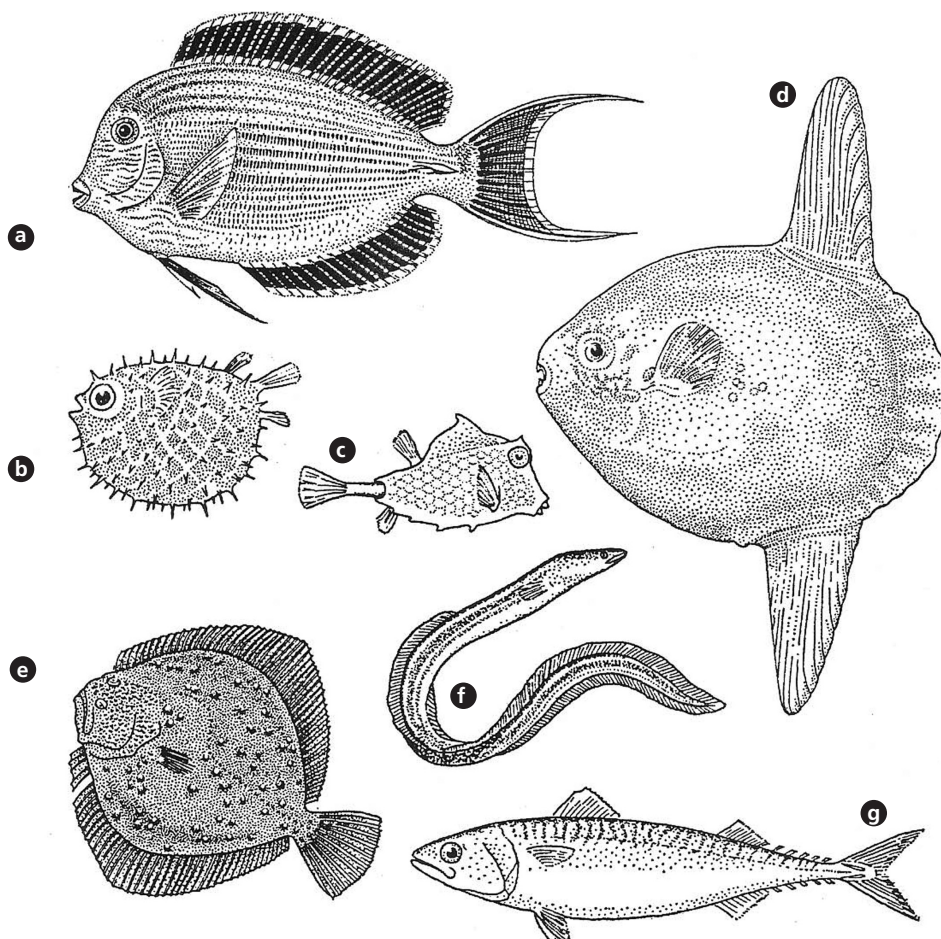


Figura 12.29: (Vista lateral). CLASSE OCTEICHTHYES. Exemplos de actinopterígios neopterígios teleósteos: (a) Peixe-cirurgião (gênero *Acanthurus*); (b) baiacu-espinhoso (gênero *Chilomycterus*); (c) peixe-cofre (gênero *Lactophrys*); (d) Peixe-lua (gênero *Mola*); (e) Linguado (gênero *Scophthalmus*); (f) enguia (gênero *Anguilla*); (g) cavalinha (gênero *Scomber*).

ATIVIDADES FINAIS

1. Comparando os Ostracodermas e os Placodermas, quais os avanços estruturais encontrados?

2. Na Era Mesozóica (período Triássico) surgiram as formas mais derivadas de tubarões: os neoselachii. Quais as foram as principais adaptações morfológicas com relação aos paleoselachii (da Era Paleozóica)?

3. Quem são os teleósteos e qual a razão do sucesso adaptativo desses peixes ósseos?

RESPOSTAS COMENTADAS

1. Os avanços estruturais ocorreram com o aparecimento das arcadas dentárias, nadadeiras pares e placas ósseas nos placodermas. Os ostracodermas não apresentavam arcadas dentárias e só possuíam nadadeiras ímpares. Com isso, os placodermas apresentaram uma capacidade de predação mais eficiente devido ao poder de se descolar e apreender as presas.

2. Os neoselachii são representados pelas formas mais derivadas de elasmobrânquios, com muitas formas extintas e pelos tubarões e raias atuais. A presença de uma coluna vertebral, de boca ventral, porém com facilidade de se projetar para a frente, de dentes de formas variadas, de nadadeiras soltas do ventre e a redução do esqueleto de nadadeiras permitiram que essas formas tivessem o seu peso reduzido, maior flexibilidade e maior capacidade de nadar, o que os tornou mais capazes de predação.

3. Os teleósteos (Teleostei) são os peixes ósseos mais modernos. Com o esqueleto totalmente ossificado e coluna com vértebras completas, além da abertura da boca que facilita a projeção das arcadas e a presença de uma bexiga natatória funcional, permitiu a grande diversificação desse grupo de peixes e que atualmente dominam os habitats aquáticos de todo o mundo.

RESUMO

Os peixes não formam um grupo natural, isto é, não possuem um ancestral comum. Todas as classes surgiram na Era Paleozóica. Os ostracodermas originaram-se no período Cambriano Superior, há pouco mais de 500 milhões de anos. Apresentavam uma armadura óssea externa e não possuíam arcadas dentárias. Os acantódios apareceram há de cerca de 450 milhões de anos, no período Ordoviciano. Tiveram grande diversidade no Devoniano, desaparecendo em seguida. O corpo era ornamentado por espinhos. Os placodermas surgiram no período Devoniano há 400 milhões de anos, perdurando até o período Carbonífero (cerca de 350 milhões de anos atrás). Possuíam uma armadura óssea corporal dividida em um escudo cefálico e um torácico. Junto com os acantódios, os placodermas foram os primeiros vertebrados a apresentarem nadadeiras pares e arcadas dentárias. No período Siluriano há 440 milhões de anos surgiram os peixes cartilaginosos seguido dos peixes ósseos. Os primeiros tubarões tiveram grande diversidade no período Devoniano. Eram peixes pesados com espinhos dorsais e possuíam notocorda (os Paleoselachii). Os tubarões modernos eram formas mais leves apresentando uma coluna vertebral (os Neoselachii). Os peixes ósseos se diversificaram em peixes com nadadeiras carnosas (os Sarcopterygii) e peixes com nadadeiras com raios (os Actinopterygii). O primeiro grupo é composto pelos peixes pulmonados (Dipnoi) conhecidos como pirambóias e pelos Coelacanthiformes ou celacantos. Existem muitos representantes fósseis de sarcopterígeos. Os Actinopterygii são representados pela maioria dos peixes ósseos. Cerca da metade das espécies de vertebrados pertencem a este grupo. Existem três grupos de actinopterígeos: os Polypteriformes, os Chondrostei e os Neopterygii.

AULA 13

Classes Myxini e Cephalaspidomorphi

Meta da aula

Apresentar as principais características dos peixes-bruxa e lampréias, sua morfologia, anatomia e sistemas.

objetivo

Ao final desta aula, você deverá ser capaz de:

- caracterizar e definir as classes Myxini e Cephalaspidomorphi quanto à sua morfologia e anatomia e biologia.

Pré-requisito

Para melhor compreensão desta aula, é importante que você releia a disciplina Introdução à Zoologia.

INTRODUÇÃO

Os Myxini e os Cephalaspidomorphi são representados respectivamente pelos peixes-bruxa (ou feiticeiras) e lampréias.

As duas classes atuais são freqüentemente denominadas agnatha (do grego *a* = sem + *gnatha* = arcada dentária) ou cyclostomata (do grego *cyklos* = circular + *stoma* = boca circular) e inclusas dentro de um mesmo táxon, mas não possuem um grupo natural, portanto não possui um ancestral comum. O nome cyclostomata se adapta bem às lampréias, mas não aos peixes-bruxa.

As similaridades encontradas são resultantes de evolução convergente.

As duas classes se originaram de ancestrais semelhantes a peixes sem mandíbulas (Ostracodermas), mas que também não eram monofiléticos.

Características gerais

- ausência de arcadas dentárias;
- ausência de nadadeiras pares;
- corpo liso e cilíndrico, comprimido na região caudal;
- narina única e mediana;
- pele lisa com muitas glândulas de muco;
- cinco a dezesseis pares de brânquias;
- esqueleto basicamente cartilaginoso;
- notocorda persistente;
- costelas ausentes;
- gônada ímpar e sem ducto condutor;
- fecundação externa.

MORFOLOGIA EXTERNA

Os peixes-bruxa (Figura 13.1) e as lampréias (Figura 13.2) apresentam o corpo cilíndrico e com a cauda lateralmente comprimida. A cabeça inicia na extremidade do focinho, terminando na última abertura branquial. Não apresentam nadadeiras peitorais e pélvicas. As nadadeiras dorsal, caudal e anal estão presentes e muitas vezes unidas entre si.

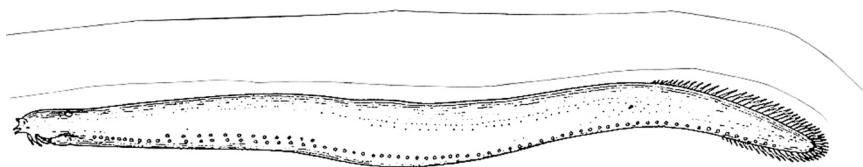


Figura 13.1: Peixe-bruxa, vista lateral.

Fonte: REMANE, A., STORCH, V. & WELSCH, U. 1980. *Zoologia sistemática. Clasificación del reino animal*. Ed. Omega, S.A. 637 p.

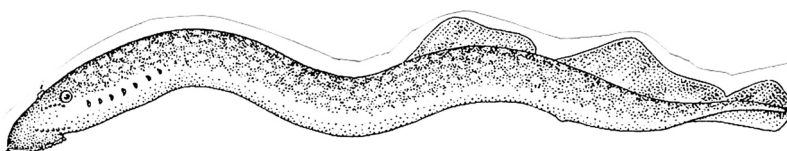


Figura 13.2: Lampréia, vista lateral.

Fonte: NORMAN, J.R. 1975. *A History of Fishes*. London/Ernest Benn Limited, 467 p.

1) Peixes-bruxa

As feiteiceiras ou peixes-bruxa são peixes de pequeno porte, atingindo por volta de um metro de comprimento. Na cabeça está localizada a boca, que é uma abertura vertical ornamentada por seis tentáculos sustentados por cartilagens internas. Apresentam dentes córneos pontiagudos e voltados para dentro em uma disposição organizada (Figura 13.3 e 13.4). O dente mediano localiza-se no teto da boca. Os outros dentes estão dispostos em fileiras e se movem para dentro e para fora. Apresenta uma abertura nasal (apenas uma cápsula olfatória) se comunicando com a faringe (Figura 13.5 e 13.6). A cabeça termina na última abertura branquial, que pode variar de 1 a 16 aberturas (Figura 13.1). Os olhos são degenerados e cobertos por uma pele fina (Figura 13.7). A nadadeira dorsal está ausente. A cauda se estende até a superfície dorsal (Figura 13.1).

Lateralmente alinhada ao longo do corpo, inúmeras aberturas ou poros secretam uma enorme quantidade de muco (Figura 13.1), o qual forma um mecanismo de defesa. A quantidade de muco evita que predadores possam devorar esses peixes, uma vez que podem ficar sufocados. Após o perigo, o peixe-bruxa efetua um nó com o corpo, que é bastante flexível, e em seguida desfaz esse nó, empurrando e livrando-se, assim, do muco (Figura 13.8).

O número de aberturas brânquias não corresponde ao número interno de aberturas. Isso ocorre porque estas estão localizadas em posição mais posterior, próximas ao meio do corpo. Cada bolsa branquial se abre diretamente na faringe, porém se comunica ainda internamente com um tubo que desemboca em uma única abertura (Figura 13.6 e 13.7). Provavelmente, esse arranjo é uma adaptação ao modo de vida no substrato.

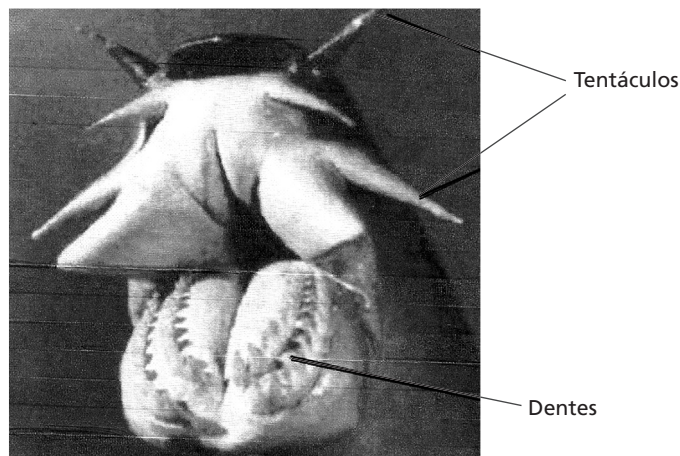


Figura 13.3: Detalhe da boca, dentes e tentáculos de um peixe-bruxa.
Fonte: MAYSEY, J.G. 1996. *Discovering Fossil Fishes*. Henry Holtand Company, New York. 223 p.

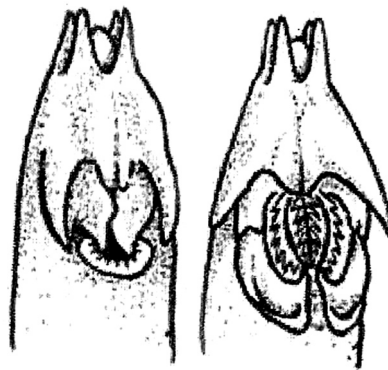


Figura 13.4: Detalhe de boca, dentes e tentáculos de um peixe-bruxa.

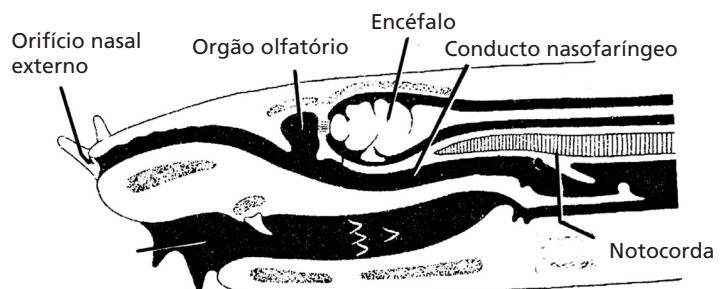


Figura 13.5: Corte sagital da cabeça de um peixe-bruxa.
Fonte: REMANE, A., STORCH, V. & WELSCH, U. 1980. *Zoologia sistemática. Clasificación del reino animal*. Ed. Omega, S.A.637 p.

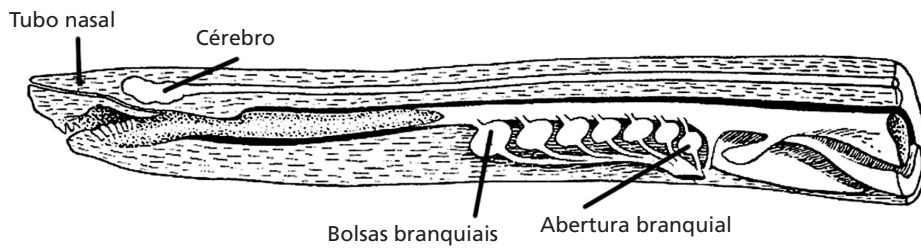


Figura 13.6: Corte sagital da cabeça de um peixe-bruxa.
 Fonte: NORMAN, J.R. 1975. *A History of Fishes*. London/Ernest Benn Limited, 467 p.

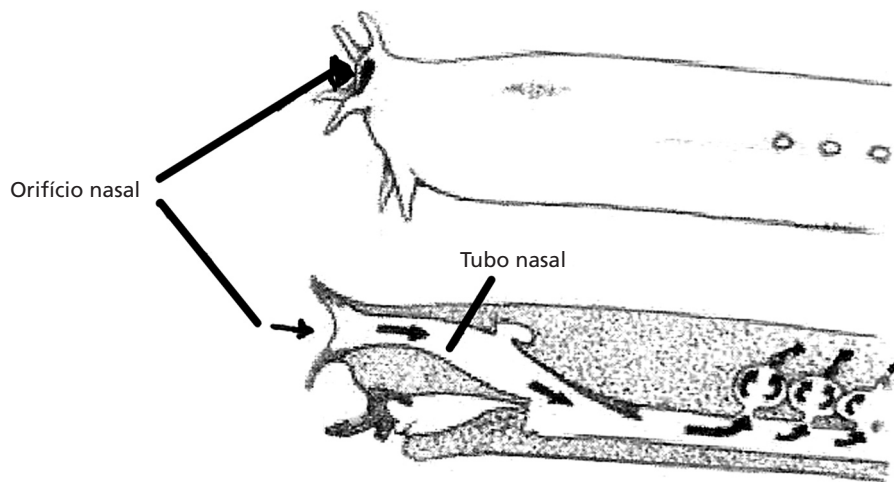


Figura 13.7: Corte sagital da cabeça de um peixe-bruxa.

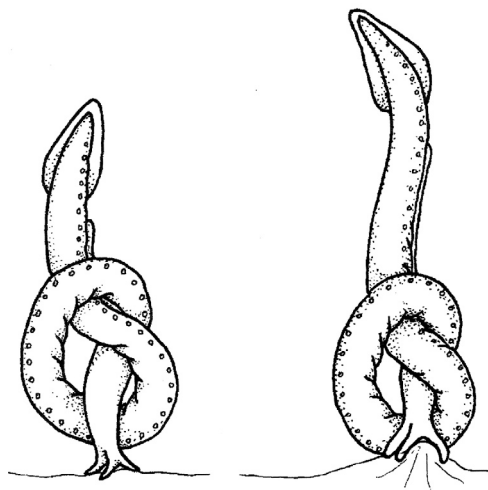


Figura 13.8: Nó efetuado por um peixe-bruxa para a retirada do muco corporal.

2) Lampréias

Embora as lampréias apresentem algumas semelhanças com os peixes-bruxa, estruturalmente são bastante diferentes. Podem atingir um pouco mais de um metro de comprimento. Possuem uma única narina, que não se comunica com a faringe (Figura 13.9). Os olhos são desenvolvidos (Figura 13.2). Possuem um olho pineal situado entre os olhos e posterior às narinas (Figura 13.10). Possuem dois canais semicirculares no ouvido, de cada lado da cabeça. A boca está localizada em um funil oral carnudo cercado por dentes córneos. Existe centralmente uma língua prostrátil composta também por dentes córneos (Figura 13.11).

Possuem sete pares de aberturas branquiais posicionadas lateralmente (Figura 13.2).

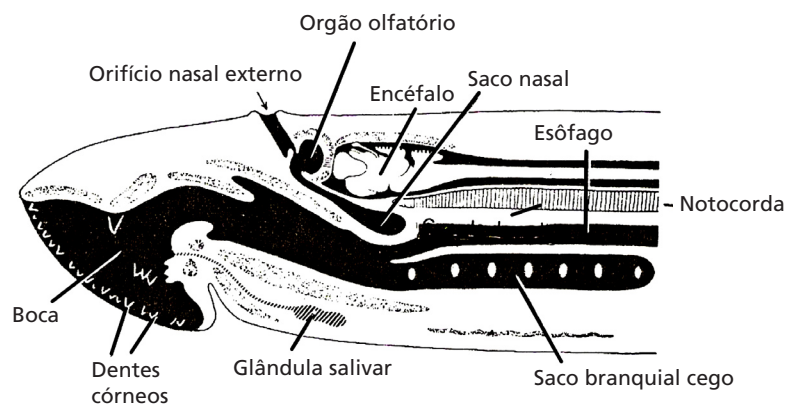


Figura 13.9: Corte sagital da cabeça de uma lampréia.

Fonte: REMANE, A., STORCH, V. & WELSCH, U. 1980. *Zoologia sistemática. Clasificación del reino animal*. Ed. Omega, S.A. 637 p.

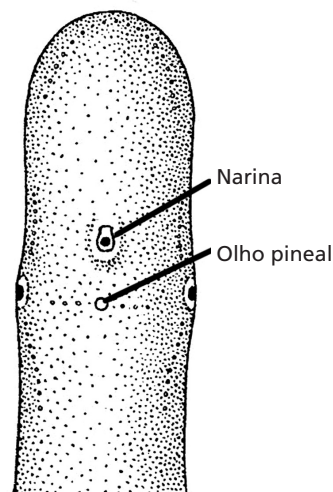


Figura 13.10: Cabeça de uma lampréia (vista dorsal).

Fonte: NORMAN, J.R. 1975. *A History of Fishes*. London/Ernest Benn Limited, 467 p.

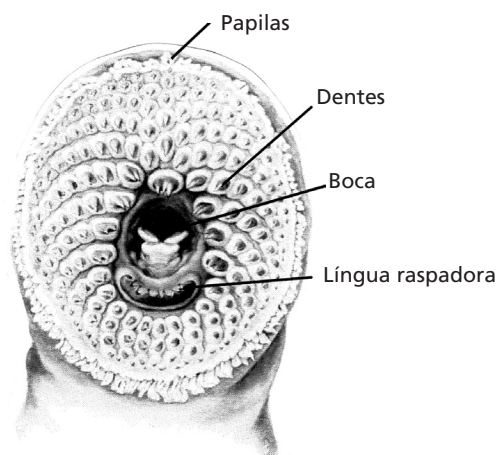


Figura 13.11: Boca de uma lampréia apresentando o funil bucal, as papilas orais, os dentes córneos e a língua raspadora.

ASPECTOS BIOLÓGICOS

Os peixes-bruxa são exclusivamente marinhos, sendo encontrados em águas frias de quase todos os oceanos. Vivem em colônias, onde cada indivíduo se estabelece em uma toca no substrato. Geralmente se alimentam de peixes moribundos ou mortos e de invertebrados (poliquetas principalmente). Secretam muco importante na alimentação e como defesa, pois elas podem bloquear as brânquias dos outros peixes, causando sufocamento.

São conhecidas mais de 64 espécies. No Brasil, existem quatro espécies pertencentes aos gêneros *Eptatretus*, *Myxine* e *Nemamyxine*, encontradas desde o Rio de Janeiro (Cabo Frio) até o Rio Grande do Sul, entre profundidades de 80 a 810 metros.

As lampréias adultas se fixam em peixes e, com as papilas orais e os dentes córneos, efetuam sucção para melhor adesão (Figura 13.12). A língua se encarrega de raspar a carne da vítima, e, com uma saliva anticoagulante, faz com que o peixe parasitado sangre até ficar fraco, quando, então, a lampréia busca outra vítima.

As lampréias não necessariamente matam seus hospedeiros, mas deixam suas vítimas enfraquecidas e com feridas abertas. Podem atacar cetáceos além de peixes. Existem casos de tentativas de atacar o homem em rios norte-americanos.

Todas as lampréias marinhas entram em água doce para reproduzir (são anádromas), e algumas são exclusivamente dulcícolas.

O coração é protegido pela cartilagem pericárdica, que é uma continuação da cesta branquial.

O esqueleto axial é formado apenas pela notocorda e por vestígios de arcos vertebrais (arcualia). Por esse motivo, muitas vezes as lampréias são colocadas no táxon Vertebrata.

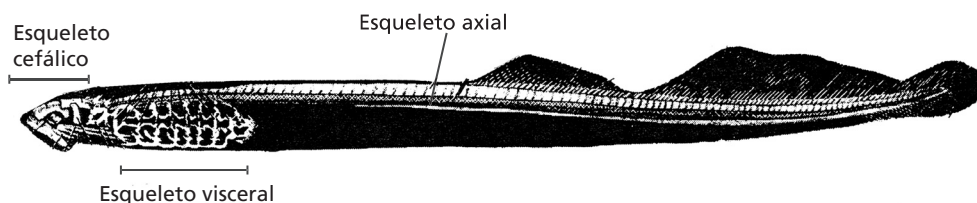


Figura 13.13: Corte sagital do corpo de uma lampréia evidenciando o esqueleto.
Fonte: LAGLER, K. F.; BARDACH, J. E.; MILLER, R. R. & PASSINO, D. R. M. 1977. *Ichthyology*. John Willey & Sons, N. York. 506p.

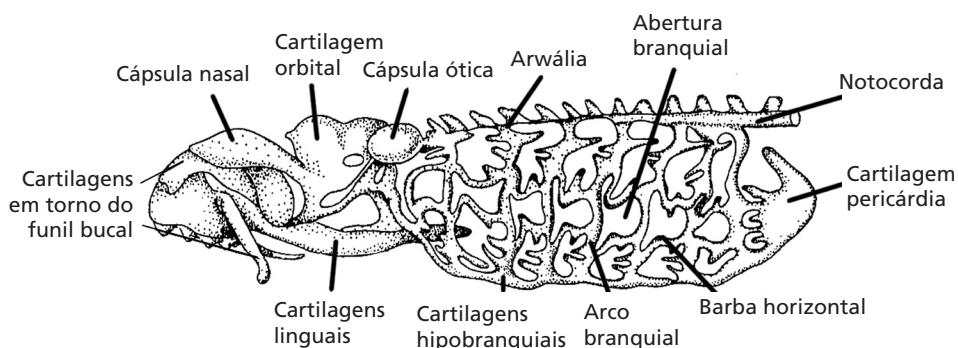


Figura 13.14: Esqueleto cefálico, visceral e axial de uma lampréia.
Fonte: WARREN, F. W. & LIEM, K. F. 1994. *Functional Anatomy of the Vertebrates. An Evolutionary Perspective*. Saunders College Publishing, 788p.

Aparelho digestivo

Nas lampréias o trato digestivo é reduzido, uma adaptação à dieta de sangue e outros fluidos, facilitando assim a absorção e digestão.

Um funil bucal cônico circundado por dentes córneos encerra a pequena boca, que é movimentada pela ação da língua raspadora (Figuras 13.11 e 13.15). Glândulas salivares produzem saliva com efeitos anticoagulantes, citolíticos e hemolíticos.

A faringe é curta e formada dorsalmente pelo esôfago, abaixo dele localiza-se o tubo respiratório encerrando as sete aberturas branquiais. Entre a boca e o tubo respiratório existe o véu (velum), que protege essa entrada (Figuras 13.15 e 13.16). O esôfago, através de uma válvula, continua no intestino. Não existe estômago nem pâncreas. Uma válvula tiflossole encontra-se no intestino que, por sua, vez termina no ânus (Figura 13.17). O fígado só possui um lóbulo.

A larva não é hematófaga, e alimenta-se de partículas provenientes da água através de filtração. Nessa fase, a boca é formada pelos lábios superior e inferior e não possui olhos desenvolvidos (Figura 13.18). O alimento que penetra na boca e passa pela faringe é capturado pelo muco formado pelo endóstilo que está localizado na região inferior da faringe (Figura 13.17). O muco com os nutrientes segue para o intestino e o ânus. Na larva, em um estágio avançado de desenvolvimento tem início a formação do funil bucal enquanto os olhos se desenvolvem (Figura 19). A próxima etapa é a hematofagia.

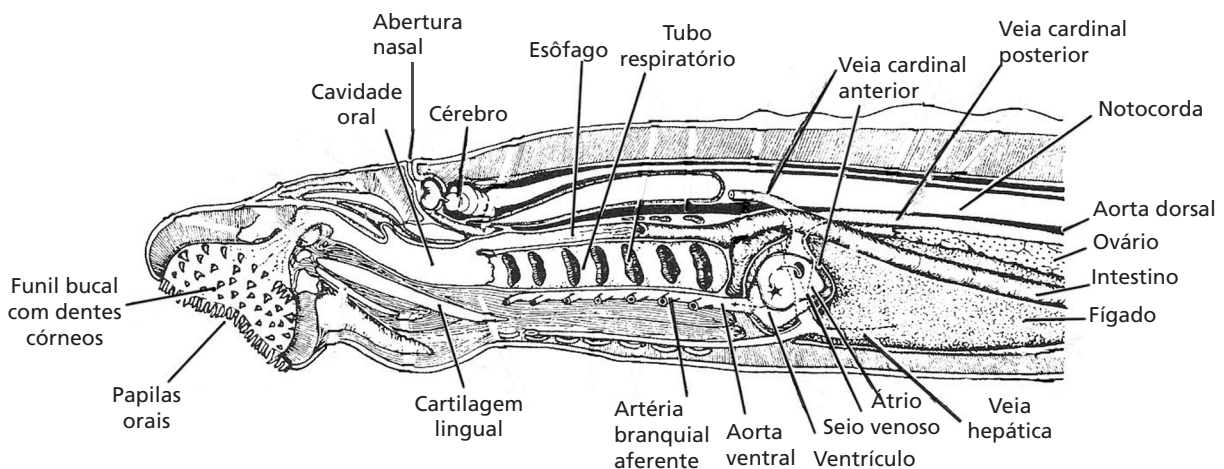


Figura 13.15: Corte sagital da cabeça de uma lampréia.

Fonte: LAGLER, K. F.; BARDACH, J. E.; MILLER, R. R. & PASSINO, D. R. M. 1977.

Ichthyology. John Willey & Sons, N. York. 506p.

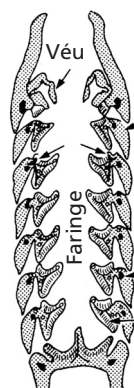


Figura 13.16: Corte transversal esquemático da região branquial de uma lampréia.

Fonte: CHALINE, J. 1990. *Paleontology of Vertebrates*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, N. York, 186p.

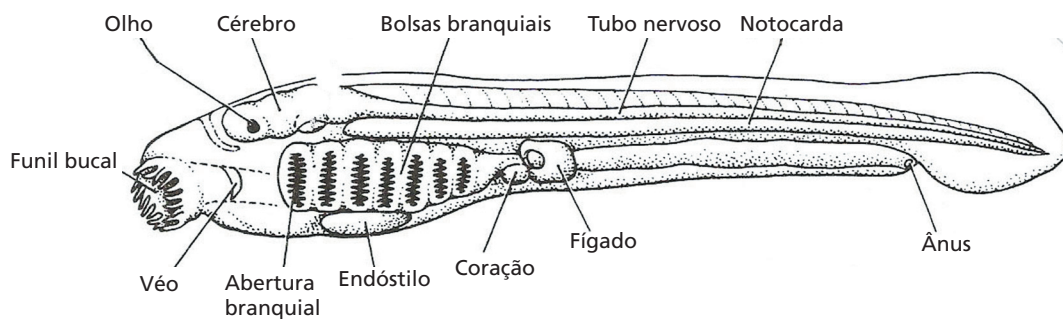


Figura 13.17: Desenho esquemático de uma larva de lampréia.

Fonte: McFARLAND, W. N., POUGH, F. H., CADE, T. J. & HEISER, J. B. 1985. *Vertebrate Life*.

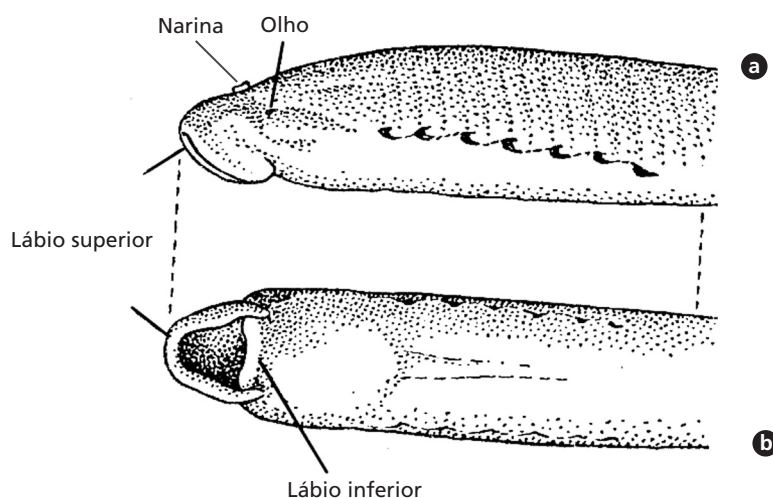


Figura 13.18: Cabeça de uma larva de lampréia. a.lateral, b. ventral.

Fonte: NORMAN, J. R. 1975. *A History of Fishes*. London/Ernest Benn Limited, 467 p.

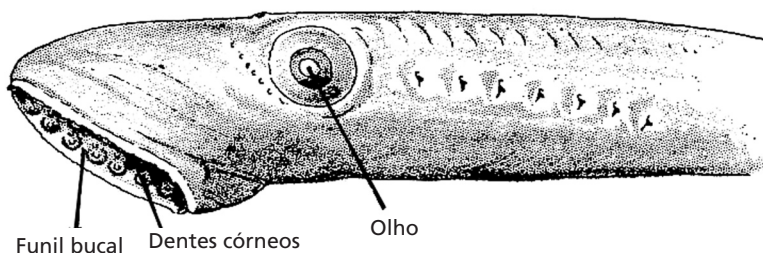


Figura 13.19: Cabeça de uma larva de lampréia em fase final de metamorfose.

Fonte: NORMAN, J. R. 1975. *A History of Fishes*. London/Ernest Benn Limited, 467 p.

Aparelho respiratório

Nos peixes-bruxa, as aberturas branquiais não correspondem ao número interno de brânquias. Isso ocorre porque estas estão localizadas em posição mais posterior, próximas ao meio do corpo (Figura 13.6). Na família Myxinidae, seus representantes podem ter de cinco a sete aberturas, enquanto que na família Eptatretidae variam de cinco a quinze aberturas.

Internamente, as brânquias têm o formato de bolsas (*bursae branchiales*) (Figuras 13.6 e 13.7) de superfície alargada constituídas por pregas alargadas, onde ocorre a microcirculação. A água rica em oxigênio penetra pela narina, e na faringe atinge as bolsas branquiais, ocorre a hematose e a água pobre em oxigênio sai pela única abertura externa (Figuras 13.6 e 13.7).

As lampréias e os demais peixes diferem dos peixes-bruxa por apresentarem as brânquias sustentadas pelos arcos branquiais e formadas por lamelas duplas.

As lampréias possuem sete pares de aberturas branquiais. Nas lampréias, as câmaras branquiais são desenvolvidas e suportadas pela cesta branquial cartilaginosa.

A larva, sendo de vida livre, tem a respiração como a mesma dos demais peixes: a água entra pela boca, atinge a faringe, chega ao tubo respiratório onde ocorre a hematose e sai pelas aberturas branquiais.

Nos adultos hematófagos, como a boca está ocupada no ato de apreensão e raspagem da pele da vítima, a água rica em oxigênio entra então pelos poros branquiais, chega nas branquiais onde acontece a hematose e retorna pelos poros branquiais.

Aparelho circulatório

O coração situa-se posteriormente às aberturas das brânquias e é protegido pela membrana pericárdica. Apresenta um átrio e um ventrículo.

Assim como na maioria dos peixes a circulação é simples, o sangue venoso passa apenas uma vez pelo coração. A hematose ocorre nas brânquias.

O átrio é grande, sem uma forma definida, apresenta paredes finas, liga-se ao ventrículo e recebe o sangue venoso que vem do corpo e das veias hepáticas.

O ventrículo apresenta paredes grossas, possui a forma de uma pirâmide e se liga à artéria aorta ventral que se ramifica nas artérias branquiais esquerda e direita (onde ocorre a hematose).

O sangue venoso chega ao coração procedente do corpo e da cabeça pelas veias cardinais (anteriores e posteriores), pelas veias hepáticas, pelas veias subintestinais e pela veia hepática (formada a partir do sistema porta-hepático). Não ocorre o sistema porta-renal.

Saindo do coração, o sangue segue até as brânquias, onde é oxigenado (hematose). Na região superior da cabeça, as artérias branquiais enviam o sangue para a região anterior da cabeça pelas artérias carótidas. Atrás das brânquias, as artérias branquiais se unem em uma única artéria carótica dorsal que manda o sangue para o corpo.

Ao contrário dos outros vertebrados, os peixes-bruxa possuem corações acessórios na região caudal em adição ao coração localizado próximo às brânquias (como nos outros peixes, provavelmente por possuírem baixa pressão sangüínea).

Aparelho reprodutor, reprodução e aparelho urogenital

Algumas espécies de peixe-bruxa são hermafroditas. A fecundação é externa. Os ovos são ovais ou cilíndricos, protegidos por uma pequena casca, e são depositados no substrato. Não possuem forma larvar.

Os rins se comunicam com os ureteres, que desembocam em uma papila urinária (**Figura 13.20**).

As lampréias possuem sexos separados, e as fêmeas produzem milhares de ovos sem casca. A fecundação é externa, e a desova das lampréias ocorre em água doce, após longas migrações. Os machos escolhem um lugar protegido por pedras em fundos de águas calmas, porém com alguma corrente, buscam as fêmeas e as seguram com a boca sugadora, sacudindo-as violentamente. O ninho é feito pelos machos, que agrupam pedregulhos com a boca sugadora. Em seguida, as fêmeas lançam os ovos, que são fecundados pelos machos. O esforço na reprodução faz com que as fêmeas morram logo e em poucos dias os machos também sucumbem.

Duas semanas depois nascem as larvas. São diferentes dos adultos e recebem o nome de Ammocoetes (ou amocetes). Entre sete a dez dias depois do nascimento, os amocetes deixam o ninho medindo cerca de 10 milímetros. Apresentam boca em forma de capuz com olhos não-funcionais sob a pele.

As correntes levam as pequenas larvas que vão se enterrando em substrato macio e se alimentam por filtração, vivendo assim por três a sete anos. Depois, já adultos, a boca torna-se um funil circundado por dentes, e o hábito hematófago tem início ocorrendo a ida para o mar. A fase adulta não ultrapassa dois anos. Em um ano as lampréias retornam aos rios para a reprodução.

As lampréias possuem sexos separados. O ovário e o testículo são ímpares, e desenvolvidos e localizados dorsalmente no espaço celomático. Os gametas são lançados para o exterior, passando antes pelo seio urogenital e depois pela papila urogenital.

As lampréias possuem dois rins do tipo mesonéfron, que como nos demais peixes, localizam-se dorsalmente no celoma, acompanhando a notocorda. Os rins são bem desenvolvidos, para regular os íons e manter a osmorregulação, permitindo que a lampréia sobreviva em diferentes salinidades. Assim como os peixes-bruxa, uma papila urogenital reúne os ductos urinários.

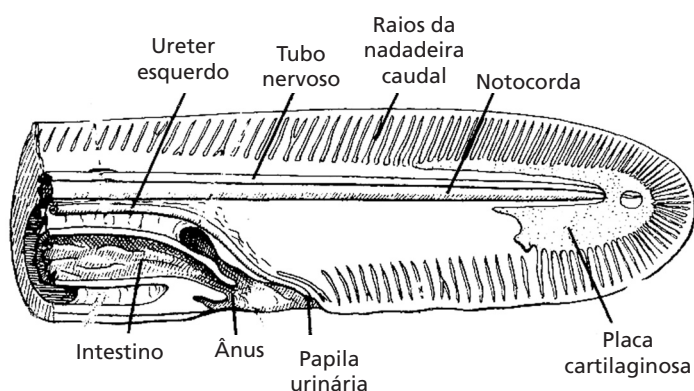


Figura 13.20: Corte sagital da região caudal de um peixe-bruxa.

Fonte: WARREN, F. W. & LIEM, K. F. 1994. *Functional Anatomy of the Vertebrates. An Evolutionary Perspective*. Saunders College Publishing, 788p.

Sistema nervoso

Os peixes-bruxa possuem apenas um canal semicircular de cada lado da cabeça. Os olhos são rudimentares, muitas vezes cobertos pela pele. Pelo menos um grupo de peixe-bruxa apresenta linha lateral.

O cérebro das lampréias se divide em três regiões. Anteriormente, no prosencéfalo e, encontram-se dois lobos olfativos relativamente desenvolvidos (Figuras 13.21 e 13.22); dorsalmente localiza-se o olho pineal, que provavelmente percebe claridade, e ventralmente a hipófise.

A segunda região é denominada mesencéfalo, região mediana onde fica a região óptica com os principais nervos cranianos relacionados à visão. Posteriormente, a região do rombocéfalo comporta a parte posterior do cérebro, que dá continuação à porção raquidiana. Nesta região, estão principalmente os nervos VII (facial), IX (glossofaríngeo) e o X (vago).

Os ouvidos apresentam dois pares de canais semicirculares. Os olhos das larvas são rudimentares, porém bastante desenvolvidos nos adultos. Ao contrário dos peixes-bruxa, existe uma linha lateral semelhante à dos peixes gnatostomados que se liga ao nervo vago (X) e que atinge a região cefálica.

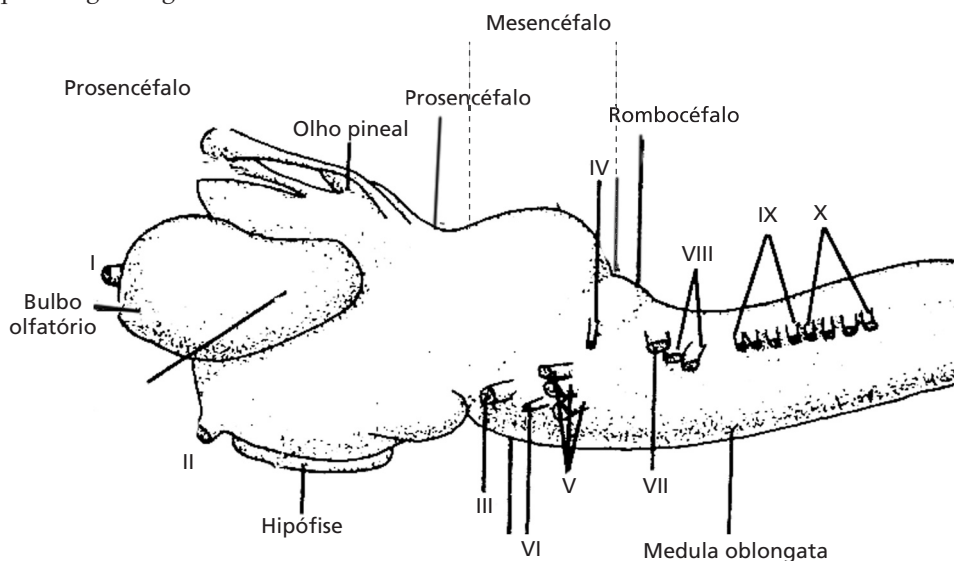


Figura 13.21: Regiões do cérebro de uma lampréia.

Fonte: JEFFERIES, R. P. S. 1986. *The Ancestry of the Vertebrates*. British Museum (Natural History), 376p.

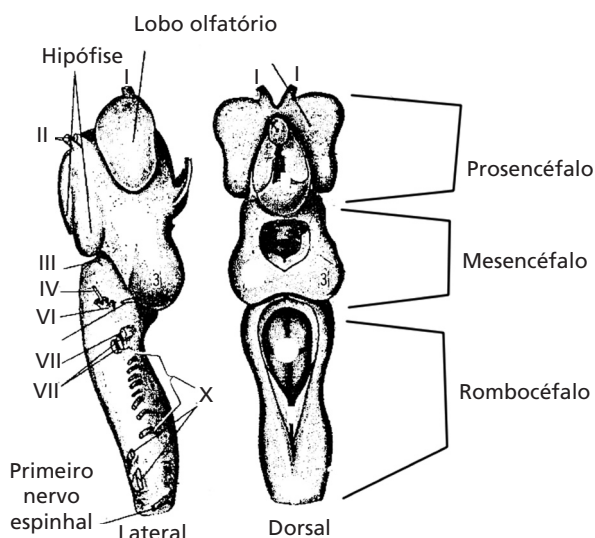


Figura 13.22: Regiões do cérebro de uma lampréia.

