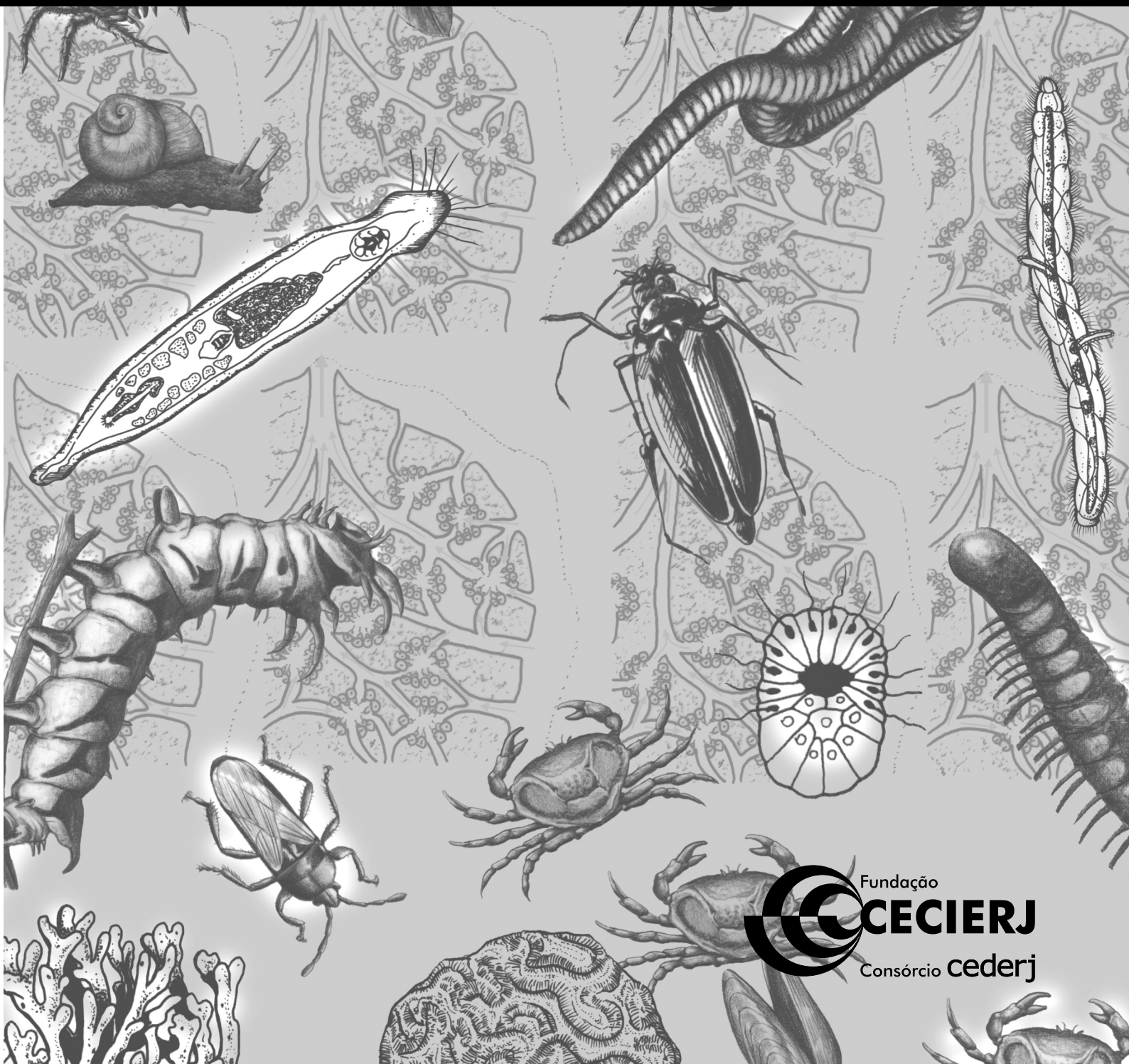


Diversidade Biológica
dos Protostomados





Fundação

CECIERJ

Consórcio **cederj**

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

Diversidade Biológica dos Protostomados

Volume 2 - Módulo 3
2ª edição

Carlos Renato Rezende Ventura
Cátia A. Mello-Patiu
Gabriel Mejdalani



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 - Celly Saba

Material Didático

ELABORAÇÃO DE CONTEÚDO

Carlos Renato Rezende Ventura

Cátia A. Mello-Patiu

Gabriel Mejdalani

COORDENAÇÃO DE DESENVOLVIMENTO INSTRUCIONAL

Cristine Costa Barreto

DESENVOLVIMENTO INSTRUCIONAL E REVISÃO

Ana Tereza de Andrade

Carmen Irene Correia de Oliveira

Márcia Pinheiro

Raquel Queirós

COORDENAÇÃO DE LINGUAGEM

Maria Angélica Alves

REVISÃO TÉCNICA

Marta Abdala

Departamento de Produção

EDITORA

Tereza Queiroz

COORDENAÇÃO EDITORIAL

Jane Castellani

REVISÃO TIPOGRÁFICA

Jane Castellani

Kátia Ferreira dos Santos

Sandra Valéria Oliveira

COORDENAÇÃO DE PRODUÇÃO

Jorge Moura

PROGRAMAÇÃO VISUAL

Yozo Kono

ILUSTRAÇÃO

Fabiana Rocha

Jefferson Caçador

Morvan de Araujo Neto

CAPA

Eduardo Bordoni

PRODUÇÃO GRÁFICA

Oséias Ferraz

Patricia Seabra

Copyright © 2005, 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.

V468d

Ventura, Carlos Renato Rezende

Diversidade biológica dos Protostomados. v.2. / Carlos Renato Rezende Ventura – 2.ed. – Rio de Janeiro: Fundação CECIERJ, 2010. 239p.; 19 x 26,5 cm.

ISBN: 85-7648-002-6

1. Protostomados. 2. Filo arthropoda. I. Mello-Patiu, Cátia A.. II. Mejdalani, Gabriel. III. Título.

CDD: 572

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 Protostomados

Volume 2 - Módulo 3

SUMÁRIO

Aula 14 – Protostomados: filo Annelida _____	7
<i>Carlos Renato Rezende Ventura</i>	
Aula 15 – Aula prática 1: dissecação de minhoca _____	27
<i>Carlos Renato Rezende Ventura / Gabriel Mejdalani</i>	
Aula 16 – Filos Annelida e Sipuncula _____	35
<i>Carlos Renato Rezende Ventura / Cátia A. Mello-Patiu / Gabriel Mejdalani</i>	
Aula 17 – Protostomados: filos Arthropoda, Onychophora e Tardigrada _____	63
<i>Carlos Renato Rezende Ventura / Gabriel Mejdalani</i>	
Aula 18 – Filo Arthropoda – Chelicerata I _____	93
<i>Carlos Renato Rezende Ventura / Gabriel Mejdalani</i>	
Aula 19 – Filo Arthropoda – Chelicerata II _____	113
<i>Carlos Renato Rezende Ventura / Cátia A. Mello-Patiu / Gabriel Mejdalani</i>	
Aula 20 – Filo Arthropoda – Uniramia _____	129
<i>Carlos Renato Rezende Ventura / Cátia A. Mello-Patiu / Gabriel Mejdalani</i>	
Aula 21 – Filo Arthropoda – Hexapoda I _____	141
<i>Carlos Renato Rezende Ventura / Cátia A. Mello-Patiu / Gabriel Mejdalani</i>	
Aula 22 – Filo Arthropoda – Hexapoda II _____	157
<i>Carlos Renato Rezende Ventura / Cátia A. Mello-Patiu / Gabriel Mejdalani</i>	
Aula 23 – Filo Arthropoda – Hexapoda III _____	179
<i>Carlos Renato Rezende Ventura / Cátia A. Mello-Patiu / Gabriel Mejdalani</i>	
Aula 24 – Aula prática 2: morfologia externa dos insetos _____	209
<i>Carlos Renato Rezende Ventura / Gabriel Mejdalani</i>	
Gabarito _____	219
Referências _____	235

Protostomados: filó Annelida

AULA

14

objetivos

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

- Conhecer as vantagens funcionais relacionadas à presença de um celoma.
- Conhecer os aspectos gerais da arquitetura corporal e fisiologia do filo Annelida.

Pré-requisitos

Aulas 1 a 13.

Disciplina Introdução à Zoologia.

Noções básicas de Citologia e Histologia.

Noções básicas de diversidade
e filogenia dos animais.

INTRODUÇÃO

Na aula anterior, você estudou a lógica utilizada nas chaves de identificação, revisou vários assuntos importantes estudados nas Aulas 1 a 12 e aprendeu a construir uma chave de identificação. Nesta aula, estudaremos algumas características interessantes dos animais que formam o filo Annelida.

Antes de abordarmos as particularidades da arquitetura corporal e fisiologia do filo Annelida, estudaremos duas interessantes características desses animais.

Como você já revisou na Aula 13, todos os animais estudados até agora não possuem um celoma verdadeiro. Por isso, são chamados acelomados e pseudocelomados. O filo Annelida será o primeiro grupo de animais eucelomados (ou seja, que possuem um celoma verdadeiro) a ser abordado no nosso curso. Associada à presença do celoma, há outra característica do filo Annelida que traz vantagens para esses animais, a metameria, ou seja, a segmentação do corpo em compartimentos semelhantes.

VANTAGENS FUNCIONAIS DO CELOMA E DA METAMERIA

CELOMA

Cavidade corporal interna que se forma no mesoderma durante o período embrionário. Difere-se do pseudoceloma por estar rodeado de um revestimento mesodérmico (retorne às Aulas 1 e 9 deste curso e à Aula 17 do curso Introdução à Zoologia para rever os conceitos sobre cavidade corporal).

O **CELOMA** é uma cavidade corporal preenchida por um fluido (o fluido celômico). Este facilita o transporte interno de substâncias, tornando-o mais eficiente.

A presença de um celoma verdadeiro confere algumas vantagens funcionais aos animais. Por exemplo, a separação entre o tubo digestivo e a parede corporal permite que o animal se movimente independentemente. Em outras palavras, o animal pode se virar, por exemplo, sem empurrar o alimento que se encontra dentro do tubo digestivo, o que aconteceria se este estivesse preso à parede corporal.

O surgimento dessa cavidade corporal também permitiu o desenvolvimento de vários órgãos, como as gônadas e órgãos excretores, que se localizam no interior do celoma.

Provavelmente, a principal função do celoma e de seu fluido é servir como um esqueleto hidrostático, o qual fornece o apoio para a contração muscular. A interação entre a musculatura e o esqueleto hidrostático permite a movimentação mais eficiente do animal.

Apesar de apresentar uma estrutura corporal vermiforme, como outros animais já estudados nas aulas anteriores, a maioria dos anelídeos possui um corpo formado por uma série de segmentos repetidos. Em geral, cada segmento é formado por um conjunto de estruturas, pele, musculatura circular e longitudinal, e sistemas, como o reprodutivo, o nervoso, o excretor e o circulatório (Figura 14.1). Essa série de conjuntos de órgãos e estruturas é chamada segmentação metamérica, metameria ou metamerização e cada segmento é conhecido por metâmero. Os segmentos (metâmeros) estão separados uns dos outros por septos, que são finas camadas de tecido de origem mesodérmica (peritônio) (Figura 14.1). Cada segmento tem a sua porção de líquido celômico, que não passa livremente para os outros segmentos, pois é contida pelos septos.

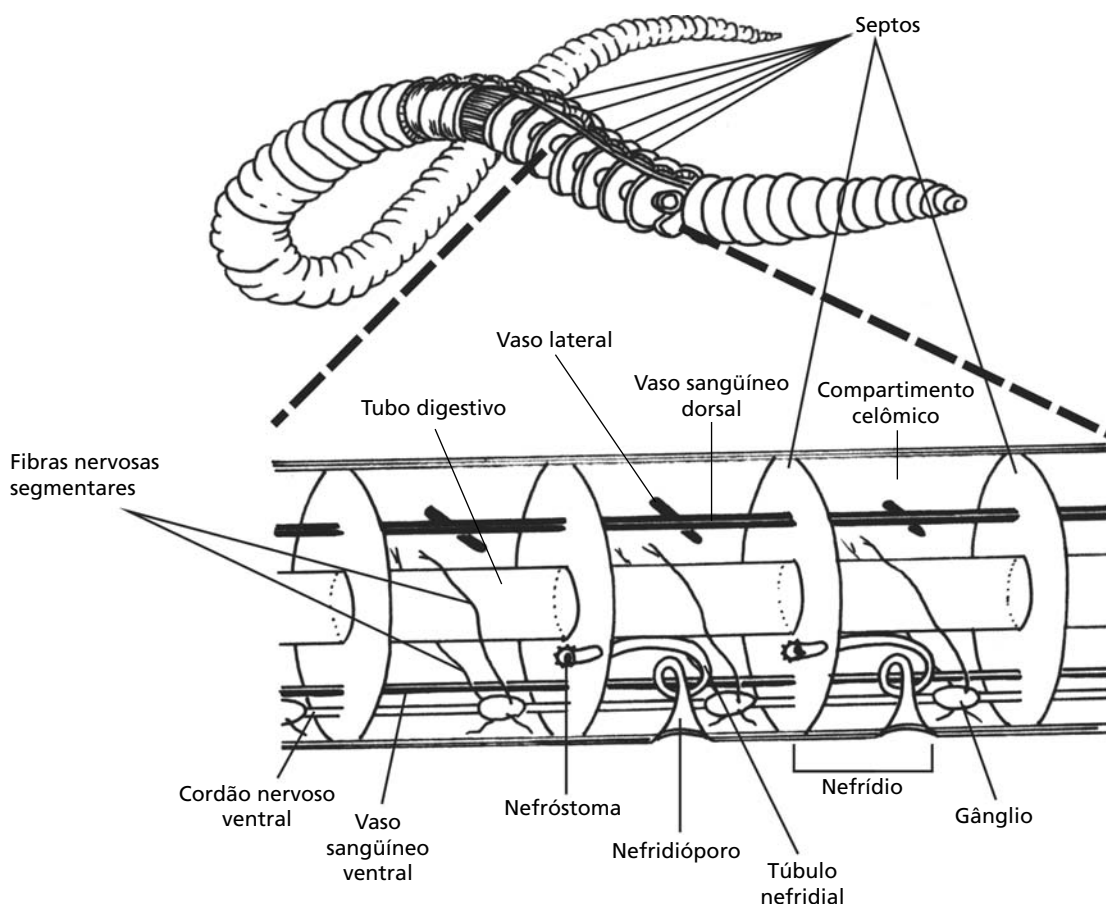


Figura 14.1: Metameria em um anelídeo típico, ilustrando a repetição dos sistemas em cada segmento.

A metameria também está associada à eficiência na locomoção. Em cada metâmero pode ocorrer uma movimentação independente, pois a musculatura presente nesse segmento age contra o fluido nele contido, ou seja, seu esqueleto hidrostático. Isso permite a deformação localizada da parede corporal externa resultante da ação da musculatura circular e longitudinal do segmento.

A separação do corpo em vários conjuntos funcionais também é vantajosa porque permite a continuidade do seu funcionamento quando um segmento for danificado. Assim, se um anelídeo sofrer um dano em um ou poucos segmentos, o resto do corpo permanece funcionando normalmente. Como o animal mantém o seu metabolismo, a rápida reparação do conjunto danificado é também facilitada.

DIVERSIDADE NO FILO ANNELIDA

Agora que já apresentamos essas duas importantes características do filo Annelida (do latim, *annelus* = pequeno anel + *-ida* = sufixo denotando plural), vamos abordar as classes que o compõem e outras características gerais.

O filo Annelida é um grupo de animais tipicamente protostomados. Assim sendo, podemos relembra as informações contidas nas Aulas 1 e 2 e caracterizar os anelídeos quanto ao nível de organização, simetria, formação da cavidade corporal e tipo de desenvolvimento embrionário (clivagem e formação do ânus e da boca).

Os anelídeos possuem um nível de organização orgânico-sistêmico, que apresenta o maior grau de complexidade. Nesses animais, o nível de organização é tal que os órgãos trabalham juntos para realizar alguma função. Dessa forma, as funções básicas do corpo de um anelídeo, como a circulação, a respiração, a digestão, a reprodução e a excreção são exercidas por sistemas.

Tais sistemas tornaram-se necessários devido ao aumento do tamanho do corpo e, conseqüentemente, da complexidade dos anelídeos. O surgimento de um celoma verdadeiro está relacionado a esses dois fatores. O celoma, como já vimos, é um espaço entre a parede corporal e o tubo digestivo. A sua presença permitiu o desenvolvimento de órgãos internos. Dessa forma, o volume corporal dos anelídeos cresceu mais que a sua superfície e, portanto, um sistema de transporte de substâncias tornou-se essencial para suprir os tecidos mais internos com nutrientes (oxigênio e alimentos) e retirar as substâncias indesejadas, os restos metabólicos (excretas).

Os anelídeos possuem o corpo alongado (vermiforme). Como vimos nas aulas anteriores, na arquitetura corporal de um verme, a simetria bilateral é estabelecida e o arranjo corporal passa a ser dorsal e ventral. Também, como conseqüência dessa forma do corpo, tal simetria propiciou a cefalização, ou seja, o acúmulo de células nervosas na extremidade anterior do animal. Essa é mais uma característica presente no filo Annelida.

O celoma dos anelídeos é formado a partir de fendas que se abrem no mesoderma. Esse processo de formação é chamado **esquizocelia** e, na maioria dos anelídeos, está associado à metameria (**Figura 14.2**) (retorne ao assunto lendo mais uma vez a Aula 2 do nosso curso e a Aula 17 do curso Introdução à Zoologia).

A clivagem dos anelídeos é espiral, holo-blástica e determinada (reveja o assunto na Aula 2) e a boca é formada primeiramente no embrião, a partir do blastóporo. Por essa característica, os anelídeos são considerados protostomados.

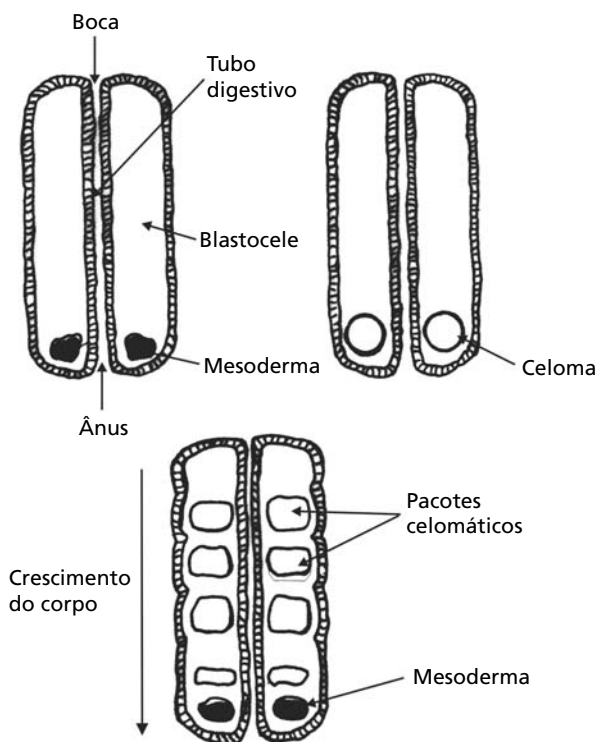


Figura 14.2: Formação esquizocélica do celoma de anelídeos, evidenciando a formação de novos metâmeros e o sentido do crescimento corporal.

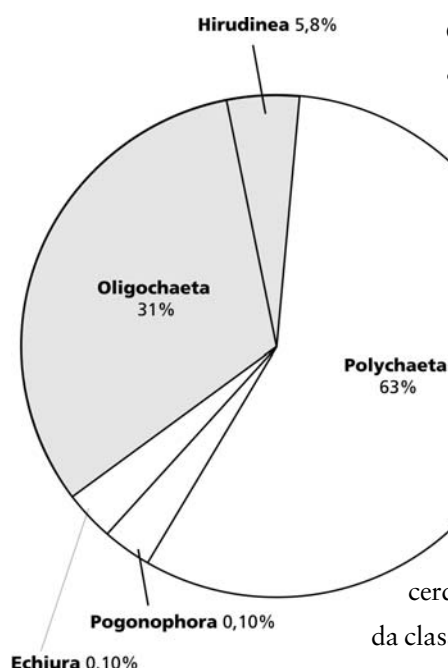


Figura 14.3: Proporção estimada das classes do filo Annelida. A classe Clitellata está escurecida e suas duas subclasses estão representadas.

ALBARDA

Sela grosseira, enchumada de palha, para bestas de carga. No caso dos anelídeos, o termo “sela” refere-se, por analogia, à porção diferenciada do corpo, onde há a fusão de segmentos, o **clitelo** (Figura 14.4.b e c).

O filo Annelida está subdividido em quatro classes:

- Classe Polychaeta: com cerca de 63% das espécies do filo (aproximadamente 10.000 espécies) (Figuras 14.3 e 14.4).
- Classe Clitellata: formada pelas subclasses Oligochaeta (com cerca de 3.500 espécies, representando mais que 85% da classe) e Hirudinea (com cerca de 630 espécies) (Figuras 14.3 e 14.4).
- Classe Pogonophora: formada por cerca de 120 espécies (Figuras 14.3 e 14.4).
- Classe Echiura: formada por cerca de 140 espécies (Figuras 14.3 e 14.4).

A classe Polychaeta (do grego, *poly* = muitas + *chaeta* = cerdas) é composta, em sua maioria, por animais marinhos. As espécies da classe se caracterizam por possuir muitos feixes de cerdas distribuídos ao longo do corpo (como o seu nome diz) e pela concentração de órgãos sensoriais na região céflica. Os poliquetas caracterizam-se também por apresentar uma série de expansões laterais, chamadas parapódios (Figura 14.4.a), que auxiliam na locomoção e estão envolvidos na troca gasosa, pois são bastante vascularizados. A classe está muito bem representada em diversos ambientes marinhos, em várias latitudes e profundidades.

A classe Clitellata (do latim, *clitellae* = sela, **ALBARDA** + *-ata* = portador) é formada pelas populares minhocas (subclasse Oligochaeta) e pelas sanguessugas (subclasse Hirudinea). A classe se caracteriza por possuir uma pronunciada região glandular, chamada **clitelo** (Figura 14.4), que exerce importante papel na reprodução.

A subclasse Oligochaeta (do grego, *oligo* = pouco + *chaeta* = cerdas) se caracteriza por possuir poucas cerdas ao longo do corpo (ao contrário dos poliquetas). Apenas 6,5% das espécies são marinhas, estando a maior parte das espécies distribuída em ambientes de água doce e terrestre. Ao contrário dos poliquetas, não ocorre o acúmulo de órgãos sensoriais na região céflica das minhocas (oligoquetas) nem projeções ao longo do corpo. Assim, a aparência geral do corpo de uma minhoca é de um cilindro anelado e uniforme, exceto pela região do clitelo (Figura 14.4.b).

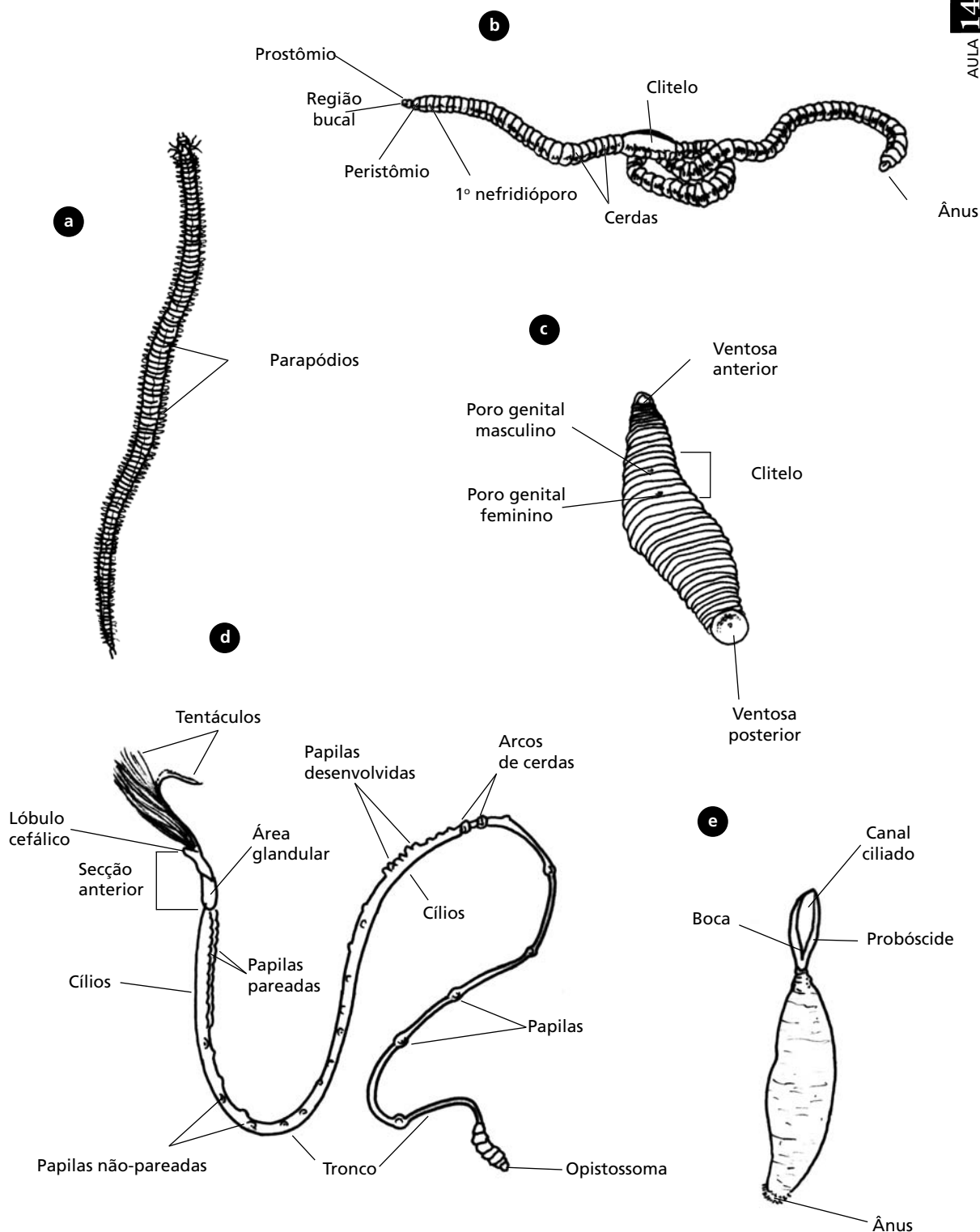


Figura 14.4: Representantes das classes do filo Annelida: (a) classe Polychaeta; (b) classe Clitellata (subclasse Oligochaeta); (c) classe Clitellata (subclasse Hirudinea); (d) classe Pogonophora; (e) classe Echiura.

A subclasse Hirudinea (do latim, *hirudo* = sanguessuga) se assemelha aos oligoquetas por não possuir qualquer prolongamento ao longo do corpo (como os parapódios dos poliquetas) ou o acúmulo de órgãos sensoriais na região cefálica. As sanguessugas também possuem clitelo e são hermafroditas, como as minhocas. A maioria dos hirudíneos habita o ambiente de água doce e terrestre (como os oligoquetas) e apenas poucas espécies são marinhas. Ao contrário dos poliquetas e oligoquetas, os hirudíneos não possuem cerdas no corpo e a divisão corporal em segmentos (segmentação metamérica) não é perfeita, pois não há septos internos. O que mais chama a atenção no corpo cilíndrico e anelado de uma sanguessuga são as ventosas, presentes nas suas duas extremidades (Figura 14.4.c). A maioria dos hirudíneos é ectoparasita e se alimenta de sangue de outros invertebrados ou vertebrados (o que é mais comum). As ventosas estão envolvidas na locomoção do animal, atuando na sua fixação ao substrato (Figura 14.5) ou na alimentação, quando há o ancoramento no corpo do hospedeiro.

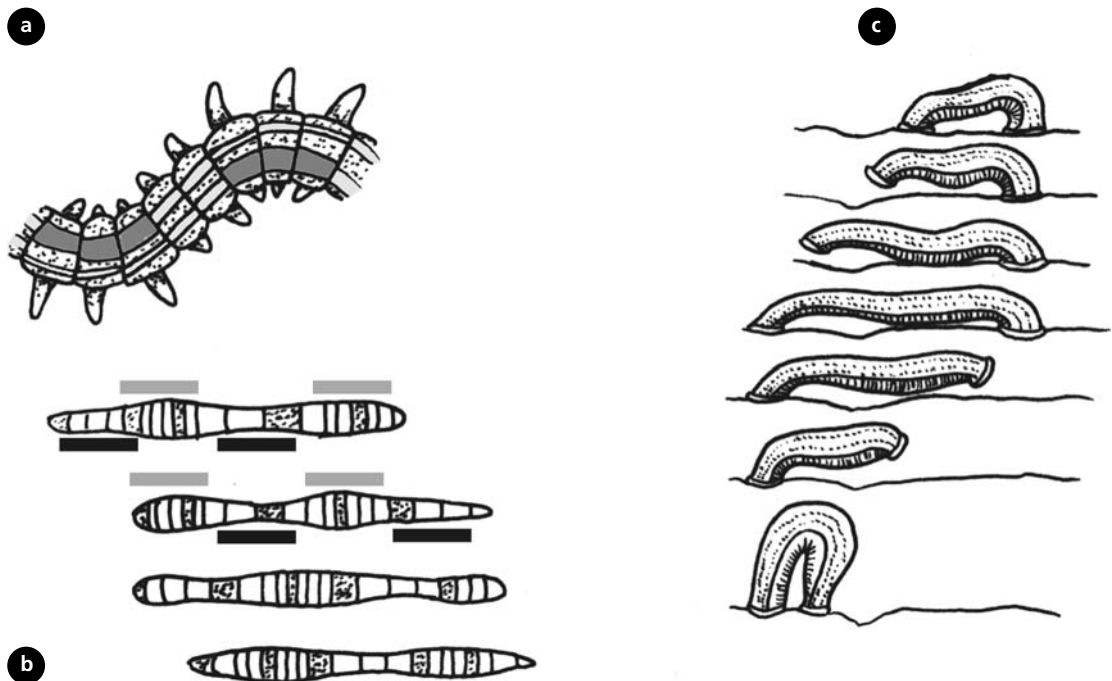


Figura 14.5: Locomoção nos anelídeos. (a) Ondas laterais em um poliqueta, formadas por contração e relaxamento alternado da musculatura longitudinal e circular; (b) ondas peristálticas em um oligoqueta, formadas pela alternância da contração da musculatura longitudinal (regiões das barras cinzas) e circular (regiões das barras pretas); (c) deslocamento típico em um hirudíneo, que utiliza a ventosa posterior para o primeiro ancoramento, estica o corpo e fixa a ventosa anterior no substrato para depois encolher o corpo, locomovendo-se para a frente.

A classe Pogonophora (do grego, *pogon(o)* = barba + *phoros* = portador) é composta por 120 espécies marinhas, que vivem, em sua maioria, em grandes profundidades (centenas a poucos milhares de metros). O conhecimento sobre a biologia desse grupo ainda é relativamente pequeno, pois, ao contrário dos outros anelídeos, as primeiras espécies de pogonóforos só foram descritas recentemente, no início do século XX. O corpo dos pogonóforos possui pequenas semelhanças com os outros anelídeos, pois apenas em sua porção mais posterior há uma região anelada, o opistossoma (**Figura 14.4.d**). Na extremidade anterior, encontram-se o lóbulo cefálico, a área glandular e os numerosos tentáculos ciliados, que inspiraram o nome da classe por se assemelharem a uma barba (**Figura 14.4.d**). Os pogonóforos vivem em tubos quitinosos que são secretados na área glandular. Apesar de sedentários, podem se movimentar livremente dentro do tubo. O tronco forma a maior parte corporal de um pogonóforo (**Figura 14.4.d**). Ao contrário dos outros anelídeos, o tronco dos pogonóforos possui duas cavidades celômicas contínuas e, portanto, não é segmentado.

A classe Echiura (do grego, *echis* = serpentiforme) é composta por animais em forma de salsicha, que não apresentam segmentação durante a fase adulta e, por isso, não foram considerados como anelídeos por muito tempo. A segmentação do corpo é evidenciada apenas durante a fase do desenvolvimento embrionário. Sua posição dentro do filo Annelida ainda é controversa.