Fonte: LAGLER, K. F.; BARDACH, J. E.; MILLER, R. R. & PASSINO, D. R. M. 1977. *Ichthyology*. John Wiley & Sons, N. York. 506p.

Tabela 13.1: Tabela comparativa dos peixes agnatos atuais

Característica	Peixes-bruxa	Lampréias
	Myxini	Cephalaspidomorphi
Hábitat	Exclusivamente marinhos	Marinhos que penetram em água doce, algumas espécies exclusivas de água doce
Hábito alimentar	Alimentam-se de invertebrados bentônicos ou peixes moribundos	São hematoparasitas de outros peixes
Distribuição	Regiões temperadas	Regiões temperadas
Nadadeira dorsal	Apenas vestigial ou nenhuma	Uma ou duas
Nadadeira pré-anal	Presente	Ausente
Disco oral	Ausente	Presente
Dentes	Vários na língua e um no palato	Na língua e disco
Tentáculos	Presentes	Ausentes
Glândulas orais	Ausentes	Presentes
Olhos	Pouco desenvolvidos, degenerados	Muito desenvolvidos
Abertura naso-hipofiseal	Na frente da cabeça	No topo da cabeça
Saco naso-hipofiseal	Com comunicação com a faringe	Sem comunicação com a faringe
Aberturas branquiais externas	Um ou cinco a quinze pares afastados da cabeça	Sete próximas à cabeça
Aberturas branquiais internas	Separadas, diretamente na faringe	Em um tubo subfaríngeo comunicando-se com a cavidade oral
Número de brânquias	De Cinco a dezesseis pares	Sempre sete pares
Canais semicirculares	Um	Dois
Esqueleto branquial	Rudimentar	Em forma de cesta
Válvula espiral no intestino	Ausente	Presente
Reprodução	Desenvolvimento direto	Larva do tipo amocete
Corações acessórios na região caudal	Presentes	Ausentes
Ovos	Com casca	Sem casca
Baço	Ausente	Presente
Músculos nas nadadeiras medianas	Ausentes	Presente

ATIVIDADES FINAIS

1. Antigamente as lampréias e os peixes-bruxa eram classificados como Cyclostomata. Atualmente, eles pertencem a diferentes grupos. Cite quais características eles possuem para formar o antigo grupo (Cyclostomata) e as que caracterizam os grupos atuais.

2. Dois colegas biólogos encontram um “cyclostomata” preso a um peixe durante uma atividade pesqueira. Eles divergiram a respeito da classificação do animal associado ao peixe. Um deles acredita que o animal seja o peixe-bruxa e o outro a lampréia. De acordo com seu conhecimento dos agnatos vivos, qual dos colegas está certo, enfocando o mecanismo com qual este animal se alimenta?

3. Descreva o mecanismo de defesa utilizado pelos peixes-bruxa.

4. As lampréias são incluídas no grupo Vertebrata por possuírem vestígios de arcos vertebrais (arcualia). Explique por que existem dúvidas em posicionar os peixes-bruxa neste grupo.

5. Diferencie a reprodução em peixes-bruxa e lampréias.

RESPOSTAS COMENTADAS

1. As características que unem as lampréias e os peixes-bruxa em um grupo são resultantes de evolução convergente, ou seja, essas características não foram herdadas de um ancestral comum. São elas: boca circular, ausência de arcadas dentárias, ausência de nadadeiras pares, corpo liso e cilíndrico, comprimido na região caudal, narina única e mediana, pele lisa com muitas glândulas de muco, cinco a dezesseis pares de brânquias, esqueleto basicamente cartilaginoso, notocorda persistente, costelas ausentes, gônada ímpar e sem ducto condutor; fecundação externa. Atualmente elas são classificadas em grupos diferentes: os peixes-bruxa na classe Myxini e as lampréias na classe Cephalaspidomorphi.

Os peixes-bruxa são diferenciados das lampréias pelas seguintes características: ausência de ocelos, ducto olfatório conectado ao digestório, ausência de elementos vertebrais, glândulas de muco, presença de tentáculos, olhos reduzidos, um canal semicircular no ouvido interno, abertura naso-hipofiseal na frente da cabeça, desenvolvimento direto, exclusivamente marinhos, corações acessórios na região caudal, ovos com casca, ausência de baço, ausência de músculos nas nadadeiras medianas.

As características da classe Cephalaspidomorphi são: presença de estruturas vertebrais (arcualia), são parasitas, desenvolvimento indireto (larva ammocoetes), presença de dois canais semicirculares no ouvido interno, olhos desenvolvidos, coração controlado pelo sistema nervoso, ducto naso-hipofisário separado do tubo digestivo, ovos sem casca, presença de baço, presença de músculos nas nadadeiras medianas e podem viver tanto em ambiente dulcícola quanto em ambiente marinho.

2. Está certo aquele que indicou a lampréia como resposta. A principal parte da dieta de uma lampréia adulta consiste de fluidos corpóreos de outros vertebrados como peixes e mamíferos. Já as feiticeiras alimentam-se de peixes moribundos ou mortos e de invertebrados (poliquetas principalmente).

As lampréias adultas são parasitas de outros peixes e vertebrados. Elas se fixam ao corpo do animal (geralmente maiores) por meio de sucção, com a ajuda das papilas orais e os dentes córneos e da língua que raspa a ferida rasa formada no tegumento do hospedeiro. Uma glândula oral secreta um anticoagulante que impede a coagulação do sangue da vítima. O trato digestório é reto e simples, como se esperaria de um animal que se alimenta de sangue e líquidos teciduais.

As lampréias fazem com que o peixe parasitado sangre até ficar fraco quando, então, buscam outra vítima. Elas não necessariamente matam seus hospedeiros, mas deixam suas vítimas enfraquecidas e com feridas abertas. Podem atacar cetáceos além de peixes. Existem casos de tentativas de atacar o homem em rios norte-americanos.

3. Um mecanismo de defesa peculiar dos peixes-bruxa é providenciado pelas glândulas de muco (inúmeras aberturas ou poros lateralmente alinhados ao longo do corpo) que se abrem para o exterior na parede do corpo. As assim chamadas glândulas de muco secretam enormes quantidades de muco e filamentos protéicos firmemente enrolados. Os filamentos estendem-se em contato com a água do mar para manter o muco viscoso perto do corpo do peixe-bruxa. Este irritante comportamento aparentemente é inibidor para os predadores, uma vez que em contato, podem ficar sufocados. Uma feiticeira adulta consegue produzir muco suficiente em alguns poucos minutos para transformar o volume de água equivalente ao de um balde numa massa gelatinosa. Após o perigo, o peixe-bruxa efetua um nó com o corpo, que é bastante flexível, e em seguida desfaz esse nó, empurrando e livrando-se assim do muco.

4. Os peixes-bruxa e as lampréias pertencem a um grupo chamado Vertebrata. A princípio os integrantes desse grupo deveriam ter algum elemento vertebral que protegesse a notocorda ou a estrutura derivada desta, a coluna vertebral.

No entanto, os peixes-bruxa entre os vertebrados vivos, não possuem qualquer traço de vértebra; dessa forma, não deveriam ser incluídos no grupo. O nome Vertebrata deveria ser reservado para aqueles animais que realmente possuem qualquer elemento vertebral ou vértebras totalmente formadas.

5. Algumas espécies de peixe-bruxa são hermafroditas, mas a maioria possui sexos separados. A fecundação é externa. Os ovos são ovais ou cilíndricos, muito ricos em vitelo, são protegidos por uma pequena casca e depositados no substrato. Possuem desenvolvimento direto (não possuem forma larvar). Além disso, os peixes-bruxa não possuem ductos reprodutivos especializados, os ovos e os espermatozoides são liberados para o celoma saindo do corpo por meio de poros que se abrem na cloaca. Infelizmente, existe pouco conhecimento sobre a embriologia ou a biologia dos primeiros estágios da vida de qualquer peixe-bruxa.

As lampréias possuem sexos separados. O ovário e o testículo são ímpares e desenvolvidos e localizados dorsalmente no espaço celomático. Os gametas são lançados para o exterior, passando antes pelo seio urogenital e depois pela papila urogenital. As fêmeas produzem milhares de ovos sem casca.

A fecundação é externa. A desova das lampréias ocorre na maior parte das vezes em água doce, após longas migrações. Os machos escolhem um lugar protegido por pedras em fundos de águas calmas, porém com alguma corrente, buscam as fêmeas e as seguram com a boca sugadora sacudindo-as violentamente. O ninho é feito pelos machos, agrupam pedregulhos com a boca sugadora. Em seguida, as fêmeas lançam os ovos, que são fecundados pelos machos. O esforço na reprodução faz com que as fêmeas morram logo, e em poucos dias os machos também sucumbem.

As larvas são diferentes dos adultos e recebem o nome de Ammocoetes (ou amocetes). Entre sete a dez dias depois do nascimento, os amocetes deixam o ninho medindo cerca de dez milímetros. Apresentam boca em forma de capuz com olhos não funcionais sob a pele.

As correntes levam as pequenas larvas que vão se enterrando em substrato macio e se alimentam por filtração, vivendo assim por três a sete anos. Depois, já adultos, a boca torna-se um funil circundado por dentes, e o hábito hematófago tem início ocorrendo a ida para o mar. A fase adulta não ultrapassa dois anos. Em um ano, as lampréias retornam aos rios para a reprodução.

RESUMO

Os peixes sem arcadas dentárias (agnatos) são representados pelos peixes-bruxa (ou feiticeiras), classe Myxini, e pelas lampréias, classe Cephalaspidomorphi. Compartilham também as seguintes características: ausência de nadadeiras pares, corpo liso e cilíndrico e comprimido na região caudal, narina única e mediana, pele lisa com muitas glândulas de muco, cinco a dezesseis pares de brânquias, esqueleto basicamente cartilaginoso, notocorda persistente, costelas ausentes, gônada ímpar e sem ducto condutor e fecundação externa. Os peixes-bruxa diferem das lampréias por serem exclusivamente marinhos (algumas lampréias penetram em água doce ou são exclusivamente dulcícolas); alimentam-se de invertebrados ou peixes moribundos (as lampréias são hematófagas na fase adulta); os olhos são pouco desenvolvidos ou degenerados (as lampréias apresentam olhos bem desenvolvidos); saco naso-hipofiseal com comunicação com a faringe (sem comunicação nas lampréias).

AULA 14

Classe Chondrichthyes

Meta da aula

Apresentar as principais características dos peixes cartilaginosos, aspectos biológicos e sistemas.

objetivo

Ao final desta aula, você deverá ser capaz de:

- caracterizar e definir os peixes cartilaginosos atuais quanto à sua morfologia e à sua anatomia.

Pré-requisito

Para melhor compreensão desta aula, é importante que você releia a disciplina Introdução à Zoologia.

INTRODUÇÃO

A classe Chondrichthyes (do grego *chondros* = cartilagem + *ichthys* = peixes) é representada pelos peixes cartilaginosos ou condrictes e forma um grupo relativamente pequeno no que diz respeito ao número de espécies, se comparado com os peixes ósseos. Os tubarões, as raias, as quimeras são seus representantes, com pouco mais de 1.100 espécies atuais.

A maioria dos peixes cartilaginosos é marinha. O peixe-serra (que é uma raia) e o tubarão cabeça-chata penetram temporariamente em rios. Existe apenas uma família cujos representantes vivem totalmente em água doce dos rios da América do Sul (família Potamotrygonidae). Uma espécie de raia-manteiga vive exclusivamente em rios da África.

Os condrictes são grandes predadores, sendo a maioria carnívora. Alguns grupos, porém, como as jamantas e o tubarão-baleia são exemplos de peixes filtradores.

Em relação ao tamanho, os peixes cartilaginosos podem variar desde 15 cm de comprimento (como o tubarão-vagalume (*Squaliolus laticaudus*)) até cerca de 20 metros como o tubarão-baleia (*Rhincodon typus*), considerado o maior peixe do mundo. Dentre as raias, usualmente diz-se ser a raia-jamanta (gêneros *Manta* e *Mobula*) o maior representante, por alcançar cerca de 6 metros de envergadura e 5 metros de comprimento. Entretanto, o peixe-serra *Pristis pristis* pode atingir mais de 7 metros de comprimento total. A raia-chita (*Aetobatus narin*) com a sua finíssima cauda esticada pode atingir quase 9 metros de comprimento.

CARACTERÍSTICAS GERAIS

- esqueleto cartilaginoso, altamente calcificado;
- crânio sem suturas;
- corpo em geral coberto por dentículos dérmicos (escamas placóides);
- dentes com esmalte e dentina;
- sexos separados. Fêmeas geralmente maiores que os machos;
- machos com órgãos copuladores pares (denominados cláspers, mixopterígio ou pterigopódios) que se localizam nas nadadeiras pélvicas (um cláspers em cada nadadeira);
- fecundação interna;
- ovíparos ou vivíparos;
- ausência de bexiga natatória;
- estômago com válvula espiral (tíflossole);
- a maioria possui glândula de sal (glândula retal).

MORFOLOGIA EXTERNA

Os tubarões e as raias pertencem à subclasse Elasmobranchii, possuindo caracteristicamente fendas branquiais laminares (elasmobrânquios do grego *elasmos* = lâminas + *branchia* = brânquia). O crânio dos elasmobrânquios não está fusionado à arcada dentária superior, mas pode estar fixado por meio de estruturas que permitem boa mobilidade das arcadas. Os dentes podem estar individualizados ou fundidos, formando placas dentárias, como em algumas raias.

1) Tubarões

Externamente, a maioria dos tubarões apresenta o corpo fusiforme (**Figura 14.1**). Na cabeça (região da ponta do focinho até a última fenda branquial) estão situadas lateralmente as fendas branquiais. Estas podem variar de 5 a 7 (a maioria das espécies apresenta 5 fendas branquiais). Os olhos dos tubarões de fundo (bentônicos e/ou epibentônicos) são dispostos dorsalmente enquanto que os olhos dos tubarões pelágicos são laterais. Muitos tubarões (por exemplo, o tubarão-tigre e o tubarão-martelo) apresentam uma pálpebra nictitante inferior (ou simplesmente membrana nictitante) (**Figura 14.2**) que serve para proteger os olhos (apesar de semelhante, esta estrutura não é homóloga (não tem a mesma origem evolutiva) à pálpebra dos mamíferos). Atrás dos olhos (em alguns grupos) existe uma pequena abertura denominada espiráculo. Esta estrutura nos tubarões pode servir para a saída de água durante as atividades respiratórias, auxiliando o trabalho das fendas branquiais. As narinas geralmente ventrais apresentam duas aberturas: a abertura incurrente que é a mais externa e por onde penetra a água e a abertura excurrente mais interna por onde sai a água (**Figura 14.3**).

A região que vai da extremidade anterior da cabeça até as narinas é denominada focinho (rosto é a estrutura esquelética desta região, representada por uma cartilagem de sustentação: a cartilagem rostral). O tronco é a região que se inicia logo após a última fenda branquial terminando na cloaca. Desta região até a extremidade da nadadeira caudal está a região caudal. Esta região é formada pelo pedúnculo caudal e a própria nadadeira caudal.

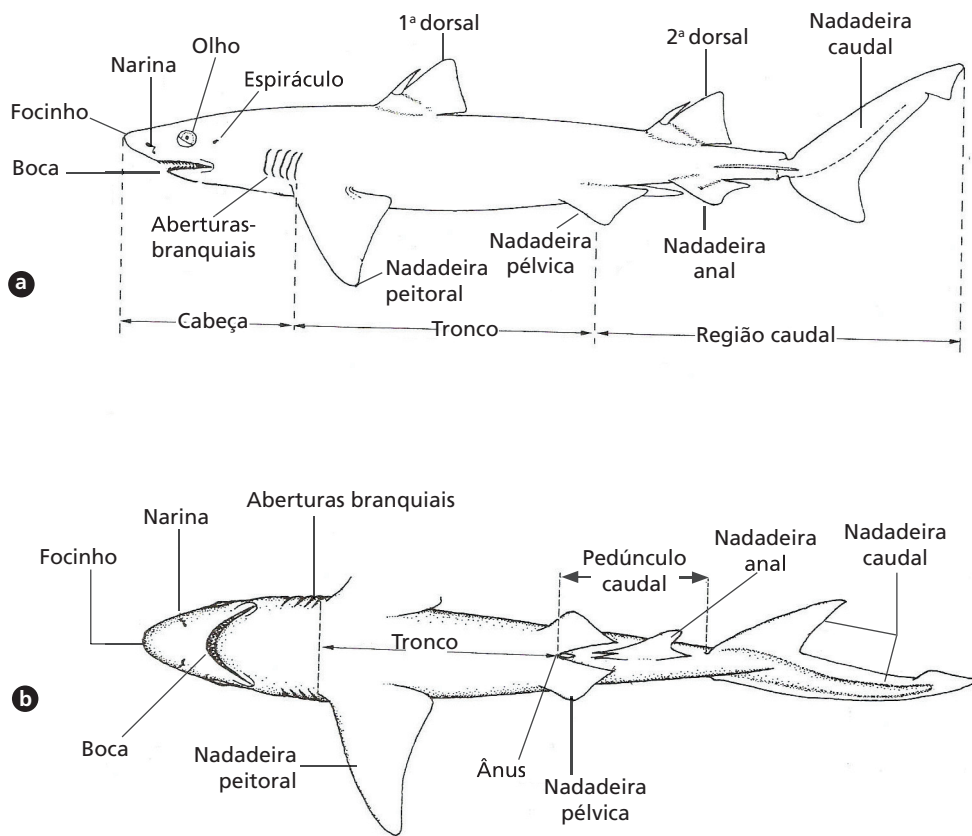


Figura 14.1: O corpo de um tubarão e suas divisões. (a) Vista lateral; (b) vista ventral.

Fontes: COMPAGNO, L.J.V. 2001. Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Volume 2. Bullhead, mackerel and carpet sharks (Heterodontiformes, Lamniformes and Orectolobiformes). FAO Species catalogue for Fishery Purposes. Nº 1, Vol.2. Rome, FAO. 2001, 269p.

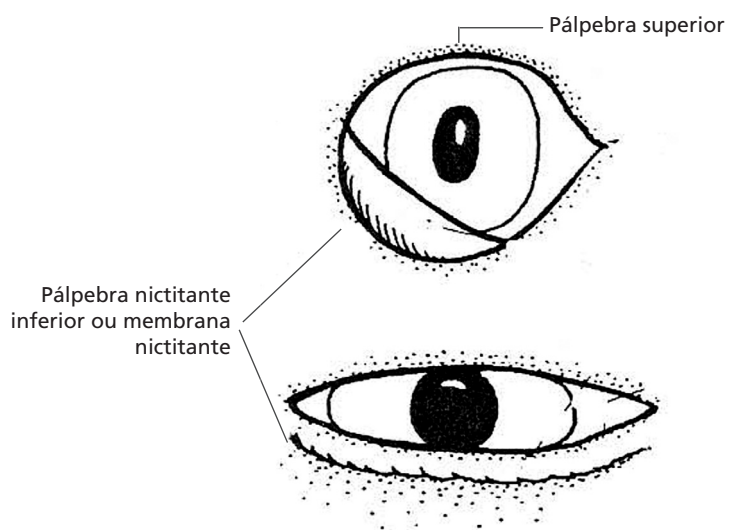


Figura 14.2: Olhos com pálpebra nictitante inferior (ou membrana nictitante).

Fonte: COMPAGNO, L.J.V. 2001. Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Volume 2. Bullhead, mackerel and carpet sharks (Heterodontiformes, Lamniformes and Orectolobiformes). FAO Species catalogue for Fishery Purposes. Nº 1, Vol.2. Rome, FAO. 2001, 269p.

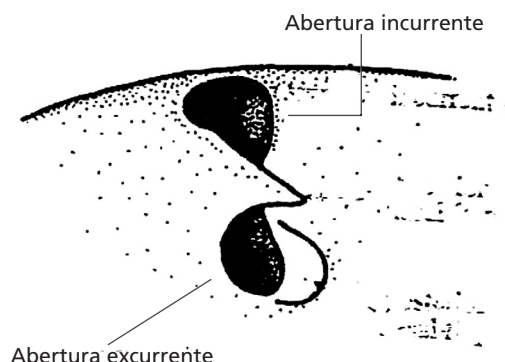


Figura 14.3: Narinas com aberturas incurrentes e excurrentes.

Fonte: COMPAGNO, L. J. V. 2001. Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Volume 2. Bullhead, mackerel and carpet sharks (Heterodontiformes, Lamniformes and Orectolobiformes). FAO Species catalogue for Fishery Purposes. Nº 1, Vol.2. Rome, FAO. 2001, 269 p.

Os tubarões possuem nadadeiras pares e ímpares. As nadadeiras pares são as nadadeiras peitorais e pélvicas e estão relacionadas às respectivas cinturas. Entre as nadadeiras peitorais localiza-se a cloaca. As nadadeiras ímpares são medianas com relação ao eixo do corpo. São elas as nadadeiras dorsais, anal e caudal. A maioria dos tubarões apresenta duas nadadeiras dorsais, uma nadadeira anal e uma caudal. Algumas espécies apresentam apenas uma única dorsal, como, por exemplo, o tubarão-de-sete-guelras (*Heptranchias perlo*). As nadadeiras dorsais em algumas espécies apresentam um espinho dorsal anterior (como o cação-bagre *Squalus cubensis*). Outras espécies não possuem nadadeira anal como o cação-anjo (*Squatina guggenheim*). A nadadeira caudal normalmente apresenta o lobo superior mais desenvolvido, suportando a coluna vertebral em seu interior (nadadeira caudal heterocerca epicerca) (Figura 14.4). A nadadeira caudal nos tubarões pelágicos (de massa d' água) é o principal órgão de locomoção.

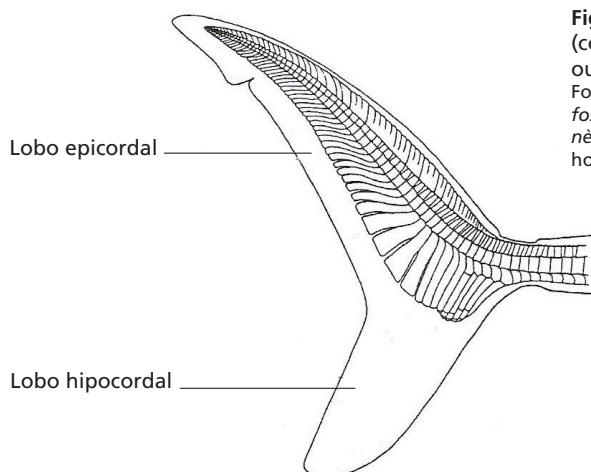


Figura 14.4: Nadadeira caudal heterocerca epicerca (com a coluna vertebral seguindo para o lobo superior, ou lobo epicordal).

Fonte: LEBRUN, P. 2001. Requins, Raies et autres chondrichthyes fossils. Tome 1: diversité, anatomie, classification et phylogénèse des requins et autres chondrichthyes. Minéraux & Fossiles, hors-series, n. 12, 112 p.

O corpo dos tubarões é totalmente recoberto por escamas placóides (Figura 14.5). Nas formas de fundo, que não são boas nadadoras, as escamas se modificam, tornando-se ásperas, surgindo até mesmo tubérculos dorsais como estruturas de defesa. Os grandes nadadores apresentam as escamas reduzidas para diminuir o atrito com a água melhorando a hidrodinâmica.

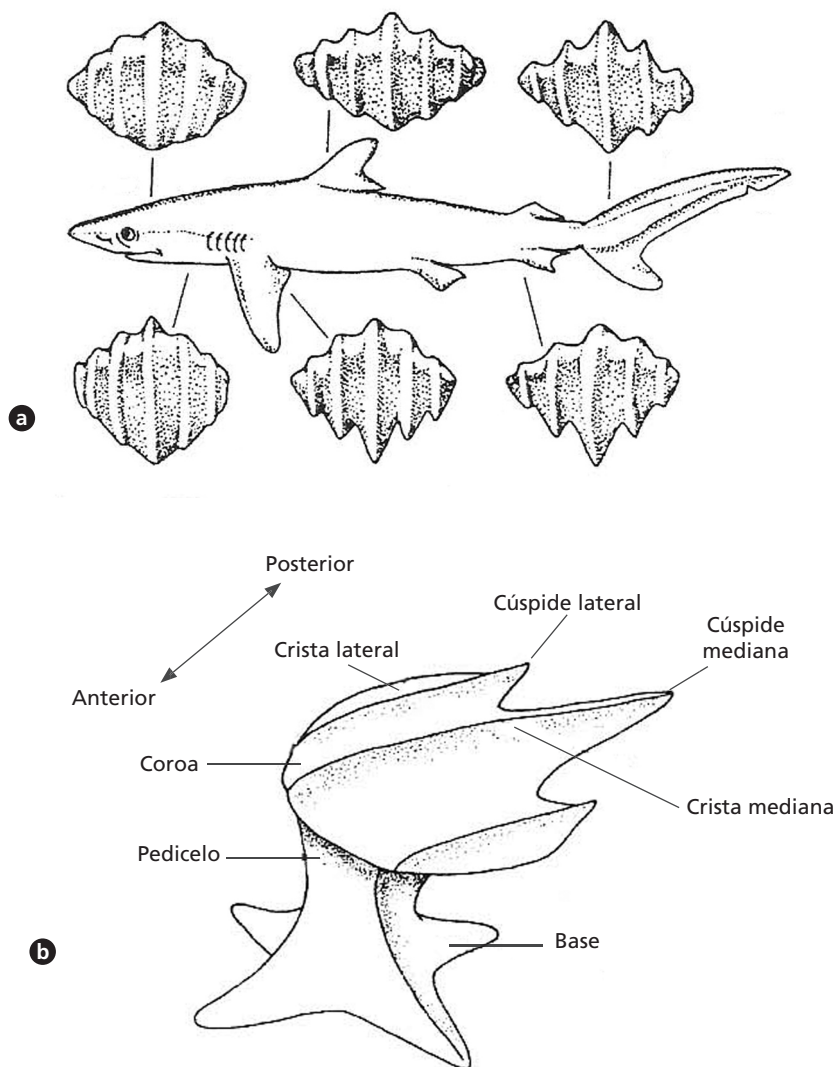


Figura 14.5: Escamas placóides. (a) Distribuição ao longo do corpo; (b) estruturas de um denticulo dérmico.

Fonte: LEBRUN, P. 2001. *Requins, Raies et autres chondrichthyes fossils. Tome 1: diversité, anatomie, classification et phylogénèse des requins et autres chondrichthyes*. Minéraux & Fossiles, hors-series, n. 12, 112 p.

Lateralmente no tronco existe uma linha lateral que perfura a pele entre as escamas e na cabeça (Figura 14.6). Espalhados pelo focinho ocorrem diminutos poros denominados ampolas de Lorenzini (Figura 14.7). Essas duas estruturas apresentam função sensorial.

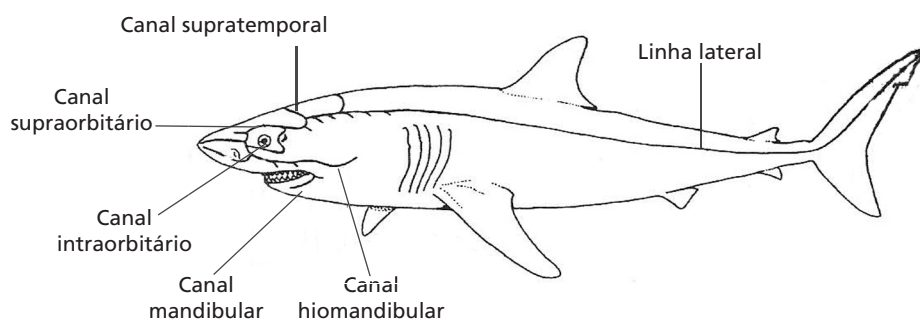


Figura 14.6: Disposição da linha lateral ao longo do corpo de um tubarão.

Fonte: LEBRUN, P. 2001. *Requins, Raies et autres chondrichthyes fossils. Tome 1: diversité, anatomie, classification et phylogénèse des requins et autres chondrichthyes*. Minéraux & Fossiles, hors-series, n. 12, 112 p.

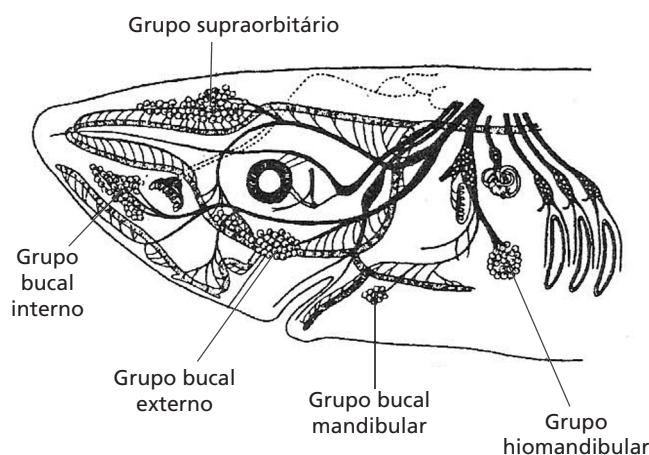


Figura 14.7: Disposição das ampolas de Lorenzini na cabeça de um tubarão.

Fonte: LEBRUN, P. 2001. *Requins, Raies et autres chondrichthyes fossils. Tome 1: diversité, anatomie, classification et phylogénèse des requins et autres chondrichthyes*. Minéraux & Fossiles, hors-series, n. 12, 112 p.

2) Raias

As raias apresentam o corpo achatado dorsoventralmente (Figura 14.8). As fendas branquiais (que variam de 5 a 6) estão localizadas na região ventral. Os olhos apresentam a sua margem superior unida ao topo da cabeça (nos tubarões a margem superior do olho é totalmente livre). Atrás dos olhos de todas as espécies, existe o espiráculo que serve para a entrada de água no ato da respiração. Assim como nos tubarões, os olhos e espiráculos das espécies que habitam o fundo são voltados para cima (por exemplo, a raia-viola). Nas formas pelágicas, os olhos e o espiráculo são laterais (por exemplo, as jamantas e as raias-chita).

Nenhuma raia possui membrana nictitante nos olhos. No entanto apresentam uma membrana na margem superior da pupila do olho denominada opérculo pupilar (*operculum pupillare*) que se expande ou contrai conforme a intensidade de luz (Figura 14.9).

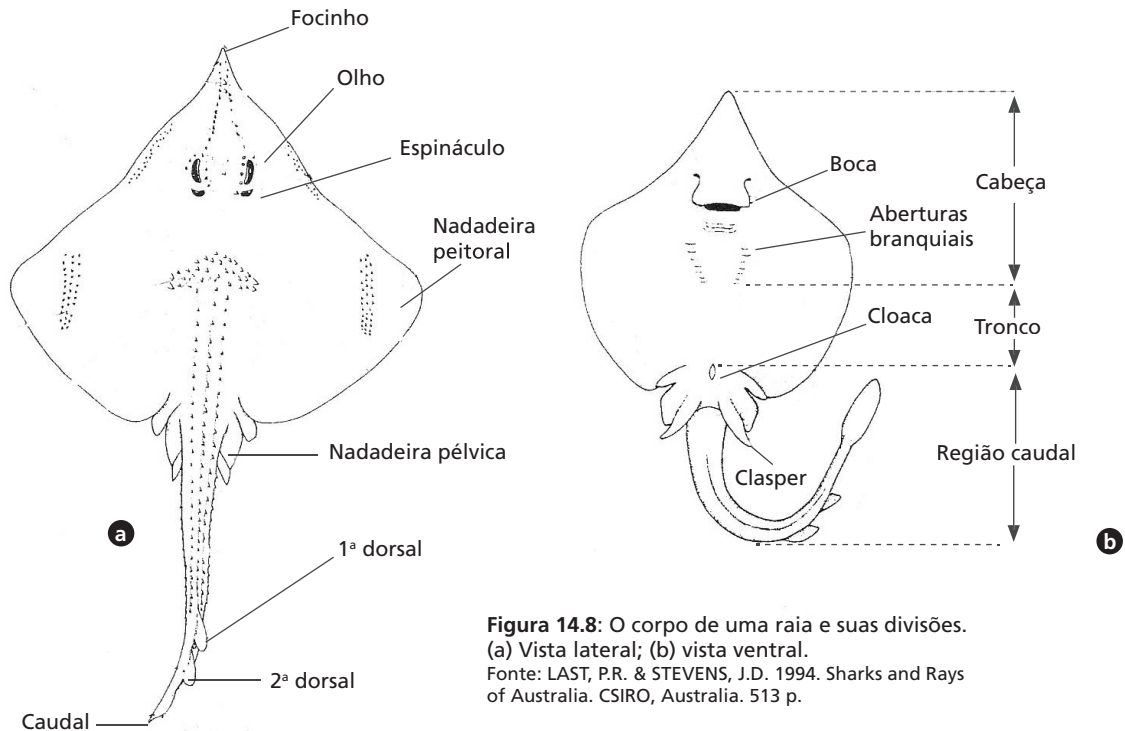


Figura 14.8: O corpo de uma raia e suas divisões. (a) Vista lateral; (b) vista ventral.
Fonte: LAST, P.R. & STEVENS, J.D. 1994. *Sharks and Rays of Australia*. CSIRO, Australia. 513 p.

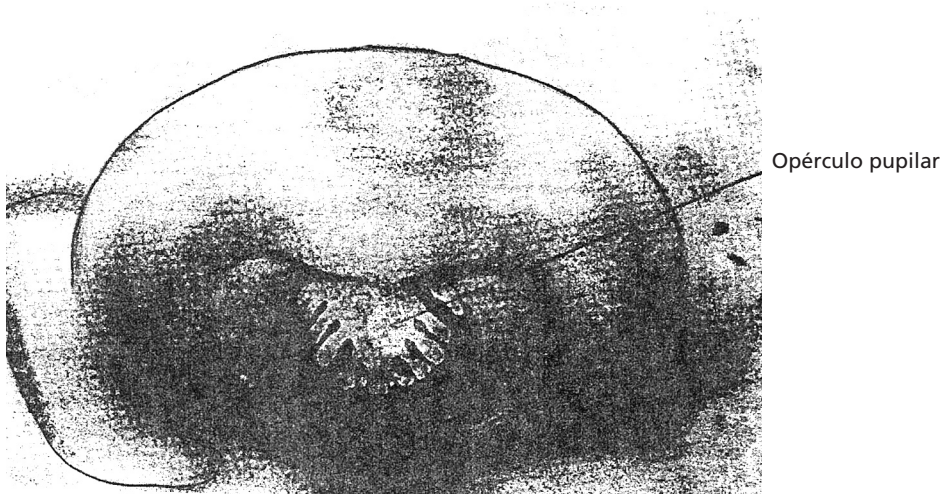


Figura 14.9: Detalhe do olho de uma raia evidenciando o opérculo pupilar.
Fonte: HODGSON, E.S. & MATHEWSON, R.F. (eds). 1978. *Sensory Biology of sharks, skates and rays*. Office of Naval Research, Department of the Navy, Arlington, Va. 666 p.

As narinas geralmente ventrais são iguais às dos tubarões, com suas aberturas incurrentes e excurrentes.

Algumas raias possuem focinho, que no peixe-serra é muito longo apresentando dentes laterais. O focinho é desenvolvido principalmente nas raias de fundo. Nas raias pelágicas como as jamantas, o focinho é bastante reduzido.

O tronco se inicia logo após a última fenda branquial terminando na cloaca. Desta região até a extremidade da nadadeira caudal está a região caudal.

Em todas as raias, as nadadeiras peitorais estão fusionadas à cabeça. Essa fusão vai formar o que podemos denominar disco. O disco das raias pode ter vários formatos. Por exemplo, nas raias elétricas, o disco é arredondado, nas raias-borboleta, o disco é losangular. As nadadeiras peitorais das raias pelágicas geralmente são mais desenvolvidas do que a das raias bentônicas, servindo como órgãos de locomoção. As raias bentônicas (raia-viola) possuem nadadeiras peitorais reduzidas. As nadadeiras pélvicas, assim como nos tubarões, são reduzidas.

As nadadeiras ímpares são variadas quanto ao número e forma. Algumas raias possuem duas nadadeiras dorsais (ex: raia-viola), outras possuem apenas uma nadadeira dorsal (ex: a raia-chita). Nenhuma raia apresenta nadadeira anal. A nadadeira caudal pode ser curta e larga (em forma quase de um leque irregular), assim como delgada e longa (em forma de chicote). Em algumas espécies existe um ferrão (geralmente com uma glândula de veneno na base).

O corpo das raias apresenta muitas variações. Em geral, nas formas de fundo o corpo é revestido por escamas e tubérculos dorsais. As raias pelágicas apresentam o corpo liso, o que diminui totalmente o atrito com a água. As raias elétricas, que geralmente habitam o fundo do mar, têm os órgãos de eletricidade localizados na região das nadadeiras peitorais. O corpo também é liso, talvez para poder facilitar a transmissão da eletricidade.

Por apresentarem o corpo achatado dorsoventralmente, não ocorre exatamente uma linha lateral, mas uma distribuição de poros sensoriais dorsalmente e ventralmente, além das ampolas de Lorenzini na cabeça (**Figura 14.10**).

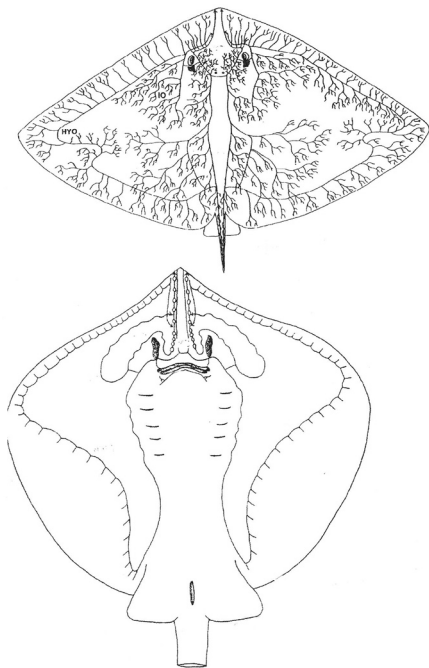


Figura 14.10: Disposição da linha lateral espalhada pelo corpo de uma raia. (a) Vista dorsal; (b) vista ventral.

Fonte: LEBRUN, P. 2001. *Requins, Raies et autres chondrichthyes fossils. Tome 1: diversité, anatomie, classification et phylogénèse des requins et autres chondrichthyes*. Minéraux & Fossiles, hors-series, n. 12, 112 p.

3) Peixes-elefantes e quimeras

A subclasse Holocephali (do grego *holos* = inteiro + *kephalos* = cabeça) é representada pelas quimeras e peixes-elefantes (conhecidos em geral como holocéfalos (Figura 14.11). O nome é referência ao crânio que é completamente fusionado com a arcada superior, formando uma estrutura única. Possuem apenas uma abertura branquial lateral formando um opérculo carnoso (que cobre internamente quatro pares de arcos branquiais), localizado anteriormente à base da nadadeira peitoral. Na boca, os holocéfalos possuem três pares de placas dentárias: um único par na arcada inferior e dois pares na arcada superior (Figura 14.12).

Adultos de algumas espécies (exemplo *Hydrolagus mirabilis*) são de pequeno porte com cerca de 60 cm de comprimento total. As espécies de maior porte podem atingir 1 metro de comprimento (exemplo *Chimaera lignaria*).

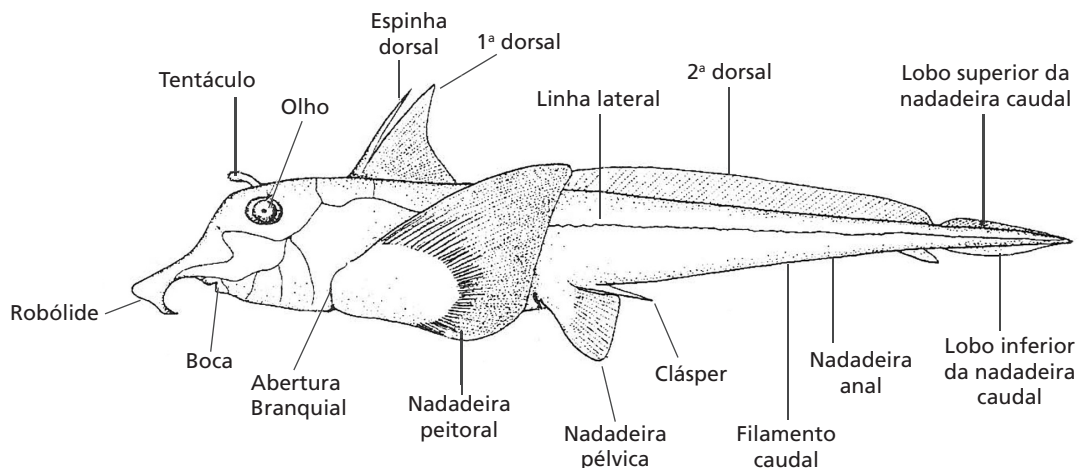


Figura 14.11: O corpo de um holocéfalo e suas divisões. Vista lateral.

Fonte: LAST, P.R. & STEVENS, J.D. 1994. *Sharks and Rays of Australia*. CSIRO, Australia. 513 p.

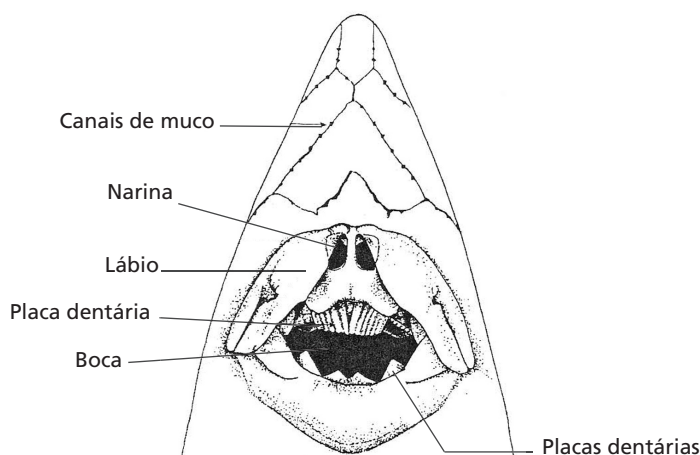


Figura 14.12: Placas dentárias na boca de um holocéfalo. Vista ventral.
 Fonte: LAST, P.R. & STEVENS, J.D. 1994. *Sharks and Rays of Australia*. CSIRO, Australia. 513 p.

Externamente as quimeras apresentam o corpo fusiforme, com uma cabeça desenvolvida, afinando na região caudal. Assim como nos elasmobrânquios, a cabeça tem início na extremidade do focinho, terminando na extremidade do opérculo. Os adultos não possuem espiráculo, embora sejam encontrados em embriões de algumas espécies. Os olhos na maioria são grandes. A boca é ventral e pequena, conectada com as narinas por meio de sulcos profundos.

Na cabeça dos machos adultos ocorre a presença de um tenáculo frontal. Esta estrutura apresenta, em sua extremidade, vários denticulos afiados que servem para raspar a nadadeira peitoral da fêmea, estimulando-a no ato da cópula. O formato do tenáculo varia entre as espécies.

Embora a pele seja lisa nas formas adultas, nos juvenis apresentam pequenos denticulos dérmicos na região dorsal do tronco e na cabeça.

Os arcos branquiais (que nos elasmobrânquios estão localizados atrás do crânio) nos holocéfalos estão posicionados abaixo do crânio.

Todos possuem duas nadadeiras dorsais, uma nadadeira caudal, anal e nadadeiras pares. A primeira nadadeira dorsal é erétil, de formato triangular e precedida por um espinho duro e triangular quando observado em corte transversal. O espinho dorsal nos juvenis apresenta ornamentos como serrilhas que desaparecem nos adultos devido ao desgaste. A segunda nadadeira dorsal é alongada. A nadadeira anal geralmente é pequena. A nadadeira caudal na maioria das espécies apresenta o lobo

dorsal tão desenvolvido quanto o lobo ventral. Em outras espécies o lobo superior é o mais desenvolvido. Muitas representantes apresentam um longo filamento caudal semelhante a um chicote principalmente nas formas juvenis, sendo reduzido nos adultos (Figura 14.13).

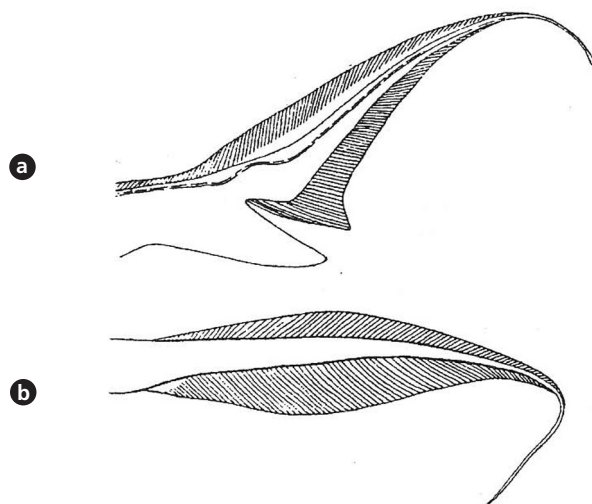


Figura 14.13: Nadadeiras caudais heterocercas de holocéfalos. (a) *Callorhinchus milii*; (b) *Harriota raleighhana*.

Fonte: LEBRUN, P. 2001. Requins, Raies et autres chondrichthyes fossils. Tome 1: diversité, anatomie, classification et phylogénèse des requins et autres chondrichthyes. Minéraux & Fossiles, hors-series, n. 12, 112 p.

As nadadeiras peitorais são desenvolvidas e triangulares. São móveis e servem de auxílio na locomoção, movimentando-se como o batimento de uma asa. A nadadeira pélvica é diminuta, podendo ser arredondada.

A linha lateral é bastante demarcada formando canais que se espalham na região cefálica.

4) Diferenças entre elasmobrânquios e holocéfalos

ESTRUTURA	ELASMOBRÂNQUIOS	HOLOCÉFALOS
Abertura branquial	Cinco a sete fendas branquiais laminares	Um opérculo carnoso
Crânio	Não-fusionado à arcada dentária superior	Fusionado à arcada dentária superior
Tenáculo frontal	Ausente	Presente

5) Diferenças entre tubarões e raias

ESTRUTURA	TUBARÕES	RAIAS
Abertura branquial	Lateral	Ventral
Cabeça	Livre da nadadeira peitoral	Fusionada à nadadeira peitoral
Margem superior do olho	Livre do topo da cabeça	Unida ao topo da cabeça
Opérculo pupilar (<i>operculum pupillare</i>)	Ausente	Presente
Nadadeira anal	Presente ou ausente	Ausente
Espiráculo	Presente ou ausente	Presente

MORFOLOGIA INTERNA

Esqueleto

O esqueleto interno ou endoesqueleto é cartilagenoso. No entanto, a cartilagem é composta por uma calcificação prismática de hidroxiapatita sendo comumente denominada *tesserae*.

O esqueleto é dividido em quatro regiões: cefálica, visceral, axial e apendicular (Figura 14.14).

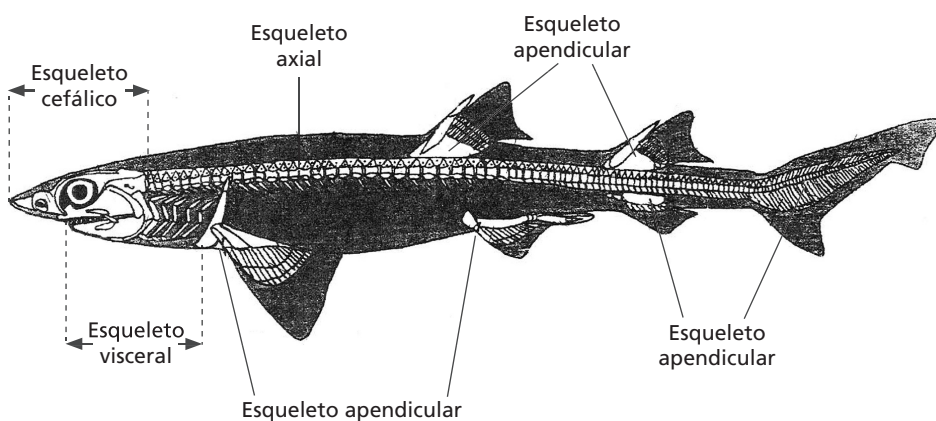


Figura 14.14: Esqueleto de um tubarão. Regiões do esqueleto.

Fonte: HAMLETT, W.C. (ed), 1999. *Sharks, skates and rays. The biology of Elasmobranch fishes*. The John Hopkins University Press, Baltimore and London. 515 p.

O esqueleto cefálico é composto apenas pelo crânio (denominado também condrocrânio, condroneurocrânio, ou neurocrânio) (Figura 14.15). O crânio dos peixes cartilagosos é formado por uma única peça, sem suturas, perfuradas por fenestras e forâmens para a passagem de nervos e vasos sanguíneos. São sete as regiões do crânio: região rostral, cápsulas nasais, teto craniano, região orbital (ou óptica), placa basal, região auditiva (ou ótica) e região occipital.

O esqueleto axial é representado pela coluna vertebral (Figura 14.14).

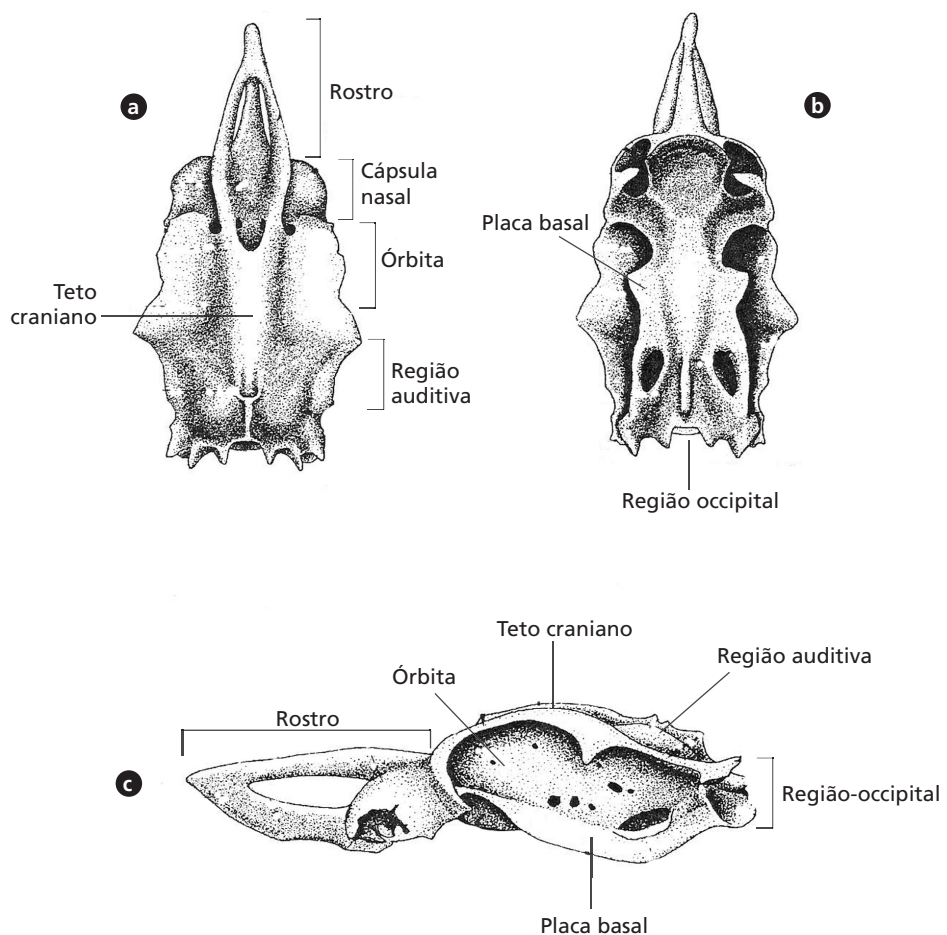


Figura 14.15: Regiões do crânio de um tubarão. (a) Vista dorsal; (b) vista ventral; (c) vista lateral.

Fonte: COMPAGNO, L. J. V. 2001. Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Volume 2. Bullhead, mackerel and carpet sharks (Heterodontiformes, Lamniformes and Orectolobiformes). *FAO Species catalogue for Fishery Purposes*. Nº. 1, Vol.2. Rome, FAO. 2001, 269 p.

O esqueleto apendicular é formado pelas cinturas (peitoral e pélvica) e pelas nadadeiras (pares e ímpares) (Figura 14.14).

O esqueleto visceral apresenta três regiões: o arco mandibular (arcada superior e inferior), o arco hióide, composto pela hiomandíbula e os arcos branquiais (formado por um zigue-zague de pequenas cartilagens que sustentam a faringe) (Figura 14.16).

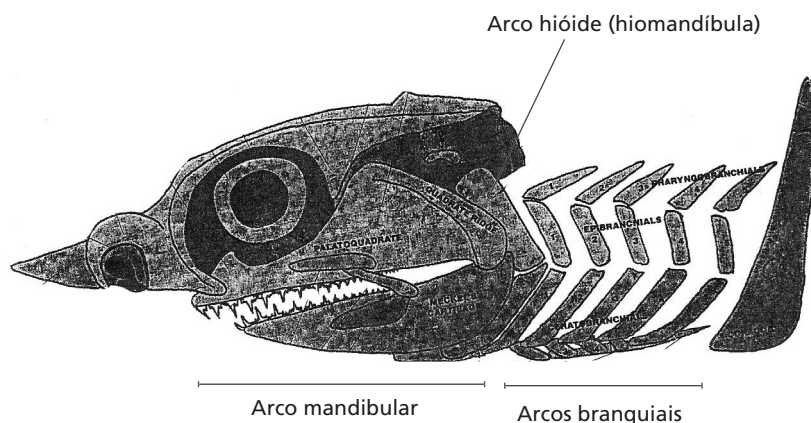


Figura 14.16: Esqueleto visceral.

Fonte: HAMLETT, W.C. (ed), 1999. *Sharks, skates and rays. The biology of Elasmobranch fishes*. The John Hopkins University Press, Baltimore and London. 515 p.

Aparelho digestivo

O aparelho digestivo tem início na boca. Quase todos os peixes cartilaginosos possuem dentes (algumas jamantas não apresentam dentes em uma das arcadas). Estes variam conforme a dieta, podendo ser pontiagudos, apresentando margens com crenulações, serrilhas ou lâminas afiadas. Podem ter cúspides laterais. Nas espécies filtradoras, os dentes são reduzidos. Nas espécies adaptadas à durofagia (alimentam-se de organismos duros, com conchas ou carapaças), os dentes são achatados podendo até se fundir formando placas dentárias (Figura 14.17). A dentição na maioria das espécies é polifiodonte, onde os dentes vão sendo constantemente substituídos. A língua, localizada no assoalho da boca, é dura, podendo estar coberta por diminutos denticulos dérmicos, e cujo esqueleto interno faz parte do esqueleto visceral. Sua função é sustentar os arcos branquiais. Nesta região está localizada a faringe, seguida de um curto esôfago que conduz ao estômago (Figuras 14.18 e 14.19).

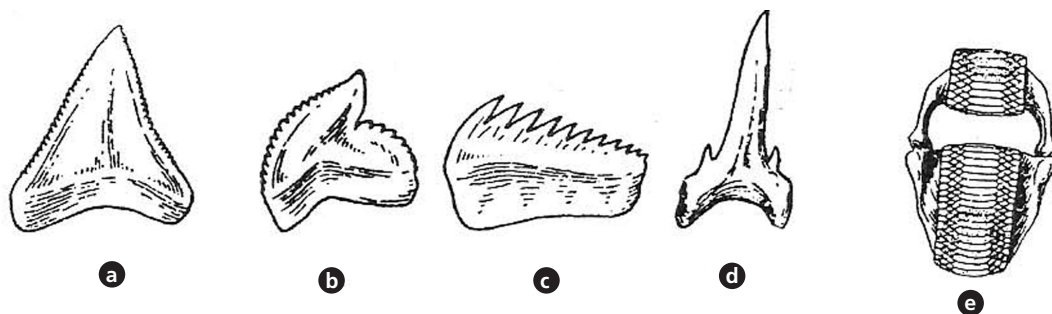


Figura 14.17: Tipos de dentes. (a) Tubarão-branco; (b) tubarão-tigre; (c) tubarão-de-sete-gueiras; (d) mangona; (e) raia ticonha.

Fonte: LEBRUN, P. 2001. *Requins, Raies et autres chondrichthyes fossils. Tome 1: diversité, anatomie, classification et phylogénèse des requins et autres chondrichthyes*. Minéraux & Fossiles, hors-series, n. 12, 112 p.

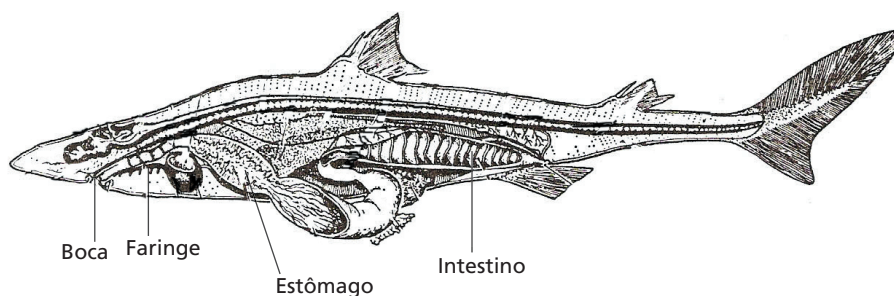


Figura 14.18: Aspecto geral das vísceras de um tubarão. Vista lateral.

Fonte: LAGLER, K.F., BARDACH, J.E., MILLER, R.R. & PASSINO, D.R.M., 1977. *Ichthyology*. John Wiley & Sons, New York, Santa Barbara, London, Sydney, Toronto, 506 p.

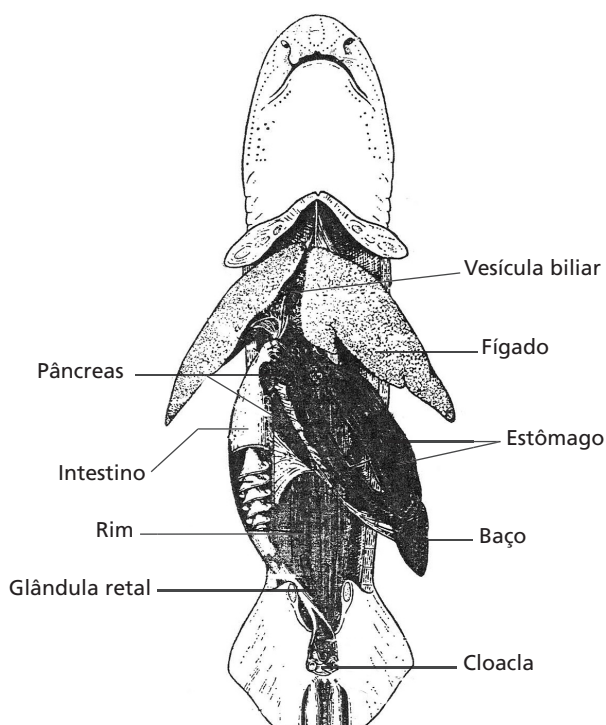


Figura 14.19: Aspecto geral das vísceras de um tubarão com ênfase do aparelho digestivo. Vista ventral.

Fonte: KÜKENTHAL, W., MATTHES, E. & RENNER, M. 1969. *Curso de Zoologia*. Editora Academica. León, Espanha. 635 p.

O estômago é desenvolvido preenchendo grande parte da cavidade interna em sua longitude. O estômago se divide em duas regiões, apresentando um formato de “J” ou “V”. A região cárdica é contínua ao esôfago sendo a mais desenvolvida formando um saco amplo pregueado por dentro (para aumentar a superfície de absorção). É a alça descendente do estômago. O ramo mais delgado é a alça ascendente, denominada região pilórica que termina junto ao início do intestino através de um estrangulamento onde internamente existe um músculo circular denominado esfíncter, cuja função é controlar a passagem do conteúdo estomacal do estômago para o intestino (Figura 14.20). O intestino é a parte do canal alimentar que segue até o ânus. A primeira alça do intestino é denominada duodeno. Nessa alça, externamente está localizado o pâncreas. A superfície externa do intestino é marcada por anéis que correspondem internamente às pregas da válvula espiral (tiflossole) (Figura 14.21). Conforme a espécie, o tiflossole pode ser anelado ou espiralado. A função das válvulas do intestino é retardar a passagem do conteúdo alimentar oferecendo maior área de absorção. No final do intestino, está o reto que é marcado pela presença de uma glândula retal, característica única dos peixes cartilagosos. A glândula retal secreta um fluido que contém alta concentração de sal, controlando assim o sal no organismo do peixe (osmorregulação). O reto termina na cloaca que por sua vez desemboca no ânus.

O fígado está localizado na parte anterior da cavidade ventral. É um órgão de grande porte e geralmente apresenta dois lobos. O lobo esquerdo é o mais desenvolvido. Abaixo deste lobo está a vesícula biliar.

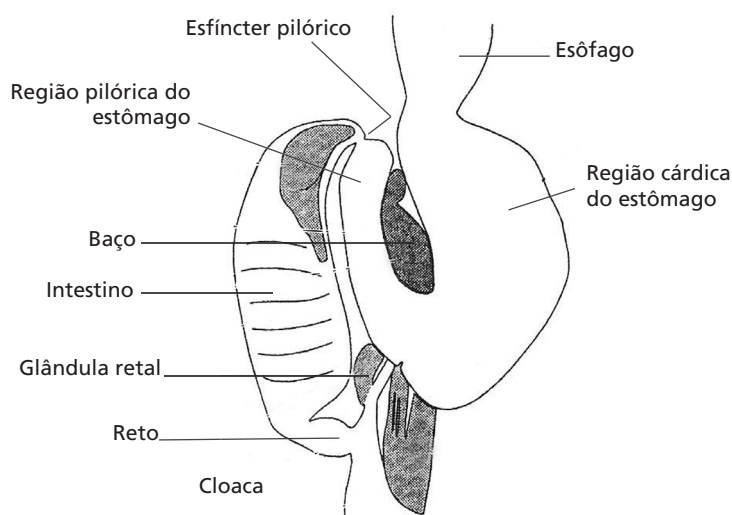


Figura 14.20: Detalhe do aparelho digestivo.

Fonte: LEBRUN, P. 2001. *Requins, Raies et autres chondrichthyes fossils. Tome 1: diversité, anatomie, classification et phylogénèse des requins et autres chondrichthyes*. Minéraux & Fossiles, hors-series, n. 12, 112 p.

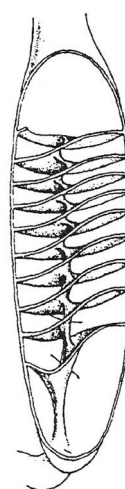


Figura 14.21: Detalhe do intestino dissecado evidenciando a válvula espiral (tiflossole).
Fonte: LEBRUN, P. 2001. *Requins, Raies et autres chondrichthyes fossils. Tome 1: diversité, anatomie, classification et phylogénèse des requins et autres chondrichthyes*. inéaux & Fossiles, hors-series, n. 12, 112 p.

Aparelho respiratório

A respiração é branquial. A hematose ocorre nas brânquias, na região da faringe. Existe um mecanismo de bombeamento em que o peixe, abrindo e fechando a boca, aspira água rica em oxigênio, que ao passar pelas aberturas branquiais faz a oxigenação. Esse processo se dá na maioria dos tubarões, nas raias pelágicas e quimeras (**Figura 14.22**).

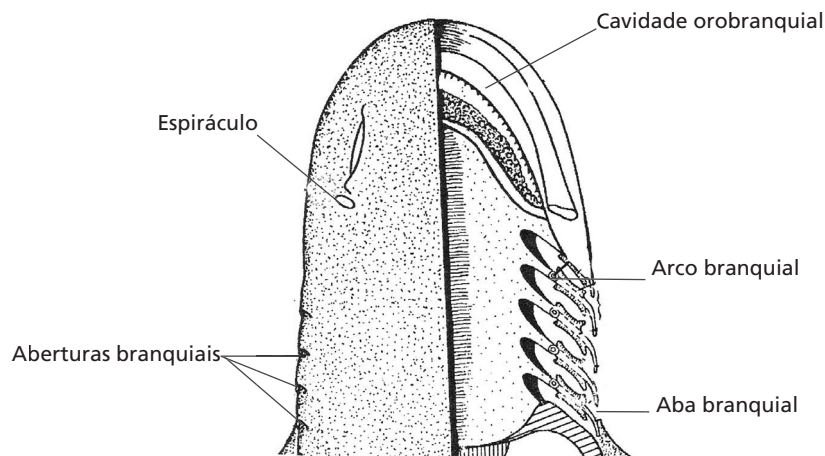


Figura 14.22: Detalhe da região da faringe evidenciando as aberturas branquiais. Lado esquerdo, vista dorsal. Lado direito, vista ventral com a região dissecada. Fonte: LEBRUN, P. 2001. *Requins, Raies et autres chondrichthyes fossils. Tome 1: diversité, anatomie, classification et phylogénèse des requins et autres chondrichthyes*. Minéraux & Fossiles, hors-series, n. 12, 112 p.

Com esse mecanismo, um tubarão pode ficar parado junto ao substrato efetuando a respiração. Em tubarões oceânicos muito velozes (exemplo, o Mako, do gênero *Isurus*, que é considerado o tubarão mais veloz), no entanto, a musculatura branquial é atrofiada, fazendo com que o peixe nunca pare de nadar (**Figura 14.23**).

Nas raias de fundo que se enterram na areia ou permanecem por cima do substrato, o espiráculo é funcional, efetuando o bombeamento. A água entra então pelo espiráculo e sai pelas fendas branquiais (**Figura 14.24**).

Na faringe, os arcos branquiais sustentam as brânquias. Essas brânquias são constituídas pelo arco branquial (sustentação) e filamentos branquiais (onde ocorrem as trocas gasosas ou hematose).



Figura 14.23: Respiração, percurso da água. (a) Entrada da água pela boca; (b) saída da água pelas aberturas branquiais. Fonte: LEBRUN, P. 2001. *Requins, Raies et autres chondrichthyes fossils. Tome 1: diversité, anatomie, classification et phylogénèse des requins et autres chondrichthyes*. Minéraux & Fossiles, hors-series, n. 12, 112 p.



Figura 14.24: Respiração, percurso da água. Entrada da água pelo espiráculo e saída da água pelas aberturas branquiais. Fonte: LEBRUN, P. 2001. *Requins, Raies et autres chondrichthyes fossils. Tome 1: diversité, anatomie, classification et phylogénèse des requins et autres chondrichthyes*. Minéraux & Fossiles, hors-series, n. 12, 112 p.

Aparelho circulatório

A circulação, como em todos os peixes, é simples pois o sangue só passa uma vez pelo coração. A hematose não ocorre no coração e sim nas brânquias. No coração só corre sangue venoso.

O coração situa-se abaixo das brânquias e está protegido pela membrana pericárdica. Esta membrana forma um espaço que envolve o coração e que pode ser denominado celoma cardíaco (Figura 14.25).

O coração divide-se nas seguintes câmaras: o seio venoso, o átrio (às vezes denominado aurícula), o ventrículo e o cone arterial (Figura 14.26).

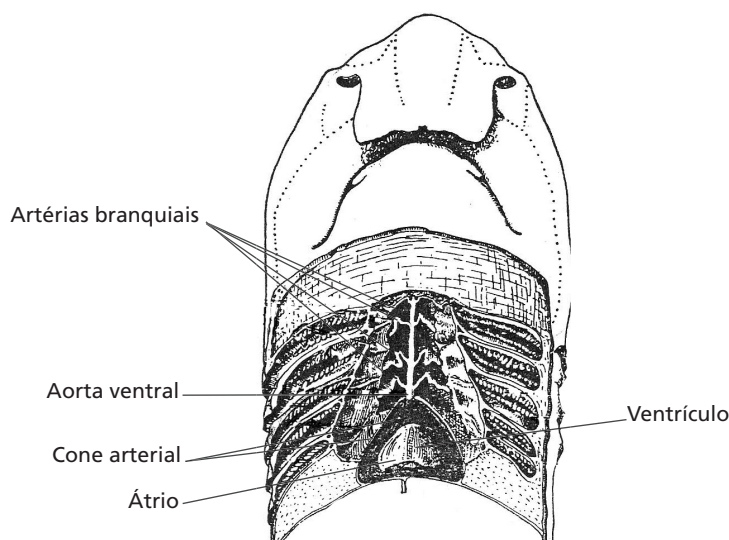


Figura 14.25: Detalhe do coração e brânquias. Vista ventral. Fonte: KÜKENTHAL, W., MATTHES, E. & RENNERT, M. 1969. *Curso de Biologia*. Editora Acadêmica. León, Espanha. 635 p.

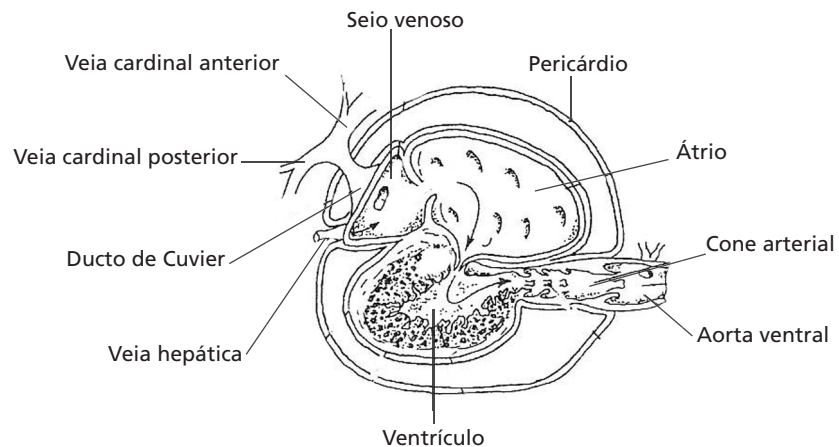


Figura 14.26: Corte sagital de um coração. Observação das principais estruturas.
 Fonte: LEBRUN, P. 2001. *Requins, Raies et autres chondrichthyes fossils. Tome 1: diversité, anatomie, classification et phylogénèse des requins et autres chondrichthyes*. Minéraux & Fossiles, hors-series, n. 12, 112 p.

O seio venoso possui paredes finas e recebe o sangue venoso que vem do corpo e das veias hepáticas que passam para o átrio através de uma comunicação mediana.

O átrio é grande, sem uma forma definida, apresentando paredes finas e se liga ao ventrículo.

O ventrículo localiza-se abaixo do átrio com suas paredes grossas e possuindo a forma de uma pirâmide. O ventrículo se estreita em direção ao cone arterial. Este se liga ventralmente à artéria aorta ventral (ou tronco arterioso) que se ramifica nas artérias branquiais esquerda e direita (onde ocorre a hematose).

O sangue venoso chega ao seio venoso procedente do corpo e da cabeça pelas veias cardinais (anteriores e posteriores) que se reúnem no ducto de Cuvier, pelas veias hepáticas, veias subclávias e veia caudal ilíaca que chegam direto ao seio venoso. A veia ilíaca passa pelo sistema porta hepático e pelo sistema porta renal. Válvulas cardíacas regulam a entrada do sangue no átrio impedindo a sua volta para o ventrículo que bombeia o sangue para o cone arterial que continua até as brânquias onde é oxigenado. Na região superior da cabeça, as artérias branquiais enviam o sangue para a região anterior da cabeça pelas artérias carótidas. Atrás das brânquias, as artérias branquiais se unem em uma única artéria, carótida dorsal que manda o sangue para o corpo (Figuras 14.26 e 14.27).

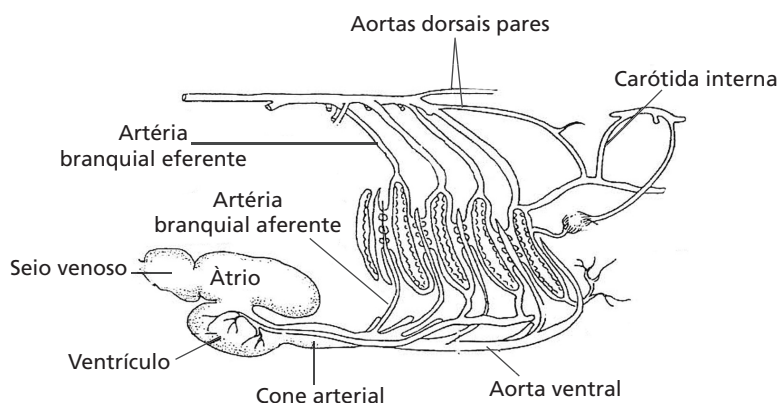


Figura 14.27: Região do coração e principais vasos.

Aparelho reprodutor e urogenital

Os peixes cartilaginosos apresentam sexos separados com fecundação interna, quando o macho introduz um dos seus dois órgãos copuladores na cloaca da fêmea (**Figura 14.28**). Os órgãos copuladores apresentam várias cartilagens na extremidade da glândula que servem para promover um encaixe mais estável na fêmea e assim assegurar o sucesso do ato da cópula.

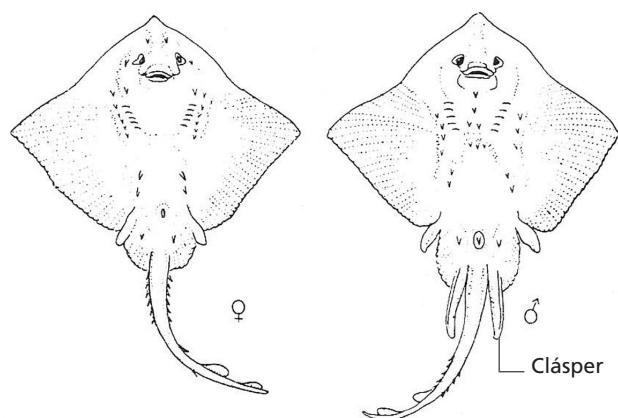


Figura 14.28: Diferença entre *fêmea* e *macho*, observação dos órgãos copuladores ou cláspes.

Fonte: NORMAN, J.R. 1975. *A History of Fishes*. London/Ernest Benn Limited, 467 p.

As fêmeas geralmente apresentam dois úteros e dois ovários funcionais, porém em algumas espécies somente um lado é funcional.

Cada ovário está ligado ao óstium que continua na glândula da casca (ou nidimentária). Em seguida está o útero que continua no oviduto e termina na cloaca (**Figura 14.29**).

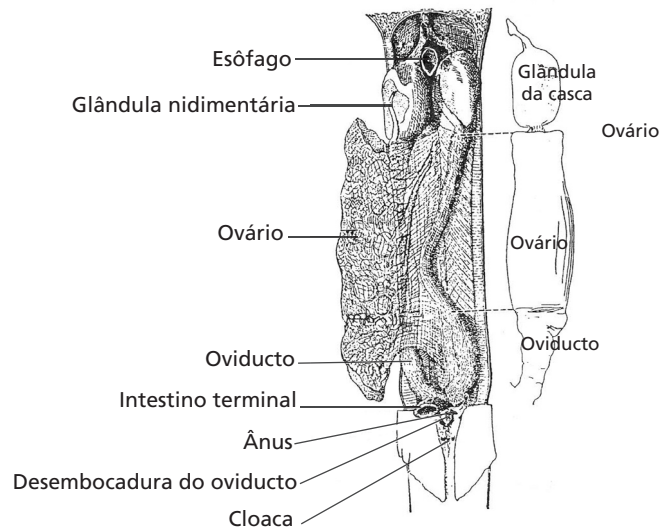


Figura 14.29: Aparelho reprodutivo de uma fêmea.
Fonte: KÜKENTHAL, W., MATTHES, E. & RENNER, M. 1969. Curso de Biologia. Editora Academica. León, Espanha. 635 p.

Nas espécies ovíparas, a glândula da casca é desenvolvida. É onde ocorre a fecundação, além de armazenar espermatozóides e formar a casca do ovo. Nesta região também ocorre a produção de muco cuja secreção facilita o deslizamento do ovo.

Nos machos, os testículos (onde são produzidos os espermatozóides) são corpos alargados e claros (esbranquiçados ou amarelados) localizados na região anterior do corpo. Os condutos de saída que partem dos testículos são os canais eferentes que, na parte anterior próxima aos rins, se transformam em um epidídimo e o espermatozóide segue para o conduto de Wolf que serve como espermoducto desembocando na papila urogenital e segue para os órgãos copuladores (Figura 14.30).

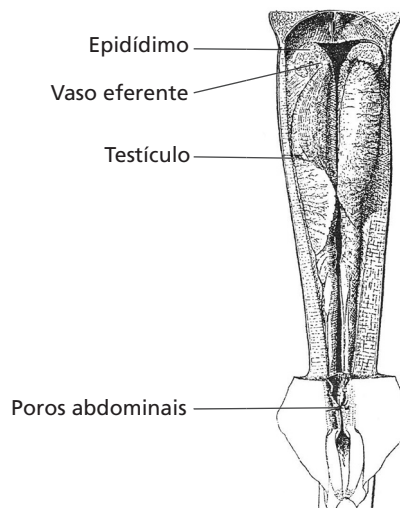


Figura 14.30: Aparelho reprodutivo de um macho.
Fonte: KÜKENTHAL, W., MATTHES, E. & RENNER, M. 1969. Curso de Biologia. Editora Academica. León, Espanha. 635 p.

Existem vários modos de reprodução, são variações de oviparidade e viviparidade.

Algumas famílias de raia e de tubarões e todos os holocéfalos colocam ovos. A oviparidade nos peixes cartilaginosos é de dois tipos. A oviparidade expandida ocorre quando ovos grandes são fertilizados no oviduto protegidos por uma casca queratinizada secretada pela glândula da casca (ou glândula nidimentária). Esses ovos são depositados no substrato e depois de cerca de um ano ocorre o nascimento (Figura 14.31). Na oviparidade retida os ovos ficam retidos no oviduto onde o desenvolvimento acontece. Os ovos são expelidos quase no momento do nascimento.

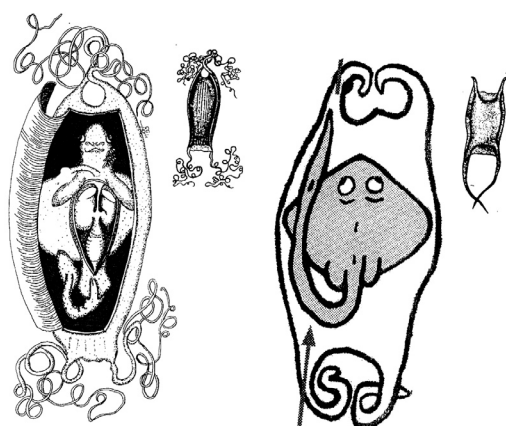


Figura 14.31: Oviparidade. (a) Tubarão dentro de uma cápsula ovígera; (b) raia dentro de uma cápsula ovígera.

Fonte: HAMLETT, W.C. (ed), 1999. *Sharks, skates and rays. The biology of Elasmobranch fishes*. The John Hopkins University Press, Baltimore and London. 515 p.

A viviparidade ocorre de quatro maneiras. Na viviparidade vitelínica, a presença do saco vitelínico nutre o feto no útero da mãe (Figura 14.32).

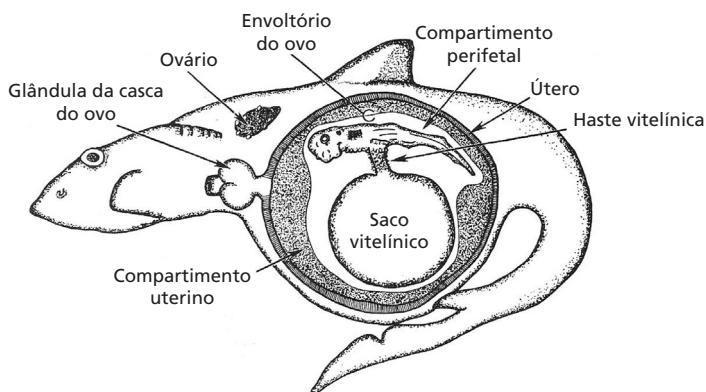
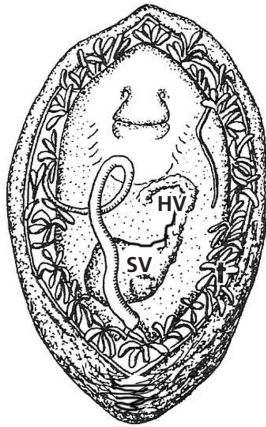


Figura 14.32: Viviparidade vitelínica.
Fonte: HAMLETT, W.C. (ed), 1999. *Sharks, skates and rays. The biology of Elasmobranch fishes*. The John Hopkins University Press, Baltimore and London. 515 p.



HV = Haste vitelínica
SV = Saco vitelínica

Figura 14.33: Viviparidade uterina.
Fonte: HAMLETT, W.C. (ed), 1999. *Sharks, skates and rays. The biology of Elasmobranch fishes*. The John Hopkins University Press, Baltimore and London. 515 p.

A viviparidade uterina é caracterizada pela secreção uterina de um fluido nutritivo (“leite uterino”) que é ingerido pelo feto através de pequenos tubos (trofonemas) que parecem pequenas tetas (Figura 14.33).

É denominada viviparidade placentária quando se forma uma placenta vitelínica entre a mãe e o feto (Figura 14.34).

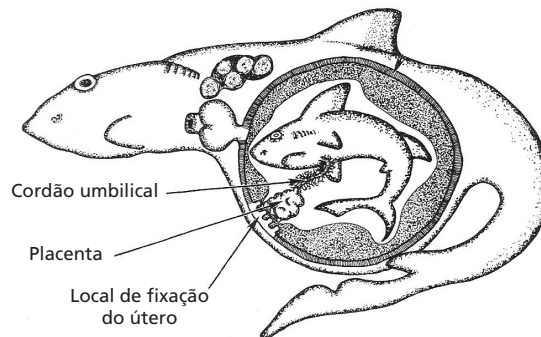


Figura 14.34: Viviparidade placentária.
Fonte: HAMLETT, W.C. (ed), 1999. *Sharks, skates and rays. The biology of Elasmobranch fishes*. The John Hopkins University Press, Baltimore and London. 515p.

A viviparidade canibal (ou canibalismo intra-uterino) se dá quando o feto mais forte primeiramente devora os seus irmãos (adelfofagia) e depois consome os ovos fertilizados produzidos pela mãe (oofagia).

Os peixes cartilaginosos são na sua maioria marinhos. Alguns representantes são eurialinos, podendo tolerar tanto água doce quanto salgada. Algumas espécies, porém, são restritas à água doce.

Os rins são estruturas longas e estreitas que se localizam internamente, estendendo-se ao longo da cavidade de cada lado da coluna vertebral e da artéria aorta dorsal. A posição dos rins na cavidade abdominal é anterior (por esta posição anterior o rim é denominado opistonefro). A urina sai através de vários túbulos que se encontram no canal de Wolf sendo liberados na papila urogenital localizada próximo à cloaca (Figuras 14.35 e 14.36).

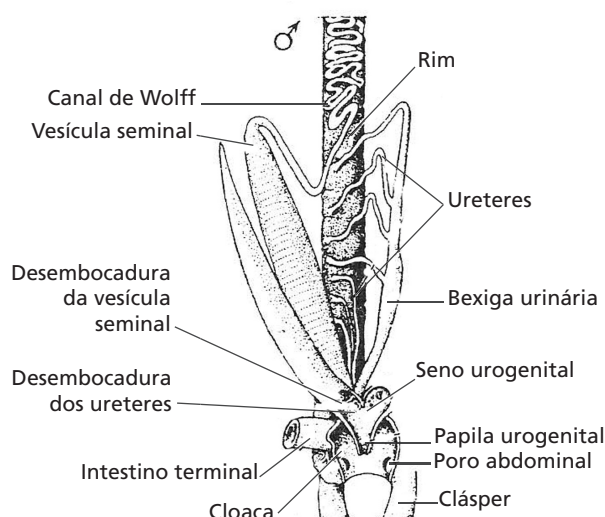


Figura 14.35: Aparelho urogenital masculino.
 Fonte: KÜKENTHAL,W.,MATTHES,E. & RENNER,M.
 1969. Curso de Biologia. Editora Acadêmica. León,
 Espanha. 635 p.

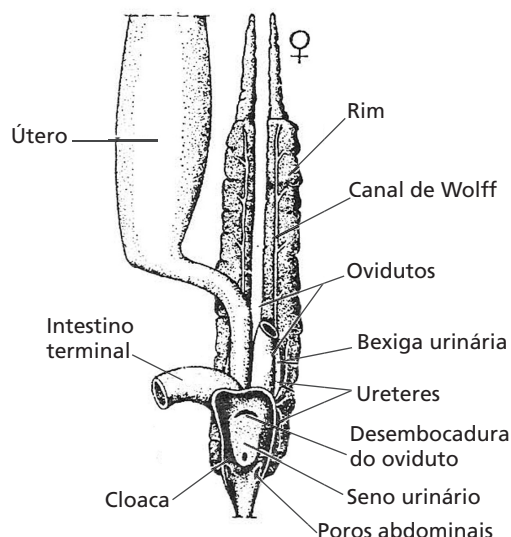


Figura 14.36: Aparelho urogenital feminino.
 Fonte: KÜKENTHAL,W.,MATTHES,E. & RENNER,M.
 1969. Curso de Biologia. Editora Acadêmica. León,
 Espanha. 635 p.

A **urina** desses peixes possui poucos sais devido à pouca capacidade dos rins de torná-las mais concentradas. A uréia e amônia são as principais excretas. A **glândula retal** (ou glândula de sal) auxilia no controle de sal no organismo, contribuindo para a remoção do excesso de sal no organismo. Alguns íons são eliminados pelos rins, mas o excesso de sal do organismo que é ingerido pelo peixe junto com os alimentos é então eliminado por esta glândula na porção final do tubo digestivo (no reto). Esta glândula perdeu sua função nas raias de água doce.

Sistema nervoso

Os peixes cartilaginosos apresentam um sistema nervoso bastante desenvolvido. Pode ser classificado em sistema cérebro-espinhal (que compreende o encéfalo e a medula espinhal) e sistema autônomo (relacionado à inervação da musculatura involuntária dos órgãos cutâneos e dos tecidos glandulares).

A extremidade anterior da medula se alarga formando o encéfalo (cérebro). Esse alargamento origina as seguintes regiões do encéfalo: o rombocéfalo, o metencéfalo, o mesencéfalo, o telencéfalo e o diencéfalo.

O rombocéfalo é a expansão rostral do cérebro. O metencéfalo forma o cerebelo. O mesencéfalo está ligado à região óptica (visão). Classicamente a região anterior da massa cefálica (denominado também prosencéfalo) é subdividida em telencéfalo e diencéfalo. O telencéfalo está relacionado à região pré-óptica e o diencéfalo com o hipotálamo.

São dez os nervos cranianos. Alguns são nervos motores, outros são sensoriais e ainda podem ser mistos, uma mistura de motores e sensoriais conforme quadro abaixo.