Os equiúros são animais relativamente pequenos (variam entre alguns milímetros e aproximadamente 8cm) que vivem em sedimentos marinhos lamosos ou arenosos em pequenas profundidades. Poucas espécies podem ser encontradas em fundos rochosos. A estrutura corporal mais evidente dos equiúros é a probóscide (**Figura 14.4.e**), que consiste em uma porção muscular ciliada ventralmente e muito extensível, podendo alcançar até 25 vezes o tamanho do animal. A probóscide é uma projeção cefálica que contém o cérebro e está envolvida na obtenção de alimento. O batimento dos seus cílios cria uma corrente que desloca os sedimentos para a boca, que está localizada na base da probóscide. Acredita-se que esta tenha a mesma origem evolutiva que o prostômio dos outros anelídeos, o que contribui para a hipótese de parentesco e inclusão do grupo no filo Annelida.

Outras particularidades de cada classe serão abordadas na Aula 16.

ASPECTOS DA FISILOGIA DO FILO ANNELIDA

Sistema circulatório

Como vimos anteriormente, o surgimento do celoma ocasionou o aumento do volume e, conseqüentemente, da complexidade corporal. Portanto, nos anelídeos, passou a ser necessário um sistema de transporte mais eficiente que pudesse unir as regiões de obtenção e demanda de nutrientes, levando com rapidez as substâncias essenciais para o metabolismo e retirando aquelas que restaram após o processo metabólico (as excretas). Você pode imaginar uma situação semelhante se comparar a necessidade de um sistema de transporte para uma cidade pequena e para outra grande. Na cidade pequena, menos complexa, as distâncias a serem percorridas pelos seus habitantes são bem menores do que na cidade grande. Esses habitantes podem se deslocar a pé ou de bicicleta, que chegarão em um tempo adequado para cumprir seus compromissos e, assim, manterão a cidade funcionando. Ao contrário, na cidade grande, as distâncias entre a moradia e o trabalho dos habitantes, freqüentemente, são muito maiores e torna-se necessário um sistema de transporte de massa (ônibus, trem ou metrô) para garantir que os habitantes cheguem em um tempo adequado para cumprir as suas funções.

Em geral, os anelídeos têm um sistema circulatório fechado, que consiste em dois vasos sanguíneos principais (um dorsal e outro ventral) ligados por uma rede de capilares. O vaso sanguíneo dorsal conduz o sangue para a região anterior, enquanto o vaso ventral leva o sangue para a região posterior (**Figura 14.6**). O fluxo unidirecional do sangue é garantido pela presença de válvulas nesses vasos sanguíneos. O fluxo do sangue é mantido pela contração dos próprios vasos, principalmente o dorsal. Isso ocorre na maioria dos anelídeos.

Apenas os pogonóforos têm uma estrutura (tipo de coração) especializada na propulsão do sangue. Entre as sanguessugas (subclasse Hirudinea), esse tipo de sistema circulatório fechado está muito reduzido ou mesmo não existe. Nesses animais, o fluido celômico é responsável pela circulação, seja integralmente ou parcialmente. O fluido alcança os tecidos internos pelos canais e seios celômicos, presentes nos hirudíneos.

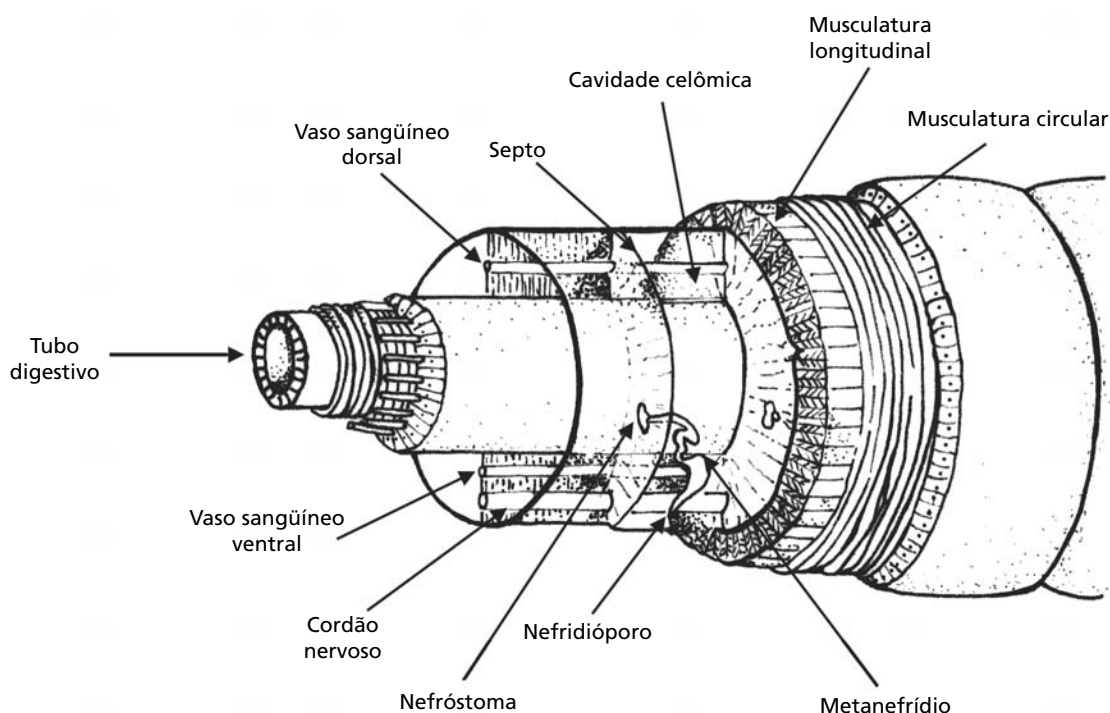


Figura 14.6: Organização das estruturas internas de um anelídeo típico.

Outra característica importante do sistema circulatório dos anelídeos é a presença de **PIGMENTOS RESPIRATÓRIO** no sangue da maioria dos poliquetas, oligoquetas, hirudíneos e em todos os pogonóforos. Não há pigmentos respiratórios no sistema circulatório dos equiúros, mas estes estão presentes no fluido celômico. A hemoglobina é o pigmento mais comum, mas também ocorrem dois outros pigmentos, a clorocruonina e a hemeritrina. Esses pigmentos podem ocorrer simultaneamente no sangue de um anelídeo. Há mais de um tipo de hemoglobina, mas em todos há uma ligação das moléculas de oxigênio com os átomos de ferro presentes na molécula desse pigmento. Como a hemoglobina, a clorocruonina também contém ferro em sua molécula, mas, apesar de ser quimicamente semelhante à hemoglobina, este pigmento possui uma coloração esverdeada e encontra-se dissolvido no sangue.

A hemeritrina ocorre, no mínimo, em uma espécie de poliqueta. Este pigmento é estruturalmente diferente dos outros dois e se encontra dentro de células, e não em solução no sangue.

PIGMENTOS RESPIRATÓRIO

Substâncias responsáveis pelo transporte de gases, pois possuem grande afinidade química com o oxigênio e o gás carbônico. Podem estar ligadas a algum corpúsculo sanguíneo (hemácias) ou em solução no sangue.

Sistema nervoso e órgãos dos sentidos

O sistema nervoso da maioria dos anelídeos (classes Polychaeta e Clitellata) é formado por um cordão nervoso ventral e uma agregação de tecido nervoso na região anterior (**Figuras 14.1, 14.6 e 14.7**). Esse acúmulo forma o gânglio cerebral (um tipo de “cérebro” simplificado), que, nos poliquetas, está conectado com alguns órgãos sensoriais da região cefálica (anterior) como os olhos e os órgãos nucais. Os olhos dos poliquetas não produzem imagens, mas são sensíveis às alterações de luminosidade. Os órgãos nucais são fendas ou depressões ciliadas que possuem muitas terminações nervosas e estão associadas às funções quimiorreceptoras. Em algumas espécies, os órgãos nucais são internos e pequenos, sendo evidenciados apenas por cortes histológicos. Em outras espécies, os órgãos nucais são retráteis.

O cordão nervoso de um anelídeo típico (classes Polychaeta e Clitellata) possui gânglios em cada segmento (**Figura 14.7**) e projeções nervosas que se estendem para a parede corporal (conectando-se às musculaturas longitudinais e circulares e a receptores tácteis) e para o tubo digestivo. Os impulsos nervosos controlam a contração e o relaxamento muscular, o que possibilita a movimentação sincronizada em ondas laterais (no caso dos poliquetas errantes) ou em ondas peristálticas (no caso de oligoquetas e poliquetas tubícolas) (**Figura 14.5**).

Geralmente, no cordão nervoso dos anelídeos, há algumas poucas células muito mais grossas que as demais. Estas são chamadas neurônios gigantes e podem transmitir um impulso nervoso até mil vezes mais rápido do que as outras fibras nervosas. Essa capacidade é funcionalmente importante, pois permite uma rápida resposta a um estímulo externo (de um predador, por exemplo), resultando na contração simultânea e coordenada da musculatura ao longo do corpo.

Na classe Pogonophora, há um cérebro na região anterior, um cordão nervoso ventral e um par de gânglios em cada segmento do opistossoma. Provavelmente, os rápidos movimentos de recolhimento do corpo para dentro do tubo são coordenados por neurônios gigantes.

Na classe Echiura, o sistema nervoso está limitado a um cordão nervoso ventral e um anel nervoso ao redor do esôfago. Não existem gânglios nervosos evidentes e as únicas células sensoriais localizam-se na probóscide.

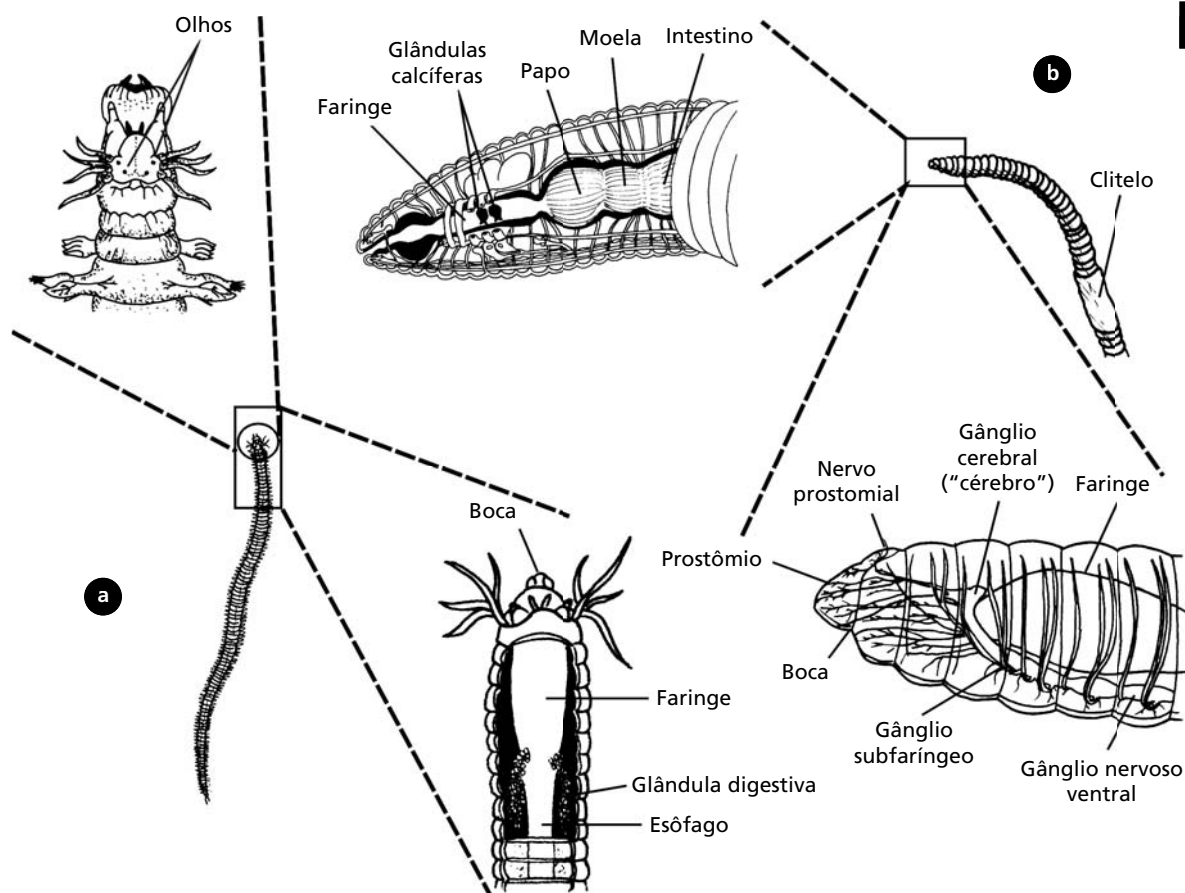


Figura 14.7: (a) Olhos e sistema digestivo da região anterior de um poliqueta; (b) sistema digestivo e nervoso da região anterior de um oligoqueta.

Sistema digestivo

O sistema digestivo de um anelídeo típico é formado por um tubo digestivo linear que se estende ao longo do corpo. O tubo digestivo é completo, ou seja, inicia-se na boca e termina no ânus. Entretanto, o tubo digestivo não é segmentado, isto é, passa através de cada septo ao longo do corpo (Figuras 14.1, 14.6).

O alimento é conduzido para as regiões posteriores por intermédio do batimento de cílios ou por contrações peristálticas da musculatura corporal. A digestão é extracelular na maioria das espécies, podendo ser intracelular em uma minoria.

O tubo digestivo dos equiúros (classe Echiura) é longo e bastante enrolado dentro da cavidade celômica. Nos pogonóforos (classe Pogonophora), ao contrário, não há tubo digestivo na fase adulta.

PH (POTENCIAL HIDROGENIÔNICO)

Símbolo que representa o logaritmo decimal do inverso da atividade dos íons hidrogênio numa solução. Utilizado para expressar a acidez ou alcalinidade da solução, o pH varia em uma escala de 0 a 14, onde valores menores que 7 representam acidez; iguais a 7, a neutralidade e maiores que 7, a alcalinidade.

NEFRÍDIO

Órgão excretor de grande número de invertebrados, constituído de dutos ectodérmicos que penetram na cavidade celômica.

METANEFRÍDIO

Tipo de nefrídio composto por uma estrutura em forma de funil ciliado (“bexiga”) que está ligado ao celoma (pelo nefróstoma), a um tubo e ao exterior do corpo (pelo orifício chamado nefridióporo).

Na classe Polychaeta, o tubo digestivo pode ser dividido em boca, faringe, esôfago, intestino e reto. Em algumas espécies, há projeções laterais do tubo digestivo que formam as chamadas glândulas digestivas (Figura 14.7). Estas aumentam, consideravelmente, a superfície disponível para a digestão e a absorção dos alimentos.

Na classe Clitellata, há algumas especializações do tubo digestivo, como uma porção de armazenamento (o papo) e outra de trituração (a moela). Na subclasse Hirudinea, há, geralmente, uma faringe muscular capaz de realizar fortes movimentos de sucção. Ligadas à faringe, há glândulas salivares que produzem uma substância anticoagulante. Em algumas espécies, há glândulas digestivas e papo.

Na subclasse Oligochaeta, geralmente, o trato digestivo é mais especializado, dividindo-se em boca, faringe, esôfago, papo, moela, intestino e ânus (Figura 14.7). O papo é especializado na estocagem dos alimentos e a moela, com suas paredes formadas por forte musculatura e cutícula, tem a função de triturar os alimentos. No esôfago, existem glândulas calcíferas (Figura 14.7) que regulam a concentração de íons de carbonato, controlando, dessa forma, o pH do sangue. Em muitas espécies de minhocas terrestres, o intestino possui uma dobra (prega) longitudinal da parede interna (chamada tiflossole) que aumenta a superfície de contato para a absorção de nutrientes. Associado ao intestino e ao vaso sanguíneo dorsal das minhocas, há uma porção de tecido amarelado (chamado cloragógeno) que atua no metabolismo de proteínas, carboidratos e lipídios (gorduras) presentes nos alimentos ingeridos.

Excreção

O sistema excretor típico de um anelídeo (classes Polychaeta e Clitellata) consiste basicamente em um conjunto de **METANEFRÍDIOS**, distribuídos em pares em cada metâmero (segmento) (Figuras 14.1 e 14.8). Um metanefrídio é uma variação do protonefrídio que você estudou em vários grupos, como nos filos Platyhelminthes, Nemertea, Gastrotricha, Kinorhynca e Priapulida (Aulas 6 a 12 deste curso). Apesar de ambos serem órgãos excretores, um protonefrídio possui apenas uma abertura, como um saco, enquanto um metanefrídio é um duto aberto nas duas extremidades. Algumas espécies de poliquetas possuem protonefrídios, o que corrobora a idéia de pertencerem às linhagens mais antigas dentro da classe.

O funcionamento de um metanefrídio consiste na retirada de restos metabólicos (excretas) e excesso de água presentes no fluido celômico. Este é coletado pelo nefróstoma e conduzido, por batimentos ciliares, até a porção mais larga do funil (bexiga), que está envolvida por capilares sanguíneos (**Figura 14.8**). Nesse ponto, há a reabsorção seletiva de várias substâncias, como sais, aminoácidos e água e a secreção ativa de excretas para dentro do funil ciliado. Dessa forma, o líquido que entra pelo nefróstoma (fluido celômico antes da filtração) difere em composição daquele que sai do corpo do animal pelo nefridiópore (urina).

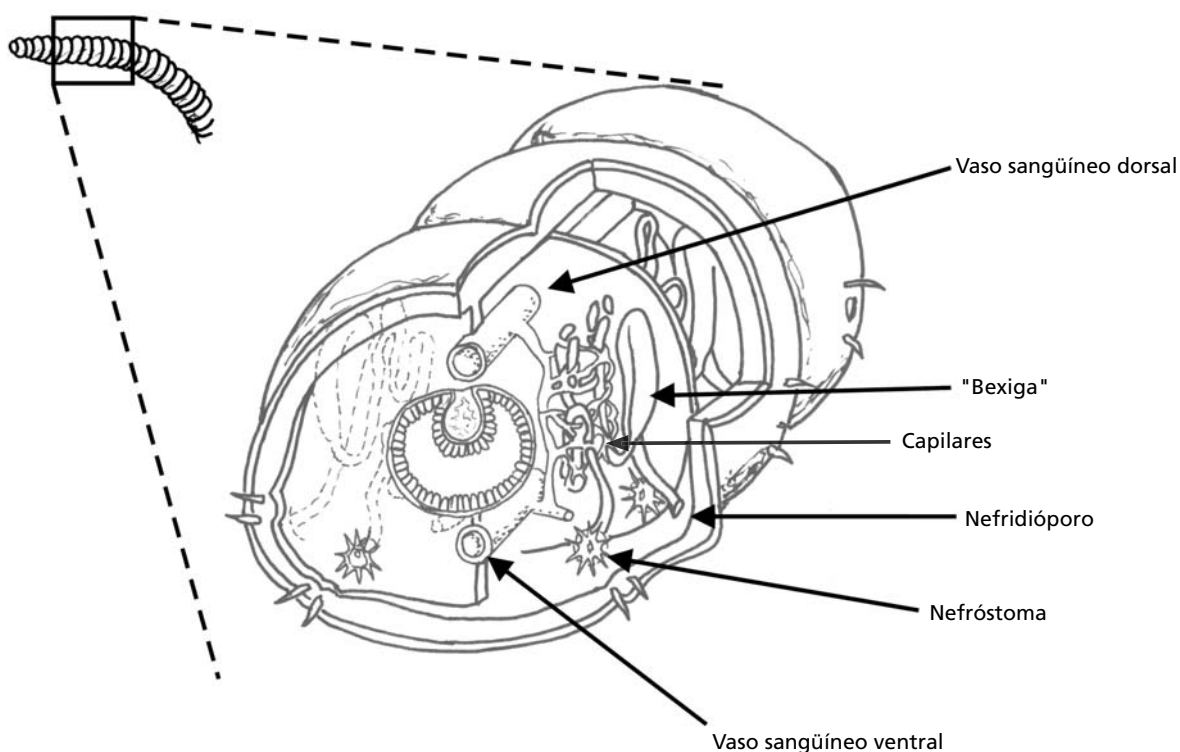


Figura 14.8: Sistema excretor típico de um anelídeo.

Reprodução

A grande maioria dos poliquetas possui sexos separados (isto é, são dióicos) e liberam seus gametas na água. Após a fertilização externa, forma-se uma larva do tipo trocófora, que permanecerá na coluna d'água por um tempo variado (semanas a meses) até sofrer a metamorfose e se transformar em um juvenil. O tempo da fase larvar varia bastante dentro da classe. Muitas espécies são capazes de se reproduzir assexuadamente, através da divisão do corpo, em um processo chamado epitquia. Você saberá mais detalhes desse processo na Aula 16.

As minhocas e sanguessugas (classe Clitellata) são hermafroditas e realizam a fertilização cruzada entre dois indivíduos. Não há liberação de gametas no ambiente, portanto, a fecundação dos ovos (ricos em vitelo) ocorre dentro do corpo do animal.

Há pouca informação sobre a reprodução dos pogonóforos e mesmo dos equiúros. As espécies de pogonóforos em que a reprodução é conhecida são dióicas, possuem clivagem espiral e desenvolvem larvas do tipo trocófora, como outros protostomados. Entretanto, a formação celômica parece ser a que caracteriza os deuterostomados, ou seja, enterocélica. Ainda são necessários mais estudos para esclarecer esse ponto intrigante do desenvolvimento dos pogonóforos.

Os equiúros também são, geralmente, dióicos, liberam seus gametas na coluna d'água e a fertilização ocorre externamente. Não há gônadas individualizadas, os gametas são formados ao longo do peritônio e são liberados pelos nefróstomas. Situação semelhante ocorre em algumas espécies de poliquetas. O desenvolvimento embrionário dos equiúros é essencialmente típico dos protostomados, culminando em uma larva do tipo trocófora.

Respiração

A troca gasosa ocorre nos anelídeos através da parede corporal, que é, em geral, bastante permeável. Entretanto, devido ao aumento da complexidade corporal, como vimos anteriormente, a troca de gases respiratórios por simples difusão pela parede do corpo não é suficiente para manter o seu funcionamento.

Em muitas espécies, especialmente de poliquetas, a troca gasosa ocorre em expansões corporais especializadas, que possuem grande vascularização de capilares sangüíneos, como é o caso dos parapódios dos poliquetas. Os parapódios funcionam com brânquias e estão presentes em grande número ao longo do corpo do animal.

Nas espécies de poliquetas que vivem em tubos (poliquetas sedentários), há o desenvolvimento de tentáculos na região anterior que possuem a função de brânquias, além de realizar a coleta de alimentos.

Nos pogonóforos e equiúros, não há nenhum órgão respiratório evidente, exceto os tentáculos dos pogonóforos que devem realizar esta função. Os oligoquetas e hirudíneos dependem da difusão de gases pela parede corporal. Por isso, as espécies terrestres estão limitadas aos ambientes úmidos e bem oxigenados, pois necessitam manter a parede corporal umedecida para facilitar a absorção de oxigênio. A presença de vasos sangüíneos próximos da parede do corpo e de pigmentos respiratórios no sangue aumentam a eficiência da troca gasosa e do transporte do oxigênio para os tecidos mais internos.

RESUMO

Nesta aula, você aprendeu as importantes características do filo Annelida, como as vantagens funcionais de um celoma verdadeiro, seja no aumento do volume corporal (possibilitando o desenvolvimento de órgãos internos), seja na atuação do esqueleto hidrostático (fornecendo o apoio para a contração muscular).

Outra característica importante dos anelídeos é a divisão do corpo em segmentos semelhantes (metameria), presente na maioria das espécies do filo. Cada segmento é dividido por septos e possui uma porção semelhante de órgãos e sistemas funcionais.

O filo Annelida está dividido em quatro classes (Polychaeta, Clitellata, Pogonophora e Echiura), a maioria das espécies incluídas nas classes Polychaeta e Clitellata (especialmente na subclasse Oligochaeta).

O aumento da complexidade corporal alcançada com a presença do celoma tornou necessário um nível de organização orgânico-sistêmico para os anelídeos. Dessa forma, as funções vitais (como a circulação, o controle nervoso e sensorial, a digestão, a excreção, a reprodução e a respiração) são realizadas por conjuntos de estruturas e órgãos (sistemas) que atuam harmoniosamente para garantir o bom funcionamento do corpo.

Os anelídeos possuem um sistema circulatório fechado, um sistema nervoso complexo (com formação de gânglios e cérebro), um tubo digestivo completo (com ânus), um sistema excretor eficiente (formado por metanefrídios), um sistema reprodutor complexo e variável (com o desenvolvimento de uma larva do tipo trocófora na maioria das espécies marinhas) e um sistema respiratório composto por regiões bem vascularizadas por capilares sanguíneos (seja a parede corporal ou mesmo expansões do corpo que atuam como brânquias).

EXERCÍCIOS

1. Que vantagens funcionais são alcançadas pela presença de um celoma verdadeiro?
2. Qual a diferença entre um pseudoceloma e um celoma verdadeiro?
3. O que é metameria?
4. Quais as classes que compõem o filo Annelida e como podem ser distinguidas?
5. Qual é a diferença existente entre o líquido celômico que entra no metanefrídio (pelo nefróstoma) e aquele que sai dele pelo nefridióporo?

AUTO-AVALIAÇÃO

Você estará pronto para a próxima aula se tiver compreendido os seguintes aspectos abordados nesta aula: (1) as vantagens e consequências da arquitetura corporal de um anelídeo; (2) características básicas da morfologia e da fisiologia dos representantes do filo Annelida. Se você compreendeu bem esses pontos e respondeu corretamente às questões dos exercícios, certamente está preparado para avançar para a Aula 15.

INFORMAÇÕES SOBRE A PRÓXIMA AULA

Na Aula 15, estudaremos a morfologia externa e a anatomia interna de uma minhoca (classe Oligochaeta). Além disso, você observará o mecanismo de locomoção da minhoca e fará as relações com as informações apresentadas na Aula 14.

Aula prática 1: dissecção de minhoca

AULA

15

objetivo

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

- Estudar a morfologia externa e interna de uma minhoca (subclasse Oligochaeta), interpretando as estruturas observáveis.

Pré-requisitos

Aulas 1 a 14, especialmente esta última.
Disciplina Introdução à Zoologia.

INTRODUÇÃO

Na aula anterior, você estudou as vantagens funcionais relacionadas à presença de um celoma e os aspectos gerais da arquitetura corporal e fisiologia dos representantes do filo Annelida. Nesta aula, você estudará uma espécie terrestre da subclasse Oligochaeta: a minhoca.

Inicialmente, você observará o aspecto externo do corpo de uma minhoca, perceberá como ela se locomove e o que ela necessita para se locomover com eficiência e, por fim, identificará alguns de seus órgãos e estruturas internas. Você necessitará das informações apresentadas na Aula 14, pois elas serão úteis para identificar as estruturas e interpretar as suas funções.

Esta é a nossa primeira aula prática, portanto, algumas observações e recomendações devem ser feitas:

- 1) Você será assistido por um tutor, que conduzirá a aula e orientará as observações e procedimentos.
- 2) Procure seguir exatamente as etapas propostas pelo tutor. Não se adiante nem se atrase.
- 3) Tome cuidado com os instrumentos cortantes e perfurantes.
- 4) Comunique, imediatamente, qualquer imprevisto que ocorra.

MORFOLOGIA EXTERNA

Material

- Lupa
- Placa de Petri
- Minhoca viva (*Pheretima* sp., “minhoca-louca”)
- Água
- Palito de madeira

Procedimento

Coloque o animal estendido sobre uma placa de Petri umedecida. Leve a placa para a lupa e utilize a menor intensidade de luz disponível para observar o animal. Fique atento para não permitir o ressecamento da minhoca. Caso isso ocorra, interrompa a observação e umedeça o corpo do animal.

1) Por que a minhoca deve ser mantida úmida?

Observe e identifique:

- As extremidades anterior e posterior da minhoca e a sua superfície dorsal (Figura 15.1).
- O prostômio (ou anel pré-oral) e o primeiro segmento verdadeiro, o peristômio, onde se localiza a boca (Figura 15.1).
- O último segmento (ou pigídio), onde se localiza o ânus (Figura 15.1).
- O clitelo (anel mais claro e mais longo), próximo à região anterior (Figura 15.1).
- Algumas estruturas internas que podem ser vistas por transparência, como o vaso dorsal, o intestino, as vesículas seminais, as glândulas prostáticas e a região dos “corações”.
- Se possível, observe em um aumento maior as cerdas na superfície ventral do corpo. Elas podem ser melhor observadas nos segmentos contraídos.

2) O que é a linha escura que se estende ao longo do corpo na superfície dorsal? Qual a sua função?

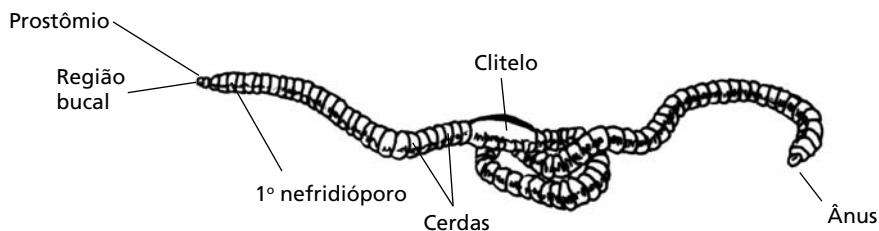


Figura 15.1: Morfologia externa de um oligoqueta típico.

LOCOMOÇÃO

Material

- Bandeja com papel-toalha umedecido
- Placa de Petri ou qualquer superfície lisa
- Minhoca viva (*Pheretima* sp., “minhoca-louca”)
- Água
- Palito de madeira

Procedimento

a) Posicione a minhoca sobre o papel úmido e permita que ela se locomova.

Observe e responda:

- A variação da forma do seu corpo quando se locomove.

3) Em que sentido as ondas peristálticas percorrem o corpo da minhoca?

- A velocidade com que a minhoca se desloca.

4) Ela desliza facilmente ou seu corpo adere, em parte, ao papel umedecido?

b) Coloque a minhoca sobre uma superfície lisa molhada (de vidro ou plástico).

Observe e responda:

- A variação da forma do seu corpo quando se desloca.

5) Em que sentido as ondas peristálticas percorrem o corpo da minhoca quando ela está sobre uma superfície lisa?

- A velocidade com que a minhoca se locomove.

6) Ela desliza facilmente ou seu corpo adere, em parte, à superfície lisa e molhada?

Compare o deslocamento da minhoca sobre a superfície áspera (papel umedecido) e lisa (vidro ou plástico molhado) e interprete as diferenças observadas.



Atenção para não confundir as palavras *direção* e *sentido*.

Direção significa rumo, ou seja, o caminho do movimento. Para cada direção podem haver dois **sentidos**. Por exemplo, a reta a seguir está na direção horizontal e há dois sentidos: o direito (de A para B) e o esquerdo (de B para A).

A ————— B

MORFOLOGIA INTERNA

Material

- Placa de dissecação
- Pinças
- Alfinetes
- Estilete
- Bisturi e tesoura
- Éter, algodão e frasco de vidro
- Minhoca viva (*Pheretima* sp., “minhoca-louca”)
- Água

Procedimento

Coloque as minhocas que serão utilizadas para a dissecação dentro de um frasco de vidro com um algodão molhado no éter e mantenha-o fechado por alguns minutos. O objetivo desse procedimento é anestesiá-las. O tempo de anestesia varia entre os animais, por isso você deve observar atentamente quando as minhocas começam a demonstrar pouca atividade. Quando estiverem bastante entorpecidas, retire-as do frasco e prenda-as individualmente na placa de dissecação, inserindo alfinetes na região anterior e posterior. A superfície ventral deverá estar voltada para o fundo da placa de dissecação e, portanto, a superfície dorsal estará voltada para você. A placa de dissecação deve conter água suficiente para cobrir o corpo do animal (Figura 15.2).