Nome do nervo	Tipo de nervo	Função do nervo
Olfatório (I)	Sensorial	Bulbo olfatório, epitélio olfatório
Óptico (II)	Sensorial	Retina
Oculomotor (III)	Motor	Músculos do olho
Troclear (IV)	Motor	Músculos do olho
Trigêmio (V)	Misto	Sensorial na pele da cabeça, motor nos músculos, motores das brânquias
Abducente (VI)	Motor	Músculos do olho
Facial (VII)	Misto	Sensorial na cabeça, boca e motor nos músculos dos arcos branquiais
Auditivo (VIII)	Sensorial	Áreas do labirinto do ouvido
Glosssofaríngeo (IX)	Misto	Sensorial na linha lateral e 1 arco branquial e motor na faringe
Vago (X)	Misto	Sensorial na boca, segunda a quinta brânquia e linha lateral e motor no quarto a sétimo arco branquial

Os órgãos dos sentidos podem receber estímulos químicos ou físicos do ambiente. Vários fatores são percebidos como mudança de temperatura, PH e consistência da água. Os sentidos como o tato (pela pele), a visão, a audição e o da linha lateral são bem desenvolvidos nos peixes cartilagenosos.

O olfato é tão apurado que permite detectar presas a quilômetros de distância. O paladar se dá através de papilas gustativas, observadas em algumas espécies de tubarão. São numerosas na cavidade buco-faríngea. Cílios nervosos provenientes dos nervos facial (VII), glosssofaríngeo (IX) e vago (X) inervam essas papilas.

Quanto à visão, observa-se que muitas espécies possuem a capacidade de diferenciar objetos. Muitos são predadores visuais (exemplo, o tubarão-branco) que escolhem a presa em função da luminosidade, algumas espécies percebem a cor preta ou branca além de raios padrões de coloração vertical e horizontal.

A audição está ligada aos ouvidos internos e tem comunicação com o meio externo pelos ductos endolinfáticos que desembocam nos dois poros endolinfáticos posicionados no topo da cabeça, localizados atrás dos olhos.

Os ouvidos internos estão localizados nas cápsulas auditivas. São formados por três canais semicirculares (anterior, horizontal e posterior).

O sistema lateral ocorre na região lateral do corpo por intermédio de poros diminutos na pele que entram em contato com o meio externo através de canais subepidérmicos repletos de fluido.

De cada lado do corpo existe um canal látero-posterior (a linha lateral), que segue no sentido cabeça-cauda. O restante é formado pelas ampolas de Lorenzini, todas na região cefálica: um canal cefálico que corre para cima e para baixo da órbita, um canal supratemporal na região superior da cabeça, um canal mandibular circundando a boca e um canal hiomandibular atrás dos olhos. Esses canais abrigam numerosas papilas sensoriais denominadas neuromastos.

As criptas sensoriais são neuromastos livres situados em depressões do tegumento protegidos por dois dentículos dérmicos modificados de forma que são justapostos (Figura 14.37).

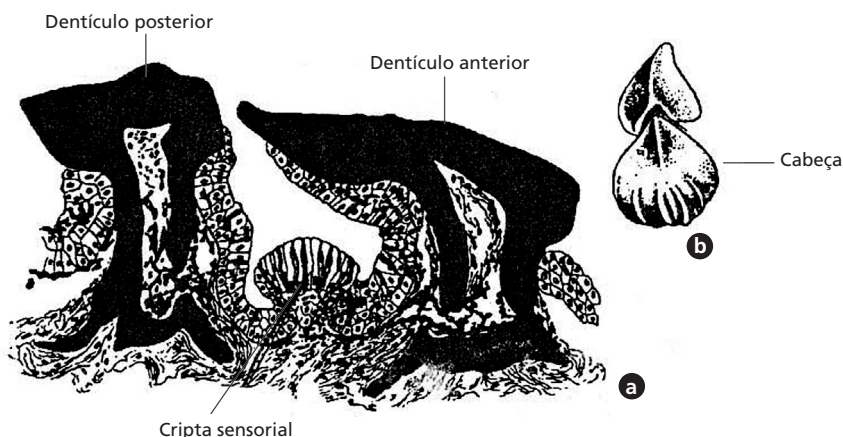


Figura 14.37: Criptas sensoriais. (a) Corte sagital de uma cripta sensorial protegido por dois dentículos dérmicos; (b) dois dentículos justapostos.

Fonte: LEBRUN, P. 2001. *Requins, Raies et autres chondrichthyes fossils. Tome 1: diversité, anatomie, classification et phylogénèse des requins et autres chondrichthyes*. Minéraux & Fossiles, hors-series, n. 12, 112 p.

ATIVIDADES FINAIS

1. As quimeras, apesar de serem condricties, são muito diferentes dos tubarões e raias. Aponte as principais diferenças.

2. Durante um trabalho de campo, um colega encontrou um elasmobrânquio; no entanto, ele não conseguia decidir se o animal era uma raia ou um tubarão. Que características você apontaria para ajudar seu colega a diferenciá-los?

3. Os sistemas sensoriais dos tubarões são muito refinados e diversificados. Podem sentir cheiros a longas distâncias, percebem as presas através do campo elétrico emitido por elas, etc. Descreva os órgãos sensoriais e suas funções nesses animais.

4. Nas raias de água doce a glândula retal perdeu a sua função. Explique a função desse órgão.

5. O tubarão Mako pertencente ao gênero *Isurus* é considerado o tubarão mais veloz. No entanto, ele não pode parar de nadar. Explique por que isso ocorre e descreva o aparelho respiratório dos elasmobrânquios.

RESPOSTAS COMENTADAS

1. As principais diferenças entre as quimeras e os elasmobrânquios (tubarões e raias) são uma abertura branquial através de um opérculo carnosos, arcada dentária superior fusionada ao crânio, presença de clássper cefálico, arcos branquiais posicionados abaixo do crânio. Por outro lado, nos elasmobrânquios as branquiais comunicam-se com o meio externo através de 5 a 7 pares de fendas branquiais, a arcada dentária superior não é fusionada ao crânio, ausência de clássper cefálico e os arcos branquiais são posteriores e não ventrais em relação ao crânio, entre outras características.

2. Os tubarões possuem aberturas branquiais laterais, nadadeiras peitorais não fusionadas à cabeça, opérculo pupilar ausente, espiráculos e nadadeira anal presentes ou ausentes. Na maioria dos casos o corpo é fusiforme, de 5 a 7 pares de fendas branquiais e exclusivamente marinhos. Por outro lado, as características encontradas nas raias são aberturas branquiais ventrais, nadadeiras peitorais fusionadas à cabeça, margem superior do olho unida à cabeça, opérculo pupilar sempre presente e nadadeira anal sempre ausente. Na maioria dos casos, o corpo é achatado dorso-ventralmente, 5 a 6 pares de fendas branquiais, entre outras.

3. Os órgãos dos sentidos podem receber estímulos químicos ou físicos do ambiente. Vários fatores são percebidos como mudança de temperatura, PH e consistência da água. Os sentidos como o tato (pela pele), a visão, a audição e o da linha lateral são bem desenvolvidos nos peixes cartilaginosos.

O olfato é tão apurado que permite detectar presas a quilômetros de distância. Um tubarão emprega seu sentido de olfato nadando contra corrente, ao longo de um gradiente crescente de cheiros.

O paladar se dá através de papilas gustativas. São numerosas na cavidade buco-faríngea. Cílios nervosos provenientes dos nervos facial (VII), glossofaringeo (IX) e vago (X) inervam essas papilas.

Quanto à visão, observa-se que muitas espécies possuem a capacidade de diferenciar objetos. Muitos são predadores visuais (exemplo o tubarão-branco) que escolhem a presa em função da luminosidade.

A audição está ligada aos ouvidos internos e tem comunicação com o meio externo pelos ductos endolinfáticos que desembocam nos dois poros endolinfáticos posicionados no topo da cabeça, localizados atrás dos olhos.

O sistema lateral ocorre na região lateral do corpo por intermédio de poros diminutos na pele que entram em contato com o meio externo através de canais subepidérmicos repletos de fluido.

O restante é formado pelas ampolas de Lorenzini, um eletorreceptor, extremamente sensível a potenciais, e campos elétricos emitidos pelas presas, localizados na região cefálica.

4. A glândula retal é uma característica única dos peixes cartilaginosos. Sua função é secretar um fluido que contém alta concentração de sal, controlando assim o excesso de sal no organismo do peixe (osmorregulação). Alguns íons são eliminados pelos rins, mas o excesso de sal do organismo que é ingerido pelo peixe junto com os alimentos é então eliminado por esta glândula na porção final do tubo digestivo (no reto).

Em ambientes dulcícolas, a concentração de sal na água é baixa. Dessa forma, não há necessidade de possuir uma estrutura que elimine o excesso de sal. Por isso nas raias de água doce a glândula retal perdeu a sua função.

5. Em tubarões oceânicos muito velozes (exemplo o Mako, do gênero *Isurus* que é considerado o tubarão mais veloz), a musculatura branquial é atrofiada, exigindo que o peixe nunca pare de nadar com a boca aberta, a fim de manter o fluxo de água e portanto a hematose.

Nos elasmobrânquios, a respiração é do tipo branquial. A hematose ocorre nas brânquias, na região da faringe. Existe um mecanismo de bombeamento em que o peixe, abrindo e fechando a boca, aspira água rica em oxigênio, que ao passar pelas branquiais faz a oxigenação (hematose), saindo pelas fendas branquiais e também pelo espiráculo.

RESUMO

A classe Chondrichthyes é representada pelos tubarões, raias (subclasse Elasmobranchii) e pelos holocéfalos (subclasse Holocephali). Os elasmobrânquios possuem as fendas branquiais laminares e o crânio não fusionado à arcada dentária superior. Os holocéfalos apresentam uma única abertura branquial e o crânio se funde com a arcada superior. Os peixes cartilaginosos apresentam o esqueleto cartilaginoso altamente calcificado. O crânio não apresenta suturas. O corpo é coberto por escamas placóides. Os machos possuem órgãos copuladores pares, a fecundação é interna, não possuem bexiga natatória e o estômago apresenta uma válvula espiral (tiflossole). Nesta aula, são descritos os aparelhos digestivo, respiratório, reprodutor, urogenital e nervoso. Esses aparelhos são mais complexos que os dos representantes das classes Cephalaspidomorphi (lampréia) e Myxini (peixe-bruxa) e apresentam algumas semelhanças com os peixes ósseos da classe Osteichthyes).

Classe Osteichthyes

AULA

15

Meta da aula

Apresentar as principais características dos peixes ósseos, seus aspectos biológicos e sistemas.

objetivo

Ao final desta aula, você deverá ser capaz de:

- caracterizar e definir os peixes ósseos quanto à sua morfologia e anatomia.

Pré-requisito

Para melhor compreensão desta aula, é importante que você releia a disciplina Introdução à Zoologia.

INTRODUÇÃO

A classe Osteichthyes (do grego *osteí* = osso + *ichthys* = peixes) é representada pelos peixes ósseos ou osteícties e forma um grande grupo abrangendo mais de 50.000 espécies viventes.

São vertebrados aquáticos, ectotérmicos, tendo o corpo nu ou coberto com escamas. Apresentam grande diversidade de formas e podem ser encontrados desde águas rasas de praias até regiões abissais dos oceanos. Habitam também lagos e rios de água doce. Podem ser encontrados tanto em lagos muitos metros acima do nível do mar como em desertos em águas com altas temperaturas. Suas funções vitais – reprodução, alimentação, circulação, crescimento – são todas dependentes da água.

Existem duas grandes subclasses dentro dos Osteichthyes: Actinopterygii ou actinoptérígios (peixes ósseos com nadadeiras raiadas) e Sarcopterygii ou sarcoptérígios (peixes ósseos com nadadeiras carnosas).

Os actinoptérígios têm grande importância econômica, uma vez que muitos representantes servem de alimento ao homem (exemplo: sardinhas, linguados, garoupas, traíras douradas, pacus, piaus, cascudos). Os teleósteos (actinoptérígios modernos), com mais de 25.000 espécies conhecidas, são os mais importantes quanto à diversidade de formas (**Figura 15.1**). Os sarcoptérígios, representados pelas pirambóias (peixes pulmonados) e pelo celacanto, têm importância evolutiva (**Figuras 15.2 e 15.3**); apresentam parentesco com os tetrapodas.

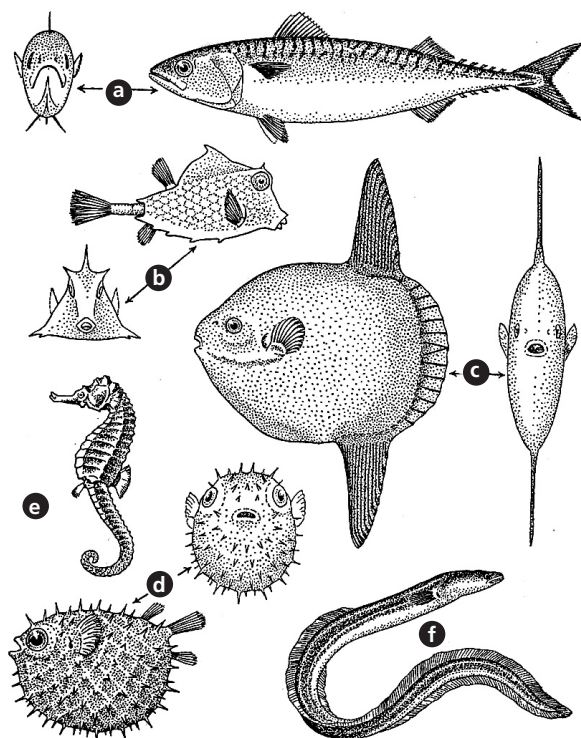


Figura 15.1: Exemplos de peixes actinoptérígios: (a) atum; (b) peixe-cofre; (c) peixe-lua; (d) baiacu-espinhoso; (e) cavalo-marinho; (f) enguia.

Fonte: NORMAN, J.R. 1975. *A History of Fishes*. London/ Ernest Benn Limited, 467 p.

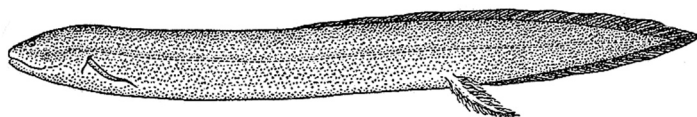


Figura 15.2: Exemplo de peixe sarcopterígio: pirambóia.

Fonte: NORMAN, J. R. 1975. *A History of Fishes*. London/Ernest Benn Limited, 467 p.

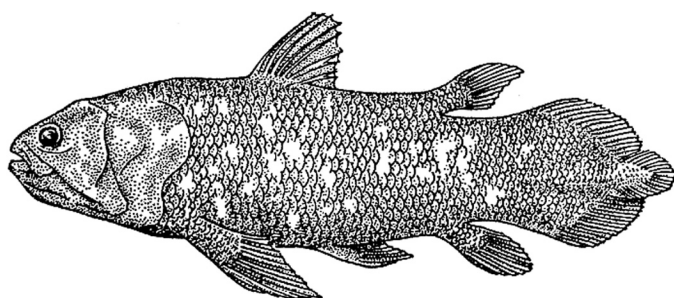


Figura 15.3: Exemplo de peixe sarcopterígio: celacanto.

Fonte: NORMAN, J. R. 1975. *A History of Fishes*. London/Ernest Benn Limited, 467 p.

CARACTERÍSTICAS GERAIS

- Esqueleto ossificado. Em algumas formas, o esqueleto é parcialmente cartilaginoso (esturjões);
- brânquias cobertas por uma lâmina óssea formada pelos ossos operculares;
- pele do corpo com muitas glândulas de muco e em geral coberta por escamas. Algumas espécies apresentam o corpo nu;
- extremidade das nadadeiras com raios dérmicos segmentados denominados lepidotríquias;
- sexos separados. Poucas espécies são hermafroditas;
- dimorfismo sexual algumas vezes presente;
- fecundação externa na maioria dos casos;
- ovíparos ou vivíparos;
- presença de bexiga natatória com várias funções;
- respiração branquial (na maioria dos casos) ou por meio de pulmões (em alguns sarcopterígios).

MORFOLOGIA EXTERNA

Existe uma grande diversidade de formas no corpo dos peixes ósseos. A mais freqüente é a fusiforme, com simetria bilateral. Este formato dá ao peixe uma hidrodinâmica melhor, permitindo vencer mais facilmente a resistência da água (**Figura 15.1.a**).

Alguns peixes fogem desse padrão. Os linguados apresentam um corpo deprimido, achatado dorsoventralmente. O corpo de um peixe-galo e de um peixe-lua é comprimido, isto é, achatado lateralmente (**Figura 15.1.c**). O baiacu apresenta o corpo arredondado ou globiforme (**Figura 15.1.d**).

Divisões do corpo e principais estruturas externas de um actinoptério

O corpo pode ser dividido em três regiões: cabeça, tronco e cauda (**Figura 15.4**).

A cabeça estende-se da ponta do focinho ou da maxila inferior até o limite posterior do opérculo. Nesta região está situado lateralmente o opérculo, que é uma lâmina óssea que cobre os arcos branquiais. Normalmente, são quatro arcos branquiais. Conforme o modo de vida, a boca pode ser terminal, superior ou inferior. Os lábios estão localizados na abertura oral. São coberturas de pele que envolvem alguns ossos da boca. O lábio superior cobre a pré-maxila e a maxila, e o lábio inferior cobre o osso dentário. As narinas da maioria dos peixes apresentam duas aberturas. A abertura inalante posiciona-se anteriormente, e a abertura exalante é posterior. Os olhos são desprovidos de pálpebras. Geralmente estão dispostos lateralmente nos peixes pelágicos e dorsalmente nos peixes bentônicos.

O tronco é a região que se inicia da margem posterior do opérculo até o ânus. Desta região até a extremidade da nadadeira caudal está a região caudal. Esta região é formada pelo pedúnculo caudal e pela própria nadadeira caudal.

As nadadeiras pares são as peitorais e pélvicas, e estão relacionadas às respectivas cinturas (**Figura 15.4**). Entre as nadadeiras peitorais localiza-se o ânus. As nadadeiras ímpares são medianas com relação ao eixo do corpo. São elas as nadadeiras dorsal, anal e caudal (**Figura 15.4**).

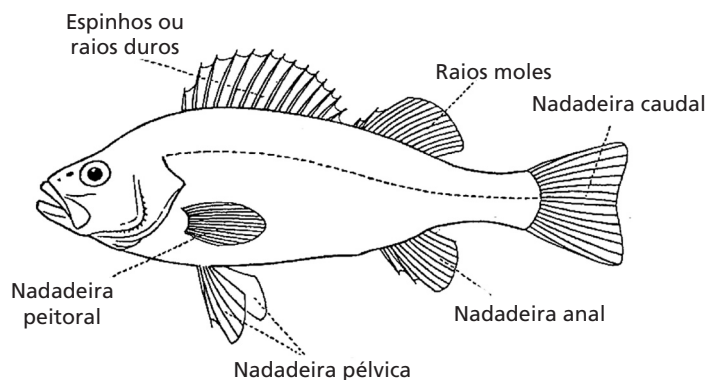


Figura 15.4: Morfologia externa de um actinoptério.

Fonte: NORMAN, J. R. 1975. *A History of Fishes*. London/Ernest Benn Limited, 467 p.

As nadadeiras são formadas por raios ou varetas unidas por membranas. Esses raios podem ser segmentados (raios moles, **Figura 15.5**) e/ou espinhosos, sem segmentação (raios duros, **Figura 15.6**). Em alguns peixes como o bagre e o lambari, a segunda nadadeira dorsal é formada apenas por uma membrana (raios ausentes) e é denominada nadadeira adiposa.

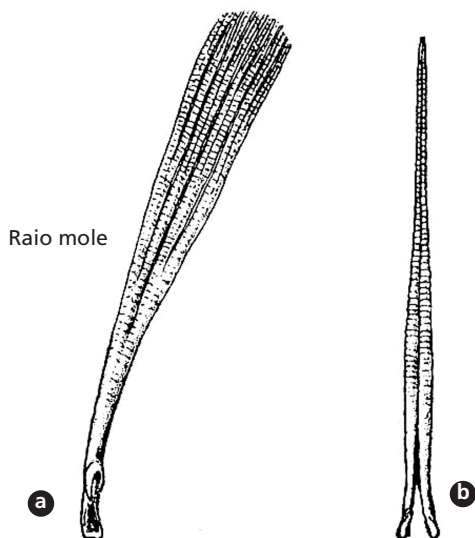
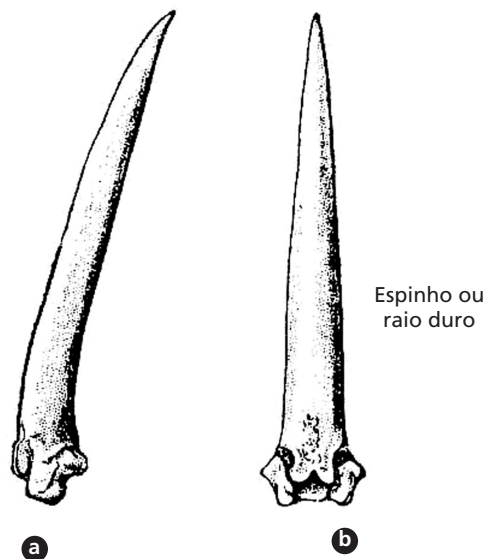


Figura 15.5: Raio mole. (a) Vista lateral; (b) vista frontal.

Fonte: LAGLER, K. F., BARDACH, J. E., MILLER, R. R. & PASSINO, D. R. M., 1977. *Ichthyology*. John Wiley & Sons, New York, Santa Barbara, London, Sydney, Toronto, 506 p.

Figura 15.6: Raio duro. (a) Vista lateral; (b) vista frontal.

Fonte: LAGLER, K. F., BARDACH, J. E., MILLER, R. R. & PASSINO, D. R. M., 1977. *Ichthyology*. John Wiley & Sons, New York, Santa Barbara, London, Sydney, Toronto, 506 p.



Espinho ou raio duro

As nadadeiras peitorais têm a função de movimentação para mudança de rumo ou para se manter parado. Quando o peixe respira, a água que sai do opérculo dá uma impulsão gratuita, fazendo com que o peixe avance para a frente. Porém, com o batimento contrário das nadadeiras peitorais, o peixe pode se manter parado. A nadadeira pélvica localiza-se entre a nadadeira peitoral e a anal. Nos actinopterígeos teleósteos mais primitivos, esta nadadeira é abdominal (**Figura 15.7**). Nos actinopterígeos teleósteos mais avançados, a nadadeira pélvica posiciona-se abaixo da nadadeira peitoral (**Figura 15.8**). Alguns peixes, como as moréias, não possuem nadadeiras pélvicas.

A nadadeira dorsal pode variar em número. Muitos possuem apenas uma dorsal (**Figura 15.7**). A maioria dos peixes possui a primeira e a segunda dorsal (**Figura 15.1.a**). Muitas vezes essas nadadeiras se fundem, formando uma única estrutura (**Figura 15.1.f** e **Figura 15.8**). Em outros casos mais raros, podem existir até três nadadeiras. A nadadeira dorsal e a anal dão estabilidade, impedindo que o peixe tombe para os lados.

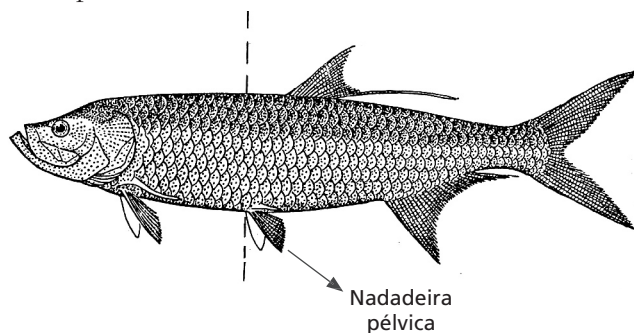


Figura 15.7: Exemplo de actinopterígeio teleósteo primitivo.

Fonte: REMANE, A., STORCH, V. & WELSCH, U.1980. *Zoologia sistemática. Clasificación del reino animal*. Ediciones Omega, S. A. Barcelona, 637 p.

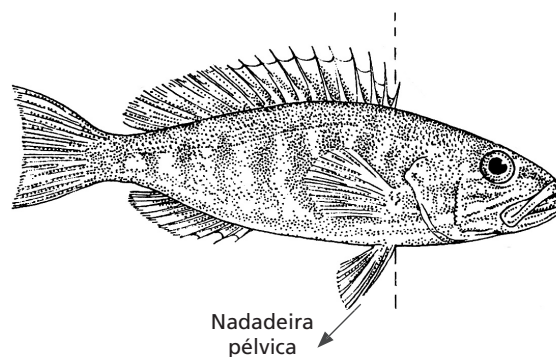


Figura 15.8: Exemplo de actinopterígeio teleósteo mais avançado.

Fonte: REMANE, A., STORCH, V. & WELSCH, U.1980. *Zoologia sistemática. Clasificación del reino animal*. Ediciones Omega, S.A. Barcelona, 637 p.

A nadadeira caudal é um importante órgão de propulsão. A nadadeira do tipo homocerca é a mais comumente encontrada, apresentando externamente o lobo superior e o inferior simétricos (Figuras 15.1.a e 15.7). Esse tipo de nadadeira permite que o peixe se desloque para a frente sem dificuldades. Outros tipos de nadadeira caudal encontrados são: heterocerca, encontrada nos esturjões nos quais a coluna vertebral segue para o lobo superior; isocerca, exemplificada pelas enguias, não havendo distinção entre os dois lobos (Figura 15.1.f).

A pele (tegumento) e suas estruturas acessórias apresentam várias funções: proteção contra microrganismos e lesões, controle da entrada e saída de água (osmorregulação), auxílio na respiração, estando relacionadas com os órgãos sensoriais. A pele pode ser nua ou apresentar estruturas de proteção externa.

O tegumento é formado pela epiderme, derme e hipoderme. Na epiderme (camada fina e superficial) encontram-se, por exemplo, células produtoras de muco e glândulas de veneno. Na derme localizam-se os cromatóforos e também formam as escamas e seus derivados (Figura 15.9).

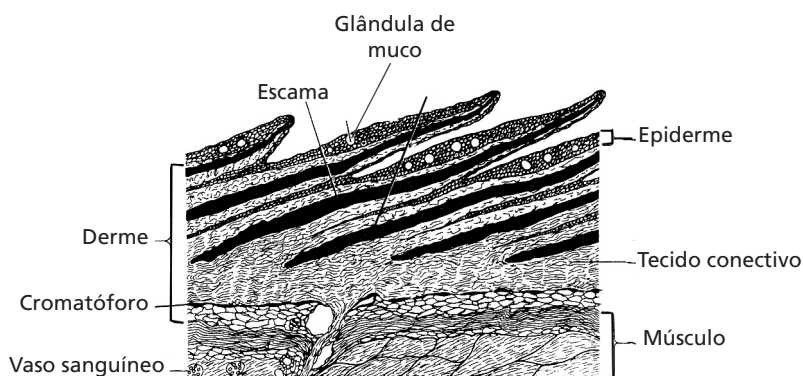


Figura 15.9: Corte transversal da pele de um peixe mostrando escamas, epiderme, derme, tecidos conectivos, glândulas de muco e vasos sanguíneos.

Fonte: LAGLER, K. F., BARDACH, J. E., MILLER, R. R. & PASSINO, D. R. M., 1977. *Ichthyology*. John Wiley & Sons, New York, Santa Barbara, London, Sydney, Toronto, 506 p.

A coloração dos peixes está ligada à variedade de cromatóforos. As principais categorias de pigmentos são os carotenóides, as flavinas, as melaninas e as guaninas. Um comando nervoso e químico faz a grande variedade de arranjos de cromatóforos, que podem ser utilizados na camuflagem e na corte.

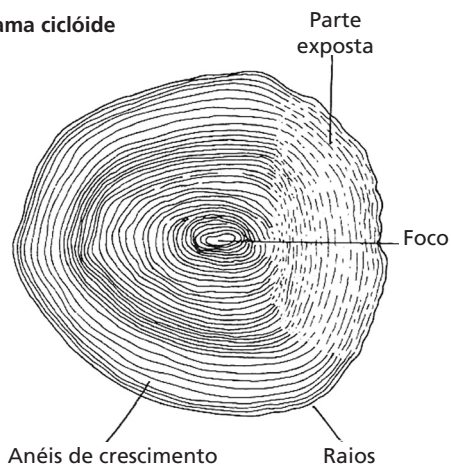
As escamas dos peixes actinoptérígios podem ser do tipo ganóide (encontrada nos actinoptérígios primitivos) e elasmóide (típica dos actinoptérígios mais avançados). As escamas ganóides apresentam várias camadas superficiais de esmalte sobrepostas. Nos peixes-largarto, apenas duas camadas de esmalte persistem (as camadas de ganoína e isopedina). Essas escamas ganóides são rômbricas e justapostas, parecendo placas retangulares.

As escamas elasmóides são laminares, finas, flexíveis e transparentes (Figuras 15.10 e 15.11); as camadas de ganoína e isopedina são reduzidas (delgadas).

Uma escama elasmóide é composta por um núcleo central ou foco. A partir desse núcleo ocorrem círculos concêntricos denominados anéis de crescimento, que aumentam conforme o crescimento do peixe através de deposição diária de fosfato de cálcio no bordo da escama. Em muitas espécies, a partir do núcleo central em direção ao bordo surgem ranhuras conhecidas por raios. Os raios são mais numerosos nas escamas da região caudal oferecendo maior flexibilidade à escama.

As escamas elasmóides podem ser do tipo ciclóide e ctenóide. As escamas elasmóides ciclóides apresentam o bordo exposto liso (Figura 15.10) e nas escamas elasmóides ctenóides (Figura 15.11) o bordo exposto apresenta espinhos ou ctenos.

Escama ciclóide



Escama ctenóide

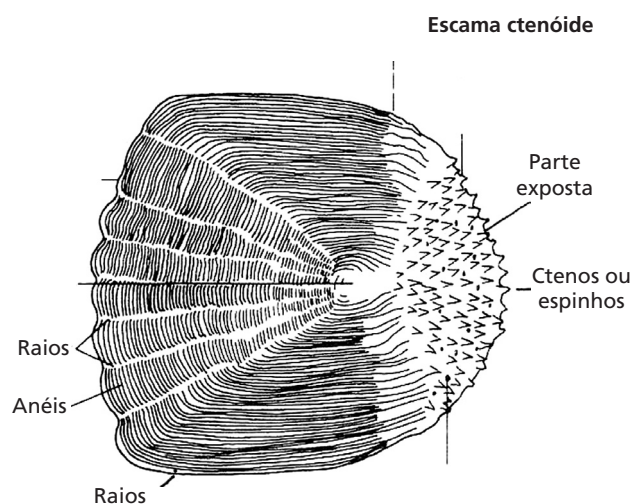


Figura 15.10: Exemplo de escama elasmóide do tipo ciclóide.

Fonte: WALKER, W. F. & LIEM, K. F. 1994. *Functional Anatomy of the Vertebrates*. Saunders College Publishing, 788 p.

Figura 15.11: Exemplo de escama elasmóide do tipo ctenóide.

Fonte: WALKER, W. F. & LIEM, K. F. 1994. *Functional Anatomy of the Vertebrates*. Saunders College Publishing, 788 p.

No tronco, existe uma linha lateral de função sensorial que perfura a pele e as escamas e se espalha pela cabeça de maneira organizada. As escamas da linha lateral são perfuradas por um canal (Figura 15.12).

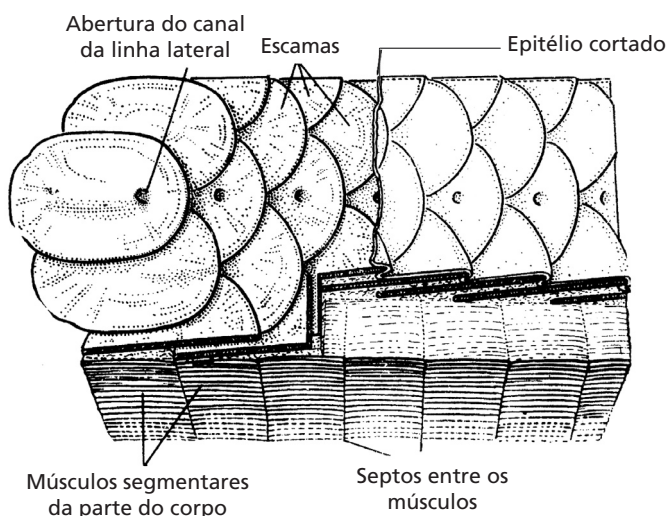


Figura 15.12: Detalhe de escamas elasmóides da linha lateral.

Fonte: STORER, T. I. & USINGER, R/L. 1974. *Zoologia geral*. Companhia Editora Nacional, Editora USP, 757 p.

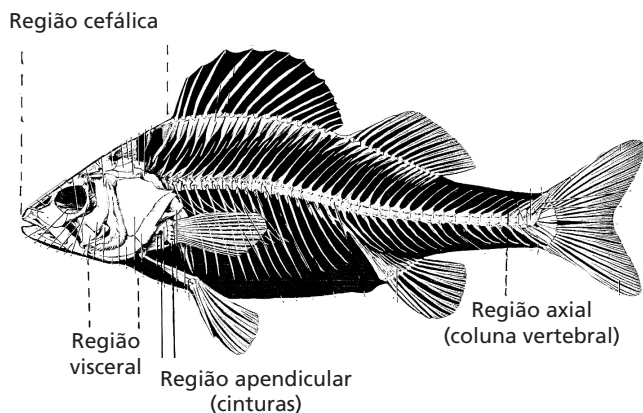


Figura 15.13: Esqueleto de actinoptérigio.

Fonte: LAGLER, K. F., BARDACH, J. E., MILLER, R. R. & PASSINO, D. R. M., 1977. *Ichthyology*. John Wiley & Sons, New York, Santa Barbara, London, Sydney, Toronto, 506 p.

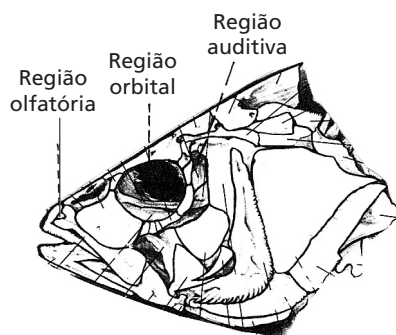


Figura 15.14: Detalhe dos ossos da cabeça de um actinoptérigio.

Fonte: LAGLER, K. F., BARDACH, J. E., MILLER, R. R. & PASSINO, D. R. M., 1977. *Ichthyology*. John Wiley & Sons, New York, Santa Barbara, London, Sydney, Toronto, 506 p.

MORFOLOGIA INTERNA

Esqueleto

O esqueleto é dividido em quatro regiões: cefálica, visceral, axial e apendicular (**Figura 15.13**).

Os ossos do esqueleto cefálico podem ser agrupados nas seguintes regiões: olfatória (área nasal), orbital (envolve o olho), ótica (auditiva) e basicraniana (forma a base do crânio) (**Figura 15.14**).

Figura 15.15: Região da cabeça mostrando a posição das brânquias.

Fonte: WALKER, W. F. & LIEM, K. F. 1994. *Functional Anatomy of the Vertebrates*. Saunders College Publishing, 788 p.

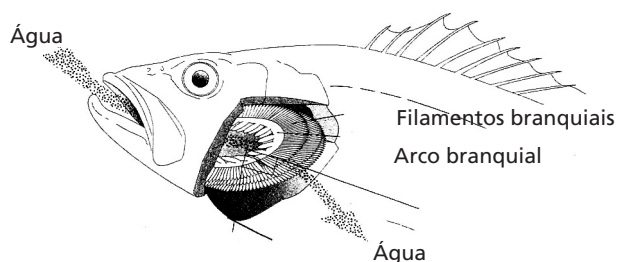
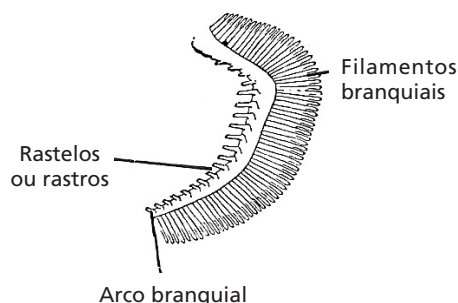


Figura 15.16: Detalhe de uma brânquia e seus componentes.

Fonte: NORMAN, J. R. 1975. *A History of Fishes*. London/Ernest Benn Limited, 467 p.



O esqueleto visceral é constituído por uma série de arcos cuja função é a de suporte e movimento do aparelho branquial. Em geral, nos actinoptérigios ocorrem quatro arcos branquiais funcionais que suportam posteriormente os filamentos branquiais (**Figuras 15.15 e 15.16**). Na região oposta aos filamentos branquiais (região anterior do arco branquial) ocorrem os rastros, ou rastelos branquiais. Os rastros do primeiro arco branquial são os mais desenvolvidos e servem para selecionar os alimentos que passam pela faringe.

Os ossos operculares são externos e cobrem os arcos branquiais. Podem ser subdivididos em opérculo, sub-opérculo, inter-opérculo, e pré-opérculo (**Figura 15.14**).

Os ossos que sustentam a língua também fazem parte desse esqueleto. A arcada superior é constituída de duas metades

formada anteriormente pelos ossos pré-maxilares (com dentes) e posteriormente pelos maxilares (podem ou não apresentar dentes). A arcada inferior é formada pelo osso dentário (com dentes) e posteriormente pelo angular e articular (**Figura 15.14**).

O esqueleto axial é formado pela coluna vertebral e por estruturas acompanhantes (costelas, ossos intermusculares) (**Figura 15.13**).

A coluna vertebral é formada por corpos vertebrais ou vértebras. O número de vértebras varia em cada espécie ou mesmo populações. Quanto maior for a salinidade do local e mais alta for a temperatura ambiente, maior o número de vértebras. Nos peixes (nos cartilagosos também) as vértebras são do tipo anficélicas, pois são côncavas de ambos os lados. As vértebras podem ser divididas em vértebras do corpo (com processos transversos abertos para o encaixe das costelas) e vértebras da cauda (os processos transversos unidos para formar o canal ou arco por onde correm as artérias aortas posteriores). Dorsalmente ao corpo vertebral encontra-se o espinho neural. Nas vértebras caudais, ventralmente ao corpo vertebral, está o espinho hemal (**Figura 15.17**).

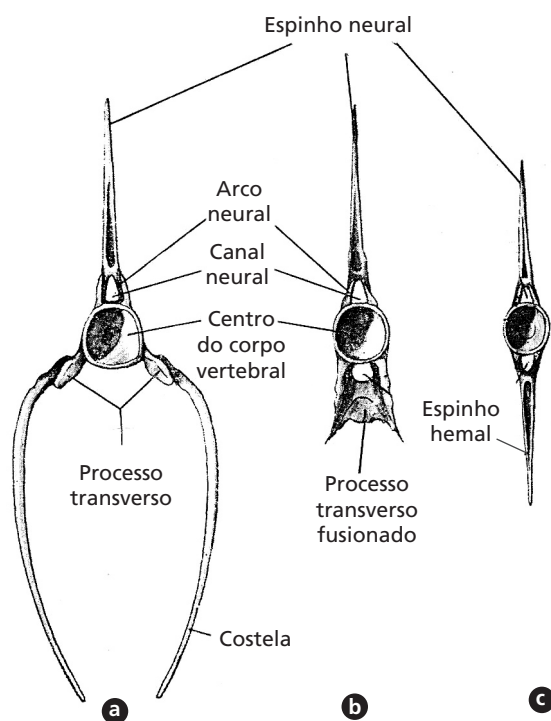


Figura 15.17: Tipos de vértebras de um actinoptério. (a) Vértebra do tronco; (b) primeira vértebra caudal; (c) típica vértebra caudal.

Fonte: LAGLER, K. F., BARDACH, J. E., MILLER, R. R. & PASSINO, D. R. M., 1977. *Ichthyology*. John Wiley & Sons, New York, Santa Barbara, London, Sydney, Toronto, 506 p.

Os ossos intermusculares estão localizados entre os feixes musculares (mioseptos) de alguns peixes e servem para aumentar a sustentação.

O esqueleto apendicular é formado pelas cinturas (peitoral e pélvica) e pelas nadadeiras (pares e ímpares).

Nesses peixes, a cintura peitoral (ou escapular) está ligada à cabeça. A cintura pélvica é uma pequena peça de forma triangular onde se ligam as nadadeiras. Ela não entra em contato com a coluna vertebral.

Aparelho digestivo

O aparelho digestivo (Figura 15.18) é formado pelo tubo digestivo e pelas glândulas anexas e tem início na boca. A maioria dos peixes tem dentes. Nos peixes ósseos os dentes podem ser distribuídos nas arcadas (superior e inferior), na abertura da boca e na faringe.

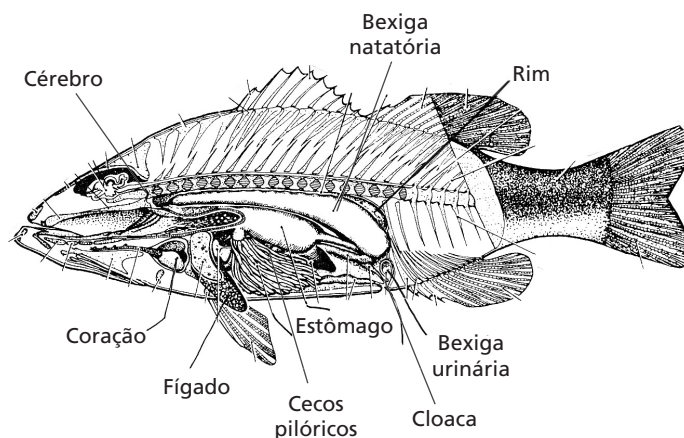


Figura 15.18: Aparelho digestivo de um actinoptério.

Fonte: LAGLER, K. F., BARDACH, J. E., MILLER, R. R. & PASSINO, D. R. M., 1977. *Ichthyology*. John Wiley & Sons, New York, Santa Barbara, London, Sydney, Toronto, 506 p.

Os dentes das arcadas são encontrados nos pré-maxilares e maxilares superiormente e no dentário inferiormente. Os dentes que ocorrem na abertura da boca estão distribuídos no céu da boca ou palato (ossos palatinos e pterigóides) e no chão da boca (na língua). Podem ser encontrados na região ventral e dorsal da faringe.

Conforme o hábito alimentar, os dentes podem apresentar vários formatos. Os dentes viliformes são curtos, numerosos e espessos como nos bagres; os dentes caniniformes são pontiagudos e curvos, ocorrem nas barracudas; dentes molariformes são achatados ou arredondados,

como os encontrados nos cantos da boca do peixe cioba. Muitas vezes, um peixe pode ter dentes pontiagudos na frente e achatados nos cantos da boca (heterodontia). Muitos peixes apresentam dentes iguais ao longo da arcada (homodontia).

A língua, localizada no assoalho da boca, é dura e seu esqueleto faz parte do esqueleto visceral. Sua função é sustentar os arcos branquiais e auxiliar nos movimentos respiratórios.

Após a boca segue a faringe (onde estão os quatro arcos branquiais), seguida de um curto esôfago que conduz ao estômago. O esôfago apresenta grande elasticidade, facilitando a passagem dos alimentos. Um estrangulamento marca o limite entre o esôfago e o estômago. O estômago se divide em duas regiões, apresentando um formato de “J” ou “V”. A região cárdica é contínua ao esôfago e a mais desenvolvida, formando um saco amplo pregueado por dentro (para aumentar a superfície de absorção). É a alça descendente do estômago. O ramo mais delgado é a alça ascendente, denominada região pilórica, que termina junto ao início do intestino através de um estrangulamento no qual internamente existe um músculo circular denominado esfíncter, cuja função é controlar a passagem do conteúdo estomacal do estômago para o intestino (**Figura 15.19**). Na região pilórica, circundando a divisa estômago/intestino, existem os cecos pilóricos, cuja função principal é a de absorção. Armazenam também gordura (material energético) utilizada no processo reprodutivo. Os cecos pilóricos são evaginações tubulares da parede do intestino.

Nos peixes que se alimentam de vasa orgânica (iliófagos) ocorre a formação de um estômago muscular (moela).

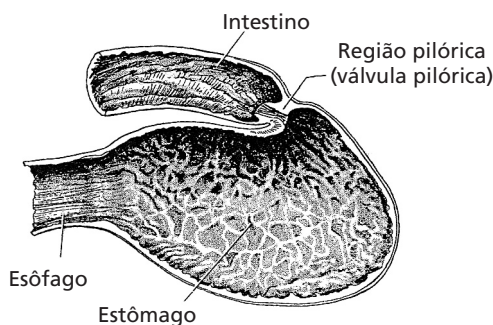


Figura 15.19: Detalhe do esôfago, do estômago e do intestino e da região pilórica. LAGLER, K. F., BARDACH, J. E., MILLER, R. R. & PASSINO, D. R. M., 1977. *Ichthyology*. John Wiley & Sons, New York, Santa Barbara, London, Sydney, Toronto, 506 p.

O intestino é a parte do canal alimentar que segue até o ânus. A primeira alça do intestino é denominada duodeno. Nesta alça, externamente, está localizado o pâncreas. No final do intestino está o reto, que termina no ânus ou cloaca conforme a espécie. O reto é mais delgado que o intestino e internamente apresenta uma válvula retal.

O intestino varia conforme o hábito alimentar. Nos peixes carnívoros, é curto. Nos peixes herbívoros, ele é longo e enovelado para poder digerir a celulose das células vegetais.

O fígado está localizado na parte anterior da cavidade ventral. É um órgão de grande porte e geralmente apresenta dois lobos, embora esse número possa variar. Entre os lobos está a vesícula biliar, que se comunica com o intestino.

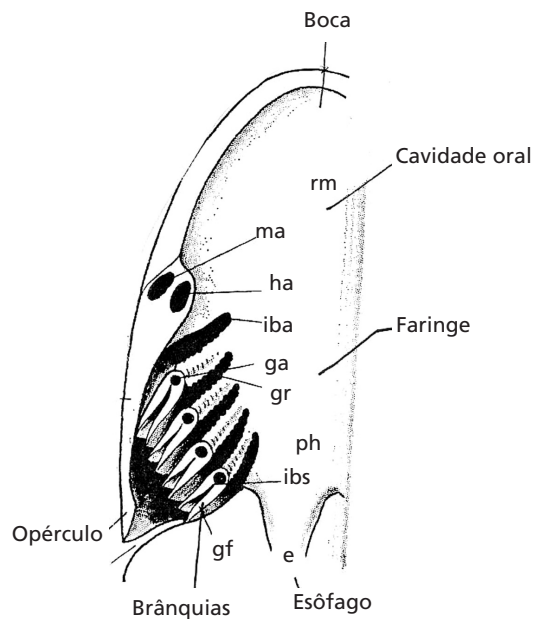


Figura 15.20: Esquema da região da faringe de um actinoptério.

Fonte: VAGLER, K. F., BARDACH, J. E., MILLER, R. R. & PASSINO, D. R. M., 1977. *Ichthyology*. John Wiley & Sons, New York, Santa Barbara, London, Sydney, Toronto, 506 p.

Aparelho respiratório

Nos actinopterígeos, a pele desempenha importante função respiratória nas larvas, mas o principal meio de respiração é efetuado pelas brânquias, que é onde ocorre a hematose, na região da faringe. Existe um mecanismo de bombeamento através de uma válvula oral, por meio da qual o peixe, abrindo e fechando a boca, aspira água rica em oxigênio

(esta água, ao passar pelas aberturas branquiais, faz a oxigenação). Quando a boca se abre para a entrada da água rica em oxigênio, o opérculo se fecha. Ao fechar a boca, a água é empurrada para fora (Figuras 15.20 e 15.21).

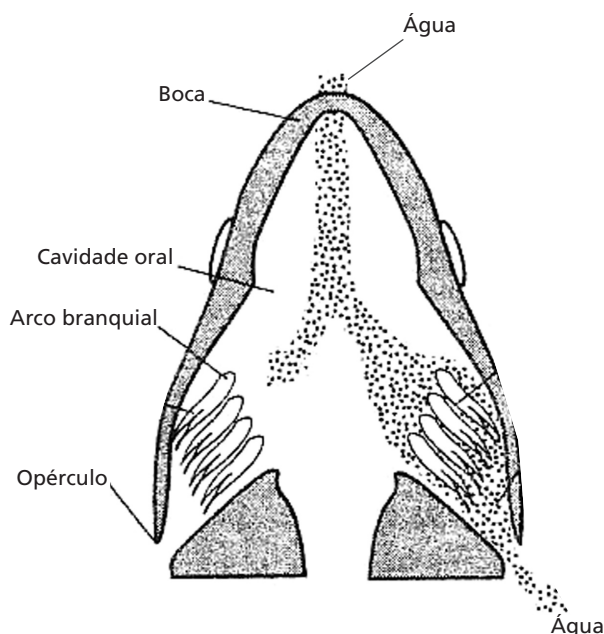


Figura 15.21: Esquema mostrando a entrada e saída da água pela região da faringe de um actinoptério.

Fonte: WALKER, W. F. & LIEM, K. F. 1994. *Functional Anatomy of the Vertebrates*. Saunders College Publishing, 788 p.

A hematose acontece nos filamentos branquiais onde ocorrem a eliminação do dióxido de carbono e a absorção de oxigênio proveniente da água.

A bexiga natatória ou vesícula gasosa pode ter importância na respiração da maioria dos peixes actinoptérios, efetuando uma função hidrostática. Com isso, esses peixes controlam a quantidade de gases (nitrogênio, gás carbônico, oxigênio) no interior da bexiga fazendo com que estes consigam se manter em determinada profundidade em uma coluna de água, ou mesmo se locomoverem para cima ou para baixo, em diferentes profundidades. O peixe então melhora a sua capacidade de locomoção. Outras funções podem ser atribuídas a essa estrutura, como produção e amplificação de som e também como um auxílio complementar na respiração. Em alguns peixes de grandes profundidades, a bexiga natatória é preenchida por tecido adiposo, fazendo com que eles permaneçam sempre em uma mesma profundidade.

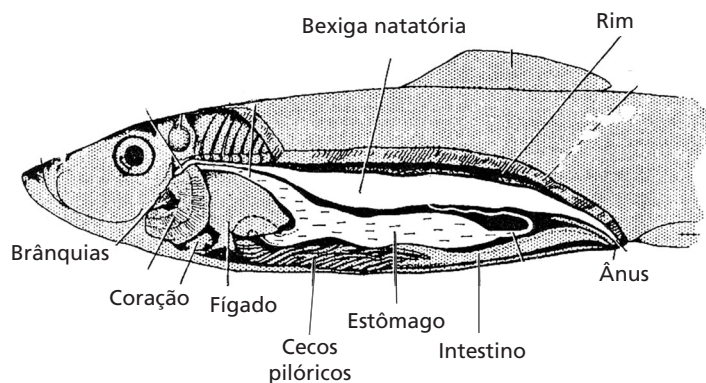


Figura 15.22: Detalhe dos órgãos internos de um actinoptérquio.

Fonte: LAGLER, K. F., BARDACH, J. E., MILLER, R. R. & PASSINO, D. R. M., 1977. *Ichthyology*. John Wiley & Sons, New York, Santa Barbara, London, Sydney, Toronto, 506 p.

Normalmente a bexiga natatória é um órgão ímpar, alongado, com vários formatos, situado na parte dorsal da cavidade do corpo. Sua origem embrionária é a partir da parede dorsal da faringe e ou esôfago, podendo ou não continuar ligado através de um ducto pneumático (Figura 15.23). Quando a bexiga natatória apresenta esta comunicação, os peixes são denominados fisóstomos. Esses peixes podem utilizar o ar atmosférico como auxílio às trocas gasosas. Os peixes actinoptérquios mais avançados não possuem o ducto pneumático, e, com isso, o poder hidroestático é mais desenvolvido: são os fisoclistos.

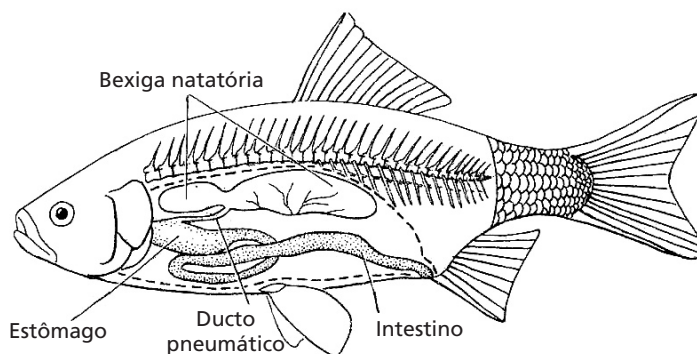


Figura 15.23: Bexiga natatória dos actinoptérquios: a bexiga natatória em posição dorsal, na cavidade celomática, abaixo da coluna vertebral. Presença do ducto pneumático.

Fonte: POUGH, F. H., JANIS, C. M. & HEISER, J. B. 2003. *A vida dos vertebrados*. Atheneu Editora São Paulo Ltda., 699 p.

Na região anterior da bexiga natatória de ambos os casos existe uma região denominada corpo vermelho, que é composta por uma malha de vasos sanguíneos diminutos que formam capilares (de arteríolas e vênulas) denominada *rete mirabile*, que está associada a um grupo de células denominado glândula de gás (Figura 15.24).

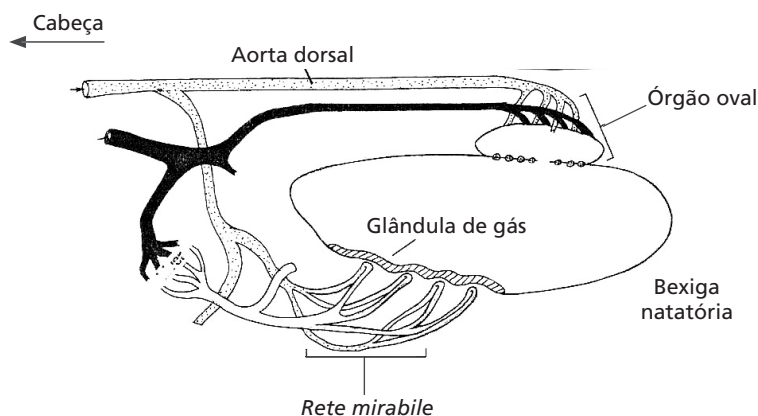


Figura 15.24: Bexiga natatória dos actinoptérígios: conexões vasculares apresentando a *rete mirabile*.

Fonte: POUGH, F. H., JANIS, C. M. & HEISER, J. B. 2003. *A vida dos vertebrados*. Atheneu Editora São Paulo Ltda., 699 p.

Quando o peixe vai para o fundo, ocorre um aumento da pressão fazendo com que a bexiga se comprima. No entanto, o peixe tem a capacidade de controlar a quantidade de gás que entra na bexiga natatória através dos capilares que ocorrem em seu interior.

Em seu interior são encontrados o nitrogênio e o gás carbônico. O oxigênio entra na bexiga através da glândula de gás. A *rete mirabile* atua impedindo que o oxigênio escape. A saída do oxigênio e dos outros gases se dá através do corpo oval localizado na porção posterior da bexiga.

A bexiga natatória está ausente em alguns peixes, e isso pode estar ligado ao modo de vida. Muitas espécies de linguados que vivem em contato direto com o substrato de fundo não possuem tal estrutura, e o mesmo ocorre em espécies que vivem em águas com muita correnteza e que levaria o peixe a gastar muita energia para se manter em uma determinada profundidade ou posição. Muitos peixes abissais não possuem bexiga natatória, devido à grande pressão causada pela profundidade.

Aparelho circulatório

A circulação dos actinoptérigios, como em todos os peixes de respiração branquial, é simples, passando somente sangue venoso e apenas uma vez pelo coração. A hematose ocorre apenas nas brânquias.

O coração situa-se abaixo das brânquias e está protegido pela membrana pericárdica num espaço que pode ser denominado celoma cardíaco; divide-se nas seguintes câmaras: o seio venoso, o átrio (às vezes denominado aurícula), o ventrículo e o cone arterial reduzido (Figura 15.25).

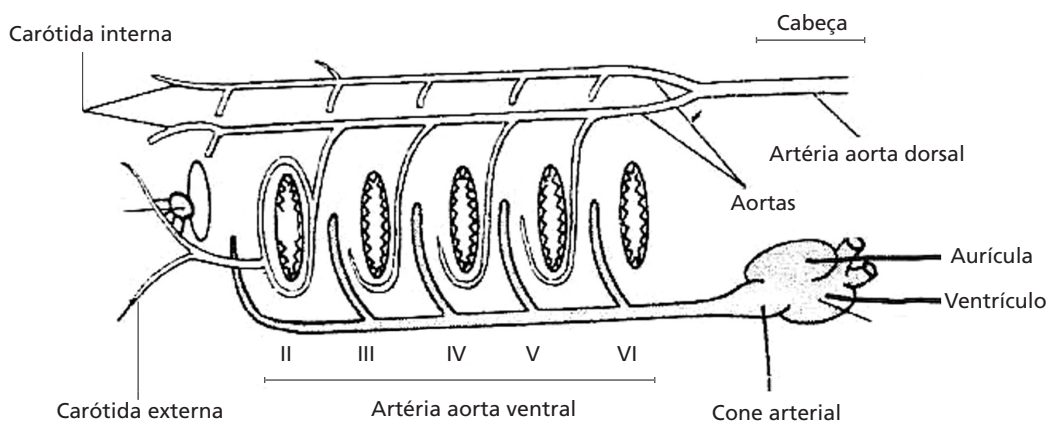


Figura 15.25: Sistema circulatório: os principais vasos sanguíneos.
 Fonte: POUGH, F. H., JANIS, C. M. & HEISER, J. B. 2003. *A vida dos vertebrados*; Atheneu Editora São Paulo Ltda., 699 p.

O seio venoso possui paredes finas e recebe o sangue venoso que vem do corpo e das veias hepáticas que passam para o átrio através de uma comunicação mediana.

O átrio, sem forma definida, apresenta paredes finas e liga-se ao ventrículo.

O ventrículo localiza-se abaixo do átrio com suas paredes grossas e possui a forma de uma pirâmide. O ventrículo se estreita em direção ao cone arterial. Este se liga ventralmente à artéria aorta ventral (ou tronco arterioso), que se ramifica nas artérias branquiais esquerda e direita (onde ocorre a hematose).

O sangue venoso chega ao seio venoso procedente do corpo e da cabeça pelas veias cardinais (anteriores e posteriores) que se reúnem no ducto de Cuvier, pelas veias hepáticas, veias subclávias e veia caudal ilíaca que chegam direto ao seio venoso. A veia ilíaca passa pelo sistema porta-hepático e pelo sistema porta-renal. Válvulas cardíacas regulam a entrada do sangue no átrio e impedindo a sua volta para o ventrículo, o qual bombeia o sangue para o cone arterial que continua até as brânquias, onde é oxigenado. Na região superior da cabeça as artérias branquiais enviam o sangue para a região anterior da cabeça pelas artérias carótidas. Atrás das brânquias, as artérias branquiais se unem em uma única artéria carótica dorsal que manda o sangue para o corpo (Figura 15.26).

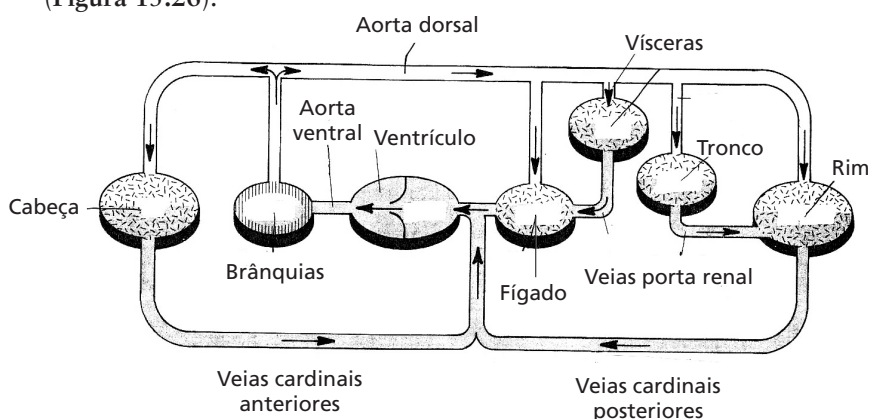


Figura 15.26: Sistema circulatório: percurso do sangue no corpo de um peixe.

Fonte: POUGH, F. H., JANIS, C. M. & HEISER, J. B. 2003. *A vida dos vertebrados*. Atheneu Editora São Paulo Ltda., 699 p.

Aparelho urogenital

Nos peixes, o sistema reprodutor e o excretor estão associados. Os rins são estruturas pares longas, estreitas e que se estendem longitudinalmente na cavidade do corpo, posicionados de cada lado da coluna vertebral e da artéria aorta dorsal (Figura 15.22). A região anterior do rim é denominada rim cefálico, que é um rim pronefro, que ocorre na fase embrionária, desaparecendo na maioria dos casos. A região posterior do rim é denominada mesonefro e é o que geralmente permanece. Cada rim possui um ducto particular que se une em uma bexiga urinária desembocando no poro urogenital situado atrás do ânus.

Por eliminar mais água, sendo hipertônicos, os peixes de água doce possuem os rins mais desenvolvidos.

Na maioria dos actinoptérígios, a fecundação é externa: os gametas são lançados diretamente na água. Alguns peixes apresentam um órgão copulador denominado gonopódio, que pode ser uma estrutura ímpar, como nos barrigudinhos (ex.: gênero *Poecilia*), ou par, encontrado nos tralhotos (ex.: gênero *Anableps*). Neste caso, a fecundação é interna. As gônadas são pares, alongadas e localizadas abaixo e na região posterior da bexiga natatória. Nos machos geralmente o testículo é esbranquiçado e de aspecto leitoso. As fêmeas apresentam o ovário avermelhado ou amarelado e de aspecto granuloso. A reprodução na maioria dos peixes é sexuada (a partenogênese ocorre em algumas espécies).

Na época da reprodução, os ovários se tornam dilatados preenchendo uma considerável parte do corpo da fêmea, e os óvulos são perfeitamente visíveis. Estes passam do ovário para o exterior pelo oviduto, saindo por uma abertura especial ou por um ducto excretor compartilhado (poro urogenital). Em alguns peixes, o oviduto pode ser contínuo aos ovários ou pode ser separado deles, fazendo com que os óvulos saiam para um espaço interno e em seguida entrem no ovário (Figura 15.27). Esses peixes que eliminam os óvulos para o exterior são denominados ovulíparos. Alguns peixes são vivíparos, liberando miniaturas dos adultos (ex.: o barrigudinho *Poecilia vivipara*). Algumas fêmeas efetuam apenas uma postura, morrendo em seguida (é o caso de alguns salmões) e outras efetuam várias posturas ao longo da vida.

Os testículos são menores que os ovários e são ligados a um ducto estreito que segue ao poro urogenital. Em algumas espécies, o ducto não existe, e os espermatozóides são liberados diretamente na cavidade do corpo, saindo para o exterior através de um poro localizado atrás do ânus.

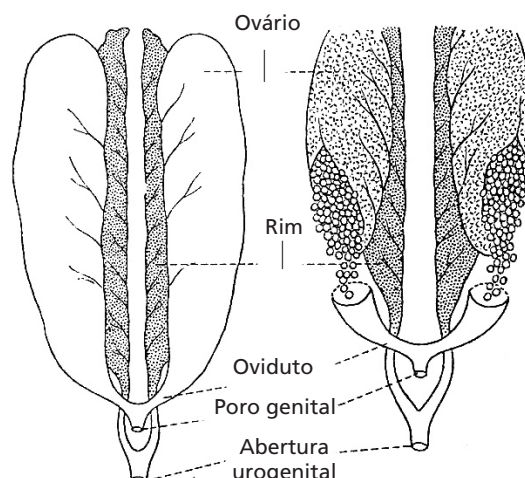


Figura 15.27: Órgãos reprodutores femininos e excretores de um peixe ósseo típico. Esquerda: ovidutos contínuos com os ovários; direita: ovidutos separados dos ovários.
 Fonte: NORMAN, J. R. 1975. *A History of Fishes*. London/Ernest Benn Limited, 467 p.

Sistema nervoso

O sistema nervoso dos peixes em geral é formado pelo sistema cérebro-espinhal (englobando o encéfalo e a medula espinal) e pelo sistema autônomo (relacionado à inervação da musculatura involuntária dos órgãos cutâneos e dos tecidos glandulares).

A extremidade anterior da medula se alarga formando o encéfalo (cérebro). Como nos vertebrados, o encéfalo se divide em regiões: anteriormente o prosencéfalo (subdividido em telencéfalo na extremidade anterior e diencéfalo posteriormente), medianamente o mesencéfalo e posteriormente o rombocéfalo (que se subdivide em metencéfalo anteriormente e miencéfalo na extremidade posterior do encéfalo) (Figura 15.28).

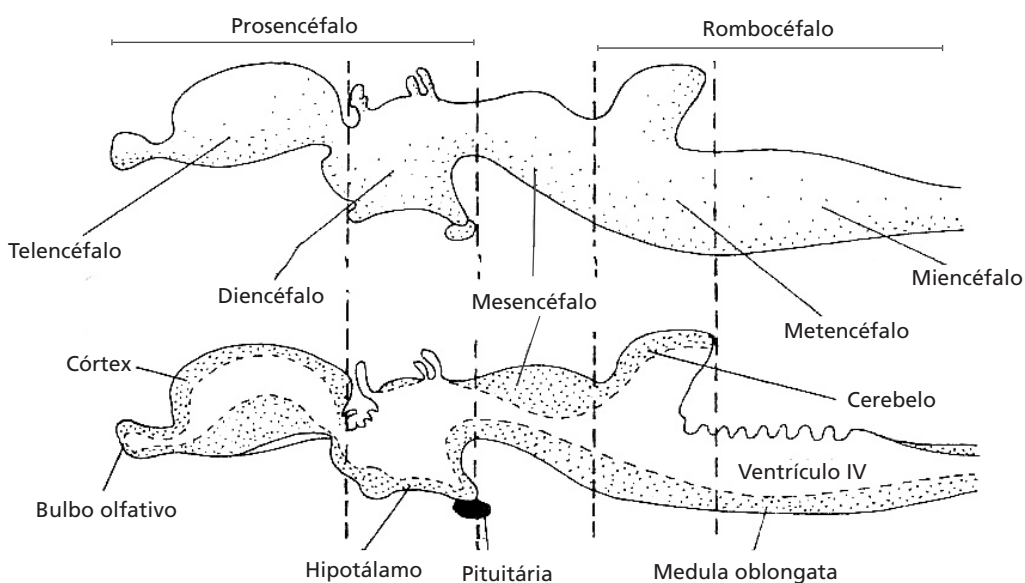


Figura 15.28: O encéfalo de um peixe e suas regiões.

Fonte: POUGH, F. H., JANIS, C. M. & HEISER, J. B. 2003. *A vida dos vertebrados*; Atheneu Editora São Paulo Ltda., 699 p.

O telencéfalo abrange o bulbo olfativo e o lobo frontal do cérebro. O diencéfalo se relaciona com o hipotálamo, tálamo e epitálamo, e cada um desses tálamos inclui muitos núcleos funcionando como um importante centro sensitivo. A glândula hipófise também está localizada nesta região. O mesencéfalo está relacionado aos lobos ópticos.

O metencéfalo forma o cerebelo. O mesencéfalo está ligado à região óptica (visão) e o metencéfalo ao cerebelo. O mielencéfalo é a parte posterior do cérebro e está relacionado ao bulbo raquidiano e parte inicial da medula espinal.

Como nos peixes cartilaginosos, são dez os nervos cranianos: I (olfativo), II (óptico), III (oculomotor), IV (troclear), V (trigêmeo), VI (abducente), VII (facial), VIII (acústico), IX (glossofaríngeo), X (vago).

Os órgãos dos sentidos percebem estímulos químicos e físicos do ambiente (ex.: vibrações na água, bem como mudanças de salinidade, luminosidade e temperatura).

Na epiderme, com suas inervações superficiais, conseguem perceber mudanças sutis de temperatura. Muitos peixes apresentam barbilhões sensoriais próximos à boca (ex.: bagres e carpas). Botões gustativos podem ser encontrados na região da cabeça: boca, região das brânquias e faringe.

A linha lateral (**Figura 15.12**) é um importante órgão sensorial que ocorre na maioria dos peixes. É um sistema mecanorreceptor que se espalha na cabeça (em regiões determinadas) e corre lateralmente no corpo do peixe até a cauda. Nos peixes da família Cichlidae (os ciclídeos), a linha lateral é interrompida, continuando mais embaixo e terminando próximo à região da cauda. As sardinhas não possuem linha lateral.

As escamas da linha lateral são perfuradas por um canal que permite transferir para os peixes as sensações no ambiente para receptores denominados neuromastos que mandam mensagem para um canal interno (o canal da linha lateral) que envia as mensagens sensoriais para o cérebro através do nervo vago (X).

A visão dos peixes varia conforme o hábito. Existem peixes de caverna que não possuem olhos. Alguns peixes possuem olhos muito desenvolvidos.

ATIVIDADES FINAIS

1. A classe Osteichthyes é representada pelos peixes ósseos, formando um grande grupo que abrange mais de 50.000 espécies viventes. Cite quatro características gerais desse grupo.

2. Os peixes ósseos, embora mais densos que água, mesmo quando parados, não afundam. Explique o principal mecanismo de flutabilidade dos peixes, como são classificados os peixes de acordo com a relação entre a principal estrutura responsável por esta propriedade de flutabilidade com o intestino, além de mencionar suas funções extras.

3. Defina linha lateral elucidando sua função.

4. As escamas dos peixes são estruturas muito úteis para os pesquisadores, podendo ser utilizadas na classificação e determinação da idade desses animais, entre outras funções. Descreva os dois tipos de escamas que ocorrem nos peixes ósseos actinoptérios.

RESPOSTAS COMENTADAS

1. Dentre as características de Osteichthyes, podemos citar esqueleto ossificado (em algumas formas, o esqueleto é parcialmente cartilaginoso, como nos esturjões); brânquias cobertas por uma lâmina óssea formada pelos ossos operculares; pele do corpo com muitas glândulas de muco e em geral coberta por escamas; algumas espécies podem apresentar o corpo nu; extremidade das nadadeiras com raios dérmicos segmentados denominados lepidotríquias; sexos separados. Poucas espécies são hermafroditas; dimorfismo sexual algumas vezes presente; fecundação externa na maioria dos casos; ovíparos ou vivíparos; presença de bexiga natatória com várias funções; respiração branquial (na maioria dos casos) ou por meio de pulmões (em alguns sarcopterígeos).

2. A bexiga natatória ou vesícula gasosa tem uma importante função hidrostática. Os peixes controlam a quantidade de gases (nitrogênio, gás carbônico, oxigênio) no interior da bexiga, fazendo com que consigam se manter em uma determinada profundidade em uma coluna de água, ou mesmo se locomover para cima ou para baixo, em diferentes profundidades. Quando a bexiga natatória apresenta uma comunicação com o tubo digestivo, os peixes são denominados fisóstomos. Esses peixes podem utilizar o ar atmosférico como auxílio às trocas gasosas. Os peixes actinoptérígeos mais avançados não possuem o ducto pneumático, e, com isso, o poder hidrostático é mais desenvolvido: são os fisoclistos.

Outras funções podem ser atribuídas a esta estrutura, como produção e amplificação de som e também como um auxílio complementar na respiração. Em alguns peixes de grandes profundidades, a bexiga natatória é preenchida por tecido adiposo, fazendo com que eles permaneçam sempre em uma mesma profundidade.

3. A linha lateral é um importante órgão sensorial que ocorre na maioria dos peixes. É um sistema mecanorreceptor que se espalha na cabeça (em regiões determinadas) e corre lateralmente no corpo do peixe até a cauda.

As escamas da linha lateral são perfuradas por um canal que permite transferir para os peixes as sensações no ambiente, como, por exemplo, a detecção de trilhas nos movimentos de peixes de um cardume. Essas sensações são transferidas para receptores denominados neuromastos que mandam mensagem para um canal interno (o canal da linha lateral) que envia as mensagens sensoriais para o cérebro através do nervo vago (X).

4. As escamas dos peixes actinoptérígeos podem ser do tipo ganóide (encontrada nos actinoptérígeos primitivos) e elasmóide (típica dos actinoptérígeos mais avançados). As escamas ganóides apresentam várias camadas superficiais de esmalte sobrepostas. Nos peixes-largarto, apenas duas camadas de esmalte persistem (as camadas de ganoína e isopedina). Essas escamas ganóides são rômbricas e justapostas, parecendo placas retangulares. Essas escamas, por serem mais espessas, aumentam o peso e diminuem a flexibilidade do animal.

As escamas elasmóides são laminares, finas, flexíveis e transparentes. As camadas de ganoína e isopedina são reduzidas (delgadas).

Uma escama elasmóide é composta por um núcleo central ou foco. A partir desse núcleo ocorrem círculos concêntricos denominados anéis de crescimento, que aumentam conforme o crescimento do peixe pela deposição diária de fosfato de cálcio no bordo da escama. Em muitas espécies, a partir do núcleo central em direção ao bordo surgem ranhuras conhecidas por raios. Os raios são mais numerosos nas escamas da região caudal e oferecem maior flexibilidade à escama.

As escamas elasmóides podem ser do tipo ciclóide e ctenóide. As escamas elasmóides ciclóides apresentam o bordo exposto liso, e nas escamas elasmóides ctenóides o bordo exposto apresenta espinhos ou ctenos.

RESUMO

A classe Osteichthyes é representada pelos peixes de nadadeiras lobosas ou carnosas (subclasse Sarcopterygii) e pelos peixes de nadadeiras raiadas (subclasse Actinopterygii). Os actinopterígeos são comumente encontrados em nosso litoral (não existem sarcopterígeos atuais no oceano Atlântico). Nesta aula foram descritos os aparelhos digestivo, respiratório, reprodutor, urogenital e nervoso, bem como a morfologia externa.

AULA 16

Exemplo de prática de peixes: peixe ósseo

Meta da aula

Apresentar as principais características anatômicas de um peixe ósseo.

objetivo

Ao final desta aula, você deverá ser capaz de:

- caracterizar e definir os principais órgãos internos de um peixe ósseo.

Pré-requisito

Para melhor compreensão desta aula, é importante que você releia a aula de Diversidade dos Deuterostomados – Módulo 3, Aula 15 – Classe Osteichthyes.

INTRODUÇÃO

Para o estudo da morfologia de um peixe, primeiramente é importante conseguir um bom exemplar. Lamentavelmente, tubarões e raias geralmente chegam sem cabeça nos mercados e peixarias e mesmo em algumas colônias de pesca. A cabeça é retirada ainda no mar ou na praia para fazer o sangramento, e com isso o sangue, rico em uréia, é liberado com rapidez, não penetrando na carne, o que afetaria o seu sabor. Isso dificulta bastante a obtenção de exemplares inteiros. No entanto, em algumas colônias de pesca (por exemplo, em Barra de Guaratiba) é possível conseguir exemplares inteiros ou mesmo solicitar com antecedência aos pescadores locais.

Para uma boa aula prática de peixe ósseo, os melhores exemplares são as espécies carnívoras ou onívoras, pois o tubo digestivo é mais curto e os órgãos internos são também mais simples (não apresentam, por exemplo, moelas e muitos contornos do intestino).

Cioba (família Lutjanidae) ou namorado (família Mugiloididae) são bons exemplos de peixes para aula prática.

PRÁTICA GERAL DE PEIXE ÓSSEO

Anatomia externa

O corpo pode ser dividido em três regiões: cabeça, tronco e cauda. A cabeça começa na ponta do focinho ou do lábio (superior ou inferior) e termina na extremidade posterior do opérculo. O troco inicia-se após o opérculo e estende-se até a abertura do ânus ou cloaca, conforme o caso. A região caudal compreende o pedúnculo caudal e a nadadeira caudal.

Coloque o peixe posicionado com a cabeça para o seu lado esquerdo.

Observe as nadadeiras. Verifique a presença dos raios, que são unidos por uma membrana transparentes. Existem dois tipos de raios: os duros e os moles. Os raios duros são lisos, não-segmentados, terminando em ponta. Podem ser flexíveis, ou apresentar rigidez, fazendo com que pareçam um esporão. Os raios moles são segmentados e a extremidade pode ser bifurcada ou trifurcada. Quanto mais idoso é o peixe, mais tortuosos são os segmentos desses raios.

As escamas são arrançadas de forma imbricada. Sendo de origem dérmica, elas são cobertas por uma epiderme delgada por cima.

Retire uma escama do corpo e uma da linha lateral e observe ao microscópio estereoscópio. Observe que se trata de uma escama elasmóide (escama laminar fina, flexível e transparente). Uma escama elasmóide é composta por um núcleo central ou foco, raios e por anéis de crescimento.

Se o peixe for cioba ou namorado, pode-se encontrar também na margem exposta (a região que não fica sob a escama adjacente) a presença de ctenos ou espinhos (típicos das escamas elasmóides ctenóides).

As escamas da linha lateral apresentam um canal que serve de comunicação entre o meio interno (o corpo) e o meio externo (percepção a distância).

Portanto, tente encontrar numa escama: o foco, os raios, os anéis de crescimento, os ctenos e o canal da linha lateral.

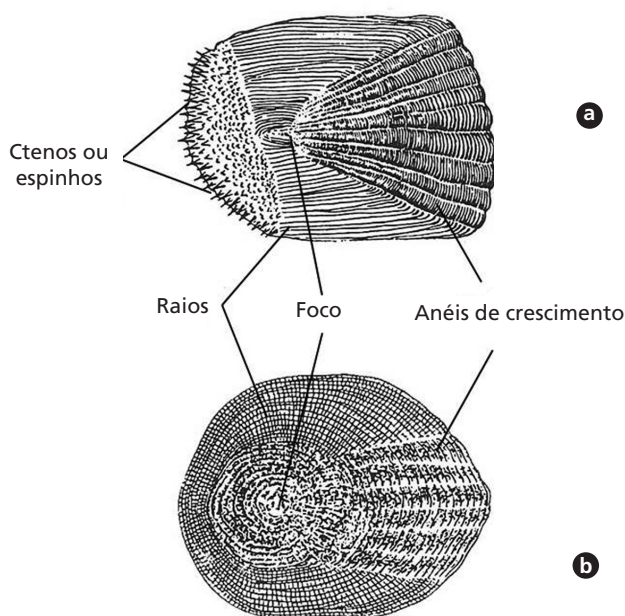


Figura 16.1: (a) Exemplo de uma escama elasmóide do tipo ctenóide; (b) exemplo de escama elasmóide do tipo ciclóide.
Fonte: REMANE, A.; STORCH, V.; WELSCH, U. 1980.
Zoologia sistemática: clasificación del reino animal. Barcelona: Ediciones Omega, 637 p.

ANATOMIA INTERNA

A faringe

Na faringe encontram-se as brânquias, localizadas em um espaço denominado câmara branquial.

Levante o opérculo do peixe e em seguida retire-o com auxílio de uma tesoura resistente. Com isso, ficam expostas as brânquias.

Você vai encontrar quatro brânquias. Observe que cada uma delas é constituída por três estruturas: os rastelos ou rastros, o arco branquial e os filamentos branquiais.

Anteriormente, na margem interna, os rastros branquiais, que parecem os dentes de um pente, variam conforme a dieta do peixe. Os rastros da primeira brânquia são os mais desenvolvidos e servem para desviar as partículas de alimentos e orientá-las em direção ao esôfago.

Um arco branquial sustenta os rastelos e posteriormente liga-se a uma dupla fileira de filamentos branquiais. Estes são dirigidos para fora, onde são realizadas as trocas gasosas.

O coração

Abaixo da faringe encontra-se a cavidade pericárdica ou celoma cardíaco, onde se localiza o coração.

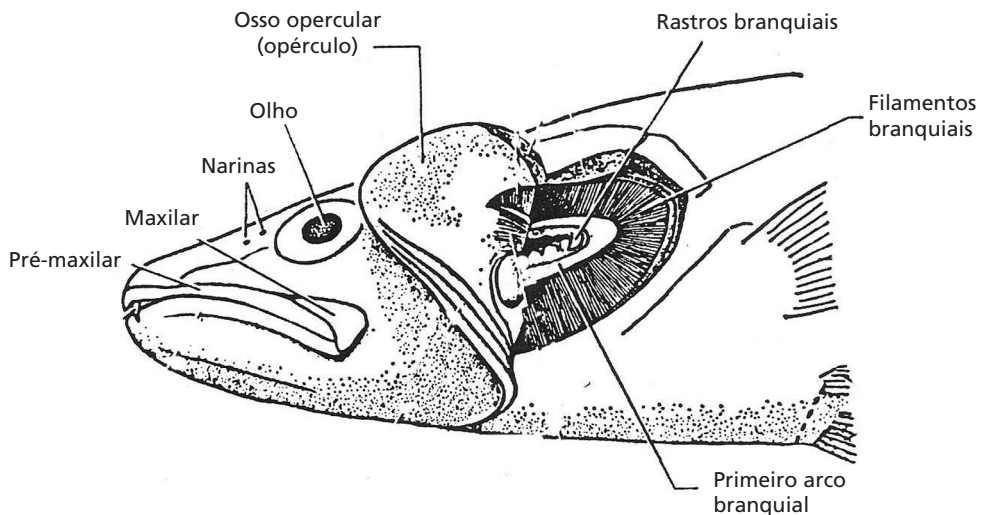


Figura 16.2: Posição da brânquia. O osso opercular foi afastado.

Fonte: LAGLER, K. F. et al. *Ichthyology*. John New York: Wiley & Sons, 1977. 506 p.

Retirando-se a membrana pericárdica, o coração fica totalmente exposto.

Em posição dorsal, o átrio possui uma coloração vermelho-escura, com paredes finas, e não apresentam formato definido. Abaixo do átrio e comunicando-se com ele está localizado o ventrículo. Este é espesso, com formato triangular definido e bastante musculoso. É a parte do coração verdadeiramente contrátil.

O ventrículo continua em linha reta para a frente, num cone arterial que é separado por um estrangulamento. O cone arterial é dilatado e de coloração branca e prossegue na artéria aorta ventral. Dissecando um pouco, você consegue observar as artérias branquiais saindo da artéria aorta ventral.

As vísceras

Faça um corte com o auxílio de tesoura. Comece da abertura anal até o limite com a faringe. Retire em seguida a porção de pele que foi levantada. O celoma visceral está à mostra.

Seguindo a região da faringe, esta se comunica com um curto esôfago que continua com o estômago.

O esôfago possui grande elasticidade. O limite entre o esôfago e o estômago muitas vezes não ocorre, mas pode haver um estrangulamento nessa região. As funções são de transporte, lubrificação e deglutição dos alimentos.

O estômago tem a forma da letra “J”. Três regiões são observadas: a cárdica, localizada próximo ao esôfago; a fúndica, que é formada pelo fundo do estômago e apresenta inúmeras glândulas gástricas. É a região mais expandida, que termina em um estrangulamento formando a terceira região, a pilórica. Esta localiza-se no limite com o intestino. É uma região aglandular, porém apresenta forte musculatura.

Nesta região tem início o intestino (junto à região pilórica do estômago), marcado pela presença de cecos pilóricos, que são evaginações digitiformes da parede intestinal. Muitas vezes, o número de cecos pilóricos aumenta com o crescimento do peixe. Em alguns casos, as características anatômicas das pregas da mucosa dos cecos pilóricos sugerem a função de absorção. Podem também armazenar alimentos bem como com a secreção de muco que pode modificar o PH do bolo alimentar, deixando-o rapidamente pronto para ser absorvido desde a porção inicial do intestino.

O intestino na cioba ou no vermelho (peixes onívoros) é curto, com poucas voltas, presas pelas alças mesentéricas e terminando no ânus ou cloaca.

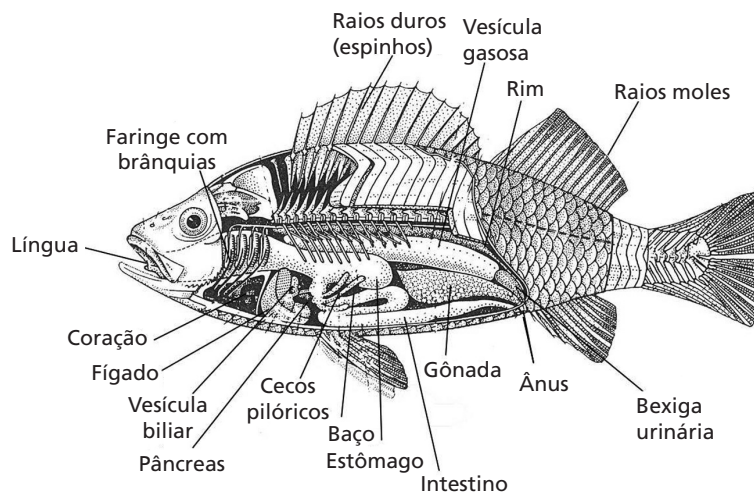


Figura 16.3: Estrutura do celoma visceral de um peixe ósseo teleosteo. As vísceras estão em posição natural.

Fonte: REMANE, A.; STORCH, V.; WELSCH, U. 1980. *Zoologia sistemática: clasificación del reino animal*. Barcelona: Ediciones Omega, 637 p.

Soltando as alças mesentéricas, podemos observar melhor o comprimento do intestino.

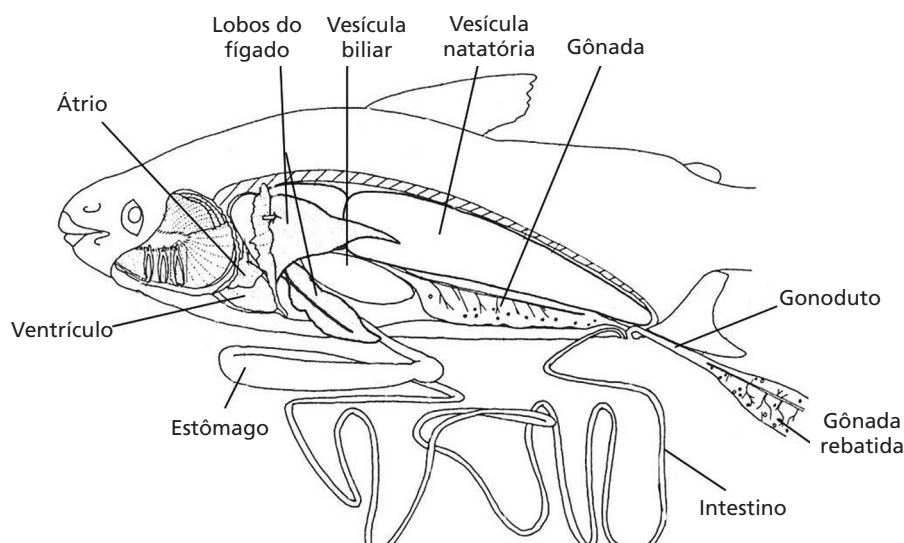


Figura 16.4: Estrutura do celoma visceral de um peixe ósseo teleosteo. As vísceras foram afastadas da cavidade visceral.