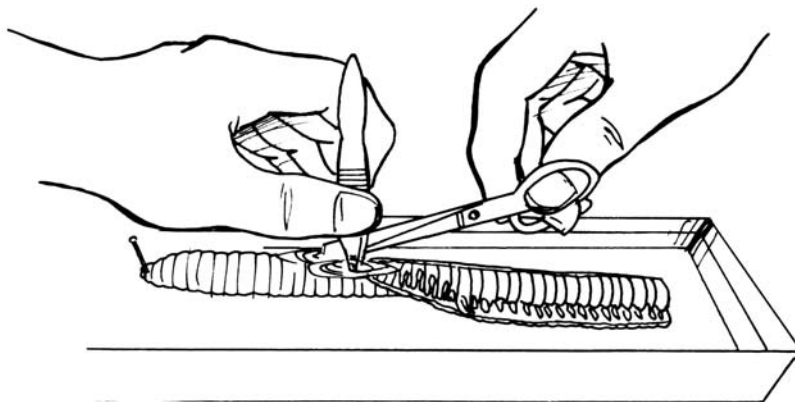


Figura 15.2: Desenho ilustrando o procedimento de corte para a observação da morfologia interna de uma minhoca.

Em seguida, sob a supervisão do tutor, comece a cortar a partir do meio do corpo para a região anterior (**Figura 15.2**). Com a pinça, vá abrindo a parede corporal e fixando-a com alfinetes na placa (**Figura 15.3**).

Tente identificar, sob a lupa e com o auxílio da **Figura 15.3**, as seguintes estruturas na minhoca aberta:

a) No sistema digestivo:

- **FARINGE**;
- **MOELA**;
- **ESÔFAGO**;
- **INTESTINO**.

b) Metâmeros:

Observe a região correspondente a um segmento (metâmero) e tente distinguir os septos que o dividem.

c) Sistema circulatório:

- vaso sangüíneo dorsal (maior em diâmetro);
- “corações laterais”;
- vaso sangüíneo ventral.

d) Sistema reprodutor:

- Masculino – as **VESÍCULAS SEMINAIS** e as **GLÂNDULAS PROSTÁTICAS**;
- Feminino – as **ESPERMATECAS** (mais claras e rígidas).

FARINGE

Realiza uma forte sucção, levando o alimento para o interior do tubo digestivo.

MOELA

Espessamento do esôfago, que tritura o alimento, realizando a digestão mecânica.

ESÔFAGO

Conduz o alimento para o intestino.

INTESTINO

Realiza a digestão química.

VESÍCULAS SEMINAIS

Armazenam os espermatozóides produzidos nos testículos.

GLÂNDULAS PROSTÁTICAS

Produzem líquidos nutritivos para os espermatozóides.

ESPERMATECAS (OU RECEPTÁCULOS SEMINAIS)

Bolsas musculosas que armazenam os espermatozóides inoculados por outra minhoca durante o cruzamento.

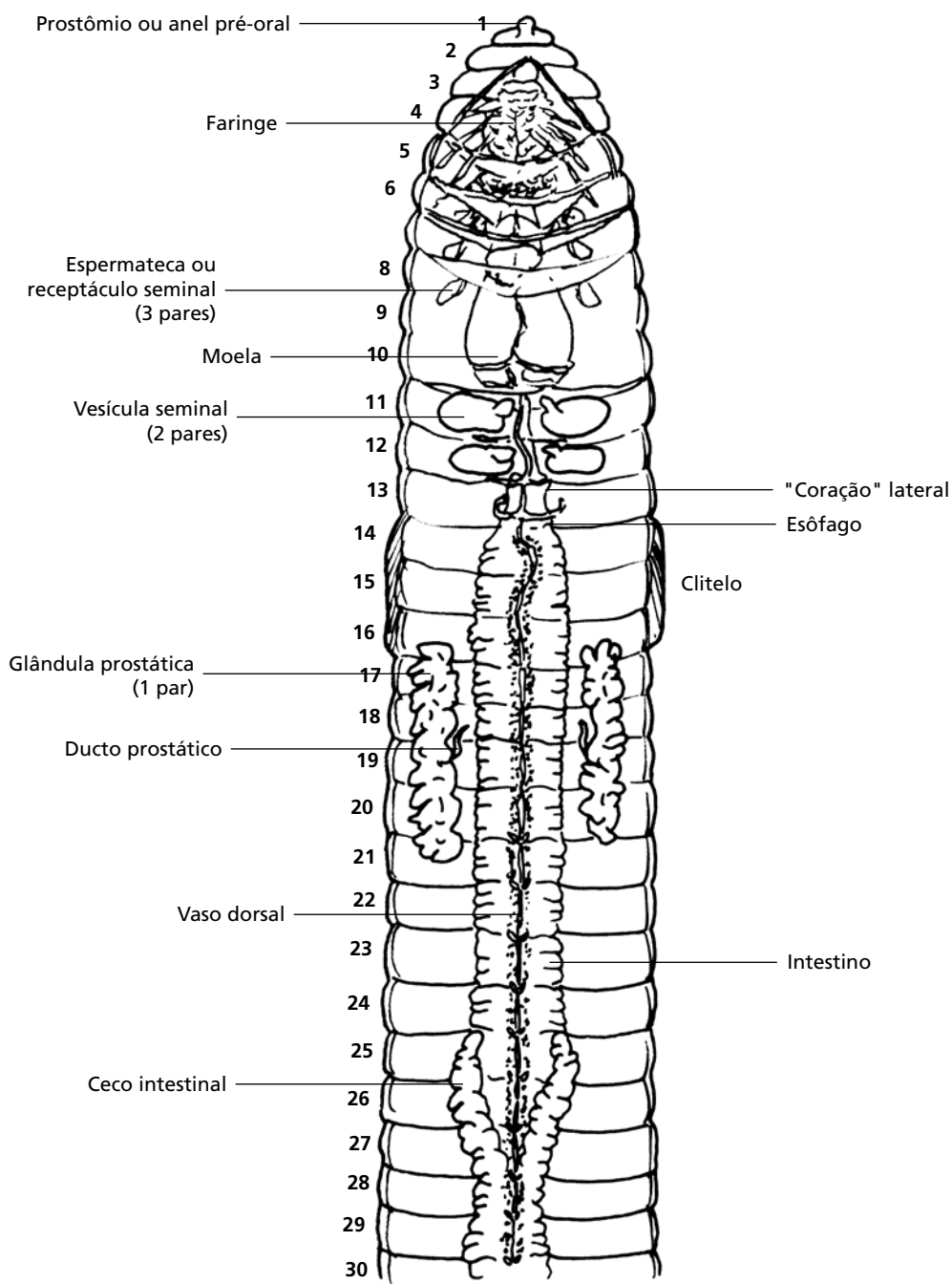


Figura 15.3: Anatomia interna de *Pheretima hawaiana*.

RESUMO

Nesta aula, você observou aspectos da morfologia externa e interna da minhoca, aprendeu sobre o seu mecanismo de locomoção e como anestesiá-la e dissecá-la.

INFORMAÇÕES SOBRE A PRÓXIMA AULA

Na Aula 16, estudaremos os aspectos gerais da classificação do filo Annelida, cada uma de suas classes (Polychaeta, Clitellata, Pogonophora e Echiura) e conheceremos as características morfológicas e fisiológicas básicas do filo Sipuncula.

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

- Enumerar os aspectos gerais da classificação do filo Annelida.
- Reconhecer as características morfológicas e fisiológicas de cada uma das classes de anelídeos: Polychaeta, Clitellata, Pogonophora e Echiura.
- Conhecer as características básicas do filo Sipuncula.

Pré-requisitos

Aulas 1 a 15, especialmente a 14.
Disciplina Introdução à Zoologia.
Noções básicas sobre Citologia e Histologia.

O FILO ANNELIDA

INTRODUÇÃO

Nas duas últimas aulas, você estudou as características gerais da arquitetura corporal do filo Annelida. Nesta aula, você aprenderá os aspectos específicos da morfologia, biologia e fisiologia das quatro classes que formam esse filo (Polychaeta, Clitellata, Pogonophora e Echiura).

Como você já sabe, o filo Annelida inclui animais vermiformes, a maioria com segmentação metamérica, simetria bilateral, desenvolvimento tipicamente protostomado, cabeça com órgãos especializados, sistema circulatório fechado, sistema nervoso com gânglio cerebral e cordão duplo ventral, sistema excretor com metanefridios, sexos unidos ou separados, e desenvolvimento direto ou indireto com larva trocófora.

CLASSIFICAÇÃO DO FILO ANNELIDA

O filo Annelida tem sido tradicionalmente subdividido em três classes (Polychaeta, Oligochaeta e Hirudinea), principalmente com base na presença ou ausência de parapódios, de cerdas e de clitelo, como vimos na Aula 14. Entretanto, os Pogonophora e os Echiura, antes tratados como filos isolados, são hoje incluídos nos Annelida. Além disso, os Oligochaeta e os Hirudinea estão atualmente reunidos na mesma classe, os Clitellata (veja o sumário ao lado). As classes de Annelida e suas características são mencionadas a seguir.



Sumário Taxonômico

Filo Annelida
 Classe Polychaeta
 Classe Clitellata
 Subclasse Oligochaeta
 Subclasse Hirudinea
 Classe Pogonophora
 Classe Echiura

IRIDESCENTE

Aquele que apresenta ou reflete as cores do arco-íris.

CONVERGÊNCIA

É um caso de homoplasia, em que se observam condições semelhantes em indivíduos distintos, porém essas condições foram resultantes de alterações independentes sofridas por condições originais diferentes (veja Módulo I de Introdução à Zoologia).

Classe Polychaeta

Polychaeta (do grego, *poly* = muitos, diversos + *chaeta* = cerda, pêlo) constitui a maior classe de anelídeos, cuja grande maioria é marinha. Em geral, variam de 5 a 10cm, porém existem formas com 1mm e outras de até 3m. O corpo pode apresentar forma e coloração extremamente variadas, incluindo espécies brilhantes e **IRIDESCENTES**. Vivem sob pedras, sob outros animais sedentários, em corais, em conchas abandonadas, em galerias escavadas na areia ou em tubos secretados pelo próprio animal (tubícolas).

Uma antiga classificação reconhecia duas subclasses: os **Errantia**, reunindo as formas móveis, e os **Sedentaria**, reunindo as formas imóveis. Essa classificação foi abandonada por não refletir a evolução do grupo, já que as similaridades compartilhadas pelos membros de cada subclasse são superficiais, apenas resultantes de **CONVERGÊNCIA**.

Entretanto, essa divisão tem sido mantida por conveniência para o estudo das relações entre forma de vida e tipo de alimentação. Os poliquetas errantes incluem principalmente as formas **pelágicas** (veja definição em Introdução à Zoologia), mas também as escavadoras, que vivem temporariamente em galerias, de onde saem para se alimentar e respirar. São geralmente predadores, usando uma probóscide eversível armada com mandíbulas para capturar as presas. A forma do corpo é caracterizada por uma seqüência de segmentos relativamente homogênea. Os poliquetas sedentários são principalmente tubícolas e escavadores, e vivem permanentemente em seus tubos ou galerias. Eles se alimentam de partículas e detritos que se depositam no seu abrigo ou filtram matéria em suspensão. Em geral, mostram certa heterogeneidade na construção do corpo, com regiões diferenciadas, especializadas para funções particulares.

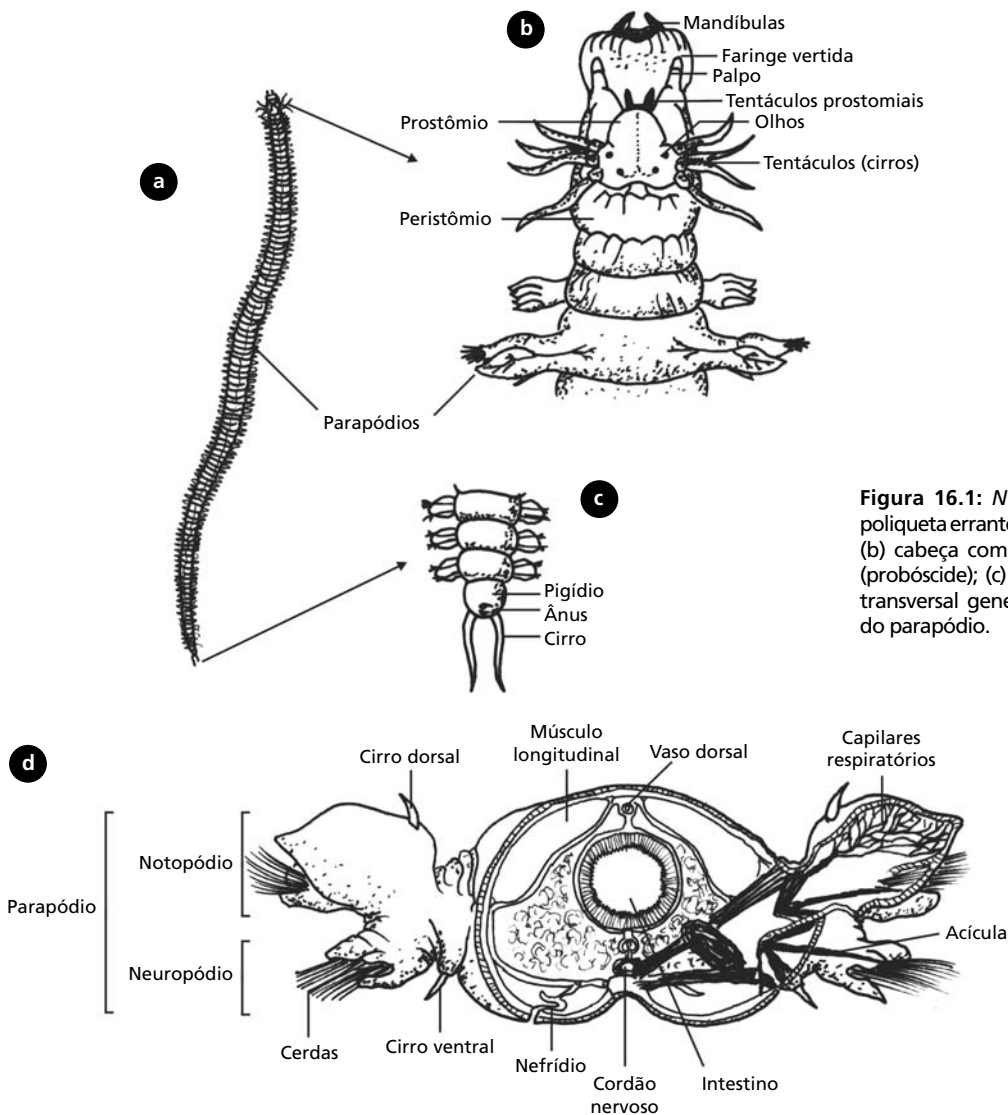


Figura 16.1: *Nereis virens*, um poliqueta errante típico. (a) Adulto; (b) cabeça com faringe evertida (probóscide); (c) pigídio; (d) seção transversal generalizada ao nível do parapódio.

Morfologia dos Polychaeta

Como você aprendeu sobre morfologia geral dos anelídeos na Aula 14, os poliquetas possuem uma cabeça complexa, com um **prostômio**, retráctil ou não, portador de olhos, tentáculos e palpos sensoriais e um **peristômio** que circunda a boca e pode apresentar cerdas, palpos e, nas formas predadoras, uma faringe eversível (probóscide) com garras e dentes (**Figura 16.1**) ou uma coroa de tentáculos nas formas filtradoras (**Figura 16.2**). A maioria dos segmentos que formam o tronco possui um par de **parapódios** laterais, usados para nadar, rastejar ou se prender aos tubos. Cada parapódio possui dois lobos, o **notopódio** dorsal e o **neuropódio** ventral, cada um contendo um cirro, feixes de cerdas e espinhos quitinosos internos (**acículas**) para sustentação, como você pode ver na **Figura 16.1**.

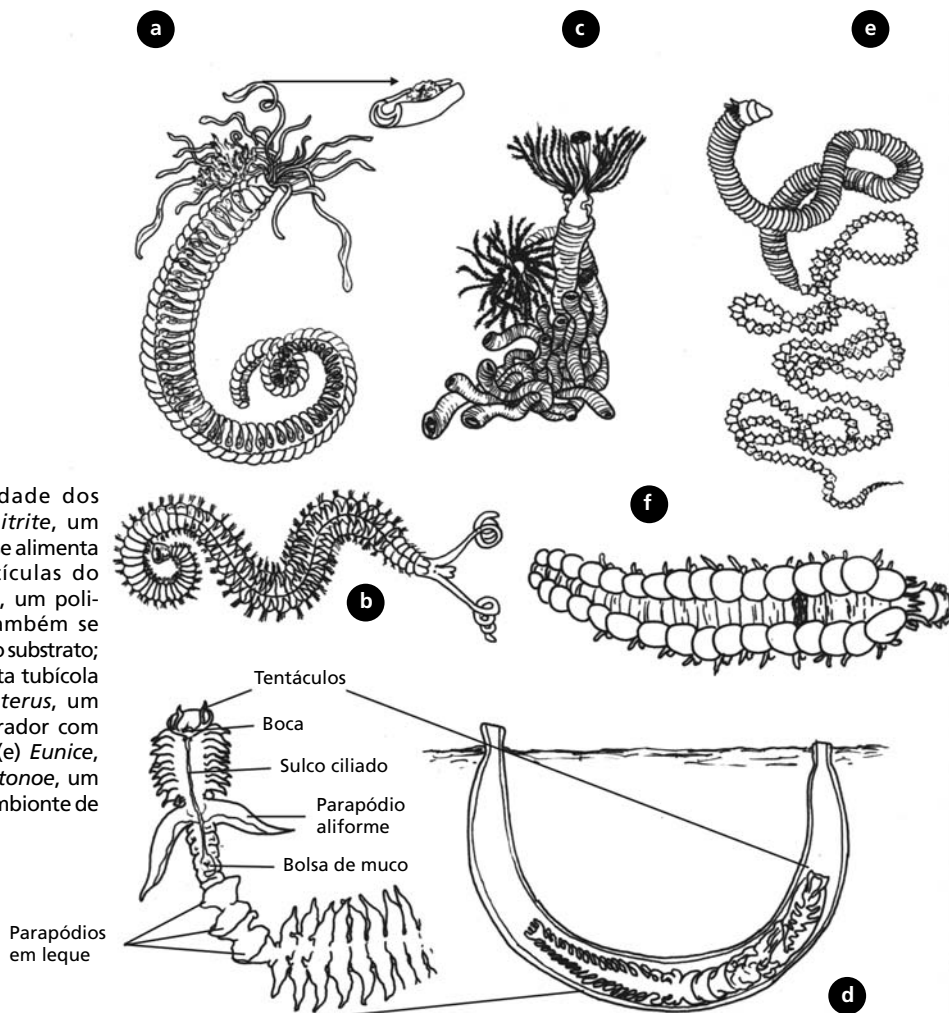


Figura 16.2: Diversidade dos Polychaeta. (a) *Amphitrite*, um poliqueta tubícola que se alimenta diretamente de partículas do substrato; (b) *Polidora*, um poliqueta errante que também se alimenta de depósitos do substrato; (c) *Sabella*, um poliqueta tubícola filtrador; (d) *Chaetopterus*, um poliqueta tubícola filtrador com corpo heteromórfico; (e) *Eunice*, o verme palolo; (f) *Arctonoe*, um poliqueta polinoídeo simbiote de estrelas-do-mar.

O trato digestivo é dividido em intestino anterior, médio e posterior, como você já viu na Aula 14. O intestino posterior se abre para o exterior através de um ânus localizado no segmento terminal do tronco ou **pigídio**. Embora alguns poliquetas possuam brânquias especializadas, as trocas gasosas ocorrem principalmente através da superfície do corpo, especialmente nos parapódios. Em muitos poliquetas, como por exemplo em *Nereis*, o **sistema circulatório** segue o plano básico dos anelídeos, como visto na Aula 14 e resumido ao lado. Entretanto, a organização desse sistema pode variar muito entre outros membros do grupo. Comparando-se com *Nereis*, muitos poliquetas podem apresentar vasos adicionais e outros podem mostrar uma redução expressiva do sistema circulatório e sua ligação com o celoma, cujo fluido conseqüentemente passa a assumir a função de circulação.

Muitos poliquetas possuem pigmento respiratório no sangue, no fluido celômico ou em ambos, em geral **hemoglobina ou hemeritrina**. A maioria dos poliquetas possui um par de **metanefrídios** por segmento, porém **protonefrídios** ou ambos (proto e metanefrídios) podem estar presentes. O sistema nervoso dos poliquetas segue o plano básico dos anelídeos (veja Aula 14); entretanto, os órgãos dos sentidos são mais desenvolvidos nessa classe do que em qualquer outra. Os olhos podem variar de simples manchas oculares a olhos bem desenvolvidos possuidores de células fotorreceptoras.

Outra estrutura sensorial dos poliquetas é o **órgão nual**, na forma de fendas ou orifícios ciliados que parecem ter função quimiorreceptora, importante na busca de alimento. **Estatocistos** podem estar presentes em alguns poliquetas tubícolas e escavadores como órgãos de orientação do corpo e equilíbrio.

Reprodução dos Polychaeta

Com relação à reprodução, os poliquetas se distinguem dos demais anelídeos por apresentarem **sexos separados e não possuírem órgãos sexuais permanentes**. As **gônadas** aparecem temporariamente como dilatações do peritônio e liberam seus gametas no interior do celoma. Estes são liberados para o exterior através de gonodutos, através dos metanefrídios ou ainda por ruptura da parede do corpo. A fecundação ocorre no mar e o zigoto se desenvolve em uma **larva trocófora ciliada** (**Figura 16.3**), que mais tarde se transforma em um verme jovem.



Como vimos na Aula 14, o **sistema circulatório** é composto de um **vaso longitudinal dorsal** que conduz o sangue para a parte anterior do corpo e de um **vaso longitudinal ventral** que o conduz para a parte posterior. A troca de sangue entre esses dois vasos ocorre através das redes vasculares anterior e posterior, de redes capilares nos parapódios e de vasos segmentares nos septos e ao redor do intestino.

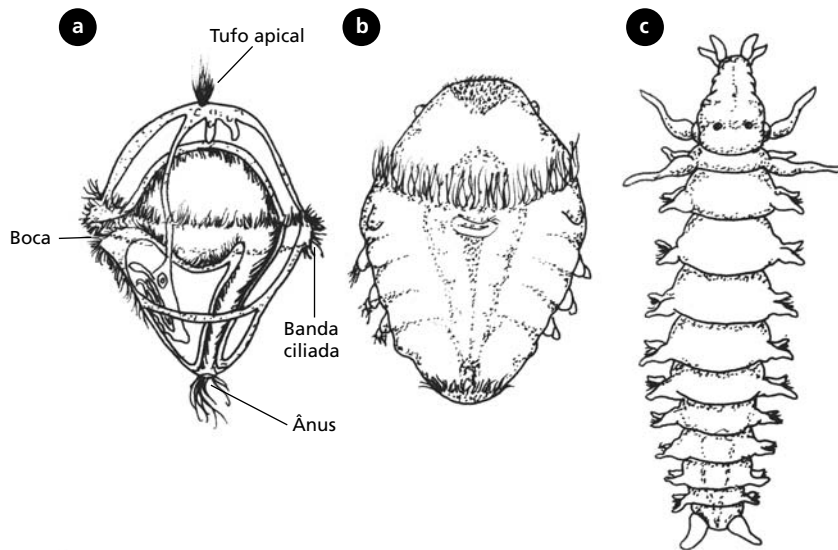


Figura 16.3: Desenvolvimento de Polychaeta. (a) Larva trocófora inicial; (b) larva trocófora em estágio mais adiantado; (c) jovem poliqueta.

Casos interessantes de alternância de gerações ocorrem no ciclo de vida de alguns poliquetas, como o do verme palolo (*Eunice viridis*), que vive em recifes de coral nas ilhas do Pacífico oriental (Figura 16.2.e). Os indivíduos passam a maior parte do ano na forma não sexualmente madura, denominada **átoca**. Durante a estação reprodutiva, os segmentos posteriores se tornam repletos de espermatozóides ou óvulos e são denominados **epítocos**. Esses segmentos se soltam do corpo como unidades reprodutivas, sobem e enxameiam a superfície do mar. A liberação dos milhões de gametas torna a água do mar leitosa. Essa estratégia reprodutiva de ocorrer maturação de todas as epítocas ao mesmo tempo garante para a espécie que um número máximo de óvulos será fecundado, porém essa concentração de indivíduos atrai um grande número de predadores, inclusive o homem, pois os nativos dessas ilhas recolhem os vermes enxameantes que consideram um petisco. Os átocos que sobrevivem retornam às galerias, regeneram novas porções posteriores do corpo, as quais produzirão novos epítocos no próximo ciclo.

Outros poliquetas interessantes

Alguns poliquetas tubícolas, como os sabelídeos (**Figura 16.2.c**), têm uma coroa de tentáculos ciliados ou **radiolos**, derivados dos palpos prostomiais, que se estendem para fora do tubo para coleta de alimento. As partículas são atraídas para o centro por ação dos cílios e, presas pelo muco, são levadas através dos sulcos de alimentação até a boca. As partículas de alimento são selecionadas por tamanho, e grãos de areia são estocados em um saco, servindo mais tarde para aumentar o tubo. Os *Spirobranchus* possuem uma dupla coroa de radiolos e vivem em um tubo calcáreo.

Chaetopterus (**Figura 16.2.d**) é um verme que vive permanentemente em um tubo em forma de "U", com as duas aberturas mantidas fora do lodo ou da areia. Três pares de parapódios são modificados na forma de um leque e mantêm a circulação de água dentro do tubo através de movimentos rítmicos. Um outro par de parapódios, alargado e **ALIFORME**, secreta uma bolsa de muco alongada onde as partículas se juntam ao muco e formam uma espécie de bola de alimento. Quando a bola atinge um certo tamanho, os leques param de bater e a bola é conduzida até a boca pela ação de cílios.

Membros da família Polynoidae apresentam corpo oval e achatado, com parapódios modificados na forma de grandes escamas. São carnívoros e muitos são **COMENSAIS** em galerias de outros poliquetas ou de cnidários, moluscos e equinodermos (**Figura 16.2.f**).

Várias famílias de poliquetas **ABERRANTES** estão reunidas na ordem Myzostomida. Apresentam corpo oval, achatado e drasticamente modificado devido ao hábito simbiote; possuem dentes e ventosas para fixação e podem ser endo ou ectossimbiotes de equinodermos. Alguns têm sido considerados parasitos verdadeiros porque aparentemente se alimentam de fluidos do hospedeiro.

ALIFORME

Com forma de asa.

COMENSALISMO

Relação entre dois tipos de organismos, na qual um deles, o **comensal**, recebe benefício (geralmente relacionado à alimentação), sem que o outro seja prejudicado.

ABERRANTE

Aquele que se desvia das características ou do padrão normal.

Classe Clitellata

Clitellata (do latim, *clitellae* = sela + *ata* = aquele que possui) é a classe que reúne os anelídeos que não possuem parapódios, que apresentam redução ou mesmo ausência das cerdas, que são monóicos, com um sistema reprodutor mais complexo, que apresentam desenvolvimento direto com formação de um jovem semelhante ao adulto e, principalmente, aqueles que são portadores de uma área glandular especializada, chamada clitelo, relacionada com a cópula e a formação do casulo (como você já havia estudado na Aula 14). Duas subclasses são incluídas aqui: Oligochaeta e Hirudinea.

Subclasse Oligochaeta

Oligochaeta (do grego, *oligos* = pouco, em pequeno número + *chaeta* = cerda, pêlo) compreende os vermes vulgarmente conhecidos como minhocas, que habitam, principalmente, o solo e a água doce, mas alguns poucos são marinhos, de água salobra e parasitas. São conhecidas mais de 3.500 espécies, com comprimento entre 1mm e 3m. Apresentam hábitos muito variados, pois alguns são escavadores de solo, outros vivem nas camadas de detrito do fundo de mares e rios, outros são tubícolas, ectoparasitas etc. Podem se alimentar diretamente do substrato, podem se alimentar de detritos ou podem ser predadores.

Os oligoquetas apresentam um corpo relativamente homogêneo em toda a extensão, porém áreas especializadas podem estar presentes, com brânquias, com cerdas diferenciadas, com o **clitelo** (segmentos modificados em região secretora) etc.; não possuem parapódios, mas portam cerdas que, embora menos numerosas que nos poliquetas, possuem formas bastante variadas, longas, curtas, retas, curvas, simples ou em tufo etc. (**Figura 16.4**). Geralmente, possuem apêndices cefálicos menores e menos elaborados; a cabeça é formada por um **prostômio** e um **peristômio**, mas também pode incorporar outros segmentos anteriores do tronco; o prostômio pode ser simples ou alongado como um tentáculo ou probóscide. Além disso, são hermafroditas e a maioria possui um sistema reprodutivo complexo.

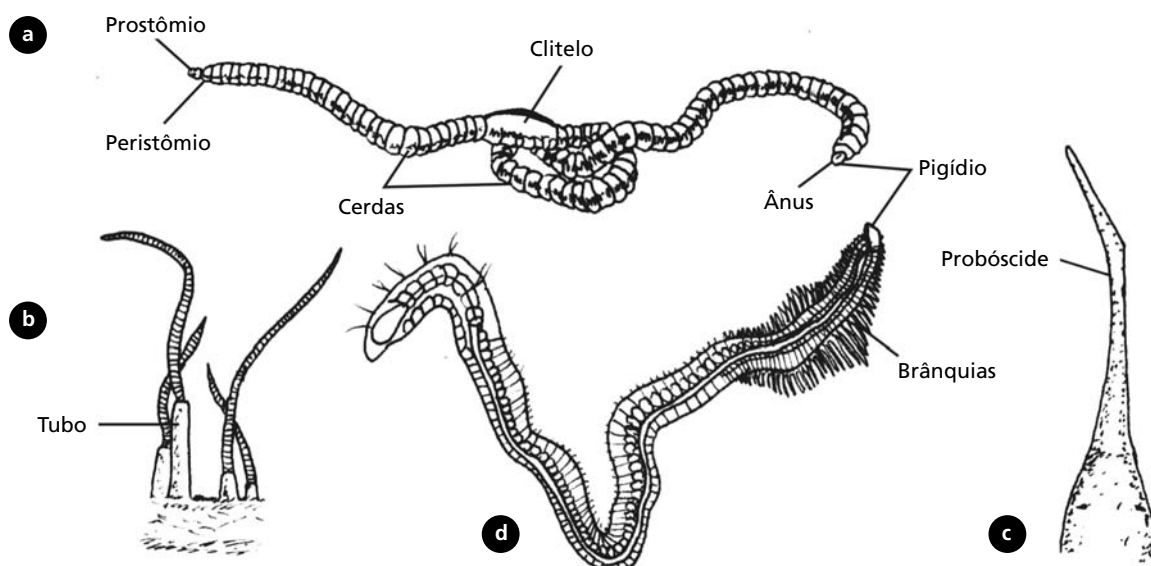


Figura 16.4: Diversidade dos Oligochaeta. (a) *Lumbricus*, a minhoca comum; (b) *Tubifex*, um oligoqueta tubícola de água doce; (c) *Stylaria*, um oligoqueta com probóscide prostomial; (d) *Branchiura*, um oligoqueta aquático com brânquias.

Morfologia e fisiologia dos Oligochaeta

Os oligoquetas seguem basicamente o plano geral de organização do corpo dos Annelida, como você viu na Aula 14. Para descrição de sua morfologia geral, usaremos a minhoca terrestre, *Lumbricus*, como modelo, por ser o representante mais familiar dessa classe.

As minhocas são escavadoras de solo rico e úmido, e em tempo chuvoso se mantêm próximas à superfície, mas em tempos de seca se enterram profundamente e podem se tornar **DORMENTES**. A parte anterior do corpo apresenta um **prostômio** simples e pouco diferenciado, no qual a boca se abre ventralmente, e, na parte posterior, há um **pigídio** igualmente simples, onde se localiza o ânus (**Figura 16.4.a**). Na maioria dos oligoquetas, cada segmento tem quatro pares de cerdas quitinosas, mas alguns podem apresentar mais de 100. As cerdas se projetam para fora da cutícula através de poros e internamente sua base está inserida em uma espécie de saco formado por uma célula (**Figura 16.5**) e ligado a finos músculos que lhe conferem mobilidade. As cerdas são extremamente importantes para a locomoção e a escavação. Os oligoquetas se deslocam por movimentos peristálticos, como já estudamos nas Aulas 14 e 15.

DORMÊNCIA

Estado de absoluto repouso e quietação, com expressiva diminuição das atividades metabólicas.