Fontes: HÖFLING, E. et al. *Chordata: manual para um curso prático*. São Paulo: Edusp, 1995. 242 p.

As glândulas anexas

São observados o fígado, a vesícula biliar, o baço e o pâncreas.

O fígado possui três lobos hepáticos.

Com o auxílio de uma pinça, você pode separar os lobos hepáticos. Debaixo do lobo superior está localizado o baço, de coloração mais escura, e levantando o lobo direito você vai encontrar a vesícula biliar, geralmente com uma coloração amarelada ou esverdeada.

Gônadas, rins e vesícula gasosa

Dorsalmente na cavidade do celoma visceral pode-se ver um órgão grande, de cor branca. Trata-se da bexiga gasosa (ou bexiga natatória). Abaixo dela estão as gônadas. São duas tiras cilíndricas que se posicionam na porção posterior da vesícula gasosa terminando junto ao ânus.

As gônadas femininas (os ovários), macroscopicamente, apresentam coloração avermelhada ou alaranjada. Microscopicamente, apresentam aspecto granuloso. Os testículos (gônadas masculinas) geralmente são esbranquiçados ou amarelados e microscopicamente apresentam aspecto leitoso.

Acima da vesícula gasosa encontram-se os rins.

Com pinça e tesoura, você retira a bexiga natatória e encontra os rins. Estes, com coloração pardo-avermelhada, são compridos, estendendo-se de cada lado da coluna vertebral e se fundindo na porção posterior, próximo ao ânus.

Exercício

Siga, na sua prática, os esquemas representados nas figuras e procure identificar no peixe as estruturas citadas na aula.

RESUMO

Foi apresentada a metodologia de dissecação de um peixe ósseo. Foram localizados a faringe com as brânquias e suas estruturas, o coração e seus componentes. No celoma visceral, pode-se observar a posição do esôfago, do estômago, do intestino, dos cecos pilóricos, do fígado, da vesícula biliar, do baço, peixe ósseo. São localizados a faringe com as brânquias e suas estruturas, o coração e seus componentes. No celoma visceral pode-se observar a posição do esôfago, do estômago, do intestino, dos cecos pilóricos, do fígado, da vesícula biliar, do baço, do pâncreas, das gônadas, dos rins e da vesícula gasosa.

Lissamphibia – Anfíbios atuais – Parte I

AULA

17

objetivos

Ao final desta aula, o aluno deverá ser capaz de:

- descrever a morfologia interna e externa dos lissanfíbios;
- analisar as características fisiológicas dos representantes do grupo;
- relacionar aspectos evolutivos e adaptativos do grupo;
- reunir os aspectos ecológicos dos representantes atuais, os lissanfíbios.

Pré-requisito

Aula 16 do Módulo 3.

INTRODUÇÃO

Nas aulas anteriores, você teve oportunidade de conhecer os primeiros vertebrados, como os anfioxos (Aula 11 do Módulo 2), as lampréias e os peixes (Aulas 12, 13, 14, 15 e 16 do Módulo 3). No curso da evolução, surgiram os primeiros vertebrados, saídos do meio aquático (como os anfíbios); os primeiros a viverem na terra, embora ainda mantenham íntimo relacionamento com a água. A passagem da água para a terra foi um passo muito significativo para a evolução das espécies, tendo mais tarde seu apogeu com o surgimento dos répteis, no Paleozóico Superior (± 330 milhões de anos).

Nesta nossa aula, você observará a utilização do termo **Lissamphibia** (lissanfíbios). Essa é a denominação atualizada para o antigo termo “Amphibia” (mais anteriormente, já fora chamado batráquio). Toda essa modificação se deve aos contínuos estudos e descobertas na área de Zoologia, denominada Sistemática. Você deve ter em mente que, quando utilizarmos o verbete “anfíbios”, em língua portuguesa, estaremos referindo-nos apenas ao grupo restrito de lissanfíbios atuais.

Discutiremos também os aspectos anatômicos e fisiológicos desses animais, cujas populações atuais vêm sofrendo acentuado declínio devido, principalmente, às mudanças climáticas e à ação antrópica (do homem).

LISSANFÍBIOS

TETRAPODA

Grupo com a mesma origem (ancestrais comuns), suportado por várias sinapomorfias (caracteres comuns e exclusivos do grupo): reduções e rearranjos dos ossos do crânio; coluna vertebral; cinturas escapular e pélvica e seus respectivos membros (modificações das nadadeiras para membros de sustentação, locomoção e direção em ambientes terrestres).

Os lissanfíbios são vertebrados gnatostomados, **TETRAPODOS**, pecilotérmicos, que têm seu nome originado do grego *amphi*, ambos – dois modos e *bios*, vida, devido ao fato de, na fase larval, viverem na água e respirarem através de brânquias e, quando adultos, assumirem existência terrestre, com respiração pulmonar, cutânea e bucofaríngea.

Representam importante grupo dentre os vertebrados que se aventuraram ao meio terrestre, significando grande avanço na evolução animal.

HISTÓRIA EVOLUTIVA

Acredita-se que os primeiros anfíbios surgiram no Devoniano Superior (± 360 milhões de anos), através da evolução de peixes ósseos com nadadeiras lobadas, pertencentes aos Sarcopterygii. Tal hipótese baseia-se na semelhança de membros pares e o indício da presença de pulmões, devido à existência de coanas nos sarcopterígeos, principalmente os dipnóicos (peixes pulmonados).

Provavelmente, alguns anfíbios primitivos (os batracomorfos) subiram à terra (como os Temnospondyli), à procura de novos ambientes e, assim, devem ter originado os anfíbios, já que essa transmigração exigiu múltiplas transformações anatômicas e fisiológicas. Dentre as adaptações mais importantes, vamos encontrar o desenvolvimento da locomoção quadrúpede, os mecanismos para evitar perda de água e as mudanças nos órgãos dos sentidos (especialmente visão e audição).

Alguns espécimes fósseis, coletados principalmente na última década do século XX, aumentaram muito o conhecimento sobre os Tetrapoda no final do Devoniano. Estudaremos, agora, um pouco sobre os Tetrapoda do Devoniano.

Certamente que uma diversidade substancial evoluiu dentre os tetrápodos nesse período. O *Ichthyostega* (Figura 17.1) e o *Acanthostega* (Figura 17.2) são fósseis conhecidos desde a década de 1930. Esses animais pareciam-se com grandes salamandras (podendo atingir até 1,20m de comprimento), apresentando membros suficientemente fortes para locomoção terrestre.

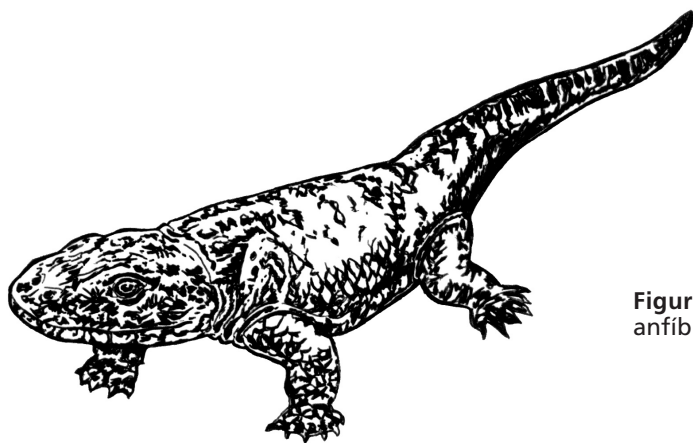


Figura 17.1: Reconstituição do *Ichthyostega*, anfíbio do final do Devoniano.

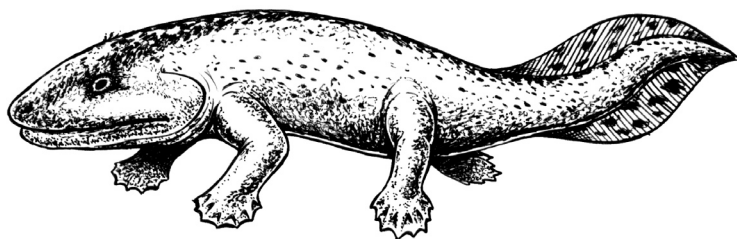


Figura 17.2: Reconstituição do *Acanthostega*, anfíbio do Devoniano Superior da Groenlândia.

MORFOLOGIA E FISIOLOGIA

A epiderme desses animais é úmida, para evitar o ressecamento, quando ele estiver afastado do meio aquático; é também apta para a respiração cutânea (que, nos lissanfíbios, é tão importante quanto a respiração pulmonar). Excetuando-se as cobras-cegas (cecílias), que apresentam pequenas escamas aprofundadas na superfície do tegumento, todos os outros lissanfíbios apresentam a pele lisa, isto é, sem escamas.

Os lissanfíbios têm um tegumento glandular desprovido de escamas externas e altamente permeável aos gases e à água. Tanto a permeabilidade, como a natureza glandular da pele, tiveram importância fundamental na formação da ecologia e evolução desse grupo. A pele fina, rica em vasos sanguíneos e glândulas, permite que os lissanfíbios utilizem essa estrutura na respiração, absorção de água e defesa. Quando estão com “sede”, esses animais encostam a região ventral de seu corpo na água e a absorvem pela pele.

As glândulas encontradas em sua pele podem ser: *glândulas mucosas*, que produzem muco; *glândulas serosas/granulosas*, que produzem veneno (Figura 17.3). As glândulas mucosas mantêm a superfície do corpo úmida e lisa, diminuindo o atrito entre a água e o corpo, durante o mergulho. Alguns lissanfíbios apresentam glândulas no focinho e no dorso, antes da eclosão; a secreção dessas glândulas serve para romper o ovo, ao eclodir.

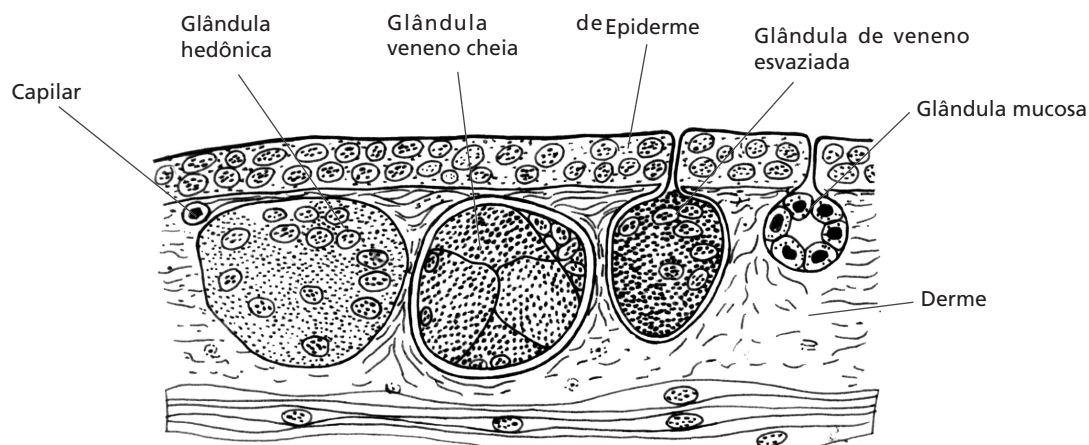


Figura 17.3: Seção transversal da pele da base da cauda de uma salamandra-de-dorso-vermelho, *Plethodon cinereus*, da família plethodontidae. Três tipos de glândulas podem ser vistos.

Alguns lissanfíbios desenvolveram glândulas granulosas, que produzem secreções venenosas. Em algumas espécies de sapos, essas glândulas são denominadas paratóides; estão situadas na região do pescoço e representam uma aglomeração de glândulas de veneno. A toxicidade do veneno dos lissanfíbios é variável, podendo, em algumas espécies, ser capaz de causar a morte de um cachorro, enquanto a de outras afeta atividades musculares e neurais (nervosas). Há venenos que causam apenas simples irritação em regiões mucosas.

A conquista de novo meio ambiente trouxe consideráveis modificações no sistema ósteo-muscular dos primeiros anfíbios, em relação aos peixes. Essa evolução pode ser verificada pela observação da anatomia de um Anura, demonstrada na Figura 17.4.

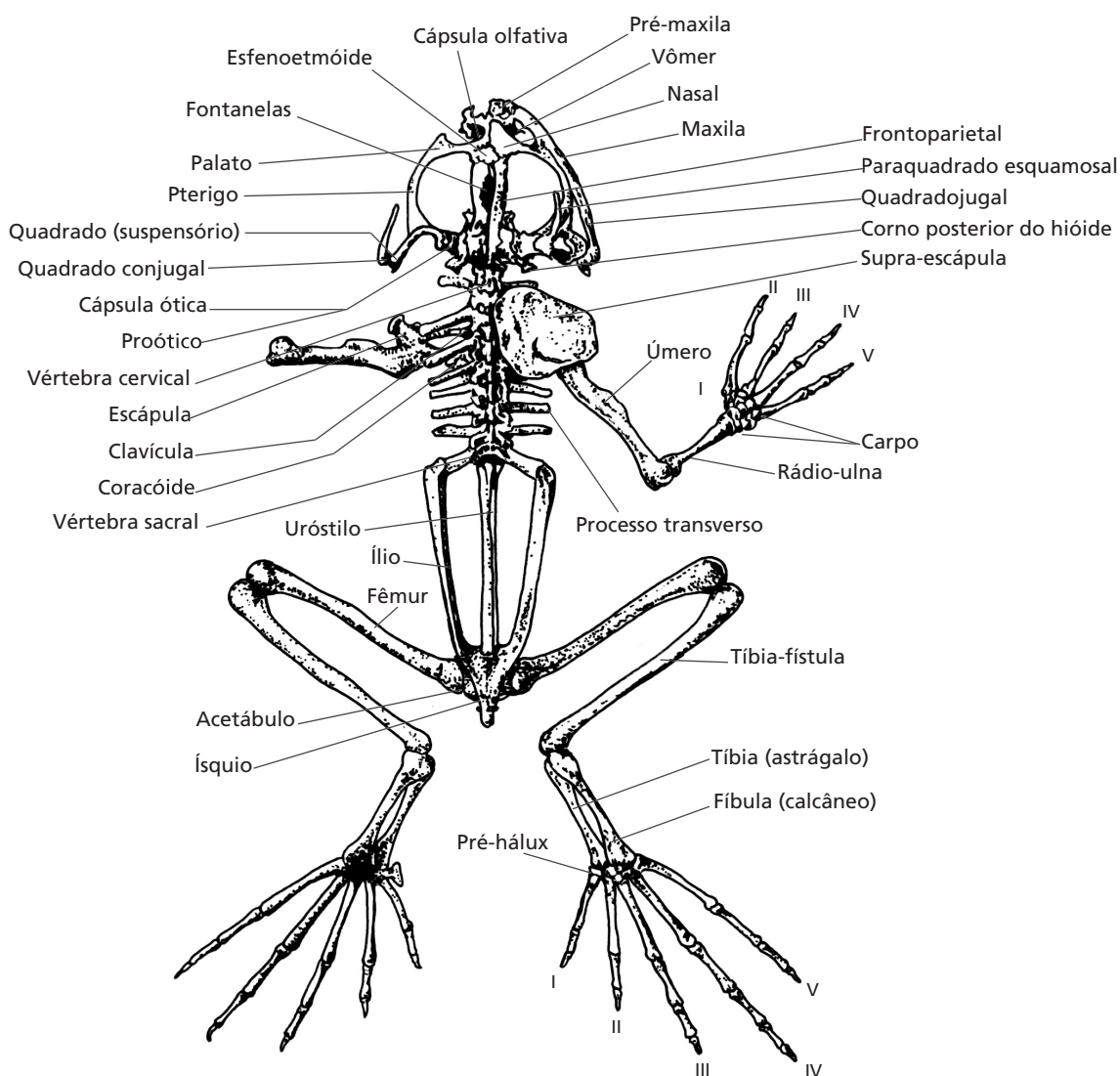


Figura 17.4: Esqueleto de espécie de rã, *Rana catesbeiana*, em vista dorsal. Os pés se encontram em vista ventral.

O crânio dos lissanfíbios apresenta-se largo e achatado, tendo redução considerável no número de ossos, se comparado ao dos peixes, como você pode observar na **Figura 17.5**. Os principais ossos dérmicos são os pré-maxilares, os maxilares, os dois nasais, os parietais e os esquamosais. A maior parte da cabeça não é coberta por ossos, e parte do condocrânio não ossifica. Na região occipital, apenas os exoccipitais ossificam-se, enquanto os alisfenóides, os pré-esfenóide e os basisfenóides permanecem cartilagosos. Na porção inferior da caixa craniana, encontramos um osso de membrana denominado *paraesfenóide*, que se apresenta bastante desenvolvido nas cobras-cegas. O quadrado, derivado da cartilagem palato-quadrado, é o que

articula a mandíbula com o crânio. Nos urodelos (salamandras e tritões), o quadrado se ossifica incompletamente, apresentando-se imóvel.

Nesses animais, a coluna vertebral é dividida em cervical, tóraco-lombar, sacral e coccígea ou caudal (**Figura 17.4**), e as vértebras variam, entre as espécies, de 10 a 200, sendo mais diferenciadas que nos peixes.

Os anfíbios foram os primeiros vertebrados que apresentaram esterno, embora as costelas sejam pouco desenvolvidas e não se comuniquem com ele. A cintura escapular alcança grande desenvolvimento nesse grupo.

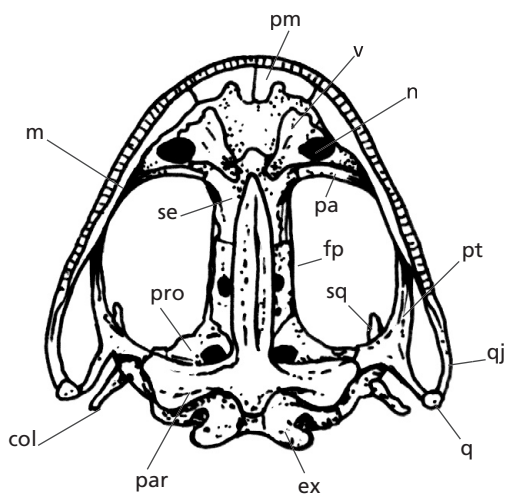


Figura 17.5: Crânio, em vista dorsal de uma rã da espécie *Columella auris*. Legenda; ex, exoccipital; fp, frontoparietal; m, maxila; n, narina; pa, palatino; par, paraesfenóide; pm, pré-maxila; pro, proótico; pt, pterigóide; q, quadrado, qj, quadradojugal; se, esfenóide, sq, esquamosal; v, vômer.

O sistema muscular, que você pode observar com maior detalhe na **Figura 17.6**, apresenta-se como uma transição de peixes para répteis, já que os anfíbios foram os primeiros a desenvolver esqueleto forte e musculatura capaz de sustentá-los fora d'água. Não há músculos suficientes para realizar movimentos de cabeça. Miosseptos são reduzidos ou ausentes na musculatura ventral dos lissanfíbios, bem como músculos dérmicos. A realização de diversos movimentos exigiu o desenvolvimento de muitos músculos, alguns intrínsecos, ou seja, localizados inteiramente dentro dos membros.

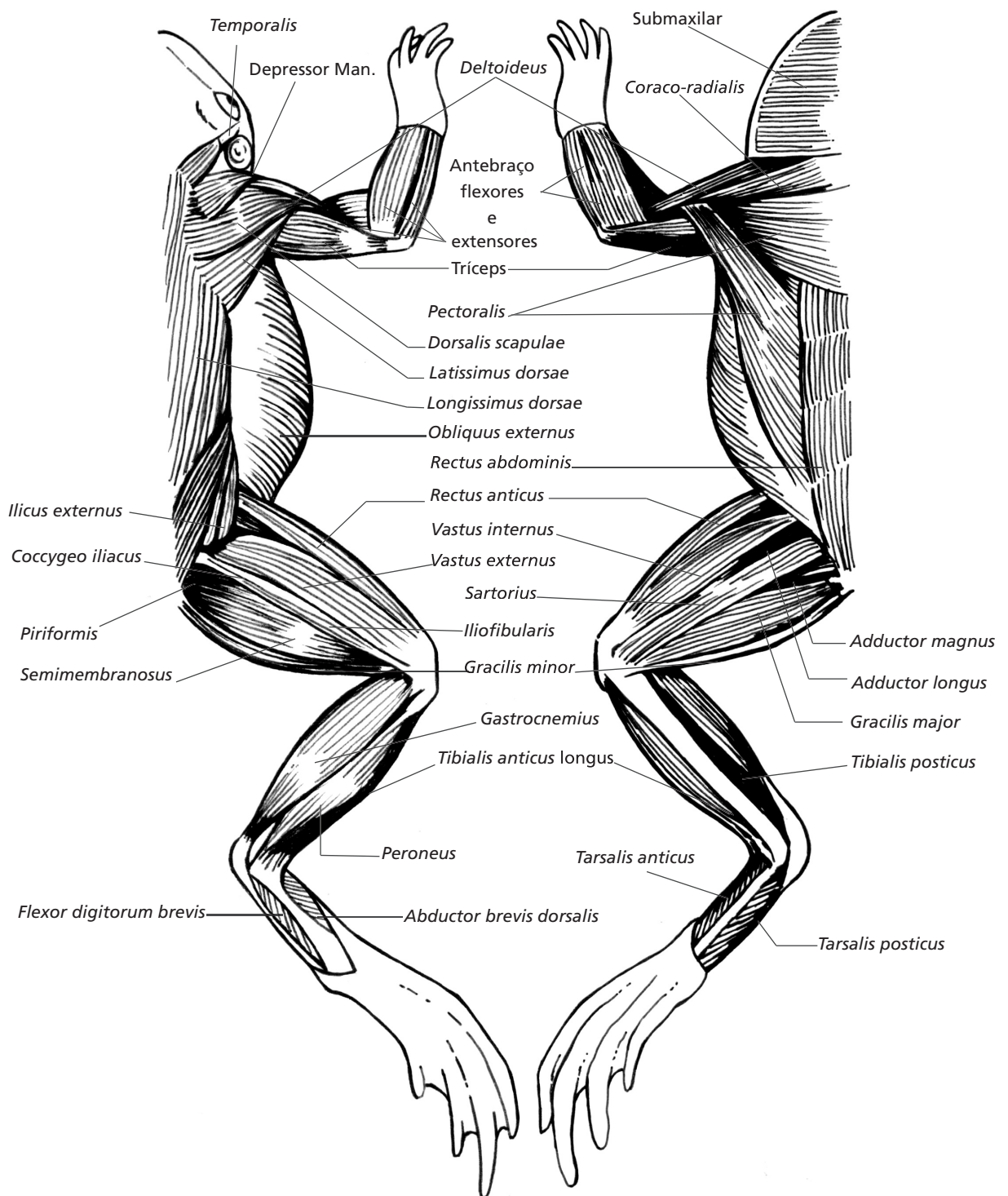


Figura 17.6: Músculos superficiais do esqueleto de rã em vista dorsal à esquerda e ventral à direita.

CLASSIFICAÇÃO

Ainda existem controvérsias em relação à classificação dos anfíbios, sendo em geral reconhecidos três ou quatro grupos dentro dos Tetrapoda.

Tetrapoda: o mais antigo grupo, abrangendo formas extintas e atuais. Origem no Devoniano, representado por *Ichthyostegalia* (Figuras 17.1 e 17.2) (extinto), *Anthracosauria* (do Carbonífero ao Recente) (Figura 17.7) e *Amphibia* (do Carbonífero ao Recente) (Figura 17.8). Note bem: quando nos referimos, anteriormente, do *Carbonífero ao Recente*, significa dizer que esses são os grupos que deram origem aos grupos atuais de lissanfíbios, daí colocarmos até ao *Recente*.

Os anfíbios modernos são incluídos em LISSAMPHIBIA que compreende três grupos:

Anura: Sem cauda, no estado adulto (rãs, sapos e pererecas) (Figura 17.9);

Urodela: Com cauda (salamandras) (Figura 17.10), e (tritões) (Figura 17.11);

Gymnophiona: Sem membros (ápodas) (cobras-cegas ou cecílias) (Figura 17.12).

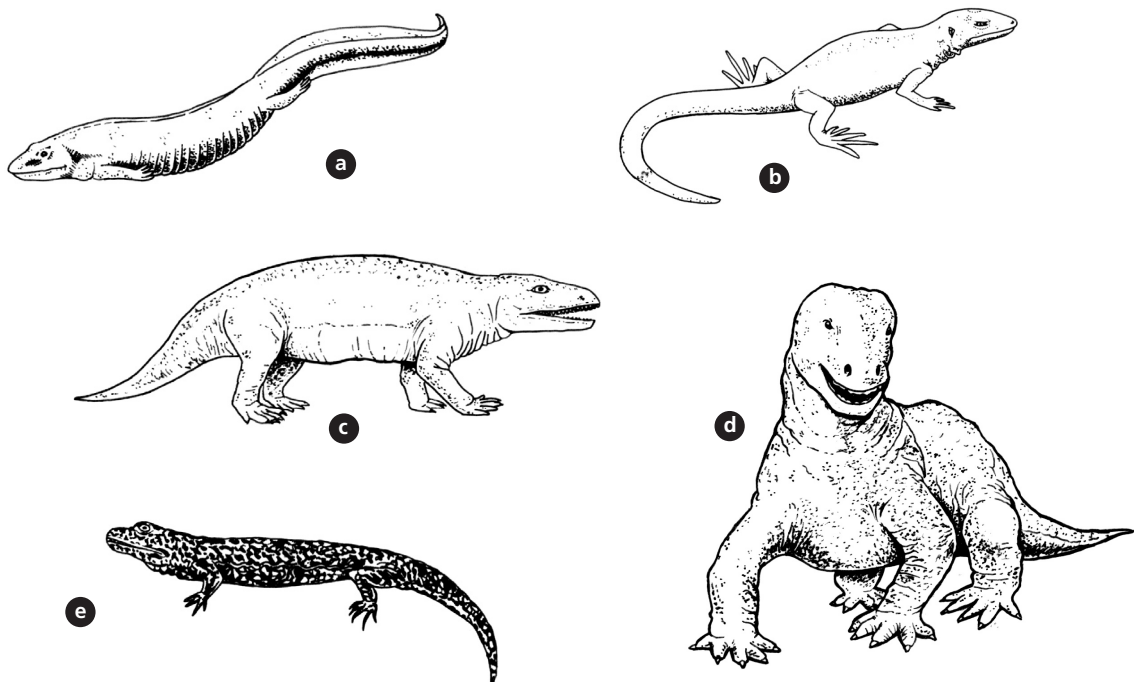


Figura 17.7: Tetrápodos "antracossauros" (= reptilomorfo anamniota) (a)-(e).

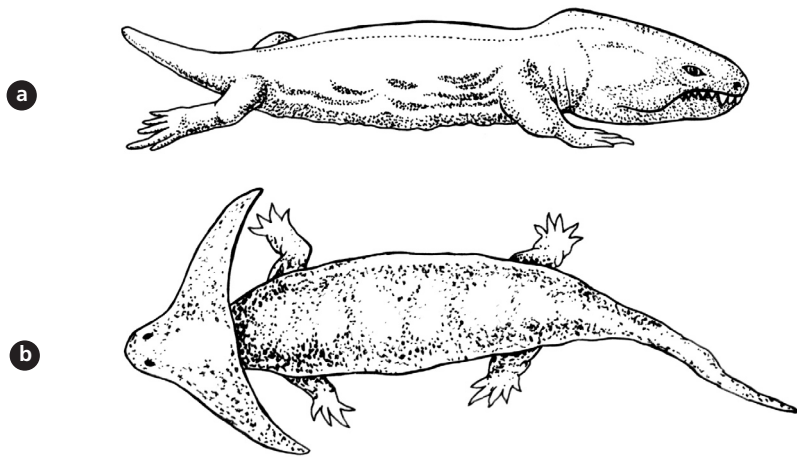


Figura 17.8: Tetrápodos lepospondilos (Amphibia). (a) *Pantylus*, um microssauro terrestre do início do Permiano. (b) *Diplocaulus*, um nectrídio aquático do início do Permiano.

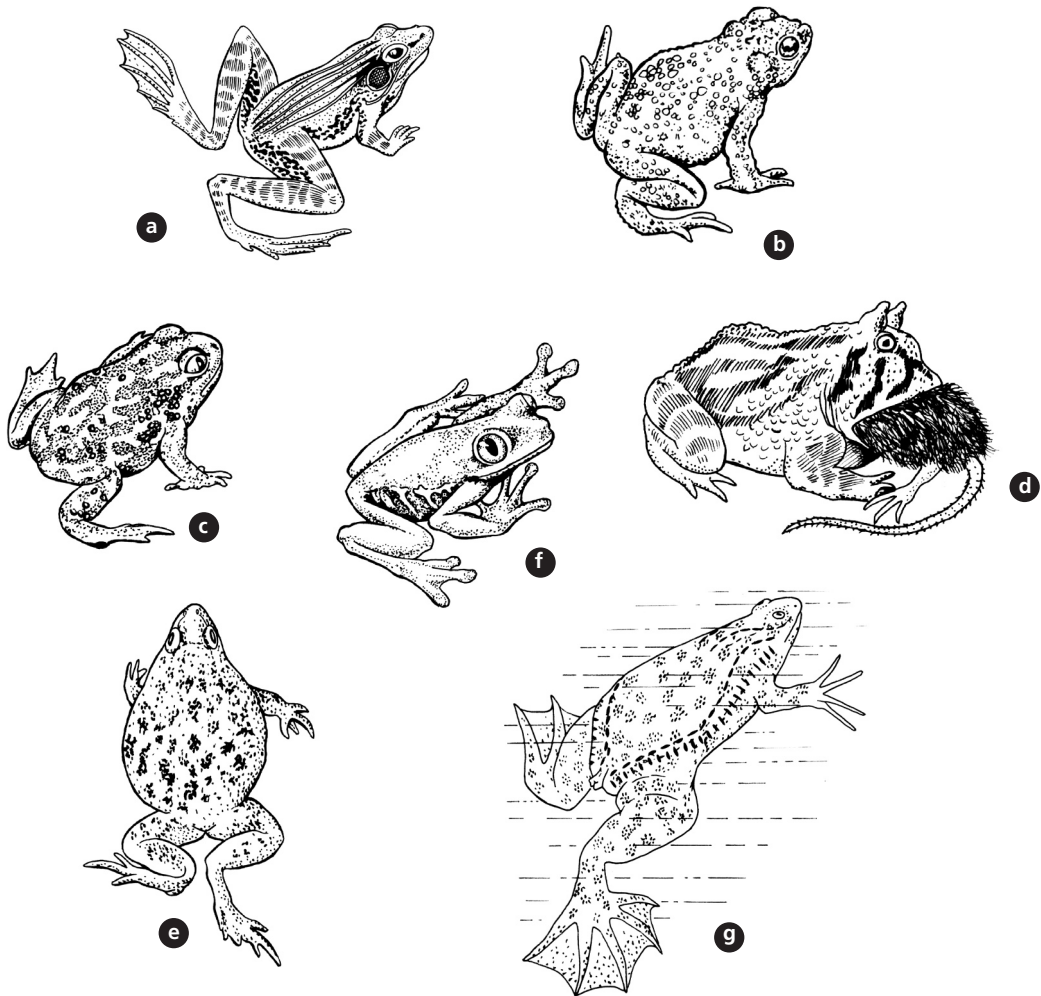


Figura 17.9: As especializações a diferentes habitats e métodos de locomoção podem ser observados pela forma corporal dos diferentes Anura (a)-(g).

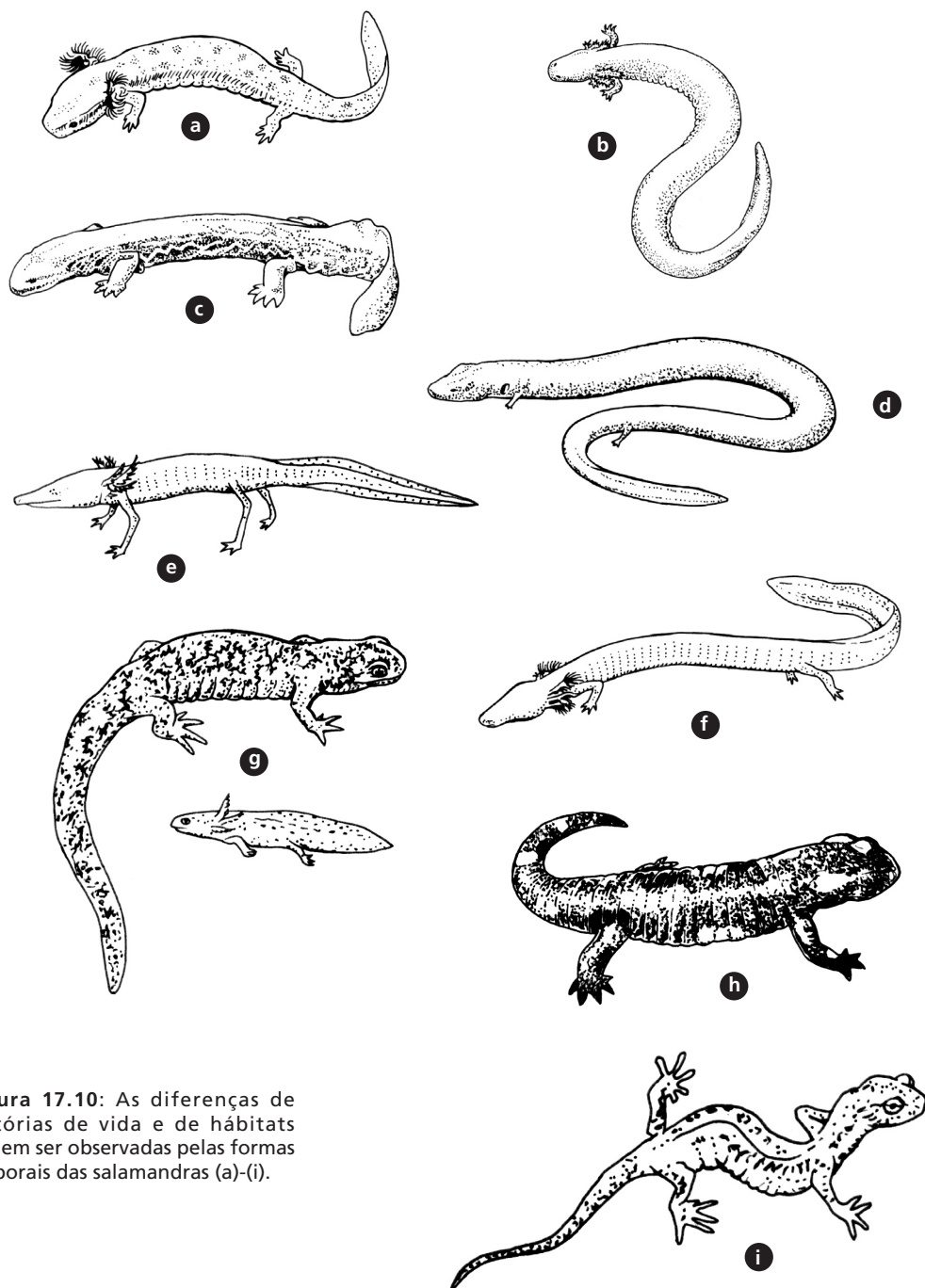


Figura 17.10: As diferenças de histórias de vida e de habitats podem ser observadas pelas formas corporais das salamandras (a)-(i).

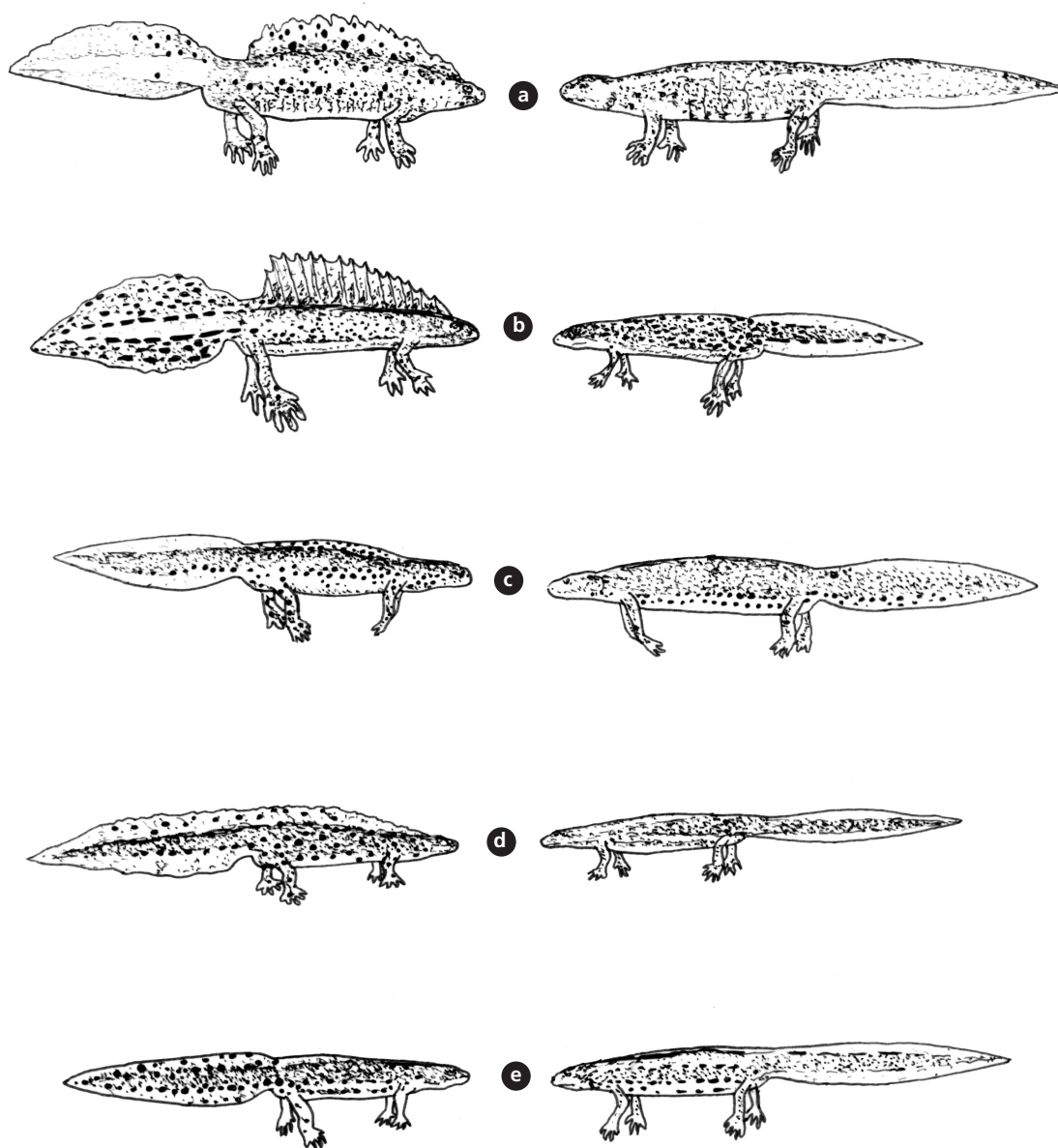


Figura 17.11: Diversas formas corporais de tritões. O macho está à esquerda e a fêmea, à direita (a)-(e).

HÁBITAT E HÁBITOS

Esses animais são restritos a ambientes de água doce, geralmente encontrados próximo a coleções de águas, como lagoas e córregos, já que depositam ovos nesses locais, a fim de evitar dessecação. Algumas espécies, entretanto, depositam ovos em folhas de árvores que se debruçam sobre a água, onde eles caem, após chegarem à fase de girino (como no gênero *Centrolenella* (Figura 17.13 (a))), ou em ninho de espuma, como no gênero *Physalaemus* (Figura 17.13 (b)). Encontram-se também aquelas que levam seus ovos ou girinos sobre o dorso ou numa espécie de bolsa (marsúpio) (Figura 17.13 (c)) gênero *Rhinoderma*; (d) gênero *Colosteuthis*; (e) gênero *Hemiphractus* e (f) gênero *Pipa*). Além disso, a pele, que nesses animais é uma superfície para trocas gasosas, deve ser mantida úmida.

Figura 17.12: As cecílias (*Gymnophiona*) apresentam o corpo alongado como visto no animal adulto (a); (b) uma fêmea enrolada em torno de seus ovos.

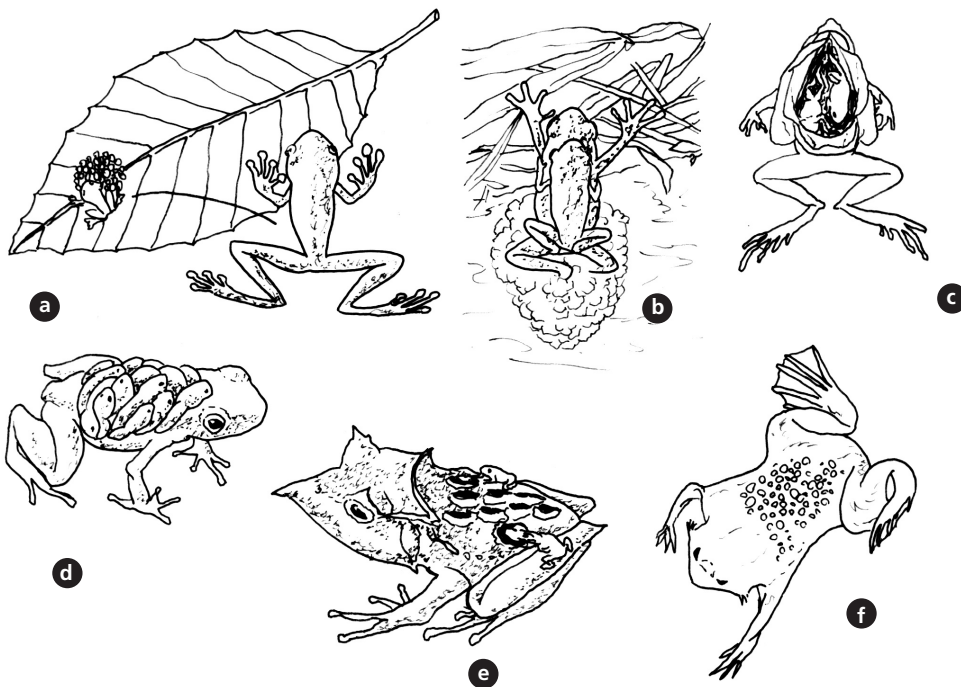
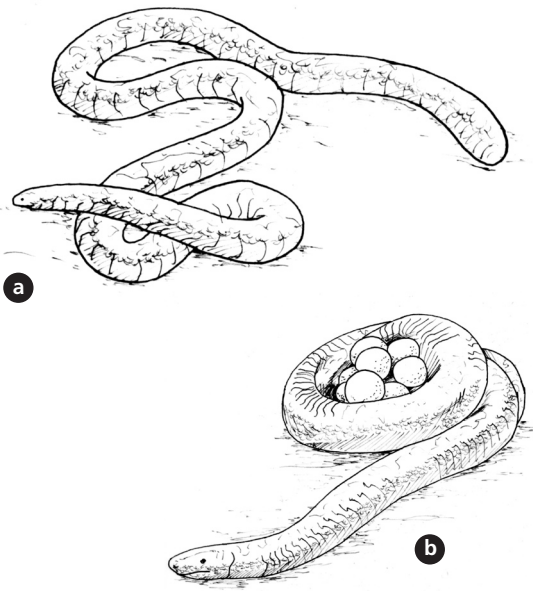


Figura 17.13: Cuidado parental e desenvolvimento do ovo entre os Anura (a)-(f).