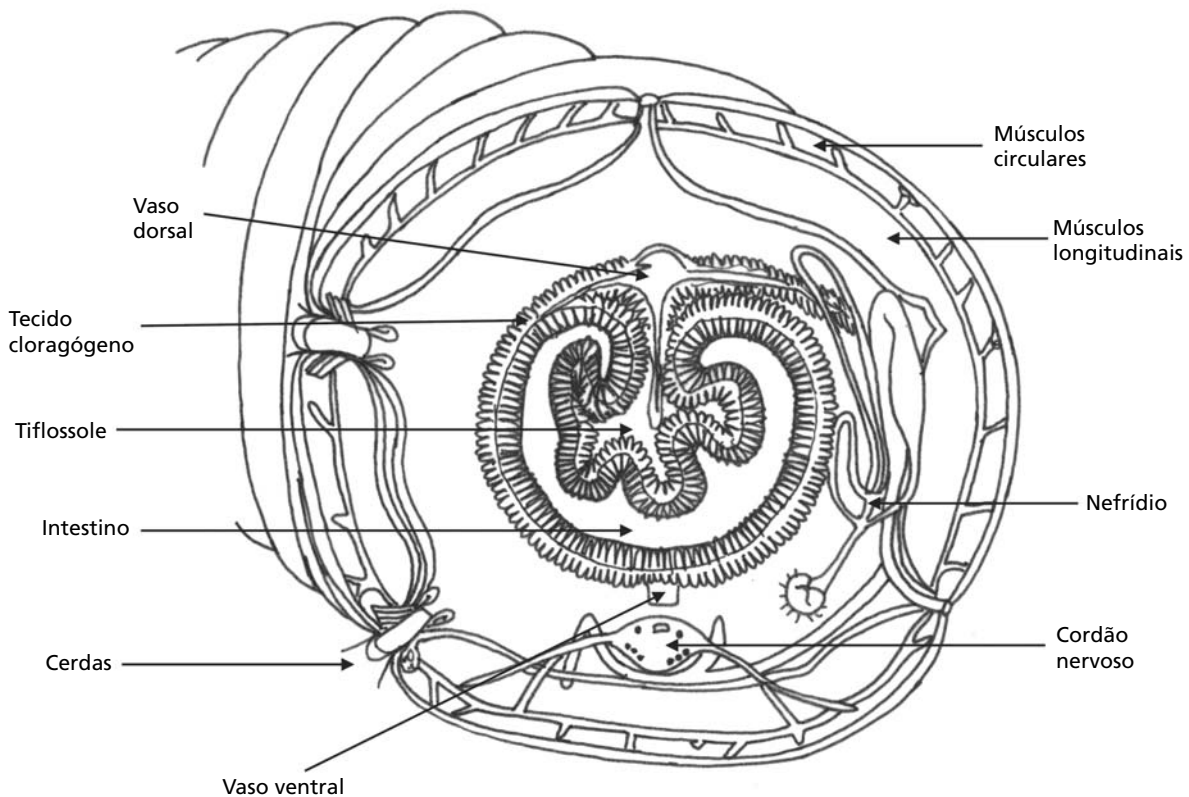


Figura 16.5: Corte transversal do corpo de um Oligochaeta, mostrando a parede do corpo e a organização geral.



As minhocas e a fertilização do solo

As minhocas foram chamadas por Aristóteles de “intestino do solo”, uma vez que podem ingerir o seu próprio peso em solo a cada dia, devolvendo o cálcio ao solo através da atividade das glândulas calcíferas, mas também adicionando substâncias nitrogenadas resultantes de seu metabolismo. Entretanto, o seu principal benefício ao solo está relacionado com a capacidade de revolver o subsolo, promovendo sua aeração e arrastando substâncias orgânicas para perto das raízes.

A maioria das minhocas é escavadora e se alimenta de matéria orgânica em decomposição, como restos vegetais e animais misturados ao solo. Primeiramente, um muco é secretado por glândulas da faringe, liberado pela boca e misturado ao alimento para umedecê-lo. Posteriormente, esse alimento é sugado pela faringe muscular. O tubo digestivo é reto, com vários graus de especialização por região (**Figura 16.6**). O **esôfago** pode se apresentar alargado na porção posterior formando um **papo** para estocar alimento e uma **moela** muscular para triturar mecanicamente o alimento.

Ao longo do esôfago estão localizadas evaginações com tecido glandular, denominadas **glândulas calcíferas**. O cálcio do solo, ingerido junto com o alimento, é removido pelas glândulas calcíferas, e o excesso é transformado em calcita e devolvido desta forma ao intestino. Como a calcita não é digerida pelo intestino, voltará ao solo juntamente com as fezes. A digestão e a absorção ocorrem no intestino, que possui, interna e dorsalmente, uma dobra longitudinal, chamada **tiflossole** (**Figura 16.5**),

que aumenta sua área. O sistema digestivo secreta várias enzimas e a digestão é, principalmente, extracelular. Associadas ao intestino médio, existem massas de células pigmentadas, chamadas **CÉLULAS CLORAGÓGENAS**. O tecido cloragógeno fica dentro do celoma, mas em contato com intestino, vaso dorsal e tiflosole. As células do tecido cloragógeno, quando cheias de lipídios, se desprendem no celoma, podendo passar de um segmento a outro, levando material para várias partes do corpo, especialmente em áreas de fermento ou regeneração.

CÉLULAS CLORAGÓGENAS

São células derivadas do peritônio, com coloração amarelada ou esverdeada, que formam o **tecido cloragógeno** e servem como local de síntese de glicogênio e de gordura, similar a um “fígado”.

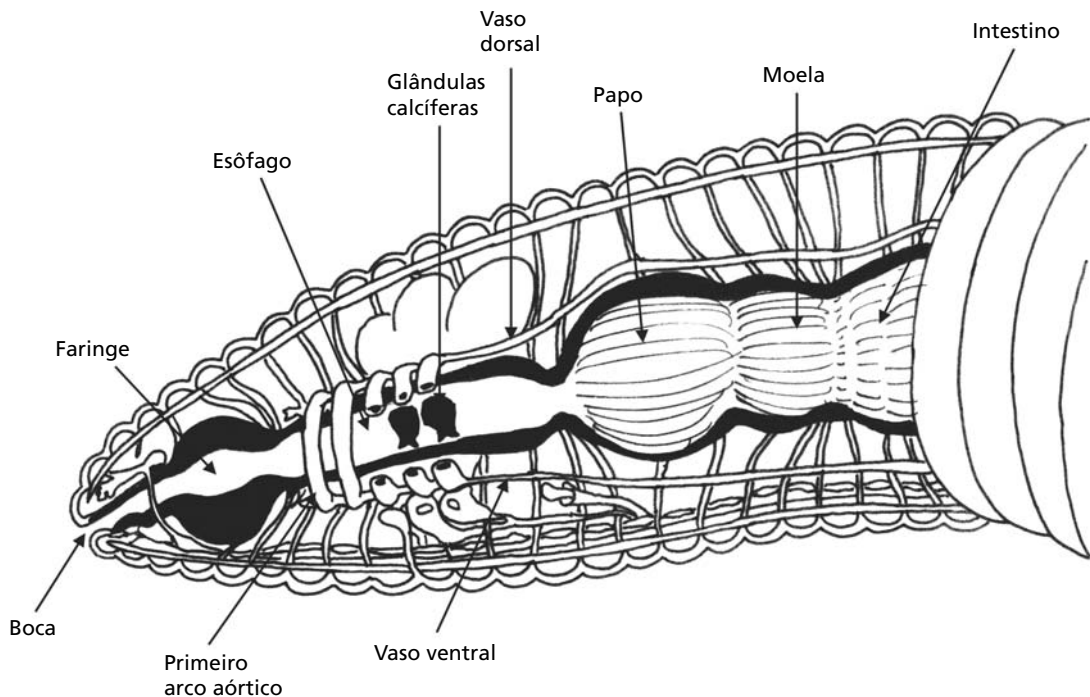


Figura 16.6: Sistemas digestivo e circulatório dos Oligochaeta.

Alimento, resíduos e gases respiratórios são conduzidos tanto pelo sangue como pelo fluido celômico. O sistema circulatório é fechado, composto de vasos e redes capilares. O **vaso dorsal** único segue o canal alimentar da faringe até o ânus, possuindo valvas para bombeamento e funcionando como um coração. Recebe o sangue que vem dos vasos da parede do corpo e do trato digestivo, bombeando-o para cinco pares de **arcos aórticos**, que mantêm a pressão do sangue dentro do vaso ventral. O vaso ventral, por sua vez, serve como uma aorta, levando o sangue que veio dos arcos aórticos para a parede do corpo, nefrídios e trato digestivo.

CÉLULAS AMEBÓIDES FAGOCITÁRIAS

São células que, como os glóbulos brancos do sangue, se deslocam emitindo pseudópodes, tal qual amebas, englobando e digerindo diversos materiais por fagocitose.

O sangue dos oligoquetas possui **CÉLULAS AMEBÓIDES FAGOCITÁRIAS** e **hemoglobina** como pigmento respiratório dissolvido. Não há órgão respiratório especializado e as trocas gasosas se dão por difusão pela superfície do corpo, por isso é essencial mantê-lo úmido, quer seja por muco, quer seja pelo ambiente. A excreção se dá por pares de **metanefrídios** presentes em cada segmento do corpo, exceto nos três primeiros e no último, como no plano básico dos anelídeos, visto na Aula 14. Os oligoquetas aquáticos, por sua vez, excretam amônia, e a maioria dos terrestres, uréia; entretanto, a minhoca comum, *Lumbricus terrestris*, produz ambos, e o nível de uréia dependerá das condições ambientais. Esses resíduos nitrogenados são produzidos nas células cloragógenas, que se desprendem e ficam livres no celoma, podendo entrar diretamente no nefrídio, ou são fagocitadas pelas células amebóides e seus resíduos eliminados pelo sangue. Alguma excreção de resíduos nitrogenados através da superfície do corpo também ocorre. Os nefrídios são também os principais órgãos osmorreguladores, responsáveis pelo balanceamento de água e sais no corpo. Nos oligoquetas aquáticos, o excesso de água é eliminado e os sais são retidos por absorção seletiva e ativa no nefridioduto. Nos terrestres, o problema é mais sério, principalmente relacionado com a desidratação. A regulação nos terrestres parece depender da quantidade de água do ambiente e alguns podem tolerar a perda de mais de 20% da água de seu corpo. Outros mecanismos ajudam nessa regulação, como a produção de uréia, que permite a eliminação de uma urina mais hipertônica e a absorção de sais e de água do alimento através da parede do intestino.

AXÔNIOS GIGANTES

Como você viu na Aula 14, os axônios gigantes são fibras de grande diâmetro que aumentam a capacidade de condução de impulsos e possibilitam a contração simultânea de vários músculos, permitindo movimentos muito rápidos e importantes para a sobrevivência desses animais.

O sistema nervoso da minhoca consiste em um sistema central e em nervos periféricos, do padrão típico dos anelídeos, com um gânglio cerebral dorsal ao tubo digestivo, que se liga, através de conectivos que circundam a faringe, ao primeiro par de gânglios do cordão nervoso ventral duplo. O cordão ventral apresenta um par de gânglios fusionados em cada segmento e de cada um desses partem nervos para as diversas partes do corpo, contendo fibras motoras e sensoriais. Estão presentes no cordão nervoso ventral, de uma a muitas **fibras gigantes** ou **AXÔNIOS GIGANTES**. **Órgãos sensoriais epiteliais** estão presentes na epiderme e consistem, na realidade, em uma variedade de receptores com funções diversas, fotorreceptores, quimiorreceptores etc. Muitas terminações nervosas ligadas a células receptoras estão presentes no tegumento e, provavelmente, têm função tátil.

Reprodução dos Oligochaeta

São **monóicos** ou **hermafroditas**, com órgãos reprodutores masculino e feminino permanentes no mesmo animal. Em *Lumbricus*, esses órgãos estão localizados nos segmentos 9 a 15 (**Figura 16.7**). O sistema masculino consiste em dois pares de pequenos **testículos** que liberam o esperma para os espaços celômicos, passando para bolsas derivadas do peritônio dos septos, chamadas **vesículas seminais**. Quando maduro, o esperma deixa a vesícula, passa por **funis seminais ciliados** até o **espermoduto** e sai por **gonóporos** pares no segmento 15 no momento da cópula. O sistema feminino consiste em um simples par de **ovários** que descarregam os ovos não fecundados (óvulos) no espaço celômico adjacente e esses são armazenados em bolsas denominadas **ovisacos**, de onde **funis ciliados** dos **ovidutos** os levam até o par de **gonóporos** femininos no segmento 14. Há também dois pares de **receptáculos seminais** ou **espermatecas**, nos segmentos 9 e 10, onde é recebido e armazenado o esperma do parceiro durante a cópula. A região glandular, denominada **clitelo**, em segmentos posteriores aos gonóporos, secreta muco para manter os dois parceiros unidos durante a cópula, quando se mantêm juntos pela região ventral, mas em direções opostas. Os parceiros se posicionam de forma que os gonóporos masculinos de um fiquem alinhados com as aberturas das espermatecas do outro (**Figura 16.7.b**), onde o esperma é descarregado e armazenado.

Após a cópula, eles se soltam e cada um secreta um tubo mucoso e protéico ao redor do clitelo e dentro dele o **casulo** se forma a partir de uma outra secreção (**Figura 16.7.c**). O casulo recebe no seu interior a albumina secretada pelo clitelo para nutrir os embriões e os óvulos vindos do gonóporo feminino (segmento 14). O tubo deslizará para a frente do corpo do verme e o casulo receberá o esperma estocado nas espermatecas (segmentos 9 e 10). Logo, a fecundação dos ovos é externa e ocorre dentro do casulo. Quando este acaba de deslizar sobre o corpo do verme, suas extremidades se fecham. O desenvolvimento é direto e o jovem que eclode do ovo é similar ao adulto.

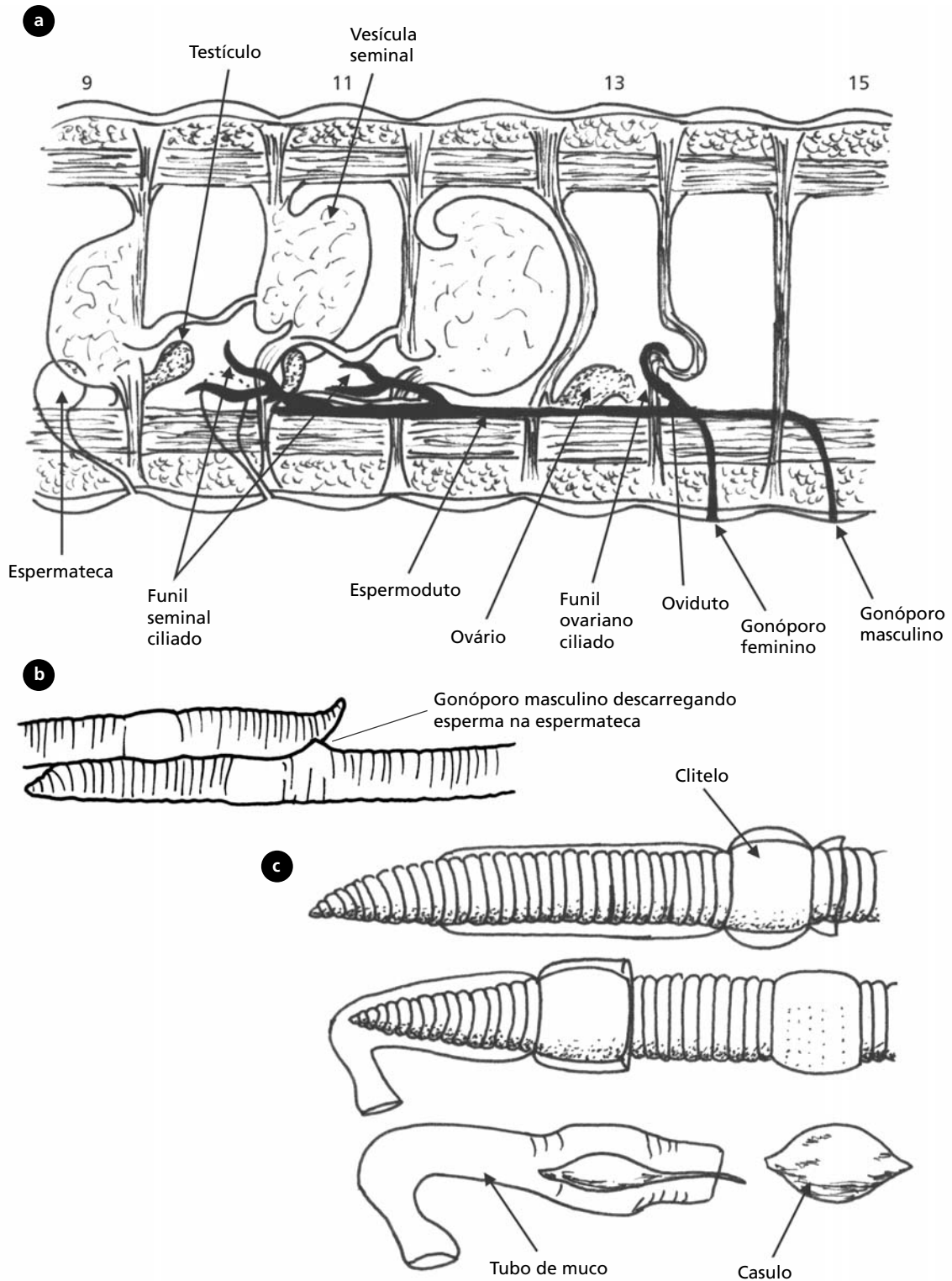


Figura 16.7: Sistema reprodutor dos Oligochaeta (a), cópula (b) e produção do casulo (c).

Outros Oligochaeta interessantes

Os oligoquetas aquáticos são menores e possuem cerdas mais desenvolvidas que os terrestres. Eles são geralmente bênticos, têm maior mobilidade e possuem estruturas sensoriais mais desenvolvidas. São um importante recurso alimentar para peixes. O *Aeolosoma* apresenta tufo de cílios e contém pigmentos vermelhos ou verdes no tegumento. *Stylaria* possui um longo prostômio estendido e manchas oculares pretas (Figura 16.4.c). *Tubifex* é avermelhado e vive com a cabeça dentro do tubo e o resto do corpo fora dele (Figura 16.4.b). Já o *Dero* possui brânquias anais ciliadas, enquanto o *Branchiura* possuiu brânquias digitiformes posteriores (Figura 16.4.d). Alguns oligoquetas, como o *Aeolosoma*, podem produzir novos indivíduos assexuadamente por fissão transversal.

Subclasse Hirudinea

Hirudinea (do latim, *hirudo* = sanguessuga) são anelídeos predominantemente de água doce, porém alguns estão adaptados ao solo úmido e quente e poucos são marinhos. São mais abundantes nas regiões tropicais e a maioria deles possui de 2 a 6cm de comprimento (Figura 16.8). A sanguessuga medicinal (*Hirudo medicinalis*) pode atingir 20cm e *Haementeria*, a gigante da Amazônia, pode chegar a 30cm. O corpo é geralmente achatado dorsoventralmente e podem apresentar variado padrão de cores: preto, marrom, vermelho ou verde. Os hirudíneos apresentam **ventosas para sucção ou fixação** (Figura 16.9) e, embora os sugadores de sangue e de outros fluidos sejam mais conhecidos, muitos deles são predadores que vivem livremente no ambiente e alguns são escavadores.

Algumas espécies estão equipadas com faringe ou **probóscide eversível**, que pode ser usada para sugar sangue em tecidos macios, como brânquias de peixes, ou são carnívoras, usando sua probóscide para ingerir pequenos invertebrados. Outras, como as verdadeiras sanguessugas, mais especializadas, possuem **mandíbulas córneas** capazes de cortar os tecidos (Figura 16.10). Algumas espécies são parasitas temporários e outras são parasitas permanentes. Diferentemente dos poliquetas e dos oligoquetas, não apresentam cerdas. Como os oligoquetas, são hermafroditas e possuem clitelo; por isso, atualmente, alguns autores preferem considerar ambos como subclasses da classe Clitellata, como discutiremos mais tarde.



Outros Clitellata relacionados aos Hirudinea

A família **Acanthobdellidae** (com uma única espécie) apresenta tanto características de Hirudinea como de Oligochaeta. Possui 30 segmentos no corpo, com pares de cerdas nos segmentos anteriores e apenas com a ventosa posterior. Foi considerada algumas vezes separada dos Hirudinea, mas hoje compõe uma de suas ordens, a Acanthobdellida.

A família **Branchiobdellidae** reúne um grupo de pequenos anelídeos parasitas ou comensais de lagostins de água doce, que também possuem similaridades com Oligochaeta e Hirudinea. O corpo tem 15 segmentos, com ventosa anterior e posterior, e cerdas ausentes. Já foi incluída em Oligochaeta ou em uma subclasse separada, mas atualmente considerada uma ordem dos Hirudinea, os Branchiobdellida.

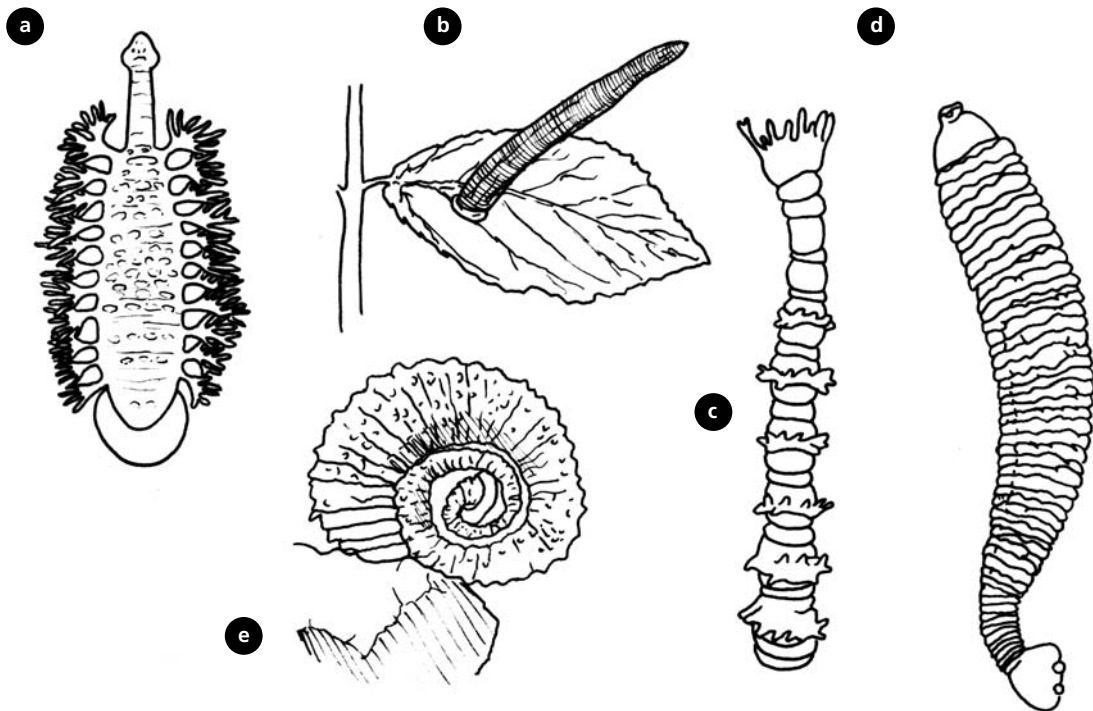
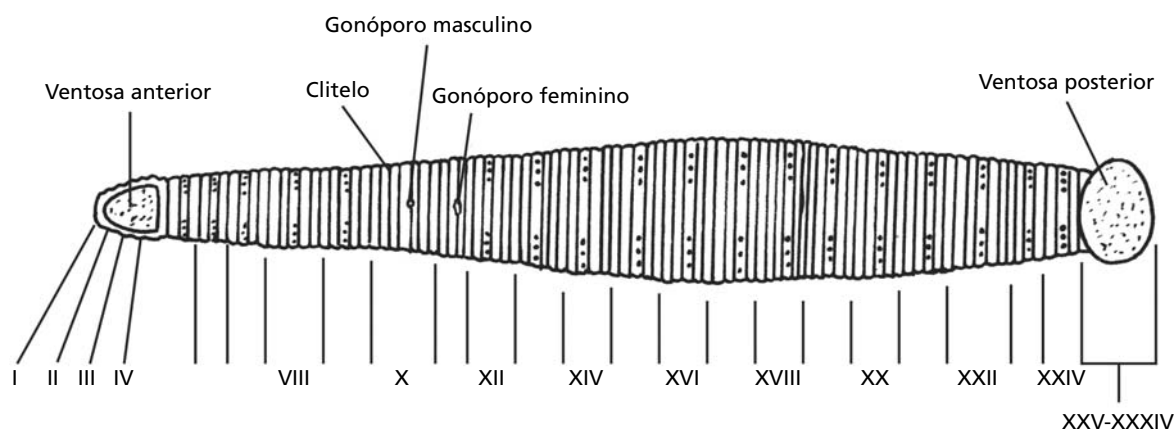


Figura 16.8: Diversidade dos Hirudinea. (a) *Ozobranhus*; (b) *Haemadipsa*; (c) *Stephanodrilus*; (d) *Pontobdella*; (e) *Acanthobdella*.

Morfologia e fisiologia dos Hirudínea

Os hirudíneos, como outros anelídeos, possuem um **número fixo de somitos ou segmentos, em geral 34** (tradicionalmente indicados por números romanos). Entretanto, a segmentação original é de difícil identificação, devido à presença de anulações superficiais (**ânulos, anéis**) em cada somito, dando aparência de uma segmentação mais numerosa (**Figura 16.9**). O celoma dos hirudíneos, diferentemente dos demais anelídeos, é tipicamente reduzido, preenchido por tecido conectivo e restrito a uma série de espaços, denominados **lacunas**, as quais formam um sistema de canais preenchido pelo fluido celômico e funcionando em alguns como um sistema circulatório auxiliar. Em outros, entretanto, não há um sistema circulatório vascular e as lacunas formam o único sistema de circulação sanguínea.



O corpo é achatado dorsoventralmente, com uma cabeça pouco distinta, formada por um **prostômio** bastante reduzido e alguns segmentos do corpo, nos quais, dorsalmente, encontram-se alguns “olhos” e, ventralmente, uma boca rodeada pela **ventosa oral ou anterior**. Com base na posição do clitelo, o corpo pode ser dividido em: **região pré-clitelar**, **região clitelar**, **região pós-clitelar** e **região posterior**, incluindo a **ventosa posterior** (**Figura 16.9**)

O trato digestivo segue, de forma geral, o plano básico dos anelídeos, com especializações de regiões. O intestino anterior contém massas de **glândulas salivares** unicelulares, que, nas sanguessugas com mandíbulas, secretam uma substância anticoagulante, denominada hirudina, e, nas parasitas sem mandíbulas, produzem enzimas para auxiliar na penetração da probóscide. O intestino médio, chamado **papo** ou **estômago**, apresenta numerosos cecos ou divertículos para aumentar a capacidade de armazenar sangue ou fluidos (**Figura 16.10**).

Figura 16.9: *Hirudo medicinalis*, vista ventral.

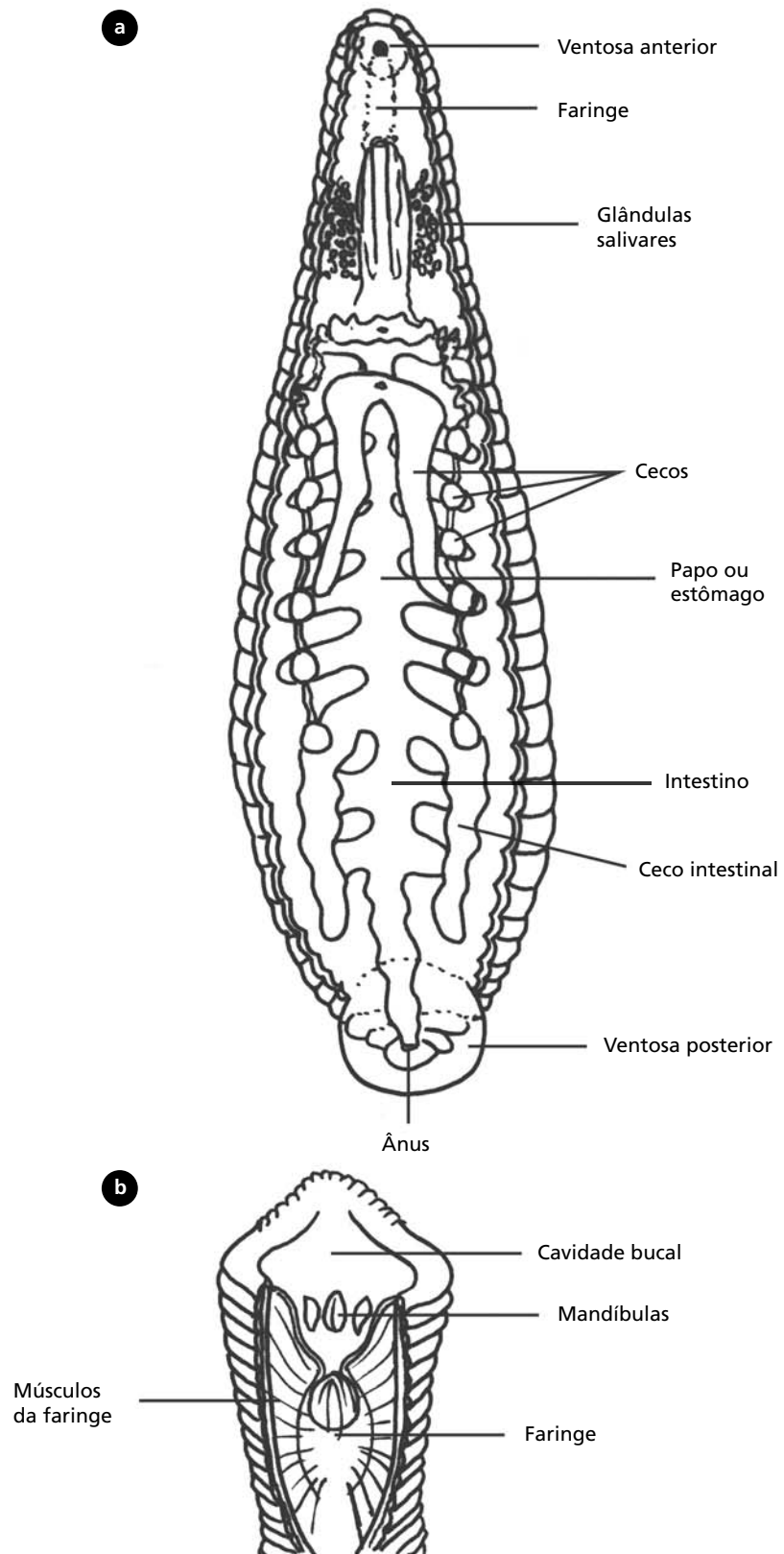


Figura 16.10:Trato digestivo de Hirudínea. (a) Organização básica; (b) detalhe da extremidade anterior.

As trocas gasosas nos hirudíneos ocorrem principalmente pela superfície do corpo, exceto alguns poucos parasitos de peixes que possuem brânquias. Existem de 10 a 17 pares de **nefrídios**, bem como celomócitos e outras células especializadas que podem estar envolvidas com a excreção. O principal resíduo nitrogenado produzido e eliminado pelo nefrídio é a **amônia**. O sistema nervoso é composto de dois “cérebros”: um anterior, que circunda a faringe, formado pelo fusionamento de seis pares de gânglios, e um posterior, formado pelo sétimo par de gânglios fusionados. Ao longo do cordão nervoso ventral existem mais 21 pares de gânglios segmentares. Terminações nervosas sensoriais e células fotorreceptoras estão presentes na epiderme. Há também uma série de órgãos sensoriais, chamados **sensilas**, no ânulo central de cada segmento. Os hirudíneos são extremamente sensíveis a estímulos relacionados com a presença da presa ou do hospedeiro.