Embora sejam comuns em regiões temperadas, a grande maioria é tropical. Alguns vivem em zonas frias (congelam no período frio) ou desérticas (escondem-se durante o período seco, e são noturnos).

DIGESTÃO E ALIMENTAÇÃO

Alimentam-se de minhocas, insetos, aranhas e alguns vertebrados (outros lissanfíbios, por exemplo) e pequenos mamíferos. O sistema digestório é composto pela boca, faringe, esôfago, estômago, intestinos e glândulas anexas (**Figura 17.14**).

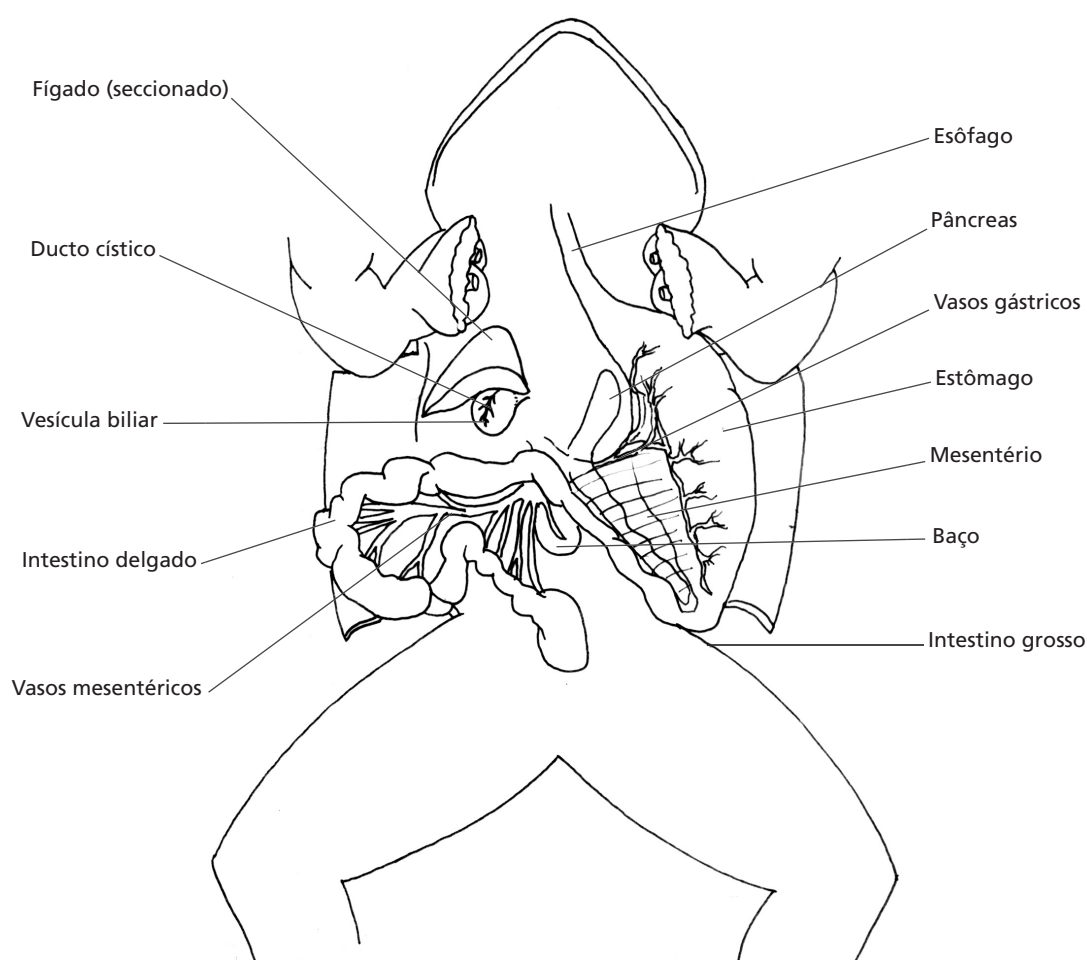
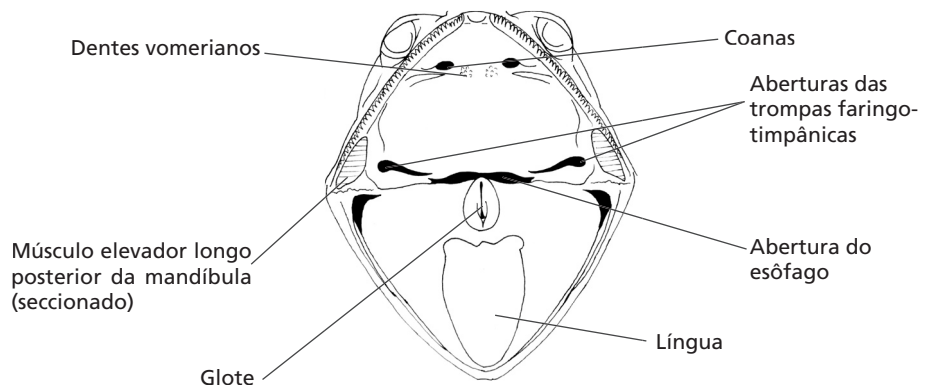


Figura 17.14: Tubo digestório e glândulas anexas, em vista ventral, da rã da espécie *Rana catesbeiana*. Parte do lobo direito e o lobo esquerdo do fígado foram removidos.

Os dentes são pequenos, implantados no palato, sendo ausentes em algumas espécies.

Nos Anura, as fossas nasais desembocam na boca, através de orifícios denominados coanas, que são narinas internas; portanto, não possuem palato (céu da boca), fazendo com que o ar chegue diretamente à boca (Figura 17.15).

Figura 17.15: Abertura oral da rã da espécie *Rana catesbeiana*.



Os lissanfíbios apresentam língua carnosa com bordas arredondadas; a extremidade anterior é presa ao assoalho bucal e a posterior, livre. Em alguns sapos e rãs, a língua dobra-se sobre si mesma, quando não está sendo usada. Ela é protrátil em muitas espécies, funcionando como órgão apreensor, enquanto em outras é ausente ou imóvel (Figura 17.16).

Grande quantidade de glândulas está distribuída na cavidade oral de lissanfíbios terrestres, sendo que existe uma glândula intermaxilar, no céu da boca, que se abre no assoalho da cavidade bucal, secretando substância mucosa, que se fixa na língua para captura de insetos. Os lissanfíbios aquáticos apresentam poucas glândulas orais, já que sua alimentação provém da água.

O alimento penetra através da boca, passa pela faringe e chega ao esôfago que, nesta classe, se apresenta como um tubo curto. Depois, segue para o estômago, que é um saco de formato simples, para sofrer digestão. Os lissanfíbios apresentam intestino, que varia entre os membros da classe. Em ápodes, não existe separação entre o intestino delgado e o grosso; já nas outras ordens, o intestino delgado é longo e convoluto, enquanto o grosso apresenta-se curto e reto, terminando na cloaca.

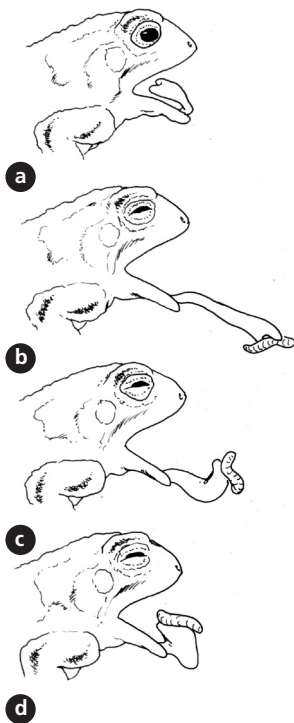


Figura 17.16: Sapo capturando uma presa (a)-(d).

SISTEMA RESPIRATÓRIO

O sistema respiratório dos lissanfíbios é composto por pulmões/brânquias e pelo conduto aerífero, formado por fossas nasais, faringe, laringe, traquéia e brônquios.

A respiração dos lissanfíbios pode ocorrer através das brânquias e da pele, quando na fase larval e aquática, e quando na fase adulta e terrestre, através da pele, pulmões e região bucofaríngea.

Nos lissanfíbios, as brânquias são formadas por três pares externos, que saem das fendas branquiais sob forma filamentosa, coberta por epitélio ciliado. Durante a metamorfose, os anuros formam uma dobra, o *operculum* (opérculo), que cobre as brânquias, transformando-as em internas. Mais tarde, nos indivíduos adultos, essas serão substituídas por pulmões. Nos urodelos, o opérculo é apenas vestigial. Durante a metamorfose, as brânquias são reabsorvidas, exceto no caso dos urodelos perenibrânquiados (lissanfíbios que mantêm as brânquias por toda a vida) (Figura 17.10 (a) e (b)).

Os pulmões se desenvolvem e substituem as brânquias iniciais. Em consequência dessa mudança, todo o metabolismo desses animais torna-se completamente alterado.

Em relação aos condutos aeríferos, nos urodelos a laringe é simples, tendo um par de cartilagens que envolve a glote. Nos anuros, a laringe apresenta um par de cordas vocais. O ar produz vibrações, provocando sons que podem ser reforçados pelos sacos vocais. A traquéia é cartilaginosa e curta, bifurcando-se em brônquios, que penetram nos pulmões. Alguns urodelos não apresentam brônquios, e os pulmões comunicam-se diretamente com a traquéia.

Nos adultos, existe um par de pulmões, que se assemelham à bexiga natatória dos peixes dipnóicos (peixes pulmonados), sendo estruturas simples e saculiformes, alongados nos urodelos e grandes, curtos e bulbosos nos anuros, tendo uma superfície interna lisa. Em algumas espécies de sapos e rãs, o pulmão apresenta dobras alveolares, para aumentar a superfície respiratória. O pulmão esquerdo é geralmente mais longo, exceto nos ápodas (cecílias), em que é rudimentar ou ausente, devido à forma corporal de tais animais. Os urodelos, em geral, perderam totalmente os pulmões e respiram pela pele.

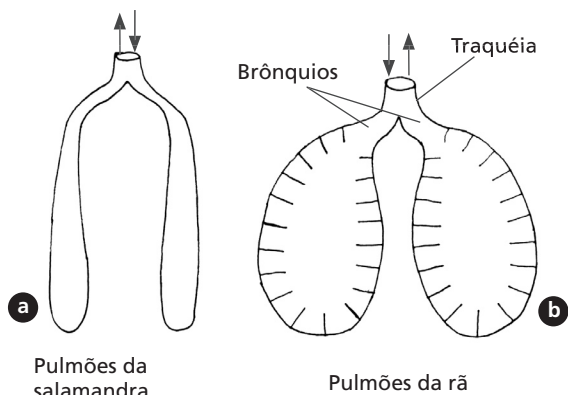


Figura 17.17: (A) Pulmões de um lissanfíbio do grupo Caudata (salamandra) (B) e do grupo Anura (rã).

O ar é bombeado para os pulmões dos lissanfíbios Anura por meio de simples deglutição. Como você poderá perceber na **Figura 17.17**, os pulmões diferem acentuadamente nos lissanfíbios Anura, por terem aumento da superfície de contato (melhora a captação de oxigênio no ar inspirado – hematose).

A respiração cutânea é de vital importância para esses animais, devido à simplicidade dos pulmões. Algumas espécies de salamandra dependem exclusivamente da pele, já que não apresentam brânquias nem pulmões; por isso, a pele muito vascularizada deve estar sempre úmida.

SISTEMA CIRCULATÓRIO

Nos lissanfíbios, aparece um sistema circulatório duplo. O coração recebe sangue oxigenado (**Figura 17.18**, setas claras), vindo dos pulmões, e não oxigenado, vindo do corpo (**Figura 17.18**, setas escuras).

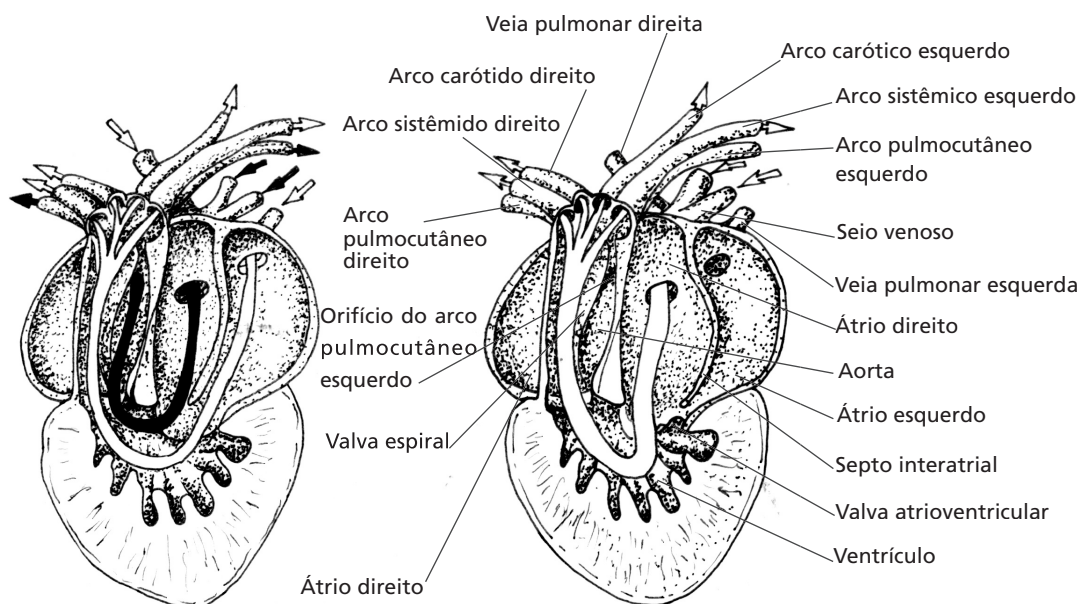


Figura 17.18: Circulação sanguínea no coração de um lissanfíbio.

O coração aparece dividido em três cavidades: dois átrios e um ventrículo. Esse circuito duplo foi conseguido graças à formação de um septo interatrial, às bolsas profundas na cavidade ventricular e à divisão do cone arterioso em vasos sistêmicos e pulmonares (**Figura 17.18**).

O sangue venoso, vindo do corpo, chega ao seio venoso, que é uma cavidade extracardíaca e, em seguida, através de uma **VALVA** (*valva sinoatrial*), chega ao átrio direito para, em seguida, chegar ao lado direito do ventrículo, de onde é bombeado para os pulmões. O sangue arterial, proveniente dos pulmões, entra no átrio esquerdo, pelas veias pulmonares, passando pelo lado esquerdo do ventrículo único. Como é fácil perceber, existe certa mistura de sangue no nível do ventrículo único, por isso a circulação nestes animais é dita fechada, dupla, porém incompleta (por não possuírem um septo interventricular) (**Figura 17.18**).

Os glóbulos vermelhos são pouco numerosos, elípticos e nucleados.

Entre os urodelos, o septo interatrial é incompleto e as veias pulmonares são ausentes, já que tais animais não apresentam pulmões.

Os primeiros, os segundos e os quintos pares dos arcos aórticos estão ausentes nos lissanfíbios (**Figura 17.19**). O terceiro par origina as carótidas internas e externas; o quarto par constitui os arcos sistêmicos e, finalmente, do sexto par de arcos aórticos surgem as artérias pulmocutâneas.

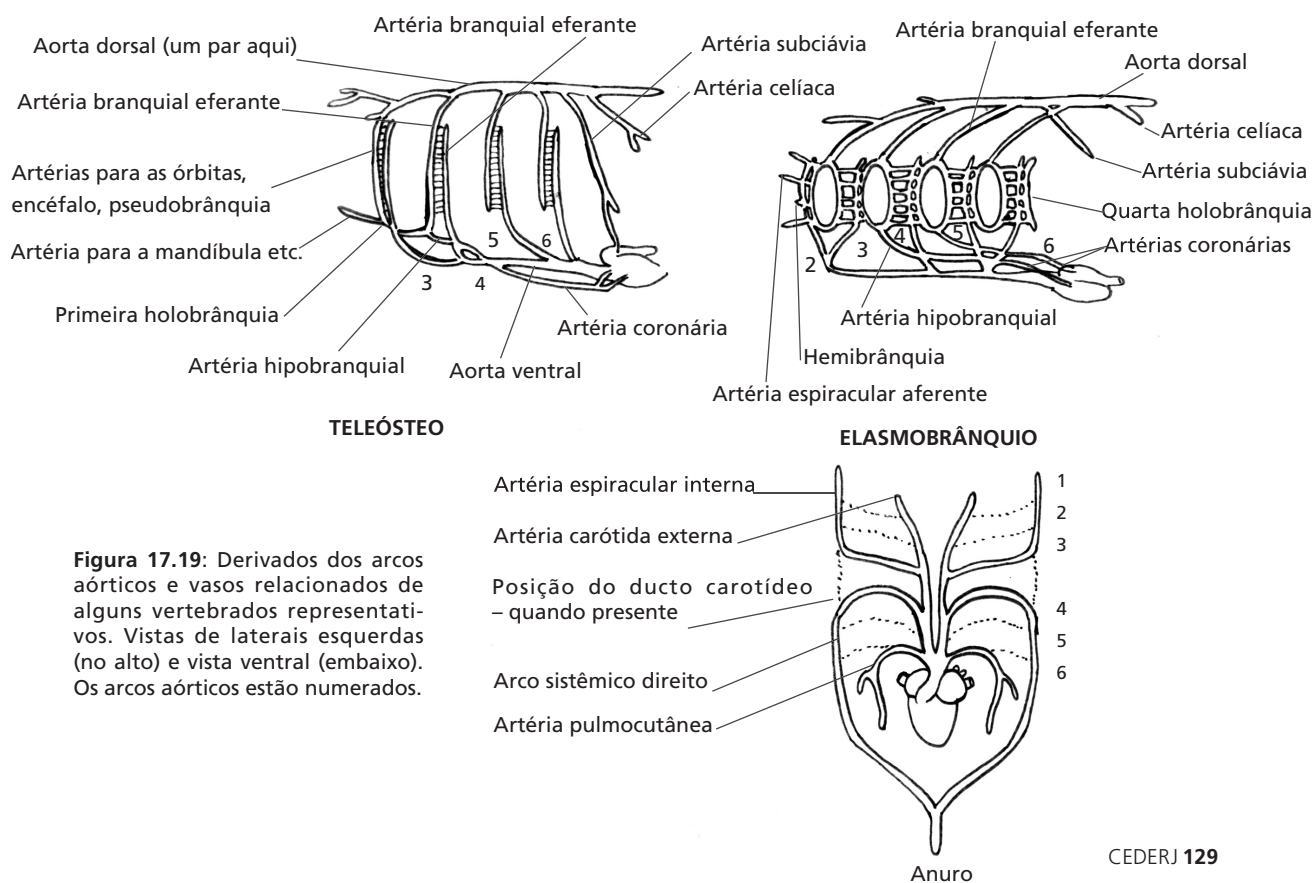


Figura 17.19: Derivados dos arcos aórticos e vasos relacionados de alguns vertebrados representativos. Vistas de laterais esquerdas (no alto) e vista ventral (embaixo). Os arcos aórticos estão numerados.

SISTEMA EXCRETOR

Os lissanfíbios são animais *amniotélicos*, ou seja, possuem como principal excreta nitrogenado a *amônia*, que é bastante tóxica, porém muito solúvel. Como esses animais vivem predominantemente em meio aquático, perdendo água continuamente para o meio, tão logo a amônia seja formada é também eliminada, evitando, dessa forma, a intoxicação do animal.

Os rins são estruturas alongadas nos urodela, e curtos e compactos nos anuros. Pelo fato de viverem parcialmente ou inteiramente na água doce, algumas espécies desenvolveram grandes corpúsculos renais para auxiliar na eliminação de água, impedindo a diluição excessiva dos líquidos corporais.

Todas as espécies apresentam dutos deferentes, sendo que, em algumas espécies, estes conduzem apenas esperma e, em outras, esperma e urina.

A urina produzida passa pelos dutos renais, cloaca e então chega à bexiga, onde é armazenada (**Figura 17.20**). Em algumas espécies terrestres, em determinadas épocas, parte da urina armazenada é reabsorvida para o sistema, com o propósito de compensar a umidade perdida pela pele.

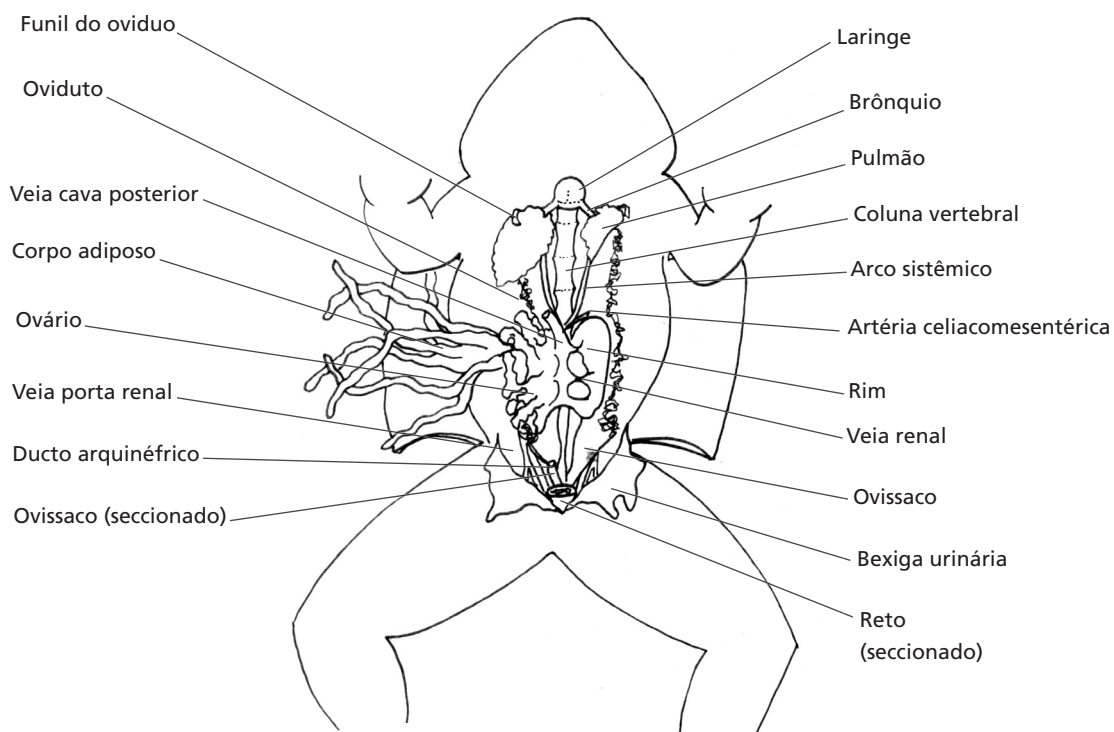


Figura 17.20: Vista ventral de uma rã da espécie *Rana catesbeiana*. Observe o sistema urogenital feminino, alguns vasos associados e o sistema respiratório pulmonar.

Nas espécies que vivem enterradas, pode ocorrer absorção de água do solo. Tal fato se realiza graças à pressão osmótica dos líquidos do corpo, que é maior que a tensão de água do solo.

SISTEMA NERVOSO E ÓRGÃOS DOS SENTIDOS

O sistema nervoso assemelha-se ao dos peixes. A região dorsal do *mesencéfalo* permanece como o centro de atividade encefálica, apresentando grandes lóbulos ópticos. O *telencéfalo* apresenta atividade olfatória, mas, pela primeira vez em vertebrados encontram-se células nervosas invadindo o *palioencéfalo* e aumentando os hemisférios cerebrais, que se apresentam separados. O *cerebelo* possui pequeno tamanho, o que justifica os movimentos lentos e vagarosos dos membros deste grupo (Figura 17.21).

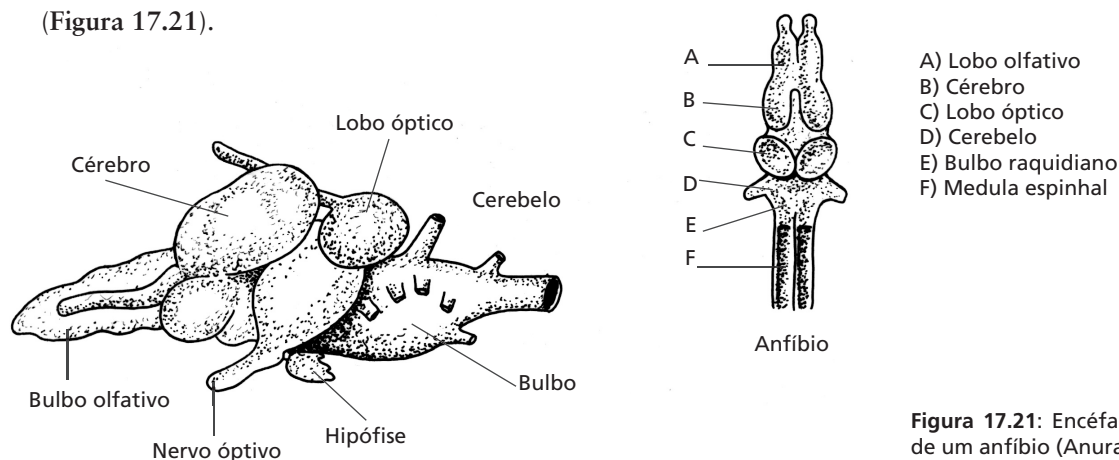


Figura 17.21: Encéfalo de um anfíbio (Anura).

Existe uma glândula pineal, mas apenas os anuros apresentam um órgão pineal terminal ou parietal.

Os nervos cranianos são formados por dez pares; já os nervos espinhais (que apresentam doze pares e que vão inervar diferentes órgãos) têm suas raízes dorsais e ventrais unidas na passagem do forâmen intervertebral (abertura que encontramos nas vértebras por onde passa a medula espinhal).

As aberturas nasais servem para a passagem de ar, já que existem coanas, e também executam função olfativa. O epitélio olfativo encontra-se na parte superior das passagens nasais, apresentando-se liso. O epitélio olfativo reveste uma evaginação da passagem nasal, conhecida como *órgão de Jacobson* ou órgão vomeronasal, que surge, pela primeira vez, nesta classe e que se acredita ter, além da função olfativa, a função de auxílio na gustação. Apresentam botões gustativos na mucosa bucal.

O olho dos lissanfíbios assemelha-se ao de outros vertebrados, sendo provido de pálpebras, com cristalino adaptado para visão relativamente distante. A córnea é banhada pela secreção oleosa da *glândula de Harder*.

O aparelho auditivo é bastante variável dentro da classe. As salamandras não apresentam ouvido médio, enquanto que, em anuros, este é encontrado junto a uma membrana timpânica externa, que recebe os sons e transmite para o ouvido interno, através do osso columela, homólogo ao elemento hiomandibular de peixes cartilaginosos. O tímpano relaciona-se com a faringe pela trompa auditiva (antiga trompa de Eustáquio). Na região ventral do ouvido interno, existe uma evaginação, chamada lagena, que parece ser a precursora da cóclea dos mamíferos.

Nas larvas dos lissanfíbios e na fase adulta de algumas espécies aquáticas, encontra-se uma linha lateral (sensorial), semelhante àquela observada em peixes.

LOCOMOÇÃO

Os lissanfíbios exibem uma diversidade de modos de vida, existindo desde espécies de vida terrestre, aquática e até subterrânea. Esta diversidade levou a diferentes especializações locomotoras dos membros das espécies.

A locomoção dos ápodos e urodelos se verifica por ondulações horizontais do corpo, servindo a extremidade dos urodelos somente como ponto de apoio. Nos anuros, a locomoção se efetua principalmente por meio das extremidades posteriores (membros posteriores), que servem para o salto, escalada e natação.

As cobras-cegas são desprovidas de membros, e se locomovem escavando o substrato, com seu corpo vermiforme. Os urodelas apresentam quatro membros, sendo que, geralmente, os anteriores têm quatro dedos e os posteriores têm cinco, existindo grandes variações.

Em espécies de salamandras arborícolas, os dedos são expandidos e truncados, de modo a capacitarem estes animais a se agarrarem aos troncos, sendo que a cauda é preênsil e auxilia nesta função.

Membros posteriores de sapos e rãs são adaptados ao salto, e a maioria das espécies possui um dedo adicional ou pré-hálux, que é usado para cavar o solo. Discos adesivos estão presentes em muitas pererecas, que auxiliam no agarre ao substrato (**Figura 17.22**).

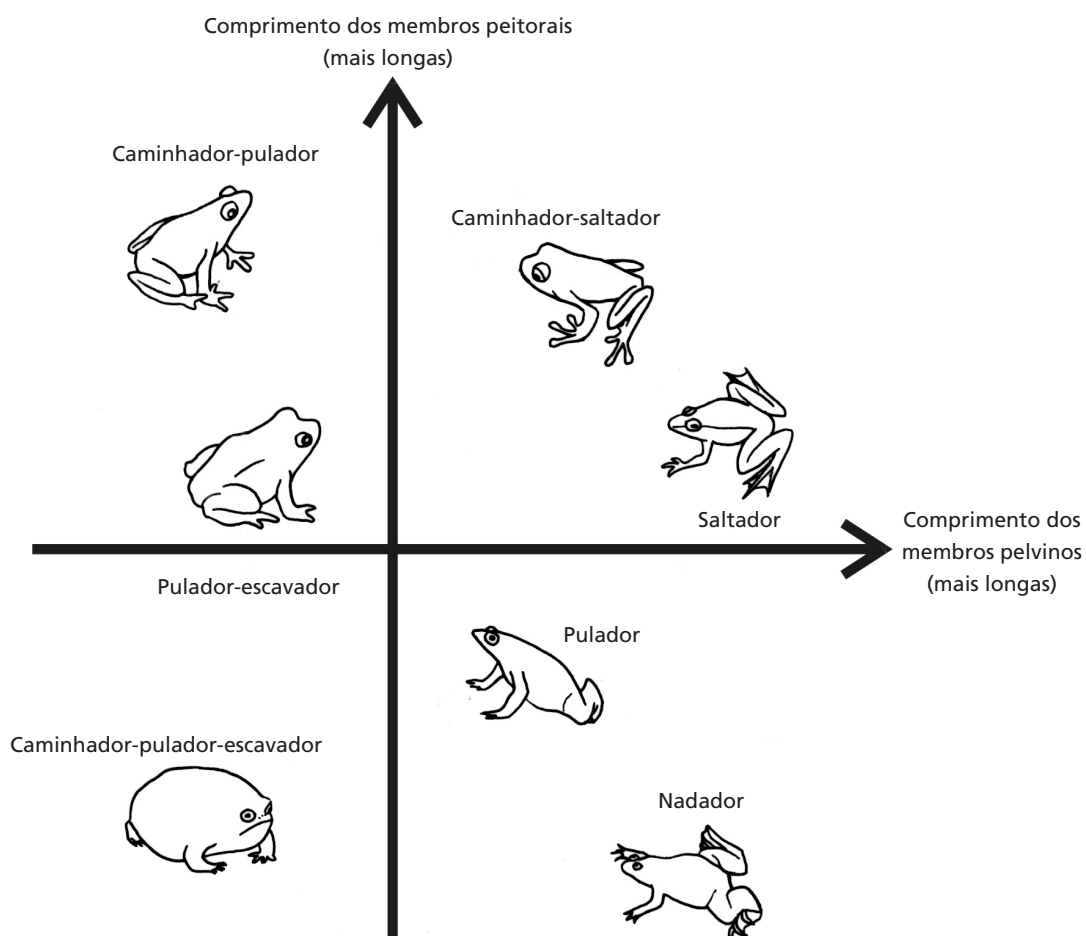


Figura 17.22: Relação entre o modo locomotor dos anuros e a forma corporal.

RESUMO

Lissanfíbios são vertebrados cuja característica fundamental é o desenvolvimento, na fase larvária, em meio aquático e, na fase adulta, em meio terrestre. As principais características deste grupo são: a maioria possui quatro membros pentadáctilos (com cinco dedos) para locomoção em terra, pele úmida e lisa, com glândula e sem escamas externas, apta para a respiração cutânea, esqueleto em grande parte ossificado; são pecilotérmicos; têm coração com três cavidades: dois átrios e um ventrículo e com circulação fechada, dupla, porém incompleta.

Os anfíbios atuais (Lissamphibia) podem ser divididos em três grupos, considerados como ordens na sistemática tradicional: anuros; urodelos e as gimnofionas.

ATIVIDADES FINAIS

1. Os anfíbios foram os primeiros vertebrados a se aventurarem no meio terrestre. Descreva três características distintivas do grupo.
2. O sistema circulatório dos anfíbios alcançou uma evolução, se comparado ao dos peixes. Descreva, resumidamente, a anatomia e fisiologia do sistema circulatório do grupo.
3. Comente sobre a respiração dos membros do grupo Lissamphibia.
4. Descreva a provável origem dos anfíbios, citando evidências que apóiam tal proposição.

AUTO-AVALIAÇÃO

Para se considerar apto em nossa aula, é necessário que você tenha respondido de forma correta aos exercícios propostos, e tenha compreendido os tópicos abaixo:

- principais aspectos evolutivos dos anfíbios;
- características morfológicas externas e internas do grupo;
- aspectos fisiológicos dos Lissanfíbios;
- teoria para o surgimento dos anfíbios.

INFORMAÇÕES SOBRE A PRÓXIMA AULA

Em nossa próxima aula, discutiremos a reprodução, metamorfose e as características das larvas dos lissanfíbios.

Ao final desta aula, você deverá ser capaz de:

- descrever as morfologias interna e externa do sistema reprodutor dos lissanfíbios;
- definir as características fisiológicas da reprodução e metamorfose dos representantes do grupo;
- enumerar fatores relacionados ao declínio das populações atuais de lissanfíbios.

Pré-requisito

Aula 17.

INTRODUÇÃO

Conforme estudado em nossa aula anterior, os anfíbios representaram um grande avanço na evolução animal, pelo fato de serem os primeiros vertebrados a se aventurarem no ambiente terrestre. Sendo assim, conhecer a morfologia e a fisiologia do grupo atual, os lissanfíbios, é de grande importância no estudo da Zoologia. No processo evolutivo, uma das funções vitais é a reprodução, que permite a perpetuação das espécies e a garantia da permanência dos seus genes durante o tempo.

Nesta aula, teremos a oportunidade de discutir a fecundação e o desenvolvimento larval dos lissanfíbios, reservando especial atenção à metamorfose destes animais, evento bastante distintivo do grupo. Além disso, falaremos sobre as causas do declínio nas populações atuais de lissanfíbios.

SISTEMA REPRODUTOR

Os lissanfíbios são dióicos, geralmente dotados de dimorfismo sexual. A morfologia dos sistemas urogenitais em lissanfíbios pode ser observada na **Figura 18.1**.

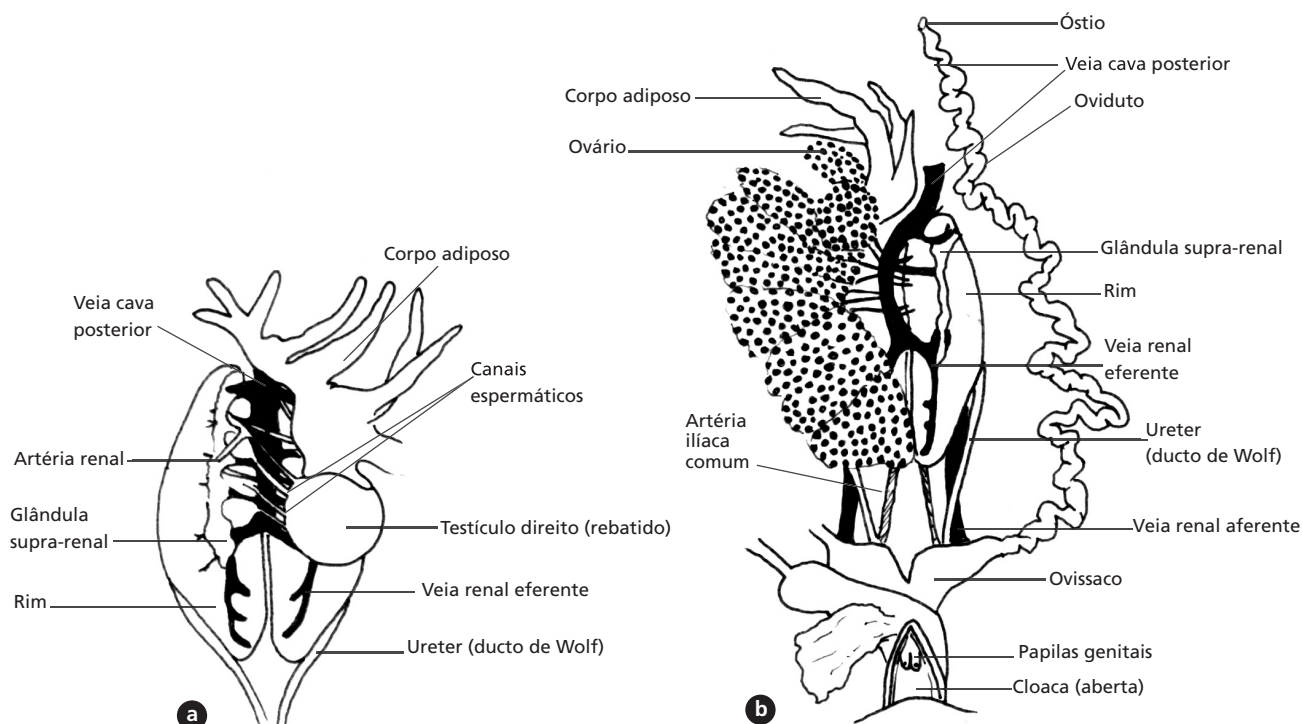


Figura 18.1: (a) Aparelho urogenital de uma rã macho; (b) aparelho urogenital de uma rã fêmea.

O aparelho reprodutor das fêmeas dos lissanfíbrios consiste em dois ovários, que se apresentam compridos e delgados em espécies com corpos alongados, e que desembocam na cloaca através do oviduto (canal de Müller). Os ovidutos apresentam-se glandulares e um pouco contorcidos, com as porções posteriores do tubo aplicando envoltórios gelatinosos nos ovos.



Nos sapos, existe um ovário rudimentar, não funcional, o órgão de Bidder. Esta estrutura, localizada logo acima do testículo, pode se tornar funcional, isto é, pode se ter uma fêmea a partir de um macho.

Nos machos, os testículos são fortemente relacionados com o rim, e entre os anuros apresentam-se compactos e ovóides. Ductos deferentes aparecem em todos os lissanfíbrios. Entretanto, em algumas espécies, transportam apenas esperma, enquanto em outras são responsáveis por carrear esperma e urina.

FECUNDAÇÃO E DESENVOLVIMENTO

Entre os lissanfíbrios, observa-se uma grande variedade de estratégias reprodutivas. Acredita-se que o modo reprodutivo ancestral consistia no depósito de um imenso número de ovos que eclodiam originando larvas aquáticas. Na verdade, o processo reprodutivo dos lissanfíbrios é muito diferente daquele encontrado nos animais mais inferiores e nos peixes. As modificações do modo de vida ancestral incluem a supressão do estágio larval, a viviparidade e o cuidado parental.

Nas cecílias (*gymnophiona*), ocorre a fecundação interna realizada por um órgão copulador denominado *falodeu*. A deposição de ovos acontece em algumas espécies. Em alguns casos, a fêmea enrola-se ao redor dos mesmos até o momento da eclosão (Figura 18.2).

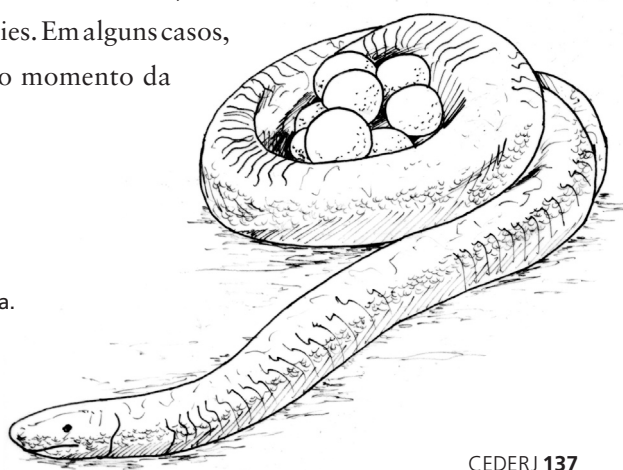


Figura 18.2: Fêmea de cecília protegendo a ovipostura.

Além dessas formas de oviparidade (colocam ovos), encontra-se amplamente distribuída, na ordem gymnophiona, a viviparidade (as fêmeas retêm os ovos nos ovidutos e os jovens nascem completamente formados).

O crescimento inicial do feto é sustentado pelo vitelo contido no ovo. Posteriormente, quando o suprimento de vitelo termina, os fetos utilizam dentes embrionários especializados em raspar material das paredes dos ovidutos, que secretam uma substância branca espessa, conhecida como leite uterino.

Entre as salamandras (urodelos), a maioria apresenta fecundação interna. Entretanto, algumas famílias, como Cryptobranchoidae e Sirenidae, retiveram a fecundação externa.

Embora apresente fecundação interna, um órgão copulador está ausente, diferente das cecílias. Os urodelos podem comprimir suas cloacas, uma contra a outra, para transferência do esperma, ou o macho pode depositar um pacote de espermatozóides, denominado *espermatóforo*, sobre o corpo da fêmea ou sobre o substrato e que posteriormente será recolhido pela cloaca. A fecundação ocorre nos ovidutos quando a capa que reveste o espermatóforo dissolve, liberando os espermatozóides.

Os ovos das salamandras são geralmente depositados na água, originando larvas aquáticas, que se metamorfoseiam em adultos terrestres. Entretanto, em algumas espécies, o estágio larval é suprimido total ou parcialmente e do ovo emerge o jovem. Uma característica peculiar das famílias Cryptobranchidae e Proteidae é o fato de apresentarem pedomorfose, ou seja, indivíduos no estágio larval terem maturidade sexual.

Na maioria dos anuros, a fecundação é externa, não existindo necessidade de um órgão copulador. O macho agarra-se à fêmea pela região axilar ou pélvica, o que constitui o *amplexo*, que pode durar horas ou até dias, até que a fêmea deposite seus ovos (veja **Figura 17.13.b** da Aula 17 do Módulo 3). A fecundação interna ocorre em menor número de espécies. Em alguns sapos, uma extensão da cloaca do macho introduz o esperma na cloaca da fêmea. A deposição de ovos normalmente está relacionada a locais com água, embora 20% das espécies de anuros depositem ovos na terra, e se desenvolvem diretamente em adultos. Observe, na **Figura 17.13.a-f** da Aula 17 do Módulo 3, a diversidade de deposição de ovos encontrada entre os anuros.

Desprotegidos contra o dessecamento e a ação de predadores, os embriões da maioria dos lissanfíbios desenvolvem-se na água, e a perda por geração é enorme, o que é parcialmente compensado pela produção de milhares de gametas por período de reprodução.

A viviparidade é rara entre os anuros. Já o cuidado parental é amplamente difundido entre eles, podendo ser relacionado aos ovos e também aos jovens (veja **Figura 17.13. a-f** da Aula 17 do Módulo 3).

CARACTERES LARVAIS

Nos urodelos, a larva é inicialmente ápoda e, posteriormente, tetrápoda, com a cauda bem desenvolvida, na qual, atrás da região da cabeça, existem três pares de brânquias externas, enquanto nos ápodos é bastante variável, observando-se no interior do ovo três pares de brânquias externas, e após a eclosão, na larva, um espiráculo. A larva dos ápodos ganha um pequeno tentáculo situado no rostro e perde todo vestígio da nadadeira caudal.