Reprodução dos Hirudínea

Como nos Oligochaeta, as sanguessugas são hermafroditas, **com clitelo, fecundação cruzada e cópula, além de desenvolvimento direto, sem formas larvais**. O sistema reprodutor feminino consiste em **um único par de ovários**, que se unem em uma única vagina que se abre no gonópore localizado na região medioventral do segmento XI. O sistema reprodutor masculino inclui de **cinco a dez pares de testículos**, ligados a espermodutos laterais que se unem e se abrem em um gonópore único medioventral no segmento X. O aparato copulatório é freqüentemente muito complexo e varia muito entre as espécies. O esperma pode ser transferido por um pênis ou por impregnação hipodérmica, isto é, um espermatóforo é produzido por um verme e penetra no tegumento do outro. Após a cópula, seus clítelos secretam o **casulo** que recebe óvulos e esperma.

Classe Pogonophora

Pogonophora (do grego, *pogon(o)* = barba, pêlo + *phoros* = portador). A classe Pogonophora é um grupo muito interessante de vermes tubícolas marinhos, que vivem a centenas de metros de profundidade, descobertos no começo do século XX (**Figura 16.11**).

A maioria possui um corpo que apresenta pouca afinidade com os anelídeos e a primeira vez que foi sugerida tal afinidade foi há cerca de 35 anos, quando o primeiro espécime intacto foi coletado, e assim foi conhecida a terceira e última parte de seu corpo, o **opistossoma**, região segmentada similar ao corpo de Polychaeta e Clitellata. O opistossoma é uma região com 6 a 25 segmentos que contêm compartimentos celômicos, isolados uns dos outros por septos musculares, e cada um deles portando cerdas quitinosas. Além desse dado, evidências sobre o seu desenvolvimento e análises comparativas de DNA, sustentam hoje a inclusão dos pogonóforos no filo Annelida. O pouco que se conhece de sua biologia e desenvolvimento tem sustentado a interpretação de que a formação do celoma é enterocélica, porém análises recentes têm levado especialistas a considerar que pelo menos alguns compartimentos celômicos são esquizocélicos.

A região anterior do corpo desses vermes possui um **lóbulo cefálico** que porta anteriormente um conjunto de **tentáculos ciliados**, característica que dá nome à classe (**Figura 16.11.a**). Após o lóbulo, segue uma região glandular que secreta o tubo quitinoso no qual o animal vive. A maior parte do corpo dos pogonóforos é o **tronco**, que apresenta papilas distribuídas ao longo de sua extensão, com formas e arranjos distintos, duas regiões ciliadas e dois anéis de cerdas curtas. A última parte do corpo é o **opistossoma**, como descrito anteriormente, que deve servir para ancorar o animal no tubo ou escavar o fundo.

Internamente, há espaços celômicos em cada uma das regiões e extensões desses espaços até os tentáculos. Não há trato digestivo, nem vestígio de boca, ânus ou outra parte, e sua nutrição é ainda um enigma. Recentemente, descobriram que algumas espécies possuem um tubo digestivo completo apenas em um curto período de sua vida. Logo, há forte tendência em acreditar que os pogonóforos são anelídeos que perderam o trato digestivo secundariamente. Provavelmente, os tentáculos são as principais estruturas responsáveis pela alimentação e pelas trocas gasosas.

Além das gônadas, o único órgão grande encontrado nos pogonóforos é o **trofossoma**, uma estrutura multilobada com muitas bactérias associadas, o que parece indicar que tem importante papel na nutrição desses animais. Pequenas estruturas com, presumivelmente, função excretora têm sido observadas na extremidade anterior do corpo. Os pogonóforos são dióicos e duas gônadas cilíndricas encontram-se lateralmente no tronco. É conhecido o desenvolvimento de apenas pouquíssimas espécies, o embrião mostra clivagem espiral e forma uma larva trocófora.

Atualmente, a classe é subdividida nas subclasses Perviata e Obturata (ou Vestimentifera). Os últimos foram descritos pela primeira vez em 1977 e chegam a atingir 2m de comprimento. Diferenciam-se dos primeiros por possuírem uma estrutura na forma de colar, o **vestimento**, na região anterior abaixo dos tentáculos, e uma outra estrutura plana e sólida à frente dos tentáculos, o **obturáculo** (Figura 16.11.b).

Classe Echiura

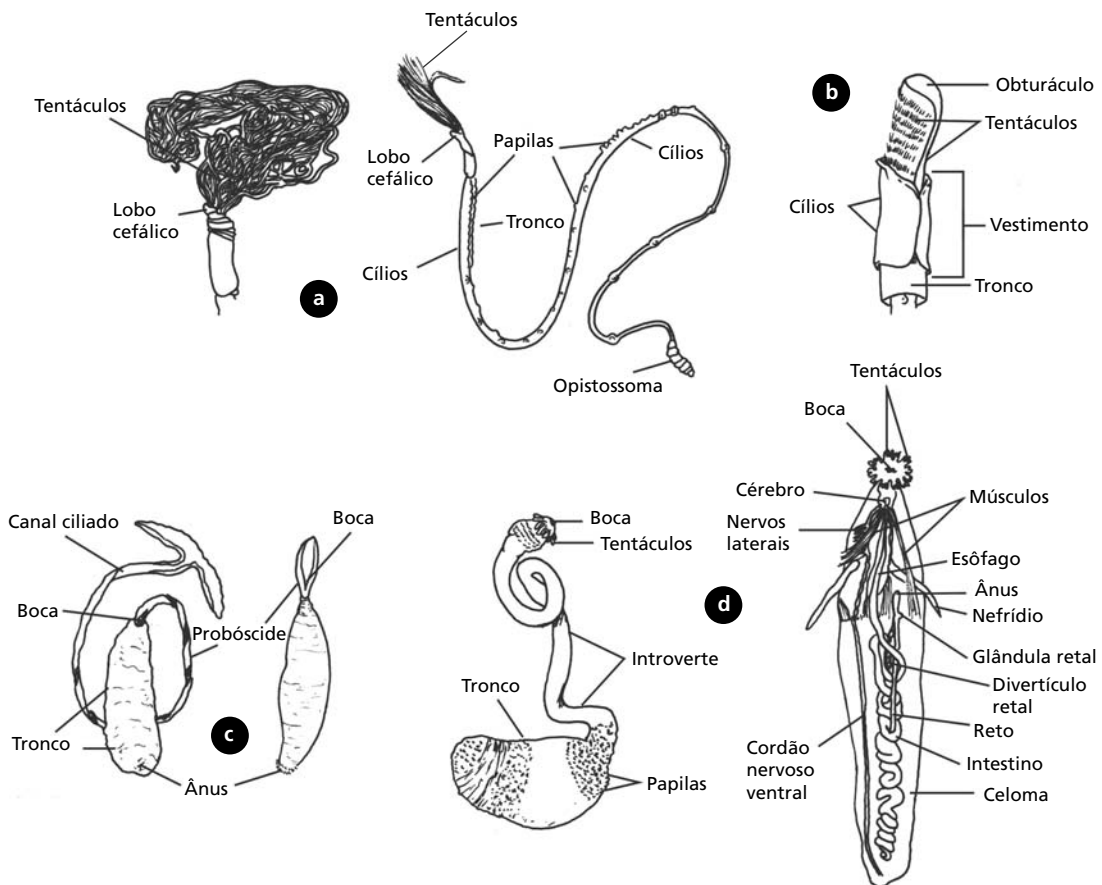
Echiura (do grego, *echis* = serpentiforme) compreende vermes escavadores marinhos que vivem em buracos na areia ou lodo, ou em frestas de rochas e corais, medindo de alguns milímetros a 8cm de comprimento (Figura 16.11). A inclusão desses vermes entre os anelídeos também é recente e ainda está sob discussão.

Os adultos dessa classe não possuem segmentação, que só é observada em uma curta fase da embriogênese. Os equiúros possuem uma projeção cefálica anterior ou **probóscide**, que contém o cérebro e pode ser homóloga ao prostômio dos outros anelídeos. Essa estrutura possui uma superfície ventral ciliada e serve como órgão de captura de alimento, podendo se distender até mais de 25 vezes o tamanho do corpo. As margens da probóscide se curvam, formando uma espécie de calha, na qual partículas e detritos se aderem ao muco secretado e são conduzidos à boca pelo movimento de cílios. Após a probóscide, segue-se um **tronco** cilíndrico, com forma semelhante a uma salsicha, cuja superfície pode ser lisa ou apresentar papilas.

Na região anterior do tronco, logo após a probóscide, ocorre **um único par de cerdas** quitinosas e curvas como gancho. Podem existir um ou dois círculos de cerdas na extremidade posterior do tronco. Internamente, o celoma é contínuo, não interrompido por septos. O trato digestivo é completo, a boca se encontra na base da probóscide e o tubo digestivo é longo e enrolado, com diferenciação em regiões. Não há órgãos para troca gasosa, mas existe um sistema circulatório vascular que segue o plano básico dos anelídeos.

Podem estar presentes um, dois ou centenas de pares de metanefrídios. Há um órgão excretor adicional no celoma dos equiúros, formando um par de divertículos contráteis que nascem a cada lado do reto, **os sacos anais**, que drenam o fluido celômico e descarregam os resíduos através do ânus. São dióicos, mas faltam gônadas distintas. Os gametas são produzidos por áreas do peritônio e armazenados na cavidade celômica, sendo descarregados para o exterior através do nefridióporo. A fecundação é externa na água circundante, e o desenvolvimento é tipicamente protostomado, com clivagem espiral e determinada, celoma esquizocélico e desenvolvimento indireto, com formação de uma larva trocófora.

Figura 16.11: Representantes dos Pogonophora (a, b), Echiura (c) e Sipuncula (d).



FILOGENIA DOS ANELÍDEOS

Anelídeos, moluscos e artrópodes primitivos mostram tantas similaridades que a relação de parentesco entre eles não vinha sendo posta em dúvida por longo tempo. Os três filos têm sido considerados parentes próximos dos platelmintes (**Figura 16.12.a**). Muitos anelídeos marinhos e moluscos apresentam uma embriologia típica de um animal protostomado, similar àquela de platelmintes marinhos. A relação com os artrópodes é sustentada, principalmente, por ambos compartilharem um corpo metamericamente segmentado. Entretanto, uma análise molecular recente, com base na sequência de um gene ribossomal, levantou a hipótese de relacionamento na qual os anelídeos e moluscos são reunidos em um superfilo denominado Lophotrochozoa, enquanto os Arthropoda e os Nematoda são reunidos em outro superfilo, o Ecdysozoa, isto é, aqueles que sofrem muda (**Figura 16.12.b**).

O filo Annelida forma um grupo monofilético bem estabelecido. A maioria das hipóteses sobre a origem do grupo assume que o metamerismo surgiu juntamente com o desenvolvimento dos parapódios laterais, como o dos poliquetas. No entanto, o corpo dos oligoquetas está adaptado a escavar o substrato com a utilização de movimentos peristálticos, que é altamente beneficiado pelo celoma metamérico.

Os poliquetas, com a ajuda de seus parapódios, nadam e se arrastam na água, uma locomoção que não requer os movimentos peristálticos tão efetivamente. Além disso, mostram o mais primitivo sistema reprodutor dentre os anelídeos. Embora alguns especialistas têm argumentado que o anelídio ancestral devia ser similar a um oligoqueta e que poliqueta e hirudíneos sejam mais derivados, a presença de clitelo é um forte argumento para sustentar o grupamento Clitellata, como você pode ver no cladograma da **Figura 16.13**.

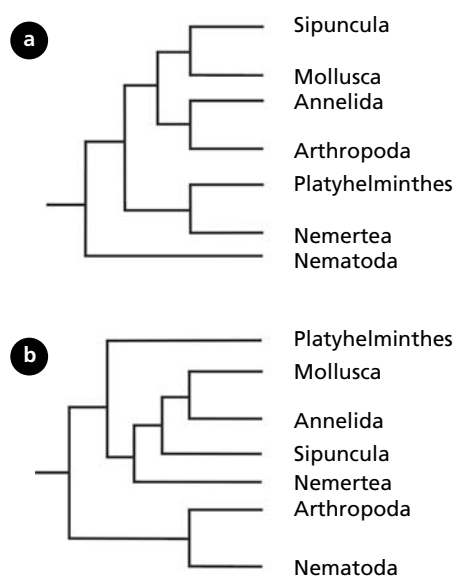


Figura 16.12: Hipóteses de relacionamento dos Annelida com outros filos.

Note que não há sinapomorfias sustentando o clado dos Oligochaeta, isto é, ele é definido apenas por plesiomorfias e, portanto, deve ser parafilético (lembre-se do curso de Introdução à Zoologia). Os Pogonophora são hoje incluídos nos anelídeos, principalmente, com base na presença de um opistossoma segmentado, características embriológicas e análise de DNA, enquanto os equiúros passaram a ser aqui incluídos após estudos de sua ontogenia, quando se tornou evidente a segmentação em uma curta fase do ciclo de vida.

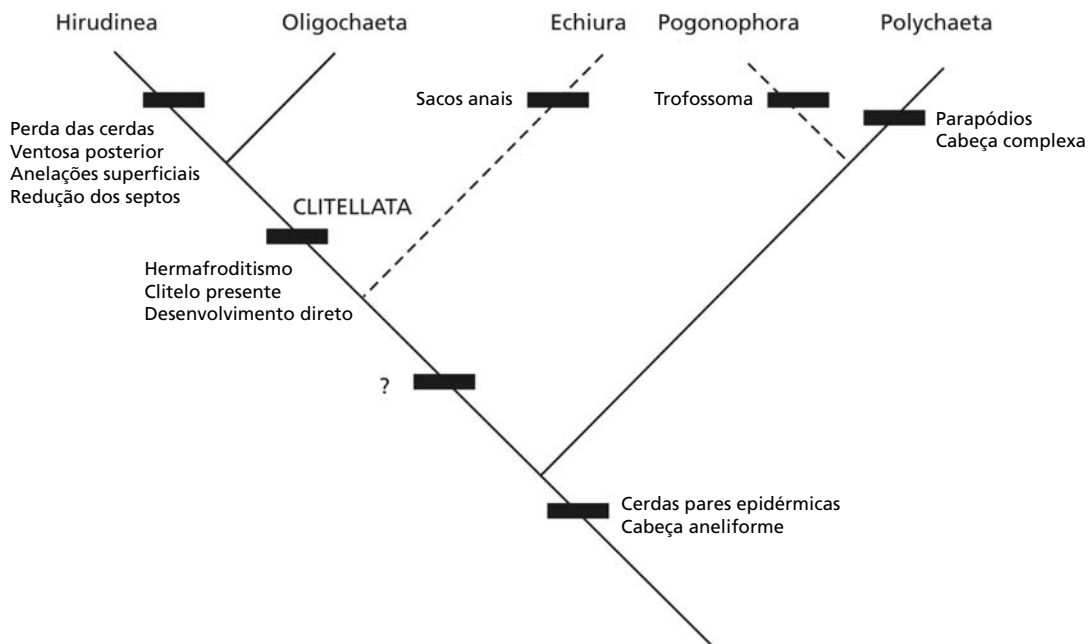


Figura 16.13: Relações entre as classes do filo Annelida.

O FILO SIPUNCULA

Sipuncula (do grego, *siphunculus* = pequeno sifão) reúne vermes escavadores marinhos, de 2mm a 1m, que, como os anelídeos, possuem uma cutícula externa, uma epiderme, camadas circular e longitudinal de músculos e um peritônio recobrindo o celoma; realizam clivagem espiral, celoma esquizocélico e larva trocófora. Entretanto, nunca possuem cerdas e faltam quaisquer traços de segmentação do corpo durante seu desenvolvimento. Embora se pareçam muito com os anelídeos e compartilhem algumas características comuns que possam indicar parentesco evolutivo, análises moleculares recentes têm sugerido sua relação mais estreita com os moluscos.

O corpo dos sipúnculos é formado por uma probóscide ou **introverte** anterior e um tronco não segmentado posterior. A introverte recebe tal nome por ser capaz de se verter completamente para dentro do tronco (**Figura 16.11.d**); sua superfície pode possuir espinhos, tubérculos e outros ornamentos. A boca se localiza no extremo anterior da introverte, rodeada por tentáculos, lóbulos e/ou festões mucosos. O tronco é cilíndrico e simples.

Diferentemente dos anelídeos, nos sipúnculos, o **trato digestivo é em forma de "U"**, com o ânus se abrindo no meio do tronco. Da mesma forma, **não há sistema circulatório**, e a **hemeritrina** é o único pigmento respiratório encontrado em células no fluido celômico. A superfície da introverte possui células sensoriais e algumas espécies possuem um **órgão nugal** quimiorreceptor semelhante àquele encontrado nos poliquetas. Trocas gasosas se dão na superfície dos tentáculos, da introverte ou da parede do corpo, e o fluido celômico tem função circulatória. A excreção é por **metanefrídios**, como em Annelida, porém a maioria dos Sipuncula apresenta um único par. A excreção também é realizada por um **sistema de "urnas"**, que são grupos de células que se desprendem do peritônio e circulam livremente pelo fluido celômico, coletando detritos sólidos que serão descartados através dos nefridióporos. São **dióicos** e os gametas se originam do peritônio, ficando livres no celoma. Quando amadurecem, óvulos e espermatozóides são liberados através dos nefridióporos e a fecundação ocorre no mar. Uma **larva trocófora**, que não se alimenta, desenvolve-se inicialmente, passando depois a um estágio de larva **pelagófera**, que se alimenta de algas planctônicas.

Embora a organização da parede do corpo, do sistema nervoso e da embriologia seja típica de anelídeos, os sipúnculos divergiram da linha evolutiva que levou aos anelídeos, provavelmente antes da aquisição do metamerismo.

RESUMO

Nesta aula, nós finalizamos o estudo do filo Annelida, cujas características mais marcantes estão relacionadas ao metamerismo e ao celoma bem desenvolvido. Os Polychaeta marinhos formam a maior classe, com corpo portador de numerosas cerdas que são sustentadas por parapódios pares. Esses mostram ampla variedade de adaptações, incluindo especialização para locomoção, respiração e alimentação. Muitos são predadores e possuem uma faringe eversível com mandíbulas, enquanto outros que vivem, temporária ou permanentemente, em tubos ou buracos, alimentam-se de detritos e outras partículas depositadas no substrato ou filtradas da água circundante. Os Polychaeta são dióicos, sem gônadas permanentes, sem clitelo, com fecundação externa e desenvolvimento indireto (larva trocófora).

A classe Clitellata, abrangendo as subclasses Oligochaeta e Hirudinea, caracteriza-se, principalmente, pela presença do clitelo, assim como redução das cerdas e ausência de parapódios.

A subclasse Oligochaeta reúne as minhocas de terra e de água doce; possuem poucas cerdas e não apresentam parapódios. São monóicos, com clitelo, fecundação externa e desenvolvimento direto. A subclasse Hirudinea reúne as sanguessugas, principalmente de água doce, embora algumas poucas sejam marinhas ou terrestres. Podem ser parasitas permanentes ou temporários, apresentando ventosas anterior e posterior, segmentos com anelações adicionais e clitelo; são monóicos, com fecundação cruzada e formação de casulo.

As classes Pogonophora e Echiura são grupos menores de Annelida marinhos com poucas cerdas e sem clitelo.

O filo Sipuncula reúne vermes marinhos com corpo muito simples, composto de um tronco simples e uma introverte retrátil anterior com tentáculos. Apresentam uma forma adicional de excreção através de corpos multicelulares, denominados “urnas”, especializados em recolher resíduos sólidos do fluido celômico e dois tipos larvais: a trocófora e a pelagosfera.

Informações embriológicas relacionam os anelídeos com os moluscos e artrópodes em Protostomia, porém análises moleculares de DNA ribossomal sugerem que anelídeos e moluscos são membros do grupo Lophotrochozoa, que não inclui os artrópodes.

Os sipúnculos compartilham alguns caracteres com os anelídeos, mas nunca apresentam segmentação. Estudos recentes demonstram sua relação mais estreita com os moluscos.

EXERCÍCIOS

1. Diferencie, sucintamente, com base na morfologia externa, a organização básica do corpo de um Polychaeta, um Oligochaeta e um Hirudinea.
2. Como os Polychaeta obtêm alimento?
3. Descreva a função do clitelo e do casulo.
4. Defina cada um dos seguintes termos:
(a) prostômio; (b) peristômio; (c) pigídio; (d) parapódio; (e) neuropódio;
(f) notopódio; (g) glândulas calcíferas; (h) tecido cloragógeno; (i) hirudina.
5. Que relações filogenéticas existem entre moluscos, anelídeos e artrópodes?
6. Faça um quadro comparando Polychaeta, Clitellata, Pogonophora, Echiura e Sipuncula quanto aos seguintes aspectos: parede do corpo, sistema excretor, trato digestivo, extremidade anterior do corpo, pigmentos respiratórios, cerdas, metamerismo, formação do celoma e forma larval.

AUTO-AVALIAÇÃO

Você estará pronto para a próxima aula se tiver compreendido os seguintes aspectos abordados nesta aula: (1) características básicas da arquitetura corporal, do ciclo de vida e da biologia dos representantes de cada classe do filo Annelida; (2) diferenças básicas entre as classes e subclasses de anelídeos; (3) aspectos gerais das relações filogenéticas do filo Annelida com outros filos e as relações entre suas classes, (4) características básicas da arquitetura corporal, do ciclo de vida e da biologia dos Sipuncula. Se você compreendeu bem esses tópicos e respondeu corretamente às questões propostas nos exercícios, você certamente está preparado para avançar para a Aula 17.

INFORMAÇÕES SOBRE A PRÓXIMA AULA

Na Aula 17, você iniciará o estudo do filo Arthropoda e de dois pequenos filos a ele relacionados. Os artrópodes são animais protostomados, que também possuem corpo metamericamente segmentado, mas que já apresentam tendência a desenvolver regiões do corpo mais especializadas, além de a cutícula constituir um verdadeiro esqueleto externo, geralmente formando placas segmentares, que precisa ser “mudado” para permitir o crescimento do animal. Você aprenderá que, primitivamente, cada segmento portava um par de apêndices segmentados e articulados e verá como esse arranjo se apresenta diferentemente em cada um dos grupos de artrópodes atuais. Além disso, estudará o grupo mais diversificado e mais numeroso de metazoários, aquele que se adaptou aos mais diferentes ambientes do planeta.

Protostomados: filos Arthropoda, Onychophora e Tardigrada

AULA

17

objetivo

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

- Conhecer as principais características morfológicas, fisiológicas e biológicas dos membros dos filos Arthropoda, Onychophora e Tardigrada.

Pré-requisitos

Aulas 1 a 16.

Disciplina Introdução à Zoologia.

Noções básicas sobre Citologia e Histologia.

Noções básicas sobre diversidade
e filogenia dos animais.

INTRODUÇÃO

A partir desta aula, o nosso curso sobre os animais protostomados entra em uma nova etapa. Nós iniciaremos o estudo do filo Arthropoda. Esse filo constitui o grupo mais diversificado do reino Animalia.

Nesta aula, estudaremos as características morfológicas, fisiológicas e biológicas gerais dos artrópodes. Dois filos menores, Onychophora e Tardigrada, que são considerados por muitos zoólogos como parentes próximos dos artrópodes, também serão aqui abordados. As relações filogenéticas entre esses três filos e deles com outros grupos de animais serão brevemente discutidas na parte final da aula.

Da Aula 18 a 27, você será apresentado aos diferentes grupos do filo Arthropoda (trilobitas, quelicerados, insetos, miriápodes e crustáceos). A posição filogenética de cada um desses grupos será sucintamente discutida.

FILO ARTHROPODA

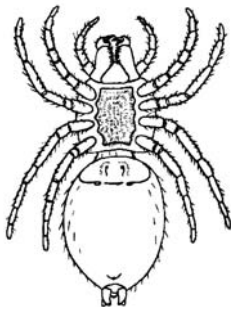


Figura 17.1: Uma aranha (subfilo Cheliceriformes), vista ventral.

Os Arthropoda (do grego, *arthron* = articulação + *podos* = pé) constituem, claramente, o filo mais diversificado do reino Animalia. Aproximadamente 900.000 espécies de artrópodes são conhecidas. Entretanto, os cientistas acreditam que uma enorme quantidade de espécies permanece desconhecida, especialmente nas regiões tropicais do mundo (por exemplo, na Floresta Amazônica). Esse filo inclui as aranhas (Figura 17.1), os escorpiões (Figura 17.2), os ácaros (Figura 17.3), os crustáceos (Figura 17.4), os milípedes (Figura 17.5), os centípedes (Figura 17.6) e os insetos (Figura 17.7), entre outros. É também conhecida uma grande quantidade de grupos fósseis de artrópodes, como os trilobitas (Figura 17.8), por exemplo.

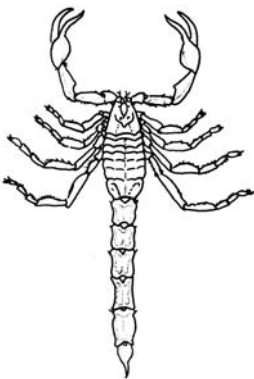


Figura 17.2: Um escorpião (subfilo Cheliceriformes), vista dorsal.

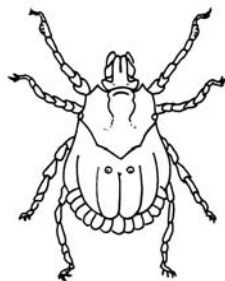


Figura 17.3: Um ácaro (subfilo Cheliceriformes), vista dorsal.

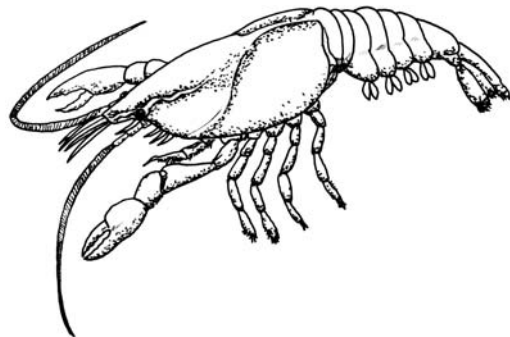


Figura 17.4: Um camarão (subfilo Crustacea), vista laterodorsal.



Figura 17.5: Um milípede ou gongolo (subfiló Uniramia), vista lateral.

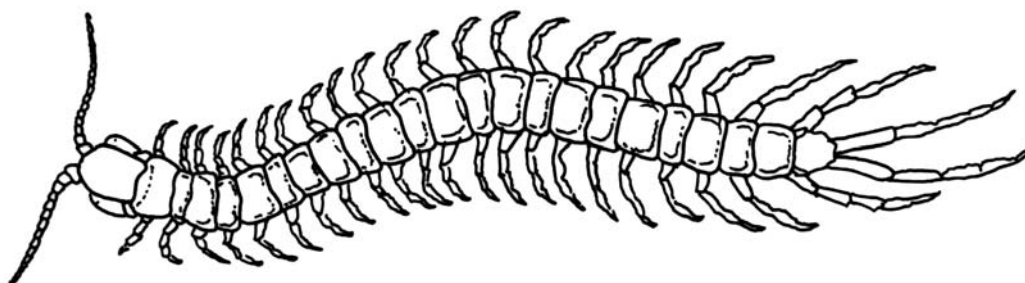


Figura 17.6: Um centípede (subfiló Uniramia), vista dorsal.

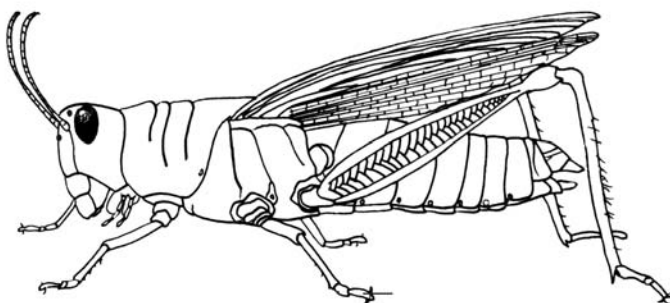


Figura 17.7: Um inseto (subfiló Uniramia), vista lateral. O espécime ilustrado é um gafanhoto.

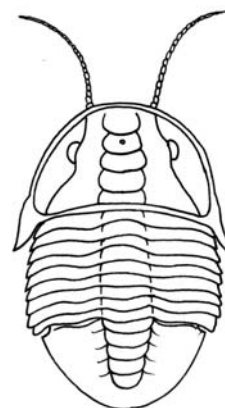
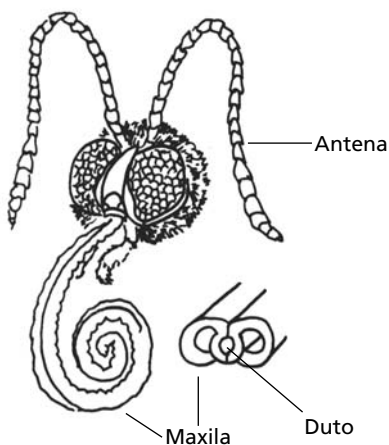


Figura 17.8: Um trilobita (subfiló Trilobita), vista dorsal. Os membros desse grupo de artrópodes, hoje extinto, eram comuns nos mares da Era Paleozóica.

Os artrópodes são **protostomados eucelomados**. Assim, como no caso dos membros do filo Annelida, que você estudou nas Aulas 14, 15 e 16, o corpo dos artrópodes apresenta uma **metameria** típica. A presença de um **exoesqueleto quitinoso** e o **crescimento por mudas (ecdises)** são características marcantes dos artrópodes. Primitivamente, o corpo dos artrópodes era formado por uma série linear de segmentos (**somitos**) similares, cada um com um par de **apêndices articulados**.

Ao longo da evolução do filo, observa-se uma tendência clara de combinação dos somitos, resultando em grupos funcionais de segmentos, chamados **tagmas**. No caso dos insetos, por exemplo, o corpo é dividido em três tagmas distintos: cabeça, tórax e abdome (**Figura 17.7**). O primeiro apresenta complexos órgãos sensoriais (olhos compostos e antenas, entre outros) e peças bucais (mandíbulas e maxilas, por exemplo). No segundo, estão as estruturas locomotoras (pernas e asas). No terceiro, localizam-se as estruturas reprodutoras masculinas e femininas. É fácil perceber que nos insetos, assim como em vários outros artrópodes, cada tagma desempenha uma função diferente no organismo. Os apêndices dos artrópodes (**Figura 17.9**) apresentam, nas diferentes linhagens do filo, especializações para a realização das mais variadas funções (por exemplo, alimentação, locomoção, reprodução, comportamentos de corte e de defesa, comunicação etc.).

a



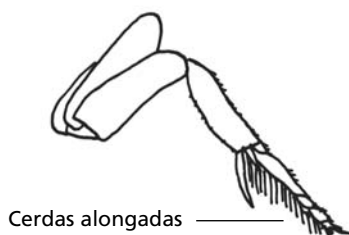
b Antena



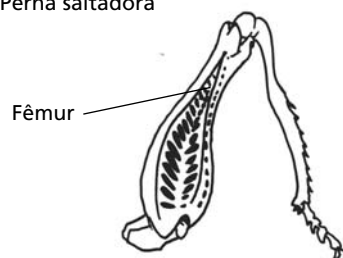
c Perna cursorial



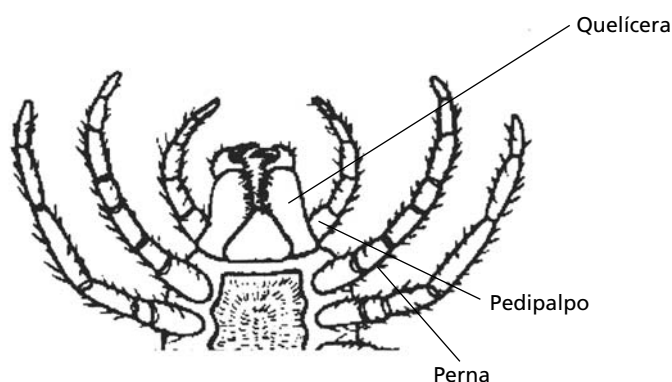
d Perna nadadora



e Perna saltadora



f



g

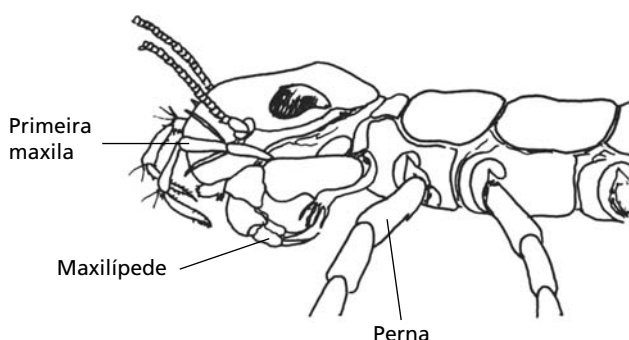


Figura 17.9: Alguns exemplos de apêndices dos artrópodes. (a) Cabeça de uma borboleta (subfilo Uniramia). As maxilas das borboletas são apêndices adaptados para sugar o néctar das flores. Observe que as maxilas, ao se acoplarem, formam um duto central. O néctar é sugado por esse duto. (a) e (b) as antenas dos insetos são apêndices sensoriais. Elas podem perceber estímulos químicos e mecânicos, tais como o som. (c), (d) e (e) as pernas dos insetos podem desempenhar diferentes funções. As ilustrações mostram uma perna para a locomoção em terra (cursorial), para a natação (com cerdas alongadas) e para o salto (com o fêmur muito desenvolvido). (f) parte anterior do corpo de uma aranha (subfilo Cheliceriformes). As quelíceras são apêndices utilizados para a inoculação de veneno nas presas. Já os pedipalpos têm função sensorial e, nos machos, são utilizados para transferir os espermatozoides para as fêmeas. (g) Parte anterior do corpo de uma centopéia (subfilo Uniramia). Os maxilípedes são apêndices utilizados para a inoculação de veneno nas presas.

O comprimento do corpo dos artrópodes varia enormemente. Os menores artrópodes, como os ácaros dos gêneros *Demodex* e *Eriophyes*, possuem menos de 0,3mm de comprimento (Figura 17.10). Alguns representantes do filo podem ter mais de 50cm de comprimento. O maior artrópode vivente é um crustáceo do Japão (*Macrocheira*), cuja distância entre as extremidades dos apêndices pode chegar a 4m! Dentre os artrópodes fósseis, algumas formas de grande tamanho também são conhecidas. Na subclasse Eurypterida (subfilo Cheliceriformes) (Figura 17.11), indivíduos de algumas espécies chegaram a ter três metros de comprimento (por exemplo, no gênero *Pterygotus*). Esses quelicerados gigantes, chamados “escorpiões do mar”, vagaram pelos mares e ambientes de água doce da Era Paleozóica. Alguns podem ter sido anfíbios ou semiterrestres.

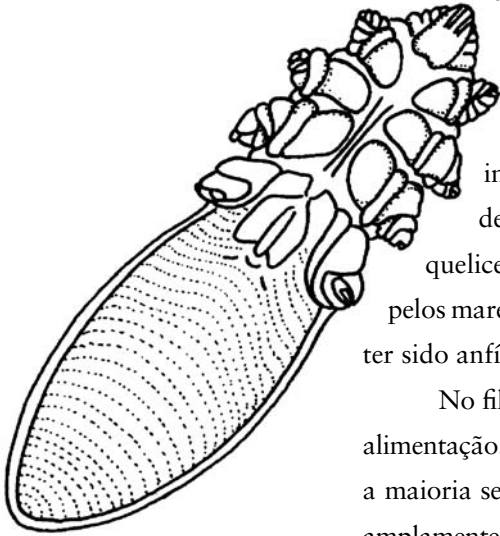
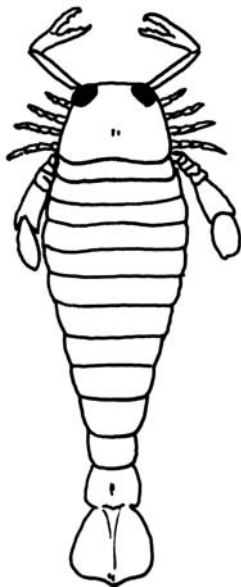


Figura 17.10: Um ácaro do gênero *Demodex* (subfilo Cheliceriformes).

No filo Arthropoda são encontrados os mais diferentes modos de alimentação. Existem formas herbívoras, carnívoras e onívoras, sendo que a maioria se enquadra na primeira categoria. Os artrópodes estão mais amplamente e densamente distribuídos em todas as regiões da Terra que os membros de qualquer outro filo. Eles são encontrados em todos os tipos de ambiente, das partes profundas do oceano até grandes altitudes da Terra, e dos trópicos até as regiões polares. Diferentes espécies estão adaptadas para a vida sobre a terra, no ar, nas águas doces, salgadas e salobras, assim como dentro e sobre os corpos de animais e plantas. Alguns artrópodes vivem em locais onde nenhum outro animal poderia sobreviver.



Na próxima parte desta aula, você será apresentado às principais características dos membros do filo Arthropoda. Essas características são muito importantes e você deve estudá-las com atenção, pois elas estão relacionadas à grande diversificação e capacidade de adaptação dos artrópodes.

Figura 17.11: Um representante da subclasse fósil Eurypterida (subfilo Cheliceriformes), vista dorsal. Os membros dessa subclasse viveram no Paleozóico, do Ordoviciano ao Permiano. Espécimes do gênero *Pterygotus*, como o aqui ilustrado, chegavam a três metros de comprimento.

CARACTERÍSTICAS DO FILO ARTHROPODA

Você conhece algumas das principais características do filo Arthropoda? Escreva-as agora em uma folha de papel e, após o término da aula, compare as suas anotações com as informações aqui apreendidas.

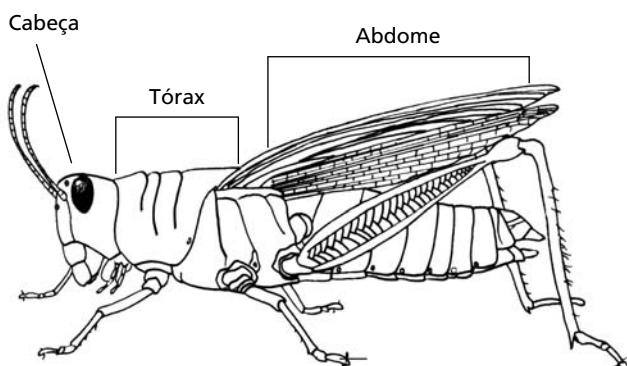
Simetria

Simetria bilateral; corpo metamérico, dividido em tagmas (cabeça e tronco; cabeça, tórax e abdome; ou cefalotórax e abdome) (Figura 17.12).

Subfilo Uniramia (Diplopoda)



Subfilo Uniramia (Hexapoda)



Subfilo Cheliceriformes

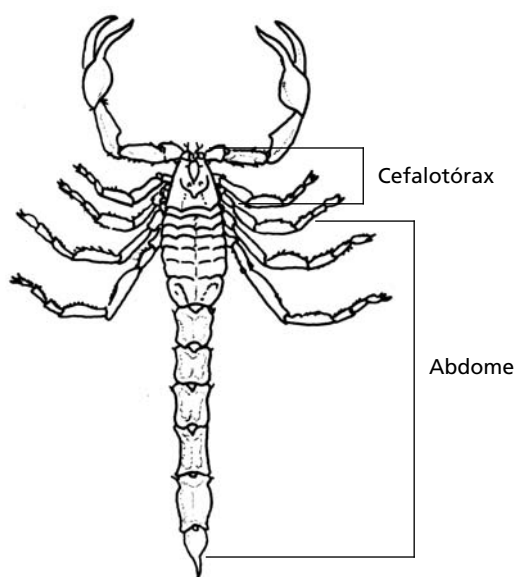


Figura 17.12: Diferentes tipos de construção corporal (tagmatização) no filo Arthropoda.

Apêndices

Apêndices articulados (Figura 17.9); primitivamente, um par de apêndices estava presente por somito, mas numerosas reduções ocorreram ao longo da evolução do filo.

Os apêndices corporais são estruturas movidas por músculos extrínsecos (que se estendem do corpo para o apêndice) e intrínsecos (inteiramente localizados dentro do apêndice). A maioria desses músculos é do tipo estriado, os quais são adaptados para movimentos rápidos. Os apêndices (Figura 17.9) podem estar modificados para funções sensoriais, obtenção e manipulação dos alimentos, locomoção rápida e eficiente, natação etc.

Exoesqueleto

Exoesqueleto (cutícula) secretado pela epiderme; composto por proteínas, lipídios, quitina e, por vezes, carbonato de cálcio. O crescimento dos representantes desse filo ocorre por meio de mudas (ecdises) periódicas do exoesqueleto.

O exoesqueleto protege eficientemente o corpo sem sacrificar a mobilidade e a agilidade do animal. Entre as placas dos segmentos corporais (escleritos esternais [ventrais] e tergaes [dorsais]), assim como entre os artículos que formam os apêndices, a cutícula é fina e flexível, de aspecto membranoso, criando juntas móveis que permitem os movimentos (Figura 17.13). A cutícula apresenta projeções internas (apódemas) que servem para a fixação dos músculos. Ela reveste ainda as partes anterior (estomodeu) e posterior (proctodeu) do tubo digestivo e atua no suporte dos tubos traqueais (partes do sistema respiratório de vários artrópodes, como veremos mais adiante).

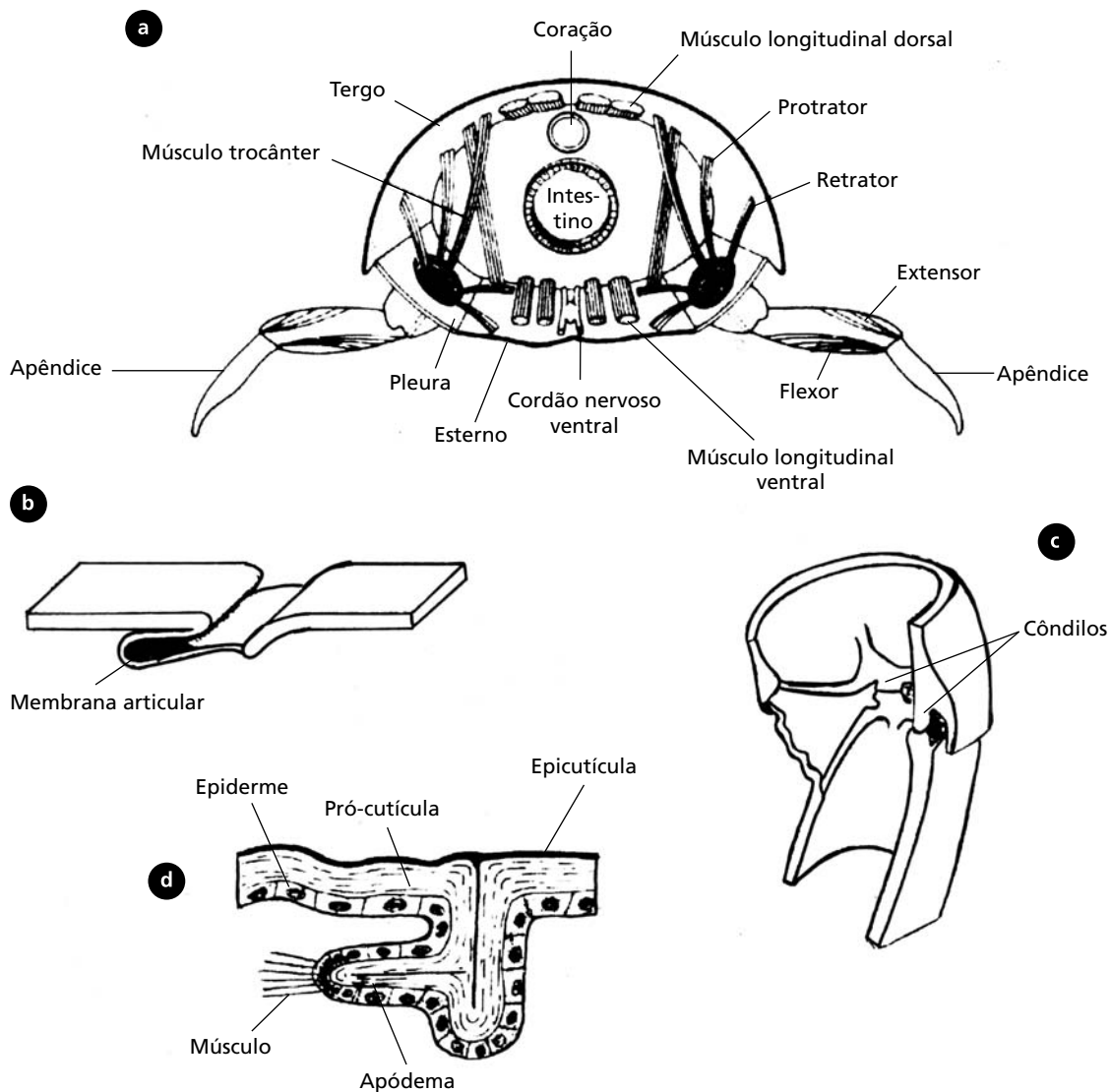


Figura 17.13: Características do exoesqueleto dos artrópodes. (a) Corte transversal do corpo mostrando os escleritos e apêndices, assim como detalhes da anatomia interna; (b) membrana articular localizada entre dois escleritos; (c) articulação entre dois segmentos (ou artículos) de um apêndice; (d) um apódema formado pelo exoesqueleto.

A cutícula é formada por diferentes camadas laminadas (**Figura 17.14**). A camada mais interna e espessa é chamada pró-cutícula. A mais externa e fina é denominada epicutícula. A pró-cutícula possui duas camadas: exocutícula e endocutícula. As duas contêm quitina ligada por proteínas. A quitina constitui um resistente polissacarídeo nitrogenado, o qual é insolúvel em água, álcalis e ácidos fracos. Assim, a pró-cutícula, além de ser leve e flexível, fornece proteção ao artrópode, especialmente contra a desidratação excessiva do corpo. Em muitos crustáceos, a pró-cutícula é impregnada por sais de cálcio, o que reduz a flexibilidade mas aumenta a resistência. A epicutícula é formada por proteínas e lipídios. As proteínas são estabilizadas e endurecidas por ligações químicas cruzadas, as quais ampliam a capacidade protetora da epicutícula.

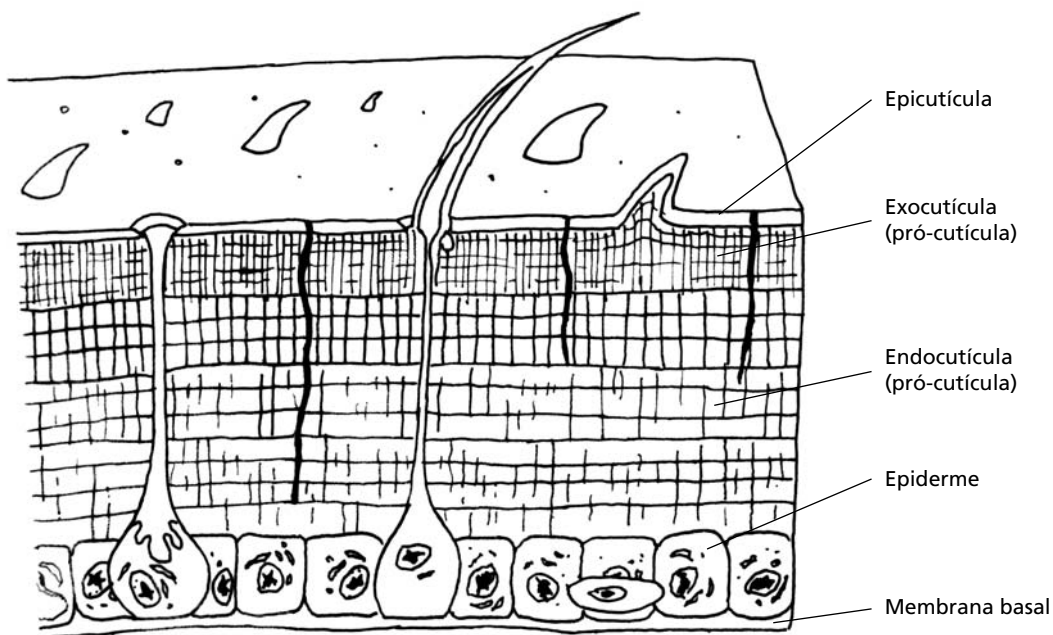


Figura 17.14: Filo Arthropoda. Camadas da cutícula (exoesqueleto), que é secretada pela epiderme.

O exoesqueleto cuticular impõe sérias restrições ao crescimento dos artrópodes. Esses animais devem, dentro de determinados intervalos de tempo, substituir o seu envoltório externo, o que permite o crescimento do corpo. Esse complexo processo, regulado por hormônios, é a característica muda ou ecdise dos artrópodes. O principal hormônio envolvido na ecdise é chamado ecdisona. Duas camadas do exoesqueleto, a epicutícula e a exocutícula, são eliminadas durante a muda, enquanto a endocutícula é absorvida pela epiderme. Após a muda, o crescimento se processa rapidamente, até o endurecimento do novo exoesqueleto. Este, que permanece mole por um certo período de tempo, é inteiramente secretado pela epiderme antes da eliminação da epicutícula e da exocutícula antigas. O período entre duas mudas é denominado ínstar.

O material eliminado durante o processo de muda (epicutícula e exocutícula) recebe o nome de exúvia. Você já deve ter observado aqueles característicos restos de cigarras sobre os troncos das árvores (Figura 17.15). Muitas pessoas dizem, erroneamente, que a cigarra cantou até estourar e morrer. Na verdade, as formas imaturas desses insetos vivem no solo, alimentando-se da seiva bruta que circula nas raízes das plantas. A última fase imatura sobe para o tronco, onde ocorre a muda para a fase adulta. Os restos que levam as pessoas a acreditarem que a cigarra cantou até morrer são, na verdade, a exúvia da última fase imatura. Apenas os machos adultos das cigarras são cantores. O som é uma parte do processo de reprodução, sendo utilizado para atrair as fêmeas.



Figura 17.15: Emergência do adulto de uma cigarra (subfilo Uniramia). Observe que o adulto se prende à exúvia da ninfa (forma imatura) de último ínstar.

A cor dos artrópodes, geralmente, resulta da deposição na cutícula de pigmentos castanhos, amarelos, alaranjados e vermelhos, entre outros. Todavia, iridescências de aspecto verde, azul ou púrpura, entre outras, são causadas pela presença de finas estriações na epicutícula, as quais causam a refração da luz, resultando na aparência de uma cor. Em muitos casos, a coloração não se origina diretamente na cutícula, sendo, na verdade, gerada por cromatóforos subcuticulares ou causada por pigmentos do sangue ou tecidos internos, os quais são visíveis através da parede do corpo transparente e fina.

Sistema muscular

Sistema muscular complexo. Como você já sabe, o exoesqueleto serve para a fixação da musculatura. Músculos estriados são responsáveis pelos rápidos e precisos movimentos dos artrópodes. Músculos lisos estão associados aos órgãos viscerais. Cílios não estão presentes.

Celoma

Celoma reduzido. A maior parte da cavidade corporal é formada pela hemocele (Figura 17.16), a qual é preenchida por sangue (hemolinfa).

O celoma nos artrópodes está restrito à cavidade das gônadas e, às vezes, aos órgãos excretores. A redução do celoma pode estar relacionada ao surgimento do exoesqueleto. Tal surgimento pode ter tornado desnecessária a presença de uma ampla cavidade celomática preenchida por fluidos, a qual é parte de um esqueleto hidrostático interno. Os anelídeos, por exemplo, possuem esse tipo de esqueleto. A cavidade corporal dos artrópodes é formada simplesmente por espaços entre os tecidos, os quais são preenchidos por hemolinfa (Figura 17.16).

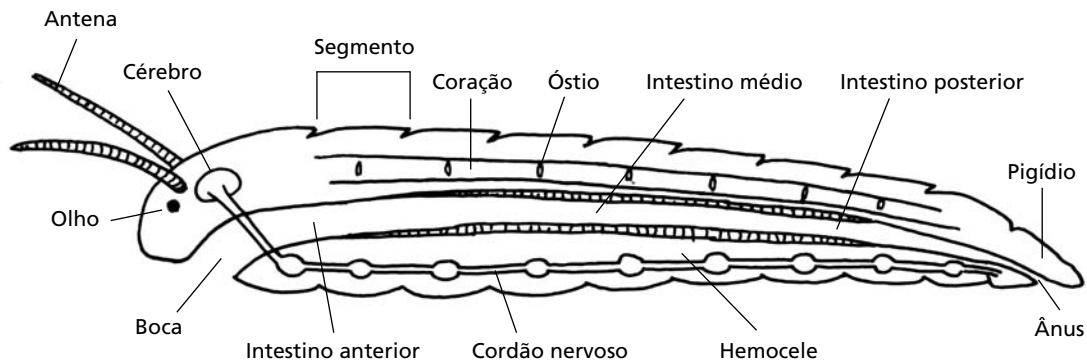


Figura 17.16: Corte sagital de um artrópode generalizado mostrando aspectos da morfologia interna.

Sistema digestivo

Tubo digestivo completo. Peças bucais formadas por apêndices modificados e adaptadas para diferentes tipos de alimentação.

O tubo digestivo dos artrópodes (Figuras 17.16 e 17.18) se caracteriza pela presença de um estomodeu e de um proctodeu bem desenvolvidos, ambos de origem ectodérmica. Essas duas regiões são revestidas por uma fina camada de cutícula e constituem, respectivamente, o tubo digestivo anterior e o tubo digestivo posterior. A região intermediária, derivada do endoderma, forma o tubo digestivo médio.

O tubo digestivo anterior está relacionado, principalmente, à ingestão, trituração e armazenamento dos alimentos. O tubo digestivo médio é o local da produção de enzimas, digestão e absorção dos alimentos. Todavia, em muitos artrópodes, as enzimas são enviadas para frente e a digestão se inicia no tubo digestivo anterior. Frequentemente, a área superficial do tubo médio é ampliada devido à presença de cecos gástricos e glândulas digestivas. O tubo digestivo posterior atua na absorção de água e na formação das fezes.

Sistema circulatório

Sistema circulatório aberto, formado por um coração dorsal contrátil e artérias que se abrem na hemocele.

O coração dos artrópodes é um tubo muscular perfurado por pares de aberturas laterais chamadas óstios (Figura 17.16). Sua posição e tamanho variam dentro do filo. A contração (sístole) do coração é gerada por músculos da parede cardíaca, enquanto a expansão (diástole) e enchimento resultam da presença de fibras suspensórias elásticas e, em alguns táxons, da atividade de músculos suspensórios. Durante a diástole, o sangue, proveniente da hemocele, entra no coração através dos óstios. A sístole cardíaca faz com que o sangue se desloque para a parte anterior do corpo. Do coração, o sangue passa para artérias e, eventualmente, para a cavidade hemocélica, banhando diretamente os tecidos. Ele retorna ao coração por várias rotas através da hemocele. O sangue dos artrópodes possui vários tipos celulares e, em alguns casos, os pigmentos respiratórios hemocianina ou, menos comumente, hemoglobina.

Sistema respiratório

Respiração efetuada pela parede corporal, brânquias, traquéias ou pulmões em livro (Figura 17.17).

Muitos artrópodes terrestres possuem um sistema traqueal altamente eficiente, o qual conduz o oxigênio diretamente para os tecidos e células. Esse sistema, que tende a impor limites ao tamanho do corpo, torna possível a manutenção de elevadas taxas metabólicas. Os artrópodes aquáticos freqüentemente respiram por meio de brânquias.

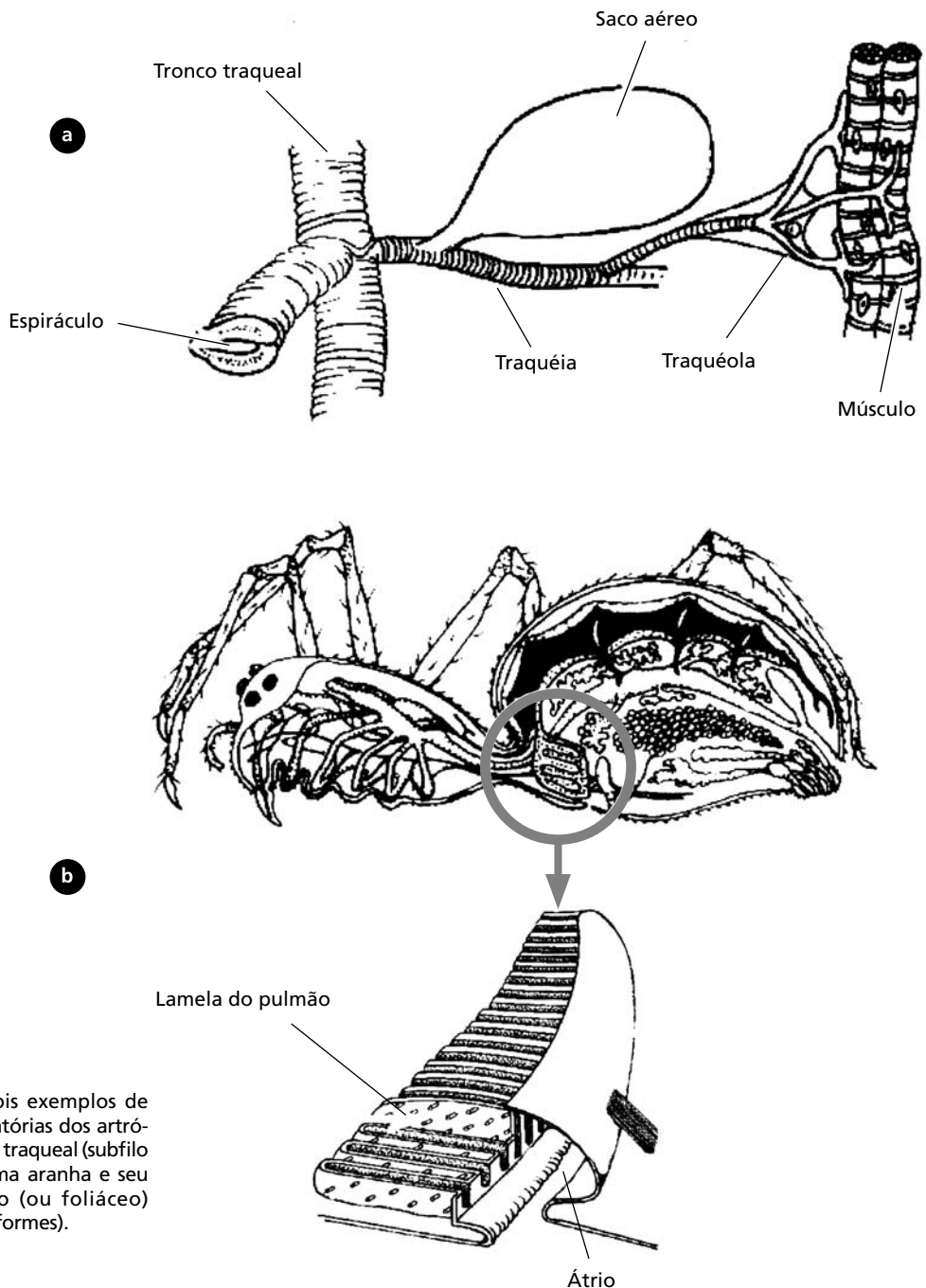


Figura 17.17: Dois exemplos de estruturas respiratórias dos artrópodes. (a) Sistema traqueal (subfilo Uniramia); (b) uma aranha e seu pulmão-em-livro (ou foliáceo) (subfilo Cheliceriformes).

Sistema excretor

Sistema excretor formado por glândulas coxais, antenais ou maxilares ou por túbulos de Malpighi (Figura 17.18).

Os túbulos de Malpighi se inserem no tubo digestivo posterior (proctodeu) e possuem a extremidade distal fechada. Eles se localizam na hemocoele, estando em contato direto com o sangue. Os elementos a serem excretados passam do sangue para os túbulos e destes para o tubo digestivo, onde são eliminados juntamente com as fezes.

As glândulas coxais, antenais e maxilares são projeções saculiformes, pareadas e cegas, que se localizam na hemocoele e se ligam, por meio de dutos, a poros excretores. As glândulas são nomeadas de acordo com a posição de seus poros excretores, que podem ser adjacentes aos apêndices coxais, antenais ou maxilares. Essas projeções saculiformes são derivadas do celoma. Assim, os seus dutos podem representar metanefrídios que originalmente drenavam a cavidade celomática. Os elementos a serem excretados passam do sangue para as projeções saculiformes, sendo eliminados pelos poros.

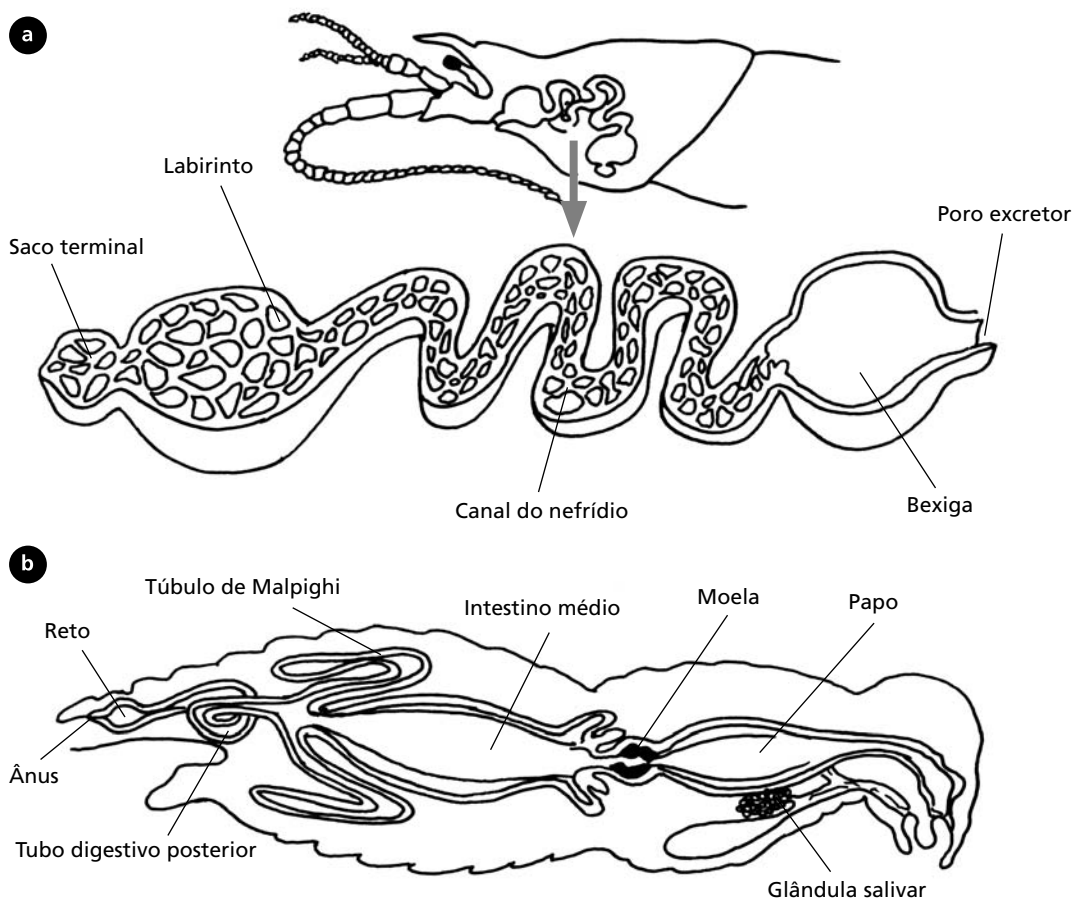


Figura 17.18: Dois exemplos de estruturas de excreção dos Arthropoda. (a) Glândula antenal (subfilo Crustacea); (b) túbulos de Malpighi (subfilo Uniramia).

Sistema nervoso

Sistema nervoso composto por um cérebro dorsal bem desenvolvido, o qual se conecta, por meio de um par de cordões que contornam o tubo digestivo, a uma corrente dupla de gânglios ventrais (Figura 17.16). O fusionamento de gânglios é comum em várias linhagens. Os órgãos sensoriais são bem desenvolvidos.

Os artrópodes apresentam um elevado grau de cefalização e desenvolvimento do cérebro. O aumento de tamanho do cérebro está relacionado à presença de órgãos sensoriais bem desenvolvidos, tais como olhos e antenas, e complexos comportamentos. O cérebro dos artrópodes apresenta três regiões distintas: protocérebro, deutocérebro e tritocérebro (Figura 17.19).