Nos anuros, a larva recebe o nome de girino. Como você pode observar na **Figura 18.3**, o girino apresenta cabeça globular, tronco curto e cauda longa rodeada por nadadeiras. Inicialmente, possui brânquias externas, que se atrofiam durante a metamorfose. Os girinos possuem um intestino muito longo, que está organizado na forma de espiral. Não possuem dentes, mas estruturas córneas em forma de bico (**Figura 18.4**). São herbívoras e o tempo de duração da fase de girino varia muito entre as espécies, podendo durar de dias a meses.

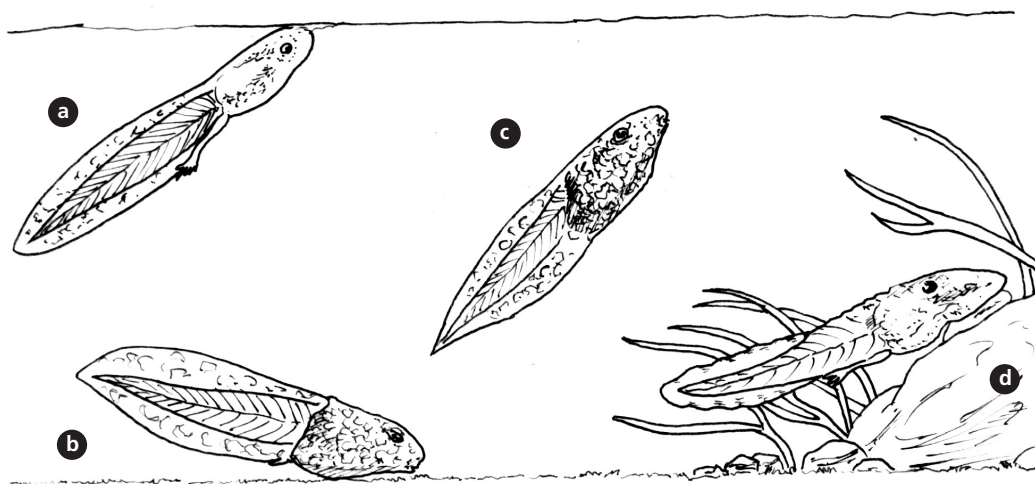


Figura 18.3: Diferentes formas corpóreas de girinos a-d.

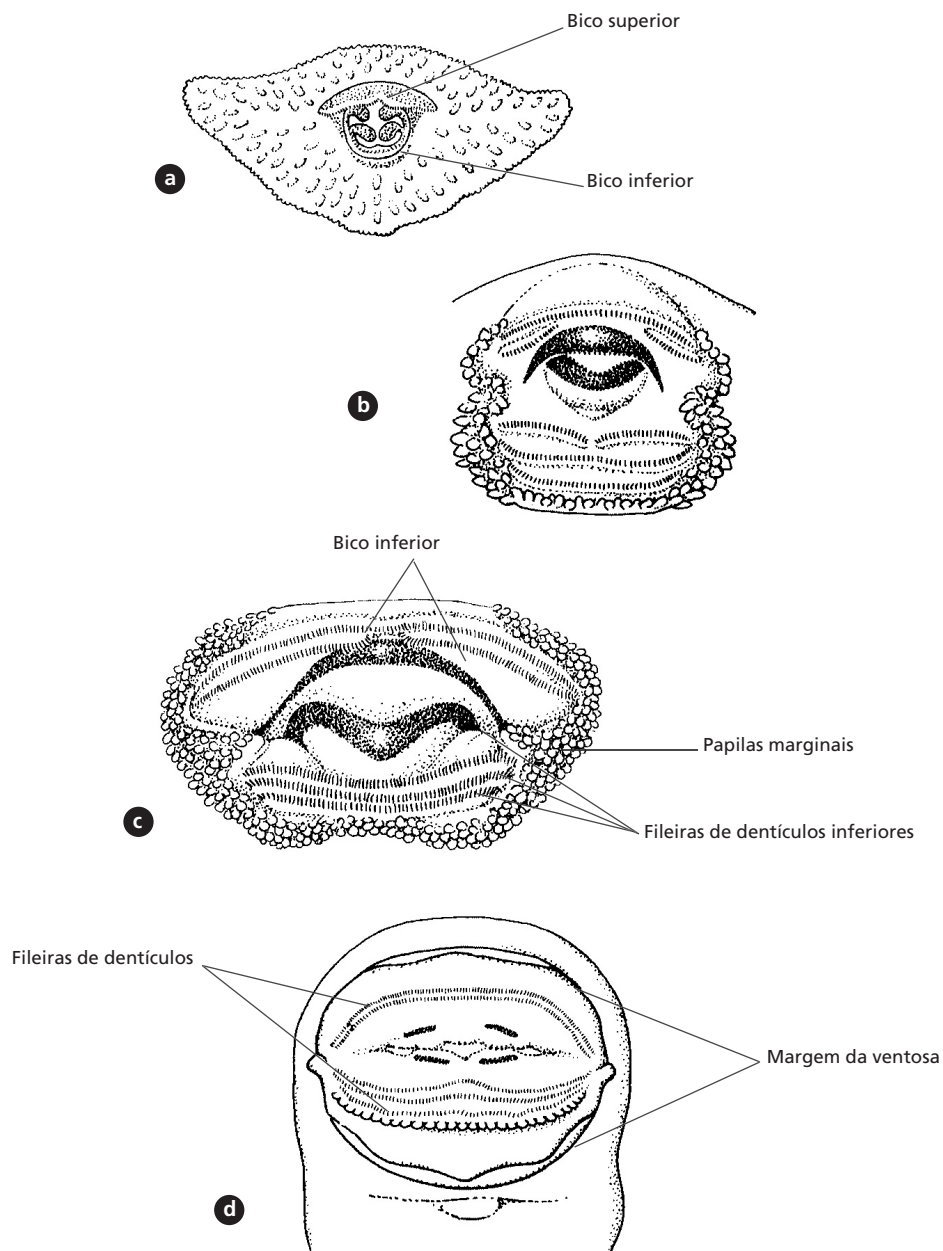


Figura 18.4: Bocas de girino de Anura a-d.

METAMORFOSE

A definição típica de **METAMORFOSE** é: transformação da larva de lissanfíbio em adulto, ou seja, na **METAMORFOSE** ocorre a transformação das células germinativas, isto é, acontece uma evolução, uma mudança nas formas corporais. Nos lissanfíbios, a **METAMORFOSE** está geralmente associada a mudanças que preparam um organismo aquático para a existência terrestre.

Nas salamandras (urodelas) e cecílias (gimnofionas), a **METAMORFOSE** é menos visível que nos anuros, nos quais a transformação do girino em adulto é surpreendente, e é normalmente utilizada para exemplificar esse importante fenômeno no grupo.

A **METAMORFOSE** está associada principalmente aos hormônios da tireóide: tiroxina (T4) e triiodotironina (T3). Acompanhe, na **Figura 18.5**, a ação hormonal no processo de metamorfose.

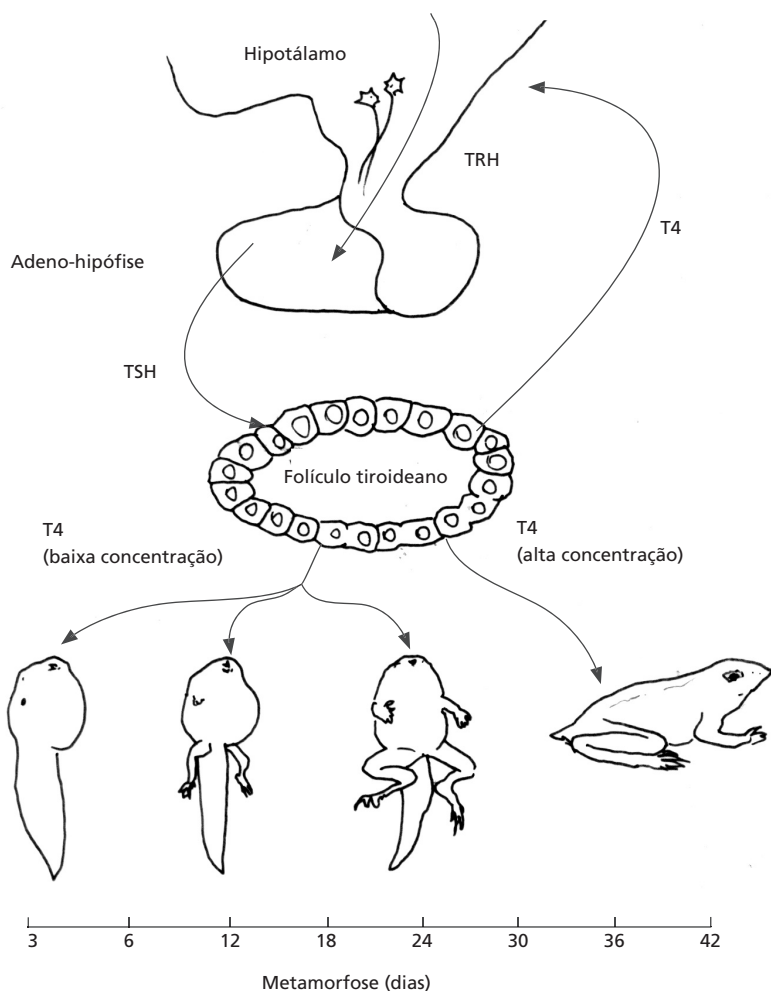


Figura 18.5: Esquema da ação hormonal sobre a metamorfose em Anura.

A liberação desses hormônios, por sua vez, é controlada pelo hipotálamo. Assim, o hipotálamo fornece o hormônio liberador da tireotropina (TRH). Este hormônio age na adeno-hipófise, estimulando-a a sintetizar e liberar o hormônio estimulador da tireóide (TSH). Este, por sua vez, atua na tireóide, que libera T3 e T4, que vão agir nos tecidos do girino, induzindo a metamorfose. Quando a concentração de T4 aumenta muito (final da metamorfose), ocorre um *feedback* negativo que inibe a liberação de TRH pelo hipotálamo. A ação da tiroxina nos tecidos larvais é específica e local.

Nas salamandras, ocorrem mudanças em nível molecular e de tecidos, mas a perda das brânquias e a absorção da nadadeira são as mudanças externas mais visíveis. Entre os anuros, o desenvolvimento larval é bastante dramático, sendo dividido em três períodos: *pré-metamorfose* com aumento de tamanho e pouca mudança de forma; *pró-metamorfose*, com aparecimento das patas posteriores e menor taxa de crescimento do corpo; e o clímax, denominado *metamórfico*, com regressão da cauda e emersão das patas anteriores; é um período curto pelo fato de, nesta etapa, o espécime estar mais sujeito à predação. Existe uma enorme relação entre a formação dos pulmões e a formação dos membros. O oxigênio inalado pelos pulmões é utilizado nos processos de combustão que causam o movimento dos membros. Isso ocorre durante a metamorfose do girino em adulto. A evolução dos pulmões corresponde à evolução dos membros e à involução das brânquias.

O quadro a seguir relaciona as principais mudanças que ocorrem durante a metamorfose dos anuros.

	larva	adulto
locomção	aquático: cauda natatória	terrestre: tetrápodo, sem cauda
respiração	brânquias, pele	pele, pulmões, bucofaríngea
nutrição	herbívoro, boca pequena, bico córneo, denticulos labiais raspadores	carnívoros, boca grande, língua longa
excreção	basicamente amônia, intestino longo	uréia, intestino curto
integumento	pele fina, sem glândulas, degeneração, opérculo	epiderme estratificada, várias glândulas
sistema nervoso	sistema de linha lateral	desenvolvimento dos músculos do globo ocular, membrana timpânica, perda da linha lateral

EMBRIOLOGIA

Neste grupo, o tipo de clivagem é holoblástica e os ovos com padrão mesolécito, ou seja, com maior concentração de vitelo em um pólo, e após a ovulação, são encapsulados em camadas de gelatina (Figura 18.6). A clivagem é total. Entretanto, devido à grande concentração de vitelo no pólo vegetativo, essa clivagem é do tipo desigual.

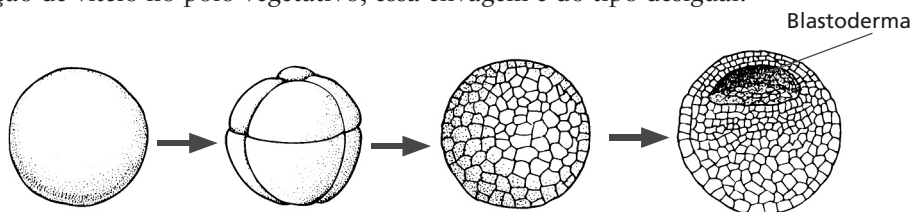


Figura 18.6: Estágios de clivagem no grupo de lissanfíbios. Padrão holoblástico e concentração de vitelo mesolécito.

Durante a gastrulação, os micrômeros movem-se em direção aos macrômeros, dobrando-se para o interior. Esse processo é chamado involução. Do lado oposto, micrômeros se multiplicam, envolvendo células maiores, originando a gastrulação por epibolia (Figura 18.7).

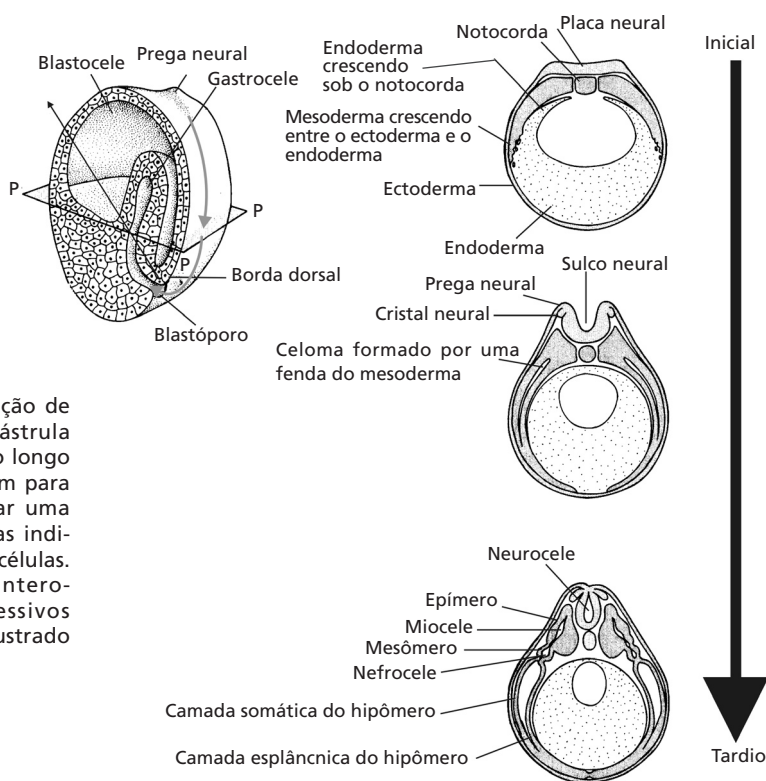


Figura 18.7: Gastrulação e neurulação de lissanfíbio. (a) Corte sagital da gástrula de lissanfíbio. As células migram ao longo da superfície (epibolia) e se dobras para dentro do blastoporo para formar uma grande gastrocele. As setas escuras indicam o movimento migratório das células. A seta comprida indica o eixo antero-posterior do embrião. (b) Sucessivos cortes transversais do plano (p) ilustrado no corte sagital (a).

Durante o desenvolvimento embrionário, não se forma nenhum outro anexo embrionário além do saco vitelínico. Devido a esse fato, os lissanfíbios são conhecidos como animais anamniotas e analantoideanos.

DECLÍNIO DOS LISSANFÍBIOS

Atualmente, verifica-se um declínio global na população de lissanfíbios. Esse fato parece estar relacionado a diversas explicações. A alteração do habitat, com drenagem de áreas úmidas e desmatamentos, torna o ambiente inacessível para os organismos deste grupo, que dependem de micro-habitats frios e úmidos para sobreviverem. Além disso, cortamos o acesso aos locais de reprodução com estradas e caminhos de ferro. Em muitos casos, matam-se estes animais com a desculpa de que os mesmos são “peçonhentos”.

Entre as ameaças ambientais contra este grupo, o desaparecimento da camada de ozônio e a chuva ácida têm se mostrado fortes agentes no declínio dos lissanfíbios. A chuva ácida afeta ovos e larvas dos animais deste grupo, matando embriões ou causando lesões, como menor tamanho corporal e aparecimento de protuberâncias e defeitos no corpo.

O buraco na camada de ozônio e o conseqüente aumento das radiações UV, também matam ovos e embriões de lissanfíbios, que se mostram extremamente sensíveis às radiações UV-B.

Provavelmente, o declínio dos lissanfíbios está relacionado a efeitos combinados, tais como condições físicas, como acidez e radiação ultravioleta, que podem tornar os indivíduos mais suscetíveis a doenças e parasitas, fazendo uma interação negativa entre fatores biológicos e físico-ambientais.

RESUMO

Entre os lissanfíbios existe uma diversidade de modos reprodutivos. Nas cecílias, a fecundação é interna, bem como na maioria das salamandras, enquanto a maior parte dos anuros apresenta fecundação externa. A maior parte dos lissanfíbios apresenta larvas, e nos anuros estas larvas recebem o nome de girinos.

A metamorfose, regulada pela ação hormonal, provoca alterações em todas as partes do corpo. O desenvolvimento direto, que suprime o estágio larval, está bastante distribuído entre os anuros, estando freqüentemente combinado com o cuidado parental.

O declínio das populações atuais de lissanfíbios parece relacionado a efeitos regionais e globais da atividade humana.

ATIVIDADES FINAIS

1. Estratégias reprodutivas variadas estão presentes nos lissanfíbios. Comente sobre o tipo de fecundação e desenvolvimento nos três grupos atuais.
2. Defina metamorfose, descrevendo a ação hormonal nesse fenômeno.
3. Comente as transformações sofridas pelos anuros durante o processo de metamorfose.
4. Um dos aspectos mais estudados na evolução animal é a embriologia. Descreva o tipo de ovo, clivagem e gastrulação dos lissanfíbios.

AUTO-AVALIAÇÃO

Além de responder de forma correta aos exercícios propostos, é importante que você tenha compreendido os tópicos abaixo, para se tornar apto a prosseguir no estudo deste grupo de animais:

- caracteres da morfologia dos sistemas reprodutores feminino e masculino dos lissanfíbios;
- tipos de fecundação e desenvolvimento nos diferentes grupos;
- aspectos da metamorfose nos três grupos atuais e seu controle hormonal;
- fatores que estão levando ao declínio das populações atuais de lissanfíbios.

INFORMAÇÃO SOBRE A PRÓXIMA AULA

Para finalizar, em nossa próxima aula discutiremos os aspectos distintivos dos três grupos atuais de lissanfíbios, terminando o nosso estudo sobre estes fascinantes e intrigantes animais.

Ao final desta aula, o aluno deverá ser capaz de:

- descrever características distintivas dos três grupos atuais de lissanfíbios;
- relacionar aspectos evolutivos e adaptativos desses grupos;
- identificar aspectos ecológicos dos representantes dos grupos de lissanfíbios.

Pré-requisito

Aulas 17 e 18 do Módulo 3.

INTRODUÇÃO

Em nossas duas últimas aulas, falamos sobre as características morfológicas e fisiológicas dos lissanfíbios. Como você pôde notar, embora compartilhem características básicas, muitas diferenças são observadas entre os organismos pertencentes ao grupo. Agora poderemos conhecer, de forma mais individualizada, cada grupo. Ao final desta aula, você terá um panorama da importância evolutiva do grupo, de suas características anatomofisiológicas e da caracterização de cada um deles.

ANURA

ANURA

an = sem; *uro* = cauda.

Os animais do grupo **ANURA** incluem aproximadamente 90% das espécies conhecidas de lissanfíbios, que se distribuem por 27 famílias em todos os continentes, excetuando-se a Antártida, totalizando cerca de 3.750 espécies.

Representados por sapos, rãs e pererecas, os Anuros possuem cabeça e tronco fundidos, mas não apresentam cauda, o que fornece ao corpo um aspecto grande e achatado (veja a Figura 17.9 da Aula 17 do Módulo 3).

As patas anteriores são curtas e as posteriores longas, dotadas de potente musculatura, com tíbia e fíbula fundidas – especializações que mostram adaptação para locomoção aos saltos. O crânio apresenta redução no número de ossos. A coluna vertebral é curta, apresentando oito, nove ou dez vértebras, sendo que as posteriores estão fundidas em um bastão sólido, chamado *uróstilo*. Observe na **Figura 17.4** da Aula 17 do Módulo 3 as numerosas especializações do esqueleto dos **ANUROS**, que propiciam a locomoção aos saltos.

O tamanho dos **ANUROS** é bastante variável, podendo atingir desde 10mm (“sapo-pulga”, uma das menores espécies conhecidas) até 35cm (rã-da-África).

Embora quase todos vivam em ambientes úmidos, nas proximidades de corpos d’água, onde se reproduzem, existem espécies adaptadas à vida aquática, terrestre, arborícola e fossorial.

São animais carnívoros, alimentam-se de invertebrados, outros **ANUROS** e pequenos mamíferos, que conseguem capturar especialmente por causa da visão binocular, que é garantida pela localização de grandes olhos na região anterior da cabeça. A boca é ampla, nem sempre dotada de dentes; a língua quase sempre é protrátil (veja as **Figuras 17.15** e **17.16** da Aula 17 do Módulo 3).

O sistema de acasalamento pode ser por *reprodução explosiva*, quando a estação reprodutiva é curta, e por *reprodução prolongada*, quando a estação reprodutiva pode estender-se por longos meses. O sucesso no acasalamento pode ser desigual, já que muitos machos não conseguem acasalar-se e outros acasalam-se várias vezes. Essa desigualdade pode estar relacionada ao comportamento de corte adotado pelos machos, que entre os **ANUROS** inclui sinais químicos (feromônios) e vocalização, com a qual os machos emitem cantos de altura, duração e taxa de reprodução diferenciados, permitindo que a fêmea escolha o parceiro de maior qualidade potencial. A fêmea não é capaz de vocalizar, pois não apresenta saco vocal, que funciona como espécie de câmara de ressonância na produção do som. Situado na região gular (do pescoço) do sapo, o saco vocal pode ser simples ou duplo. Esses animais são capazes de emitir também sons de agonia e de defesa de território.

A reprodução é bastante diversificada nos animais deste grupo, existindo espécies com desenvolvimento direto, seja em ninhos de espuma individuais ou coletivos, ninhos em folhas, em bromélias, em bacias de barro ou, simplesmente, a desova pode ser feita diretamente na água (veja a **Figura 17.13**). A fecundação externa é a mais comum neste grupo; entretanto, a fertilização interna aparece amplamente distribuída em **ANUROS** que depositam seus ovos na terra. Existe cuidado parental em algumas espécies, que inclui cuidado com ovos e com jovens. Esse cuidado pode ser tanto do macho quanto da fêmea. A metamorfose dos girinos é estimulada pelos hormônios da tireóide; as mudanças durante o processo incluem perda das brânquias, absorção da cauda, desenvolvimento das patas, entre outras, anteriormente discutidas na Aula 18 do Módulo 3.

A maioria dos **ANUROS** produz na pele secreções quase sempre tóxicas, constituídas de alcalóides, que estão sendo pesquisadas para fabricação de remédios.

Esses animais, quando adultos, respiram pela pele, pulmões e região buco-faríngea, daí a necessidade de viverem em ambiente úmido para que a pele, permanecendo úmida, permita haver trocas gasosas.

Os anuros sofrem predação de muitos outros animais, quando ovos, larvas, jovens ou adultos. Os principais predadores são insetos aquáticos, peixes, aves, serpentes, lagartos, outros lissanfíbios e pequenos mamíferos, incluindo morcegos.

Considerados *indicadores ambientais biológicos*, os lissanfíbios são extremamente sensíveis à contaminação das águas e do ar, já que grande parte da respiração se dá através da pele. Além disso, variações climáticas, como secas pronunciadas, que diminuem a disponibilidade de corpos d'água para a reprodução, além de desmatamentos e queimadas, que destroem seu habitat natural, podem afetar drasticamente as populações de lissanfíbios, dificultando sua reprodução e sobrevivência.

Numa análise superficial, podemos diferenciar sapos, rãs e pererecas da seguinte forma: sapos apresentam pele rugosa, com membros posteriores mais curtos que os dos demais anuros, bem como concentração de glândulas de veneno nas laterais da cabeça. Não existe mecanismo ejetor; se o animal for capturado, o veneno escorrerá na forma de líquido leitoso.

Rãs têm pele lisa, são bastante ligadas à água e, como boas nadadoras, apresentam membranas entre os dedos dos membros posteriores (membranas interdigitais), que são geralmente longas.

Pererecas têm membros bastante desenvolvidos e adaptados a grandes saltos, com expansões em forma de disco nas pontas dos dedos, o que promove adesão (discos adesivos). Por isso, são capazes de caminhar em superfícies verticais, o que convém a seu hábito arborícola.

URODELA

Englobando cerca de 400 espécies, distribuídas por 10 famílias, os urodelos estão concentrados no Hemisfério Norte, alcançando o norte da América do Sul.

São lissanfíbios tetrápodos, de corpo alongado, assemelham-se a pequenos lagartos, com cauda permanente.

Os urodelos, representados pelas salamandras e tritões (veja as Figuras 17.10 e 17.11 da Aula 17 do Módulo 3) podem ser aquáticos ou terrestres. Alguns adotaram uma existência troglóbia (em cavernas) e se alimentam de outros pequenos animais, tanto na fase larval quanto na adulta.

A maioria das salamandras apresenta fecundação interna; entretanto, outras retiveram a fertilização externa. O comportamento de corte é elaborado e envolve a liberação de um espermatóforo (que contém os espermatozoides) pelo macho e seu recolhimento pela fêmea.

O desenvolvimento pode ser indireto, com aparecimento de larvas aquáticas que perdem as brânquias durante a metamorfose, ou direto, em que os jovens eclodem dos ovos sem passar pelo estágio larval aquático. A neotenia é comum dentro do grupo; assim, a larva não termina a metamorfose, mantendo padrões larvais de dentes e ossos, ausência de pálpebras, retenção de linha lateral funcional e brânquias externas, formando um indivíduo sexualmente maduro, mas de características larvares. A pedomorfose ocorre pela ausência de tiroxina no organismo. Provavelmente, a falta de iodo (necessário à formação da tiroxina) nas regiões onde a salamandra é encontrada pode ter selecionado larvas neotênicas, capazes de se reproduzir. Em outros casos, é possível que a neotenia tenha sido uma adaptação que garantiu a permanência da salamandra na água em regiões onde a vida na terra era difícil.

Os urodelos não possuem costelas; por isso, no ato da respiração empregam um bombeamento bucal, que força a passagem do ar da boca para os pulmões.

Salamandras da família Plethodontidae, que contêm o maior número de espécies distribuídas, caracterizam-se pela ausência de pulmões e pela especialização do aparelho hiobranquial para protração da língua a grandes distâncias.

A locomoção nesses animais se dá pelo movimento da cauda, quando em meio líquido, ou pelo movimento dos membros.

GYMNOPHIONA

Os gimnofonas são representados pelas cecílias ou cobras-cegas, lissanfíbios que não possuem membros e apresentam hábito fossorial (vivem enterrados) ou aquático; encontram-se distribuídos em ambientes tropicais em todo o mundo.

O corpo alongado dos ápodos pode apresentar até 200 vértebras, sendo desprovido de cintura pélvica e escapular, mostrando forte segmentação (veja a **Figura 17.12** da Aula 17 do Módulo 3). Muitas espécies apresentam escamas dérmicas mergulhadas nos anéis da pele. Há um par de tentáculos protráteis entre os olhos e as narinas, que exerce função sensorial. Os olhos são atrofiados, sem pálpebras, cobertos por pele ou osso. Apresentam cauda muito curta.

Alimentam-se de presas alongadas, como as minhocas, vermes, larvas de insetos, insetos, que são localizados por receptores químicos.

As cecílias apresentam fecundação interna; os machos realizam a cópula através do *falodeu*. Algumas cecílias são ovíparas e outras, vivíparas. Pode haver cuidado com os ovos até o nascimento.

Podem ser aquáticas ou terrestres, embora respirem através de pulmões, dos quais o direito geralmente mostra-se atrofiado.

RESUMO

Os anuros apresentam corpo achatado, desprovido de cauda; têm cabeça e tronco fundidos e membros adaptados à locomoção aos saltos. A boca é ampla e a língua quase sempre protrátil, garantindo captura de presas, que são localizadas por causa da visão binocular. Apresentam vocalizações, usadas na corte e na defesa de território.

Os urodelos, representados pelas salamandras e tritões, apresentam patas, corpo alongado e cauda. A maioria possui fecundação interna, que envolve liberação de espermatóforo. O desenvolvimento pode ser indireto (com larvas aquáticas) ou direto. A neotenia é comum no grupo.

Os gimnofionas agrupa as cecílias ou cobras-cegas, lissanfíbios de corpo alongado, cauda muito curta, sem membros (ápodas), com escamas dérmicas, um par de tentáculos protráteis e olhos atrofiados.

ATIVIDADES FINAIS

1. Em relação à morfologia externa, os diferentes grupos de lissanfíbios apresentam flagrantes diferenças. Comente a morfologia de cada grupo.
2. Entre anuros, urodelos e gimnofionas, a locomoção é bastante diferenciada. Comente.

AUTO-AVALIAÇÃO

Além de responder de forma correta aos exercícios propostos, é importante que você tenha compreendido os tópicos estudados, para se tornar apto a prosseguir no estudo dos demais grupos de animais vertebrados.

INFORMAÇÕES SOBRE A PRÓXIMA AULA

Encerramos nosso estudo sobre os lissanfíbios. Na próxima aula, você estudará a classe *Reptilia*, que representa os primeiros animais a dominarem efetivamente o ambiente terrestre, graças às suas incríveis adaptações.

Diversidade Biológica dos Deuterostomados

Gabarito

1. São os primeiros tetrápodos e primeiros vertebrados a se aventurarem na terra. Desenvolvem-se, na fase larvária, em meio aquático, onde respiram por brânquias e, na fase adulta, em meio terrestre, respirando por pulmões. Apresentam pele úmida e lisa, com glândulas e sem escamas externas.
2. O coração dos lissanfíbios é dividido em 3 cavidades: dois átrios e um ventrículo, devido à presença de um septo interatrial. O cone arterioso divide-se em vasos sistêmicos e pulmonares. O sangue venoso penetra o átrio direito pelo seio venoso, enquanto o arterial entra no átrio esquerdo pelas veias pulmonares. O ventrículo único recebe, na sua porção direita, sangue rico em gás carbônico e, na esquerda, sangue arterial, existindo certa mistura de sangue ao nível ventricular, por isso a circulação destes animais é chamada de fechada, dupla, porém incompleta.
3. A respiração dos lissanfíbios pode ocorrer através de brânquias, pele, pulmões e da região buco-faríngea. As brânquias são três pares externos e são reabsorvidas ou degeneram durante a metamorfose, exceto nos urodelos perenibrânquiados, que as conservam por toda a vida, como estrutura respiratória. Pulmões se desenvolvem no lugar das brânquias iniciais, entretanto estes são estruturas simples e saculiformes, variando entre as espécies. O ar é bombeado para os pulmões dos anuros através de simples deglutição. Devido à simplicidade dos pulmões, a respiração cutânea é de vital importância para estes animais. Assim, a pele executa trocas gasosas com o meio.
4. Provavelmente, os primeiros anfíbios surgiram através da evolução de peixes da ordem Sarcopterygii, que subiram à terra, à procura de áreas úmidas e, durante a transmigração, sofreram múltiplas transformações anatômicas e fisiológicas, originando os anfíbios. Essa hipótese tem como base a semelhança de membros ósseos e o indício da presença de pulmões devido à existência de coanas nos sarcopterígeos.

1. Gymnophiona – ocorre a fecundação interna realizada por um órgão copulador denominado falodeu. Neste grupo existem oviparidade e viviparidade.

Urodela – maioria dos animais deste grupo apresenta fecundação interna, exceto algumas famílias que retiveram a fecundação externa. Na ausência de um órgão copulador, a transferência do esperma ocorre através da compressão da cloaca do macho sobre a da fêmea ou o depósito de espermátóforo sobre o corpo da fêmea ou sobre o substrato, os quais são, posteriormente, recolhidos pela cloaca. O desenvolvimento é indireto, originando larvas aquáticas que se metamorfoseiam em adultos terrestres. Entretanto, em algumas espécies, esse desenvolvimento é direto. A pedomorfose está presente em algumas espécies.

Anuros – A maioria dos animais deste grupo apresenta fecundação externa, sem órgão copulador. A fecundação interna ocorre em um menor número de espécies. Em alguns sapos, uma extensão da cloaca do macho introduz o esperma na cloaca da fêmea. A maioria é ovípara. Entretanto, algumas espécies apresentam viviparidade. O desenvolvimento é indireto, com a larva denominada girino.

2. Tiroxina (T4) e triiodotironina (T3) agem na metamorfose, tendo sua liberação controlada pelo hipotálamo, que libera o TRH, que atua na adeno-hipófise, fazendo-a sintetizar e liberar o TSH. Este hormônio age na tireóide, para que esta glândula libere T3 e T4, que induzem à metamorfose. No final da metamorfose, a concentração de T4 aumenta muito e inibe a liberação de TRH pelo hipotálamo.

3. O meio de vida sofre uma mudança. Os girinos são encontrados na água, mostrando locomoção aquática executada pela cauda natatória, enquanto os adultos são terrestres e tetrápodes. Em relação à respiração, esta é executada por brânquias nas larvas. Nos adultos, pele, pulmões e a região bucofaríngea desempenham tal função. A larva apresenta cauda, que é ausente no adulto.

4. Os ovos são mesolécitos, com clivagem total e desigual. Durante a gastrulação, ocorre involução, que se dá por epibolia. O único anexo embrionário encontrado é o saco vitelínico.

1.
 - a) Anura – Corpo grande e achatado, sem cauda, apresentando cabeça e tronco fundidos. Patas anteriores curtas e posteriores longas, adaptadas ao salto.
 - b) Urodela – Apresenta corpo alongado, com cauda, assemelha-se aos lagartos.
 - c) Gymnophiona – Não possui membros, o corpo é alongado com forte segmentação, apresentando cauda muito curta. Muitas espécies apresentam escamas dérmicas mergulhadas nos anéis da pele.
2. Nos anuros, as patas, o esqueleto e a musculatura mostram especializações para a locomoção aos saltos. Já entre os urodelos, estas especializações não existem e o movimento é executado pelos membros ou pela cauda. Em relação aos ápodos, observa-se ausência de membros, o que faz com que tais animais adote locomoção por rastejamento.

Diversidade Biológica dos Deuterostomados

Referências

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 na analysis of its phylogenetic relationships (Chondrichthyes, Myliobatiformes). *Bull. Amer. Mus. Nat.Hist.* n. 284, p. 1-136, 2004.

CHALINE, J. *Paleontology of Vertebrates*. New York: Springer-Verlag, 1990.186 p.

COLBERT, E. H. *Evolution of the Vertebrates*. New York: John Wiley & Sons, 1969.479 p.

COMPAGNO, L. J. V. Interrelationships of living elasmobranches. In: GREENWOOD, P. H.; MILES, R. S.; PATTERSON, C. Interrelationships of Fishes. *Zoological Journal of the Linnean Society*, suppl.1, n. 53, p. 15-61, 1973.

McFARLAND, W. N. et al. J.B. *Vertebrate life*. New York: Macmillan Publishing Company, 1985. 636 p.

MAYSEY, J. G. *Discovering fossil fishes*. New York: Henry Holt and Company, 1996. 223 p.

MOY-THOMAS, J. A.; MILES, R. S. *Paleozoic fishes*. Philadelphia: W.B.Saunders, 1971.

NELSON, J. S. 2006. *Fishes of the World*. New Jersey: John Wiley & Sons, 601 p.

NORMAN, J. R. *A history of fishes*. London: Ernest Benn Limited, 1975. 467 p.

POUGH,F. H., JANIS, C. M.; HEISER, J. B. *A vida dos vertebrados*. São Paulo: Atheneu, 2003. 699 p.

ROMER, A. S. *Vertebrate paleontology*. Chicago: The University of Chicago Press, 1974.468 p.

ZANGERL, R. Interrelationships of early chondrichthyans. In: GREENWOOD,P.H.; MILES, R. S.; PATTERSON, C Interrelationships of Fishes, . *Zoological Journal of the Linnean Society*, suppl.1, n. 53, p. 1-14, 1973.

JEFFERIES, R. P. S. *The ancestry of the vertebrates*. Dorchester: Dorset Press/British Museum of Natural History, 1986. 376p.

JORGENSEN, J. M. et al. *The biology of hagfishes*. New York: CHAPMAN & HALL, 1997. 578 p.

McFARLAND, W. N. et al. *Vertebrate life*. New York Macmillan Publishing Company, 1985. 636p.

MAYSEY, J. G. *Discovering fossil fishes*. New York: Henry Holt and Company, 1996. 223 p.

MENEZES, N. A., BUCKUP, P. A., FIGUEIREDO, J. L.; MOURA, R. L. (Ed.) *Catálogo das espécies de peixes marinhos do Brasil*. São Paulo: Museu de Zoologia/ USP, 2003. 160 p.

NELSON, J. S. *Fishes of the world*. New Jersey: John Wiley & Sons, Inc, 2006. 601 p.

NORMAN, J. R. *A history of fishes*. London: Ernest Benn Limited, 1975. 467 p.

POUGH, F. H., JANIS, C. M.; HEISER, J. B. *A Vida dos Vertebrados*. São Paulo: Atheneu, 2003. 699 p.

CARRIER, J. C., MUSICK, J. A.; HEITHAUS, M. R. *Biology of sharks and their relatives*. New York: CRC Press, 2004. 596 p.

COMPAGNO, L. J.V. Alternative life-history styles of cartilaginous fishes in time and space. *Environmental Biology of Fishes*, v. 28, p. 33-75, 1990.

_____. *Sharks of the world: an annotated and illustrated catalogue of shark species known to date*. Rome: FAO, 2001. 2v. 269p.

HAMLETT, W. C. (Ed.) *Sharks, skates and rays. The biology of Elasmobranch fishes*. The John Hopkins University Press, Baltimore and London, 1999. 515p.

GILBERT, S. G. *Pictorial anatomy of the dogfishes*. Washington, DC: University of Washington Press, 1973. 59 p.

HODGSON, E. S.; MATHEWSON, R. F. (Ed.). *Sensory Biology of sharks, skates and rays*. Arlington: Office of Naval Research/Department of the Navy, , 1978. 666 p.

KÜKENTHAL, W., MATTHES, E.; RENNER, M. *Curso de zoologia*. Leon: Editora Academica., 1969. 635p.

LAST, P. R.; STEVENS, J. D. *Sharks and Rays of Australia*. Collingwood: CSIRO, 1994. 513 p.

LEBRUN, P. *Requins, Raies et autres chondrichthyes fossils*. St. Nazaire: [s.n.], 2001. 112 p. (Minéraux & Fossiles, hors-series, n 12). *T.1: diversité, anatomie, classification et phylogénèse des requins et autres chondrichthyes*.

PIRLOT, P. *Morfologia evolutiva de los cordados*. Barcelona: Ediciones Omega, 1976. 966 p.

VILLE, C. A.; WALKER Jr, W.F.; BARNES, R. D. *Zoologia geral*, 6. ed. Rio de Janeiro: Interamericana, 1985. 683 p.

Aula 15

ARRATIA, G. Phylogenetic relationships of teleostei: past and present. *Estud. Oceanol.*, v. 19, p. 19-51, 2000.

HELFMAN G. S., COLLETTE, B. B. & D. E. FACEY. 1997. The Diversity of Fishes. *Blackwell Science*. p 528.

KÜKENTHAL, W.; MATTHES, E.; RENNER, M. *Curso de Zoologia*. León, Espanha: Editora Acadêmica, 1969. 635p.

LAGLER, K. F., BARDACH, J. E.; MILLER, R. R.; PASSINO, D. R.M., *Ichthyology*. New York: John Wiley & Sons, 1977. 506 p.

LAUDER, G. V.; LIEM, K. F. The evolution and interrelationships of the actinopterygian fishes. *Bull. Mus. Comp. Zool* , v. 150, p. 95-197, 1983.

McFARLAND, W. N. et al. *Vertebrate life*. New York: Macmillan Publishing Company, 1985. 636p.

NELSON, J. S. *Fishes of the World*. New Jersey: John Wiley & Sons, Inc., 2006. 601 p.

NORMAN, J. R. *A history of fishes*. London: Ernest Benn Limited, 1975. 467 p.

PIRLOT, P. *Morfologia evolutiva de los cordados*. Barcelona: Ediciones Omega, 1976. 966 p

POUGH, F. H.; JANIS, C. M.; HEISER, J. B. *A Vida dos Vertebrados*. São Paulo: Atheneu, 2003. 699 p.

REMANE, A.; STORCH, V.; WELSCH, U. *Zoologia sistemática: clasificación del reino animal*. Barcelona: Ediciones Omega, 1980. 637p.

STORER, T. I.; USINGER, R. L. *Zoologia geral*. São Paulo: Cia. Editora Nacional, 1974., 757 p.

VILLE, C. A.; WALKER Jr, W. F.; BARNES, R. D. *Zoologia geral*. Rio de Janeiro: Interamericana, 1985. 683 p.

WALKER, W. F.; LIEM, K. F. *Functional Anatomy of the Vertebrates*. Brooks Cole: Saunders College Publishing, 1994. 788 p.

Aula 16

GODINHO, H. M. Considerações gerais sobre a anatomia dos peixes. In: POLUIÇÃO e piscicultura. São Paulo: FAC Saúde Pública/EDANCC, 1972. p. 113-136.

HÖFLING, E. et al. *Chordata: manual para um curso prático*. São Paulo: Edusp, 1995. 242 p.

KÜKENTHAL, W.; MATTES, E.; RENNER, M. *Curso de zoologia*. Léon, Espana: Editorial Academia, 1969. 635p.

REMANE, A.; STORCH, V.; WELSCH, U. *Zoologia sistemática: clasificación del reino animal*. Barcelona: Ediciones Omega, 1980. 637 p.

SEIXAS FILHO, J. T. et al. Anatomia funcional e morfometria dos intestinos e cecos pilóricos do teleostei (Pisces) de água doce *Brycon orbignyannus* (Valenciennes, 1849). *Rev. Brás. Zootec.*, v. 29, n. 2, p. 313-324, 2000.

BRUSCA, R.C.; BRUSCA, G.J. Invertebrates. Sunderland: Sinauer, 1990. 923 p.

STORER, T.I.; USINGER, R.L. *Zoologia Geral*. São Paulo: Companhia Editora Nacional, 1979. 757 p.

KUKENTHAL, W., MATHEUS, E.; RENNER, M. *Guia de Trabalhos Práticos de Zoologia*. Coimbra: Livraria Almedina, 19.ed. 1986. 539 p.



978-85-7648-472-1



UENF
Universidade Estadual
do Norte Fluminense



Universidade Federal Fluminense

uff



UNIRIO



**FUNDAÇÃO
SANTA CABRINI**
Provedora de acesso à Cidadania



FAPERJ
Fundação Carlos Chagas Filho de Amparo
à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro



**GOVERNO DO
Rio de Janeiro**

SECRETARIA DE
CIÊNCIA E TECNOLOGIA



**Ministério
da Educação**

BRASIL
UM PAÍS DE TODOS
GOVERNO FEDERAL