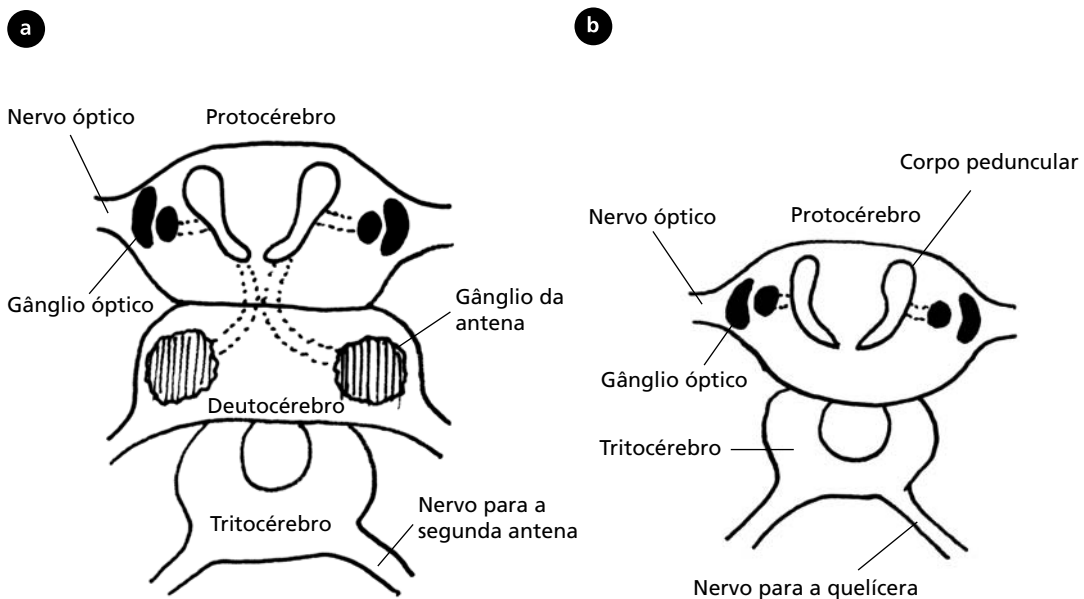


Figura 17.19: Diferentes tipos de cérebro no filo Arthropoda. (a) Cérebro com três regiões (protocérebro, deutocérebro e tritocérebro); (b) cérebro com duas regiões (protocérebro e tritocérebro), típico dos representantes do subfilo Cheliceriformes, os quais não têm antenas.

O protocérebro emite nervos para os olhos e atua na integração da fotorrecepção e movimentos. Ele coordena, provavelmente, os comportamentos mais complexos dos artrópodes. O deutocérebro emite nervos para as antenas (primeiras antenas dos crustáceos). As antenas não estão presentes nos quelicerados (aranhas, escorpiões, ácaros etc.; Figuras 17.1-17.3) e esses artrópodes não possuem o deutocérebro. O tritocérebro emite nervos para o lábio, trato digestivo, quelíceras dos quelicerados e segundas antenas dos crustáceos.

Uma grande variedade de órgãos sensoriais é encontrada nos artrópodes. Além das estruturas para a visão, como, por exemplo, os olhos compostos (olhos em mosaico), existem órgãos sensoriais para perceber o tato, odores, equilíbrio etc. (Figura 17.20).

Os artrópodes exibem comportamentos muito mais complexos do que aqueles da grande maioria dos demais invertebrados. A maior parte desses comportamentos é controlada geneticamente, não resultando de um processo de aprendizado. Entretanto, o aprendizado também possui um papel importante nos comportamentos exibidos por muitos artrópodes.

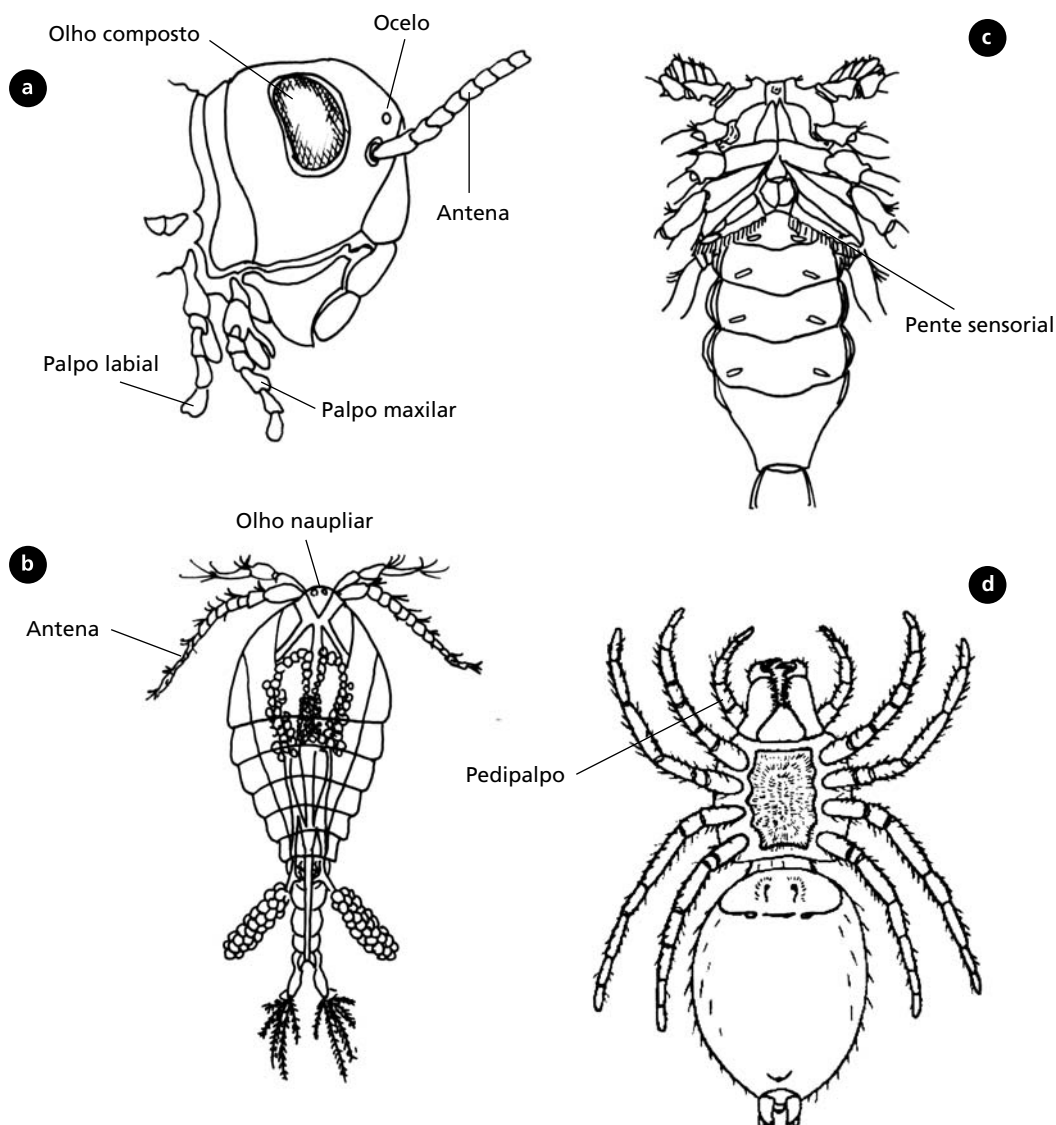


Figura 17.20: Algumas estruturas sensoriais dos artrópodes. (a) Cabeça de um inseto (subfilo Uniramia), vista lateral; (b) um copépodo (subfilo Crustacea), vista dorsal; (c) parte da área ventral do corpo de um escorpião (subfilo Cheliceriformes); (d) uma aranha (subfilo Cheliceriformes), vista ventral. As antenas, pentes sensoriais, palpos e pedipalpos possuem terminações nervosas que permitem a percepção de estímulos mecânicos e químicos. As outras estruturas assinaladas percebem estímulos luminosos.

Sistema reprodutor

Os sexos, geralmente, são separados (espécies dióicas) e órgãos reprodutores e dutos estão presentes. A fertilização é, freqüentemente, interna. Os artrópodes são, de uma maneira geral, ovíparos ou ovovivíparos e, usualmente, apresentam algum tipo de metamorfose. A partenogênese ocorre em vários grupos.

Muitos artrópodes utilizam apêndices especializados para o processo de cópula (**Figura 17.9**). A fertilização é interna nas formas terrestres, mas pode ser externa nas espécies aquáticas.

Os ovos de muitos artrópodes são do tipo centrolécito e ricos em vitelo. Nos ovos centrolécitos, o núcleo é circundado por uma pequena ilha de citoplasma não-nutritivo imerso em uma ampla massa de vitelo. Existe também uma esfera periférica de citoplasma não-nutritivo.

A maior parte dos artrópodes apresenta um tipo modificado de clivagem, chamado intralécito ou superficial, que está associado à presença de ovos centrolécitos (**Figura 17.21**). Após a fertilização, o núcleo sofre uma série de divisões mitóticas, mas não ocorre a formação de membranas celulares ou a clivagem do vitelo. O resultado, após a ocorrência de várias dessas divisões, é a formação de um ovo contendo um grande número de núcleos sinciciais imersos em uma massa de vitelo. À medida que as divisões continuam, os núcleos migram para a periferia, onde ocorre a formação de membranas celulares, as quais não se estendem para o interior do vitelo. Esse estágio de desenvolvimento representa uma estereoblástula. O desenvolvimento prossegue com a formação de uma camada germinativa primordial localizada em um dos lados do embrião. Essa camada origina o endoderma e o mesoderma e eventualmente forma o corpo do embrião.

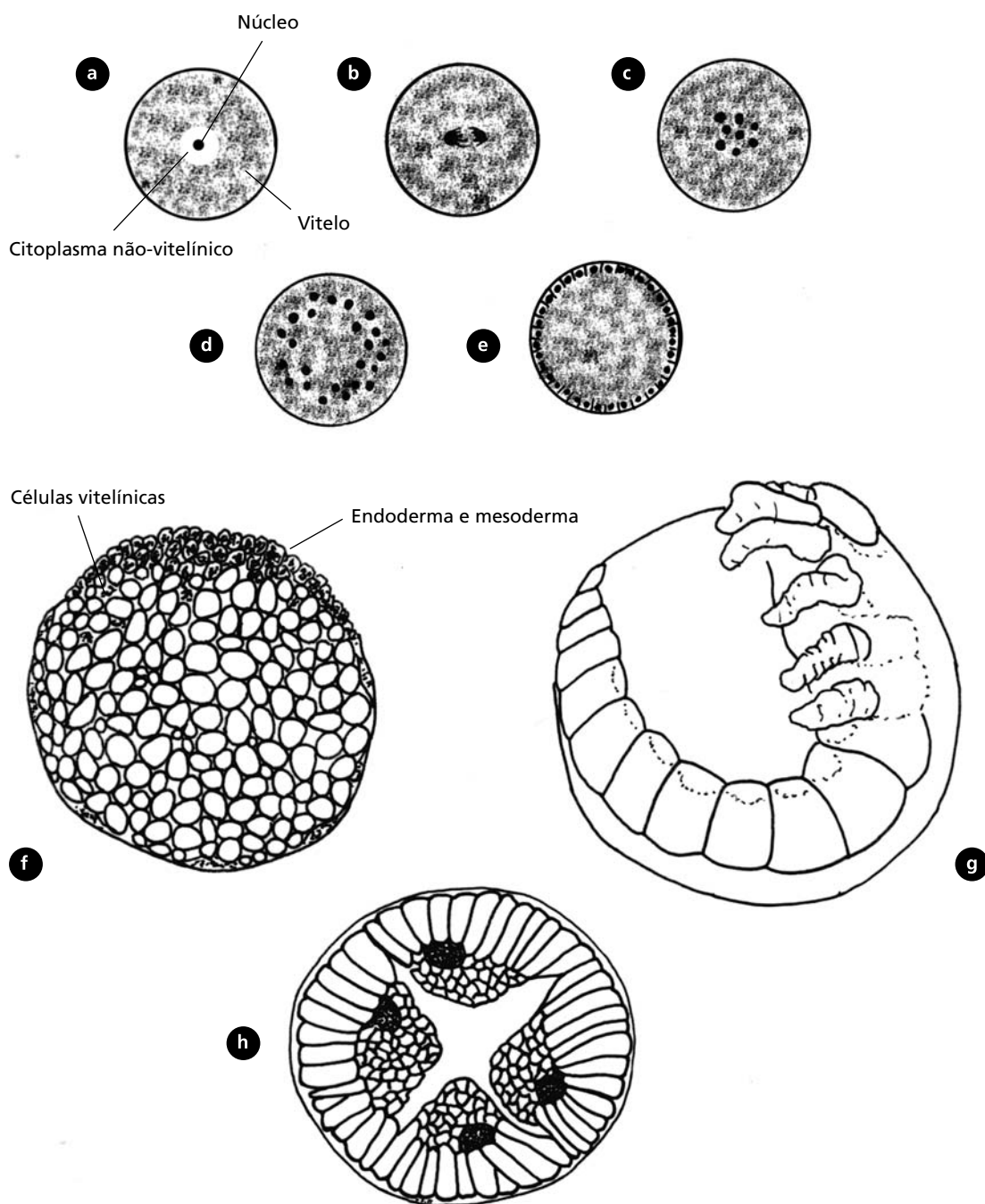


Figura 17.21: Ovo e desenvolvimento embrionário dos artrópodes. (a) Ovo centrolécito; (b) e (c) divisão nuclear no interior da massa de vitelo; (d) migração dos núcleos para a periferia do ovo; (e) blástula, membranas celulares passam a separar os núcleos adjacentes; (f) gástrula de uma aranha, mostrando o desenvolvimento da banda germinativa; (g) embrião se desenvolvendo em torno da massa de vitelo; (h) clivagem completa inicial de uma aranha.

CLASSIFICAÇÃO DO FILO ARTHROPODA

Os artrópodes são, geralmente, divididos em quatro subfilos.

- Subfilo Trilobita (trilobitas, grupo inteiramente fóssil; **Figura 17.8**).
- Subfilo Cheliceriformes (xifosuros, picnogônidos, escorpiões, aranhas, opiliões, ácaros etc.; **Figuras 17.1-17.3**).
- Subfilo Crustacea (cracas, camarões, caranguejos, siris, tatuís, tatuzinhos etc.; **Figura 17.4**).
- Subfilo Uniramia ou Atelocerata (milípedes, centípedes, insetos etc.; **Figuras 17.5-17.7**).

FILO ONYCHOPHORA

Os membros do filo Onychophora (do grego, *onyx* = garra + *pherein* = portar) são animais que possuem o corpo cilíndrico, alongado, com comprimento variando de 1,4cm até 15cm (**Figura 17.22**). Eles vivem em habitats úmidos, no solo das florestas, em regiões tropicais e subtropicais do planeta e em áreas temperadas do Hemisfério Sul. Os onicóforos, de uma maneira geral, são ativos apenas durante a noite ou quando o ar está bastante úmido. Aproximadamente 70 espécies de onicóforos são conhecidas.

O registro fóssil conhecido do filo Onychophora sugere que o grupo mudou pouco ao longo dos últimos 500 milhões de anos. Os membros do gênero fóssil *Aysheaia* (**Figura 17.23**), que foi descoberto no depósito de *BURGESS SHALE* (Cambriano Médio, Columbia Britânica, Canadá), são muito similares aos representantes modernos do filo.

BURGESS SHALE

Localidade canadense rica em fósseis de animais marinhos do Cambriano Médio. Os interessantes fósseis de *Burgess Shale*, incluindo o onicóforo *Aysheaia*, foram abordados pelo paleontólogo Stephen Jay Gould, no livro *Vida maravilhosa: o acaso na evolução e a natureza da história* (veja a referência completa no final desta aula).

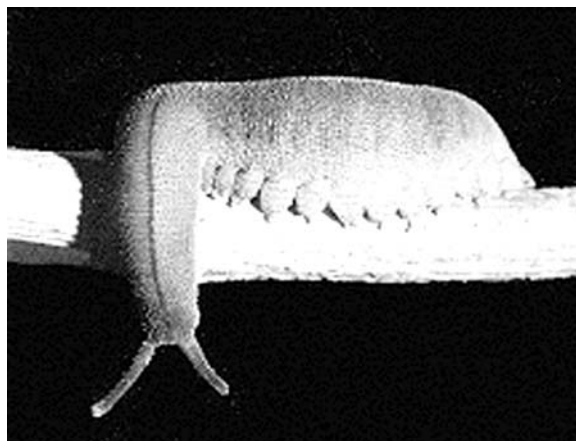


Figura 17.22: Filo Onychophora. Aspecto geral do corpo. A parte anterior do onicóforo está voltada para baixo do graveto. Observe as longas antenas e a grande quantidade de pernas.

O corpo dos Onychophora (Figura 17.24) não mostra sinais de segmentação externa, exceto pela presença de apêndices pareados. A pele é macia, de aspecto aveludado. Ela é revestida por uma fina cutícula flexível, a qual contém proteínas e quitina. Em termos de composição química e estrutura, a cutícula dos onicóforos é similar àquela dos artrópodes. Entretanto, ela nunca endurece como a cutícula dos artrópodes e é trocada em blocos, em vez de toda de uma vez.

A superfície corporal dos onicóforos é revestida por um grande número de pequenos tubérculos, os quais apresentam cerdas sensoriais. A cor do corpo pode ser verde, azul, laranja, cinza escura ou negra. Diminutas placas escamiformes localizadas sobre os tubérculos dão ao corpo um aspecto brilhante e aveludado.

Na cabeça, localiza-se um par de antenas bem desenvolvidas (Figura 17.24). Na base de cada antena, encontra-se uma estrutura ocelar similar àquelas observadas em anelídeos. A boca se situa ventralmente e apresenta um par de mandíbulas bem desenvolvidas, similares a garras. Ela é flanqueada por um par de papilas orais (Figura 17.24), as quais expelem uma secreção utilizada para a captura de presas e defesa. As pernas não são articuladas. Elas são pequenas, robustas e apresentam garras (Figura 17.24). A locomoção (arrastamento) dos onicóforos resulta de uma associação entre o trabalho das pernas e extensões e contrações do corpo geradas pela pressão hidrostática dos fluidos da hemocele.

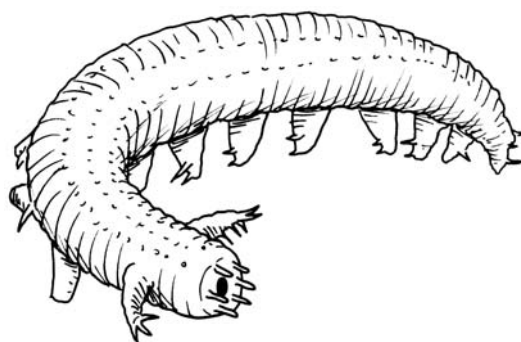


Figura 17.23: Filo Onychophora. *Aysheaia*, um onicóforo fóssil proveniente do depósito de *Burgess Shale* (Cambriano Médio, Columbia Britânica, Canadá).

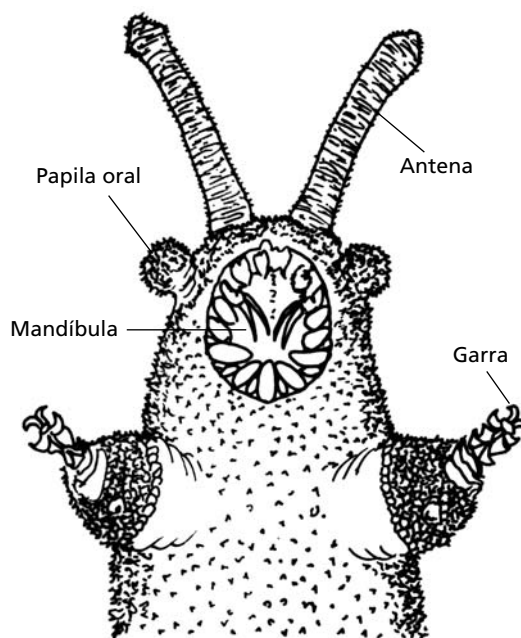


Figura 17.24: Aspectos da morfologia externa de um membro do filo Onychophora. Porção anterior do corpo.

A parede corporal dos Onychophora apresenta camadas de músculos similares às das dos Annelida. A cavidade corporal, entretanto, tem o aspecto de uma hemocele. Ela é dividida, de maneira imperfeita, em compartimentos ou seios, sendo bastante similar à cavidade dos artrópodes. Glândulas de muco, localizadas de cada lado do corpo, se abrem nas papilas orais (**Figura 17.25**). O onicóforo, para capturar uma presa ou ao se sentir ameaçado por um predador, libera através das papilas orais jatos de uma substância adesiva produzida pelas glândulas de muco. Essa substância endurece rapidamente.

A boca, que é circundada por lobos da pele, contém um dente dorsal e um par de mandíbulas laterais, os quais são utilizados para segurar e cortar as presas. O tubo digestivo (**Figura 17.25**) é reto e apresenta uma faringe muscular e um reto distintos. Glândulas salivares se abrem na faringe. Os onicóforos são, principalmente, predadores. Eles se alimentam de insetos, moluscos e vermes. Existem onicóforos que vivem nos ninhos dos cupins e se alimentam desses insetos.

O sistema excretor é constituído por nefrídios. Cada segmento do corpo de um onicóforo possui um par de nefrídios. Cada nefrídio é formado por uma vesícula, funil e duto ciliados e poro excretor, que se abre na base de uma perna. Além dos nefrídios, outros mecanismos para a excreção também estão presentes. Células absorventes da porção mediana do tubo digestivo excretam ácido úrico cristalino. Certas células pericardiais, que funcionam como nefrócitos, armazenam produtos de excreção retirados do sangue.

O aparelho respiratório apresenta traquéias que se ramificam por todas as partes do corpo. Elas se abrem para o exterior por meio de aberturas chamadas espiráculos, as quais se espalham por diferentes partes da superfície corporal. Os onicóforos, diferentemente de muitos artrópodes terrestres, não possuem a capacidade de fechar os espiráculos. Assim, essas aberturas acabam por facilitar a perda de água para o meio externo. Por esta razão, os onicóforos devem viver em ambientes bastante úmidos. O sistema traqueal dos onicóforos, provavelmente, originou-se independentemente daquele dos artrópodes.

O sistema circulatório, assim como aquele dos artrópodes, é aberto. Um coração dorsal, localizado no seio pericardial, apresenta um par de óstios por segmento.

O sistema nervoso (**Figura 17.25**) se caracteriza pela presença de um par de gânglios cerebrais com interconexões. Esses gânglios estão ligados a um par de cordas nervosas ventrais. Estas são bastante afastadas, mas possuem interconexões. Do cérebro, partem nervos para as antenas e região cefálica. As cordas nervosas emitem nervos para as pernas e parede corporal. Os órgãos sensoriais dos onicóforos incluem um par de ocelos nas bases das antenas, cerdas sensoriais em torno da boca e papilas tácteis no tegumento. Estão ainda presentes receptores higroscópicos, os quais orientam o onicóforo em direção ao vapor d'água.

Os onicóforos são dióicos e apresentam órgãos reprodutores pareados (**Figura 17.25**). Os machos produzem espermatóforos (cápsulas nas quais os espermatozoides são armazenados). O macho deposita os espermatóforos no dorso da fêmea, que pode acumular várias dessas cápsulas. O processo que leva à fecundação é bastante curioso. Células brancas do sangue da fêmea dissolvem a pele sob os espermatóforos. Os espermatozoides, então, penetram na hemocel da fêmea e migram pelo sangue até os ovários, onde ocorre a fertilização.

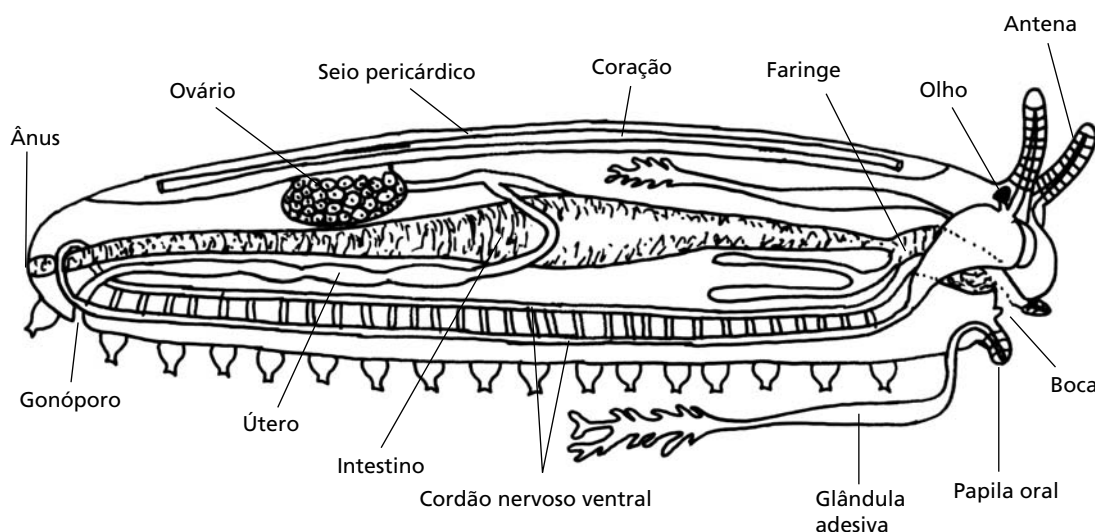


Figura 17.25: Aspectos da morfologia interna de um representante do filo Onychophora.

Os onicóforos podem ser ovíparos, ovovivíparos ou vivíparos. Na grande maioria dos membros do filo, os ovos se desenvolvem no interior do útero materno. Em algumas espécies, existe uma placenta, que liga o organismo materno ao embrião em desenvolvimento (formas vivíparas). Em outras espécies, os embriões se desenvolvem no útero sem a presença de uma ligação com a mãe (formas ovovivíparas). Apenas dois gêneros de onicóforos, ocorrentes na Austrália, incluem formas ovíparas. Os ovos são depositados em locais úmidos.

FILO TARDIGRADA

O filo Tardigrada (do latim, *tardus* = devagar + *gradus* = passo) inclui animais diminutos, os quais, geralmente, possuem menos de um milímetro de comprimento (**Figura 17.26**). A maior parte das espécies é terrestre e os indivíduos vivem no filme de água que recobre musgos e líquenes. Existem também espécies de água doce, que vivem sobre algas, musgos ou detritos depositados no fundo. Umas poucas espécies de tardígrados são marinhas, sendo seus indivíduos encontrados nos espaços intersticiais entre os grãos de areia, tanto em águas rasas quanto profundas. Ao todo, são conhecidas, aproximadamente, 400 espécies de tardígrados.



Figura 17.26: Aspecto externo de um representante do filo Tardigrada (vista ântero-lateral).

Assim como no caso dos membros do filo Onychophora, os Tardigrada também compartilham muitas similaridades com os artrópodes. O corpo dos tardígrados (**Figura 17.26**) é alongado e de forma cilíndrica ou oval. Uma região cefálica distinta não está presente. O tronco possui quatro pares de pernas não-segmentadas, pequenas e robustas, cada uma com um número de garras que varia de quatro a oito. A superfície corporal é revestida por uma cutícula não-quitinosa. Ao longo da vida de um tardígrado, ocorrem quatro ou mais mudas da cutícula. O processo de muda envolve também a troca do aparato bucal e das garras das pernas.

A boca dos tardígrados se liga a um tubo bucal que, por sua vez, termina em uma faringe muscular (**Figura 17.27**). Esta é adaptada para a sucção de líquidos. Esses curiosos animais possuem um par de estiletes, similares a agulhas, localizados lateralmente ao tubo bucal. Os estiletes são utilizados para perfurar as paredes celulósicas de células vegetais. A faringe é então empregada para sugar os conteúdos celulares. Existem também tardígrados que sugam os líquidos corporais de nematódeos, rotíferos e outros animais de pequeno tamanho. Na junção do estômago com o reto, estão presentes três glândulas que se abrem no sistema digestivo. Essas glândulas são frequentemente chamadas túbulos de Malpighi, pois acredita-se que elas atuem na excreção dos tardígrados.

Assim como nos artrópodes, a cavidade corporal dos membros do filo Tardigrada é uma hemocele (**Figura 17.27**). O celoma é reduzido e está restrito à cavidade das gônadas. Não existem sistemas para circulação e respiração. As trocas gasosas ocorrem através da parede corporal. A redução dos sistemas circulatório e respiratório pode estar associada ao processo de miniaturização do corpo, o qual é bastante peculiar no filo Tardigrada.

O sistema muscular dos tardígrados é formado por um determinado número de longas bandas musculares (**Figura 17.27**). A maior parte dessas bandas é composta por apenas uma célula muscular ou por um pequeno número de células. Músculos locomotores extrínsecos, que se estendem da parede corporal para os apêndices, estão presentes. Não existem músculos circulares associados à parede do corpo, mas a pressão do fluido na cavidade hemocélica pode atuar como um esqueleto hidrostático. Os tardígrados se movimentam utilizando as garras das pernas para se prender ao substrato. O movimento consiste em uma marcha com passos controlados por conjuntos de músculos antagônicos ou por músculos antagonizados pela pressão hemocélica.

O sistema nervoso (**Figura 17.27**) se caracteriza pela presença de um cérebro bem desenvolvido, o qual cobre a maior parte da superfície dorsal da faringe. Um par de conectivos liga o cérebro ao gânglio subfaringeano, o qual, por sua vez, se comunica com uma corda nervosa ventral dupla. Quatro pares de gânglios, associados às pernas, estão presentes na corda ventral. Os órgãos sensoriais dos tardígrados incluem cerdas (mais abundantes nas regiões anterior e ventral do corpo e nas pernas), um par de manchas oclares e cirros. Os últimos podem atuar na percepção de estímulos químicos.

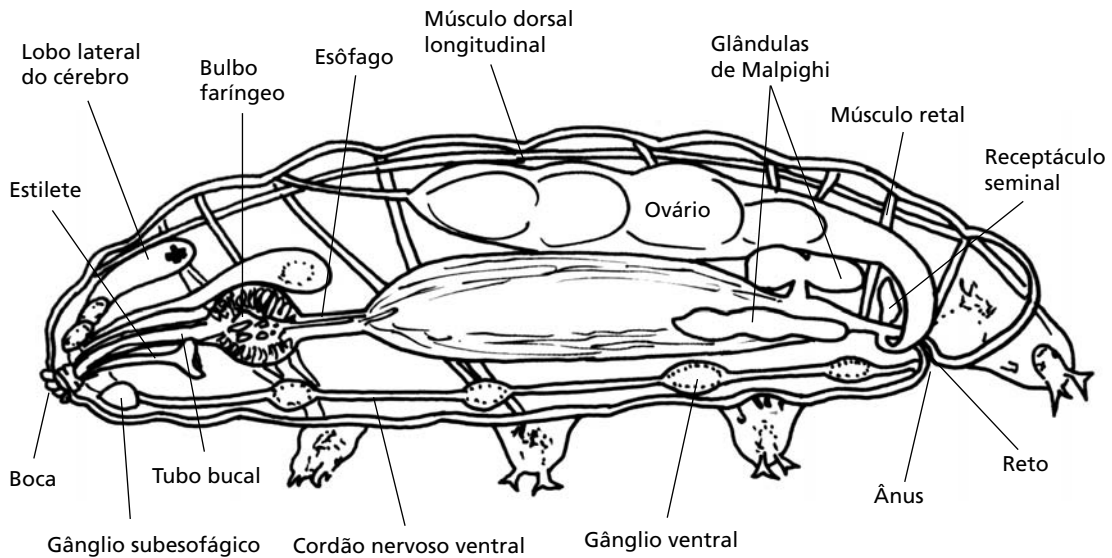


Figura 17.27: Aspectos da morfologia interna de um representante do filo Tardigrada.

Os tardígrados são, de uma maneira geral, dióicos. Existem espécies de água doce e terrestres (que vivem sobre musgos) nas quais apenas indivíduos do sexo feminino são conhecidos. Nessas espécies, a reprodução se processa por partenogênese. Nas espécies marinhas, em contrapartida, machos e fêmeas são conhecidos e estão presentes em quantidades similares.

A postura dos ovos dos tardígrados ocorre, aparentemente, apenas durante o processo de muda, quando o volume do fluido celomático é reduzido. As fêmeas de algumas espécies depositam os ovos na exúvia resultante da muda. Os machos se reúnem em torno da exúvia e liberam o esperma no interior dela. A fertilização em outras espécies é interna. Ela ocorre apenas durante o período de muda.

Uma das características mais curiosas e interessantes dos tardígrados terrestres é a sua capacidade de entrar em um estado de animação suspensa, chamado criptobiose, durante o qual o metabolismo é praticamente imperceptível. A quantidade de água do corpo do animal diminui fortemente durante a criptobiose, caindo de 85% para apenas 3%. Nessa situação, os tardígrados podem resistir à dessecação do ambiente, a extremos de temperatura, à radiação ionizante e à deficiência de oxigênio, além de outras situações adversas. Os tardígrados podem permanecer por vários anos em criptobiose.

FILOGENIA

Estudos filogenéticos realizados com base em dados moleculares (DNA ribossomal) sugerem que os Onychophora, Tardigrada e Arthropoda são parte de um grupo de filos chamado Ecdysozoa. Esse grupo inclui também os filos Kinorhyncha, Loricifera, Priapulida, Nematoda e Nematomorpha (você já estudou esses filos no nosso curso, juntamente com outros vermes pseudocelomados, Aulas 9 a 12). Um aspecto característico que se manifesta nos Ecdysozoa é a muda da cutícula.

Dentro do clado dos Ecdysozoa, é possível que os Onychophora, Tardigrada e Arthropoda formem um grupo natural ou monofilético (**Figura 17.28**). Os três filos compartilham algumas características aparentemente apomórficas ou derivadas: (1) redução do celoma; (2) hemocoele e sistema circulatório aberto; (3) apêndices ventrolaterais; (4) perda dos cílios ectodérmicos.

Dados morfológicos sugerem uma relação de grupos irmãos entre os Tardigrada e Arthropoda (**Figura 17.28**). Esse clado é sustentado pelas seguintes características: (1) perda das camadas musculares circulares e longitudinais associadas à parede do corpo, que são características dos Annelida; feixes musculares passam a se inserir na cutícula; (2) perda dos nefrídios metaméricos; (3) aparecimento das cerdas típicas dos artrópodes; (4) movimento do corpo produzido por passos efetuados pelas pernas. Características que sugerem a condição monofilética dos filos Onychophora, Tardigrada e Arthropoda são indicadas na **Figura 17.28**.

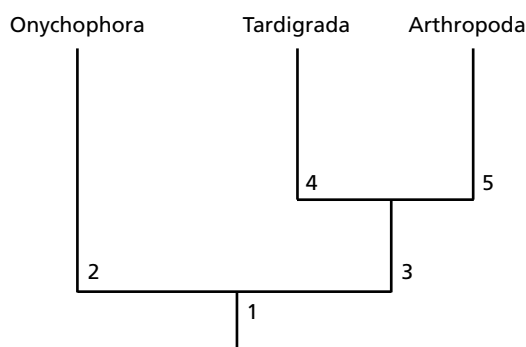


Figura 17.28: Hipótese filogenética descrevendo as relações entre os filos Onychophora, Tardigrada e Arthropoda. As sinapomorfias dos grupos monofiléticos são as seguintes. (1) Redução do celoma; hemocoele e sistema circulatório aberto; apêndices ventrolaterais; perda dos cílios ectodérmicos; (2) papilas orais e glândulas de muco; sistema hemal; (3) perda das camadas musculares circulares e longitudinais associadas à parede do corpo; feixes musculares passam a se inserir na cutícula; perda dos nefrídios metaméricos; aparecimento das cerdas típicas dos artrópodes; movimento do corpo produzido por passos efetuados pelas pernas; (4) perda do coração; perda dos nefrídios; (5) exoesqueleto rígido e articulado revestindo o corpo e apêndices, com escleritos característicos; presença da proteína resilina na cutícula; perda completa dos cílios (mesmo nos metanefrídios).

RESUMO

Nesta aula, você estudou as características gerais dos Arthropoda e de dois outros filos menores, Onychophora e Tardigrada, estes provavelmente relacionados ao primeiro filo. Os Arthropoda são protostomados que se caracterizam por apresentar um exoesqueleto quitinoso e apêndices articulados, os quais atuam na locomoção, alimentação, reprodução etc. O crescimento dos membros desse filo envolve a ocorrência de mudas (ecdises) periódicas. Você foi apresentado aos seguintes sistemas dos artrópodes: (1) parede corporal, apêndices e musculatura; (2) aparelho digestivo; (3) aparelho circulatório e cavidade corporal; (4) aparelho respiratório; (5) aparelho excretor; (6) sistema nervoso e órgãos sensoriais; (7) aparelho reprodutor. O filo Arthropoda inclui cerca de 900.000 espécies conhecidas. É o maior filo do reino Animalia.

O filo Onychophora, com cerca de 70 espécies conhecidas, inclui animais alongados que se caracterizam por apresentar, na área cefálica do corpo, um par de mandíbulas (similares a garras) na abertura bucal, um par de papilas orais flanqueando a boca (que liberam uma substância adesiva produzida pelas glândulas de muco), um par de antenas e um par de estruturas ocelares na base das antenas. O corpo é alongado, cilíndrico, e possui uma série de pequenas pernas não-articuladas, as quais são robustas e possuem garras. Os onicóforos vivem em habitats úmidos, no solo das florestas, em regiões tropicais e subtropicais do planeta e em áreas temperadas do Hemisfério Sul. Você estudou, nesta aula, os principais aspectos da morfologia e biologia dos onicóforos.

O filo Tardigrada inclui aproximadamente 400 espécies conhecidas. O corpo dos tardígrados é alongado e de forma cilíndrica ou oval. Uma região cefálica distinta não está presente. O tronco possui quatro pares de pernas não-segmentadas, pequenas e robustas, cada uma com um número de garras que varia de quatro até oito. A maior parte das espécies é terrestre e os indivíduos vivem no filme de água que recobre musgos e líquenes. Existem também espécies de água doce e marinhas. Uma das características mais curiosas dos tardígrados terrestres é a sua capacidade de entrar em um estado de animação suspensa (criptobiose), durante o qual o metabolismo é praticamente imperceptível. Os principais aspectos da morfologia e biologia dos tardígrados foram tratados nesta aula.

Estudos filogenéticos realizados com base em dados moleculares (DNA ribossomal) sugerem que os Onychophora, Tardigrada e Arthropoda são parte de um grupo de filos chamado Ecdysozoa. Dentro do clado dos Ecdysozoa, é possível que os Onychophora, Tardigrada e Arthropoda formem um grupo monofilético. Dados morfológicos sugerem uma relação de grupos-irmãos entre os Tardigrada e Arthropoda.

EXERCÍCIOS

1. O que são tagmas? Mencione dois ou mais exemplos de tagmas encontrados nos artrópodes.
2. Descreva, brevemente, as diferentes camadas do exoesqueleto dos artrópodes. Por que a muda (ou ecdise) é necessária para o crescimento dos artrópodes?
3. Qual característica relacionada à cavidade corporal é compartilhada pelos Arthropoda, Onychophora e Tardigrada? Caracterize o sistema circulatório em cada um desses filos.
4. O que é a criptobiose, um fenômeno que ocorre no filo Tardigrada?
5. Descreva, sucintamente, o aparelho respiratório dos Onychophora. Explique a possível relação que pode existir entre esse aparelho e o tipo de habitat onde os membros desse filo são encontrados.
6. Quais são as características morfológicas que sugerem que os Arthropoda, Onychophora e Tardigrada formam um grupo monofilético?

AUTO-AVALIAÇÃO

É importante que você tenha compreendido as principais características morfológicas, fisiológicas e biológicas dos membros dos filos Arthropoda, Onychophora e Tardigrada. Se você compreendeu bem essas características e respondeu corretamente às questões propostas nos exercícios, você, com toda certeza, está preparado para avançar para a Aula 18.

INFORMAÇÕES SOBRE A PRÓXIMA AULA

Na próxima aula, nós continuaremos o estudo do filo Arthropoda. Você será apresentado às principais características morfológicas e biológicas dos membros do subfilo Cheliceriformes.

Filo Arthropoda – Chelicerata I

AULA

18

objetivo

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

- Conhecer as principais características morfológicas, fisiológicas e biológicas dos membros dos subfilos Trilobita e Cheliceriformes.

Pré-requisitos

Aulas 1 a 17, especialmente a última.
Disciplina Introdução à Zoologia.
Noções básicas sobre Citologia e Histologia.
Noções básicas sobre diversidade
e filogenia dos animais.

INTRODUÇÃO

Na última aula, iniciamos o estudo do filo Arthropoda e de dois filis menores, considerados próximos aos artrópodes, os Onychophora e os Tardigrada. Conforme já foi mencionado, o filo Arthropoda constitui o grupo mais diversificado do reino Animalia.

Nesta aula, estudaremos as características morfológicas, fisiológicas e biológicas gerais dos subfilos Trilobita (ou Trilobitomorpha) e Cheliceriformes (ou Chelicerata). Como os representantes do subfilo Trilobita estão todos extintos, dispomos de poucas informações a respeito desse grupo. Assim, grande parte desta aula abordará o subfilo Cheliceriformes, mas não deixará de apresentar as principais características dos trilobitas.

SUBFILO TRILOBITA (OU TRILOBITOMORPHA)

Os Trilobitomorpha (do latim, *trilobito* = formado por três lobos + do grego, *morpha* = forma), ou simplesmente Trilobita, constituem um grupo que surgiu no Período Cambriano (570 a 510 milhões de anos atrás), diversificou-se bastante durante a Era Paleozóica, até desaparecer completamente no final do Período Permiano (290 a 250 milhões de anos atrás). Durante o Cambriano, existiram cerca de 24 ordens e subordens de trilobitas. A diversidade foi decrescendo até atingir, no Permiano, o menor número de ordens e subordens antes da extinção (Figura 18.1). Ao todo, são conhecidas aproximadamente 4.000 espécies de trilobitas. Todas eram marinhas.

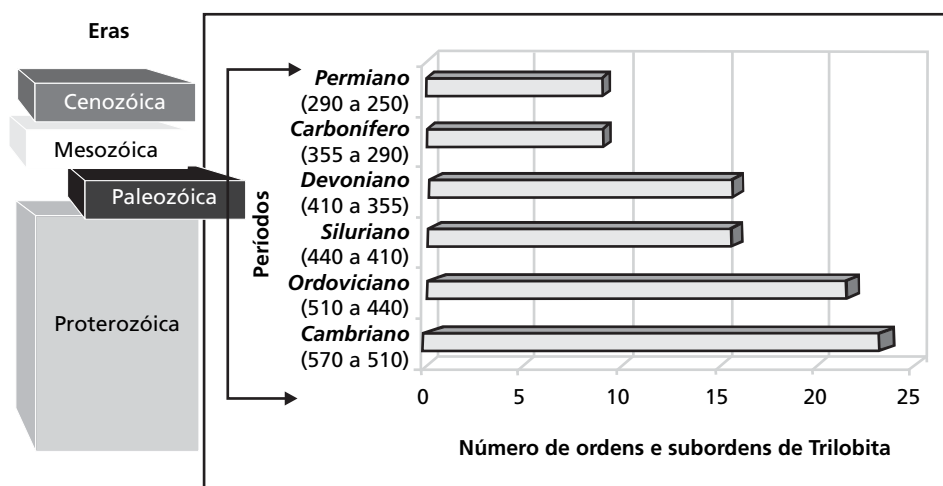


Figura 18.1: Variação da diversidade de trilobitas desde o Período Cambriano (há 570 milhões de anos) até o Permiano (há 250 milhões de anos).

No corpo dos trilobitas, podem ser distinguidas três partes (tagmas): a **cabeça**, o **tórax** e o **pigídio**. Dois sulcos longitudinais dividiam a parte dorsal do corpo (**Figura 18.2**), que era muito mais rígida que a ventral (**Figura 18.3**), em três lobos (por causa dessa característica, esses animais são chamados de trilobitas).

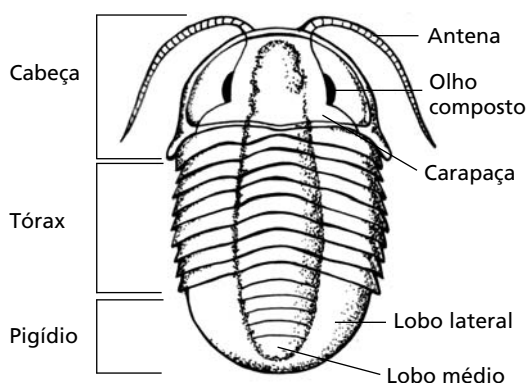


Figura 18.2: Aspecto do corpo de um trilobita em vista dorsal. Observe a organização do corpo em três lobos longitudinais.

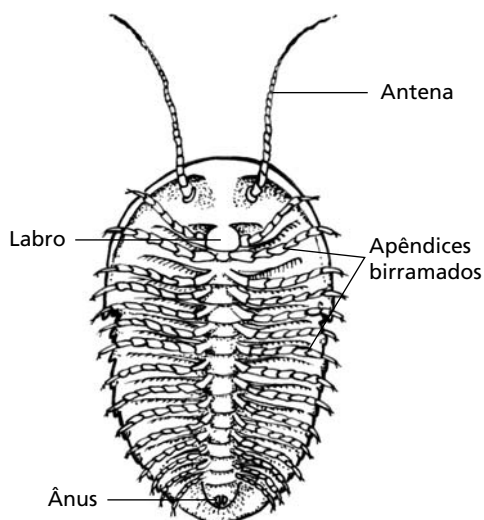


Figura 18.3: Aspecto do corpo de um trilobita em vista ventral. Observe os diversos apêndices birramados.

A cabeça, apesar de ser uma peça única, possuía sinais de segmentação (cinco ou seis somitos fundados recobertos por uma sólida carapaça dorsal) e continha um par de **antenas** e olhos compostos, a boca, o labro e quatro ou cinco pares de **apêndices birramados**. O tórax possuía um número variável de somitos ou segmentos. Na parte mais posterior (o pigídio), os somitos estavam fundidos em uma peça única e um telso pós-segmentar estava presente. Cada somito do tórax possuía um par de apêndices birramados. O pigídio também apresentava um número variável de apêndices birramados.

Os apêndices birramados (**Figura 18.4**) apresentavam uma parte locomotora (telopodito) e um ramo filamentososo (epipodito). Os filamentos, provavelmente, eram parte de uma estrutura branquial. Na base dos apêndices (coxa), estavam presentes estruturas trituradoras ou mastigadoras chamadas gnatobases (enditos). Estas estruturas, provavelmente, atuavam na fragmentação dos alimentos e na sua condução para a boca.

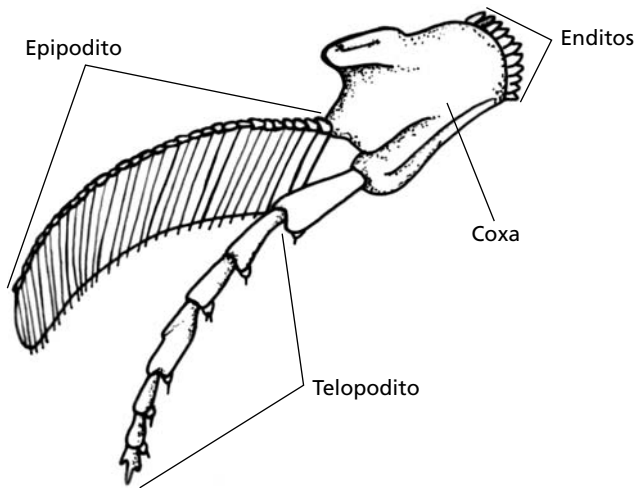


Figura 18.4: Apêndice birramado de um trilobita. O telopodito era o ramo locomotor e o epipodito, provavelmente, tinha função branquial.

Muitas espécies de trilobitas eram escavadoras de sedimento e alimentavam-se de detritos e restos orgânicos (animais e plantas). Provavelmente, várias espécies se locomoviam utilizando os apêndices birramados. Acredita-se que existiam espécies que se deslocavam também por rolamento do corpo, que assumia a forma esférica quando a cabeça se voltava ventralmente, aproximando-se do pigídio.

SUBFILO CHELICERIFORMES (OU CHELICERATA)

O subfilo Cheliceriformes (do grego *cheli* = garra) possui aproximadamente 70.000 espécies atuais. O registro fóssil do grupo é extenso e possui um grande número de formas marinhas, sendo algumas muito peculiares, como os “escorpiões aquáticos”, presentes na Era Paleozóica (570 a 250 milhões de anos atrás), que atingiam mais de 2m de comprimento (**Figura 18.5**). Provavelmente, os queliceriformes surgiram no Cambriano Inferior (570 milhões de anos atrás) ou no Pré-cambriano. Atualmente, a maior parte de seus integrantes vive no meio aéreo e poucas são as linhagens que retornaram ao meio aquático (como alguns ácaros, por exemplo).

O subfilo Cheliceriformes pode ser dividido em três classes:

- **Pycnogonida:** espécies marinhas conhecidas como “aranhas-do-mar”, por possuírem um aspecto bastante similar às aranhas verdadeiras (**Figura 18.6**). Estes animais vivem em águas rasas até 7.000m de profundidade.
- **Merostomata:** inclui grupos fósseis (“escorpiões aquáticos”, subclasse Eurypterida) (**Figura 18.5**) e curiosas espécies atuais (caranguejos-ferradura, subclasse Xyphosura) (**Figura 18.7**).
- **Arachnida:** grupo das aranhas, ácaros, escorpiões, opiliões e outros táxons menos conhecidos (**Figura 18.8**).



Figura 18.5: *Pterygotus (Acutiramus) buffaloensis* (Siluriano), um representante da subclasse fóssil Eurypterida (“escorpiões aquáticos”). Espécimes do gênero *Pterygotus*, como o aqui ilustrado, chegavam a três metros de comprimento.

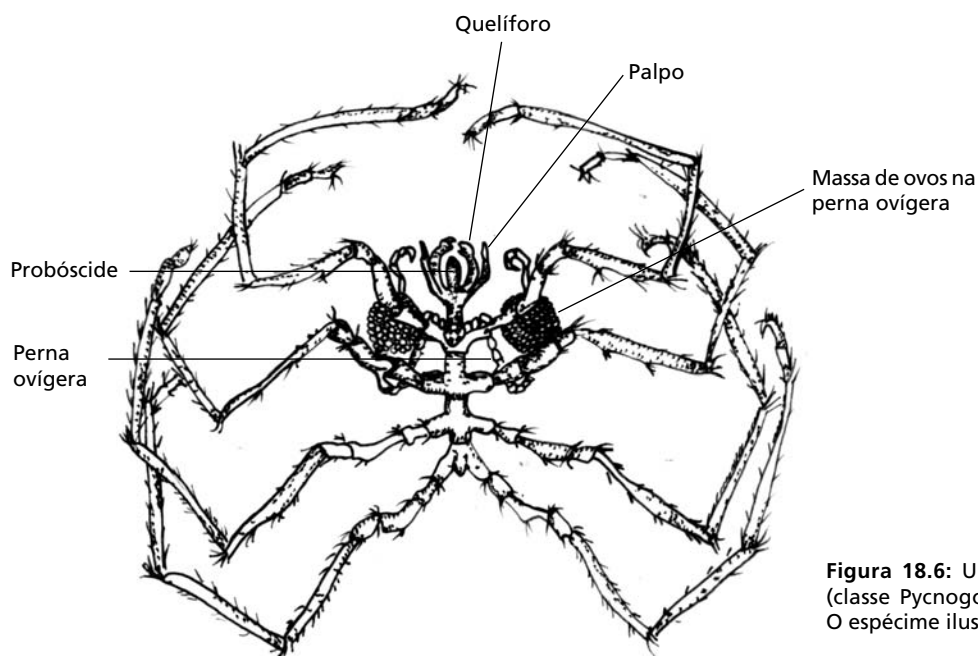


Figura 18.6: Uma aranha-do-mar (classe Pycnogonida), vista dorsal. O espécime ilustrado é um macho.

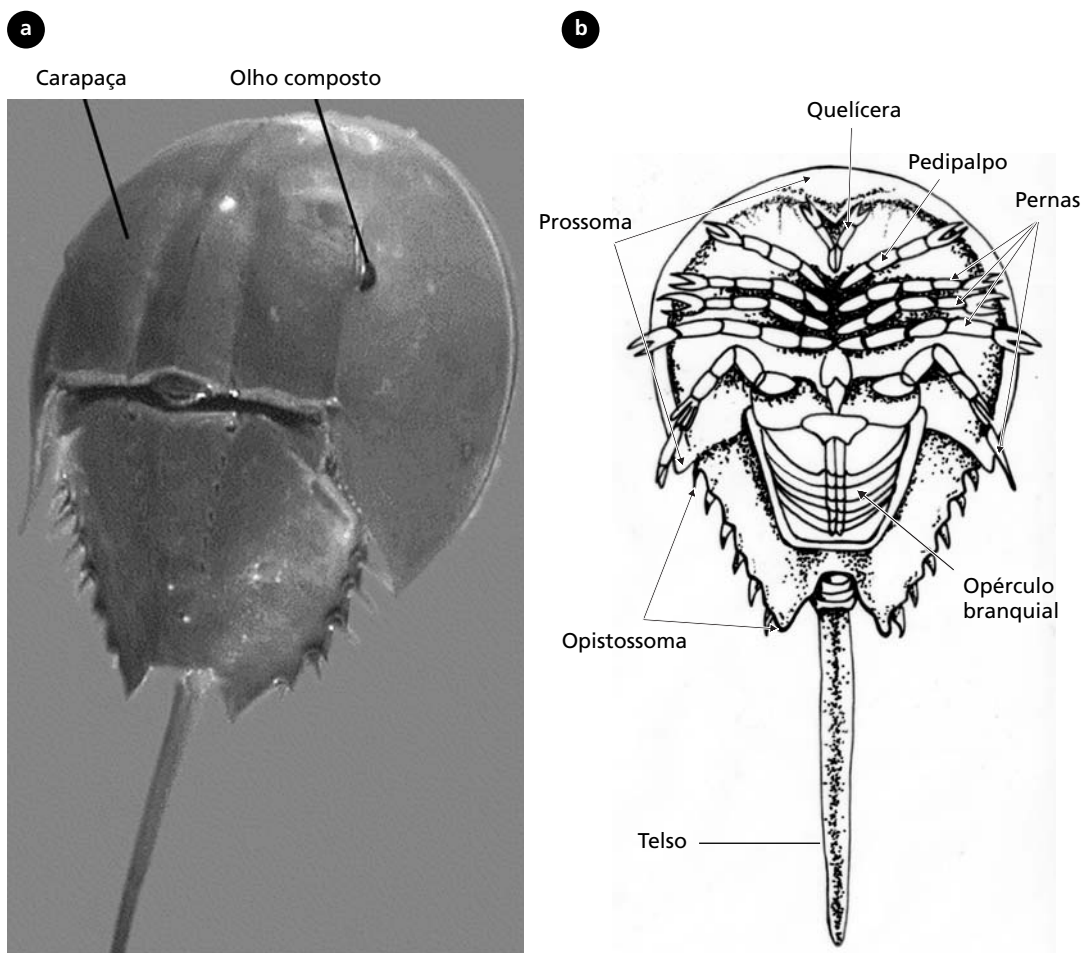


Figura 18.7: Aspectos da morfologia externa de um caranguejo-ferradura (classe Merostomata, subclasse Xyphosura). Corpo em vistas dorsal (a) e ventral (b).

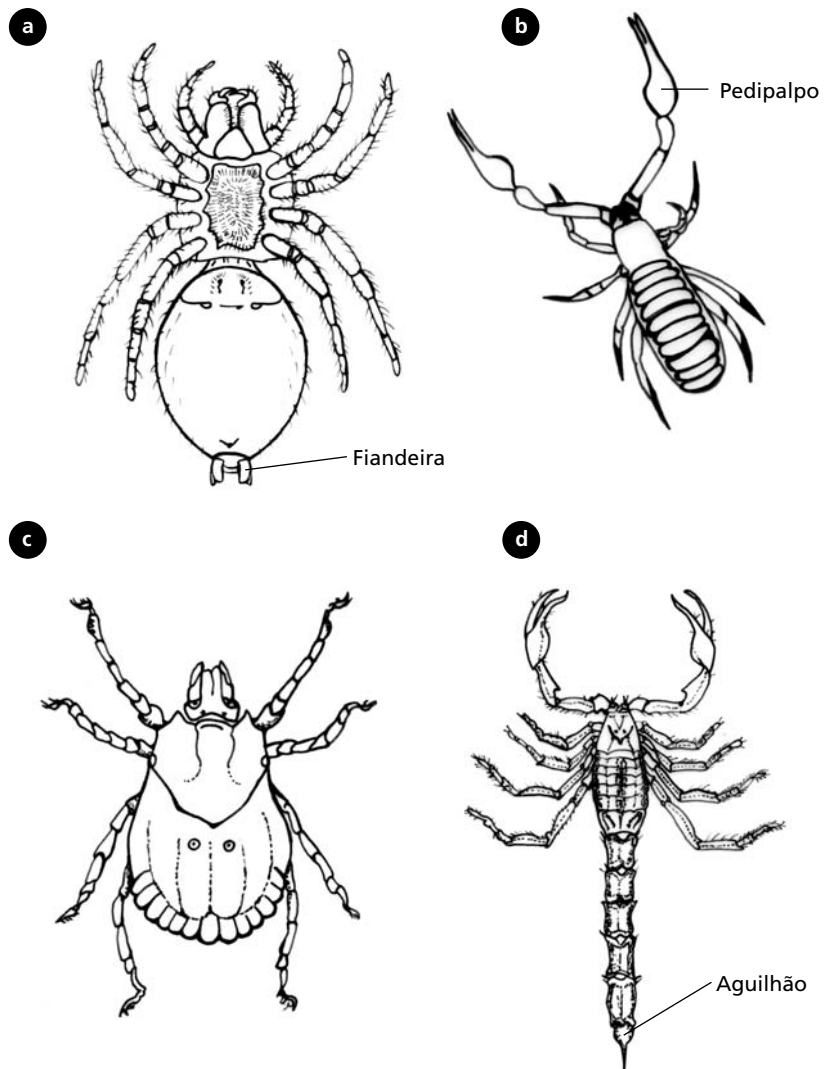


Figura 18.8: Alguns representantes da classe Arachnida: (a) aranha (ordem Araneae), vista ventral; (b) pseudo-escorpião (ordem Pseudoscorpiones), vista dorsal; (c) ácaro (ordem Acari), vista dorsal; (d) escorpião (ordem Scorpiones), vista dorsal. A seda produzida pelas aranhas é liberada pelas fiandeiras. Os pseudo-escorpiões liberam o seu veneno pelos pedipalpos e os escorpiões pelo aguilhão.

Os queliceriformes podem ser distinguidos de outros grupos de Arthropoda por apresentarem o corpo dividido em duas regiões (tagmas), o **prossoma** e o **opistossoma** (que pode apresentar ainda um telso terminal) (Figuras 18.7 e 18.8). O opistossoma, em alguns grupos, pode ser dividido em duas regiões: o mesossoma e o metassoma.

Ao contrário do que ocorre na maioria dos artrópodes, não é possível delimitar uma “cabeça” nos queliceriformes. Além disso, seus representantes não possuem antenas desenvolvidas, embora haja apêndices em todos os seis segmentos do prossoma. O primeiro par de apêndices é chamado **quelíceras** e o segundo, **pedipalpos** (Figura 18.7). Nos Pycnogonida, existe ainda um par adicional, situado entre os pedipalpos e o primeiro par de pernas, chamado **ovígeros** (Figura 18.6). Os outros quatro pares restantes são os **apêndices locomotores** (Figura 18.7). As quelíceras e os pedipalpos são especializados em vários grupos e exercem diferentes funções ao longo da vida dos queliceriformes, como alimentação, defesa, locomoção, cópula etc.

A seguir, abordaremos aspectos gerais da morfologia e fisiologia dos queliceriformes. Os seguintes tópicos serão considerados: tubo digestivo e alimentação, circulação, respiração, excreção, nervos e órgãos sensoriais e reprodução. As relações filogenéticas entre as classes do subfilo Cheliceriformes serão brevemente discutidas na parte final da aula.

Sistema digestivo e alimentação

A alimentação dos queliceriformes envolve a captura da presa, intensa digestão extracorpórea e, só então, a ingestão do material liqüefeito. Algumas exceções podem ser encontradas em grupos fitófagos e parasitos.

Muitos queliceriformes são generalistas, alimentando-se de moluscos, insetos, crustáceos etc. Existem casos registrados de predação de cobras e lagartos por escorpiões. Estes quelicerados são bastante conhecidos pela presença do agulhão, uma estrutura localizada no telso (Figura 18.8). Essa estrutura é responsável pela injeção de peçonha, a qual contém uma neurotoxina capaz de rapidamente paralisar e matar a presa.

As aranhas apresentam diversas estratégias para a captura de presas. Dois grandes grupos podem ser separados: aquele constituído de aranhas sedentárias que se utilizam de algum tipo de teia, armadilha ou rede para a captura (Figura 18.9); e outro, constituído de aranhas mais ativas que caçam ou armam emboscadas sem o uso direto de teias (Figura 18.10).

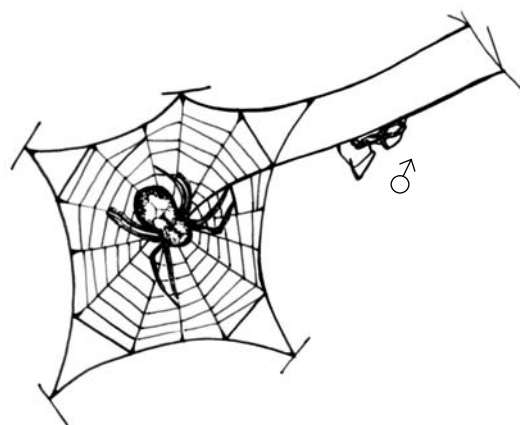


Figura 18.9: Uma aranha (sedentária) em sua teia. O indivíduo maior, na teia, é uma fêmea. O macho, menor, ligou um fio de seda à teia da fêmea, por meio do qual ele transmite vibrações para ela. Essas vibrações são parte do processo de corte.

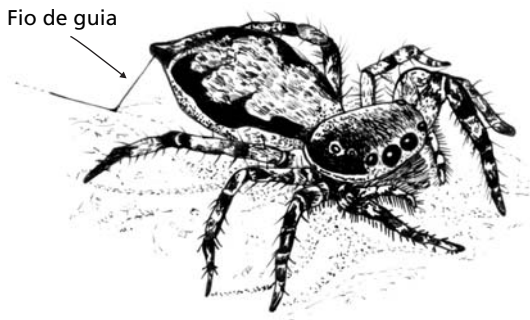


Figura 18.10: Uma aranha papa-moscas (caçadora errante). Observe os olhos bem desenvolvidos e o fio de guia, liberado por uma das fiandeiras no final do opistossoma. O fio de guia atua como um dispositivo de segurança, similar ao utilizado pelos escaladores de montanhas. A cena de uma aranha suspensa no ar, após cair de algum objeto, resulta da contínua produção do fio de guia.

O sistema digestivo dos queliceriformes (Figura 18.11) se apresenta como nos outros artrópodes (veja a Aula 17), tendo, entretanto, um estomodeu (tubo digestivo anterior) frequentemente composto por áreas especializadas. Em alguns grupos (Xiphosura), o estomodeu alonga-se e, em sua porção anterior, forma um esôfago, um papo e uma moela provida de estruturas esclerosadas que particionam (fragmentam) o alimento ingerido (Figura 18.12). Em muitos Arachnida, algumas porções do estomodeu são modificadas em órgãos de bombeamento (faringes musculares e estômagos elaborados) que auxiliam no processo de sucção do alimento liqüefeito.

O mesodeu (tubo digestivo médio), cuja função envolve tanto a digestão química final quanto à absorção do alimento, é provido de cecos digestivos pareados (divertículos). O número de cecos pode variar de grupo para grupo. Os Xiphosura possuem dois pares de cecos originando-se da parte anterior do mesodeu. Alguns Arachnida (aranhas e escorpiões, por exemplo) apresentam de quatro a seis pares de cecos no prossoma. Nas aranhas, cecos ramificados adicionais são observados no opistossoma. Ainda nas aranhas, o mesodeu pode expandir-se e formar uma “câmara espaçosa de mistura”, denominada bolsa estercorária, próxima à junção do mesodeu com o proctodeu (tubo digestivo posterior), o qual é extremamente curto nesse grupo. Os túbulos de Malpighi originam-se da parede do mesodeu, próximo à porção de onde também se origina a bolsa estercorária (Figura 18.11). O ânus, por sua vez, localiza-se no proctodeu (opistossoma), próximo às fiandeiras.

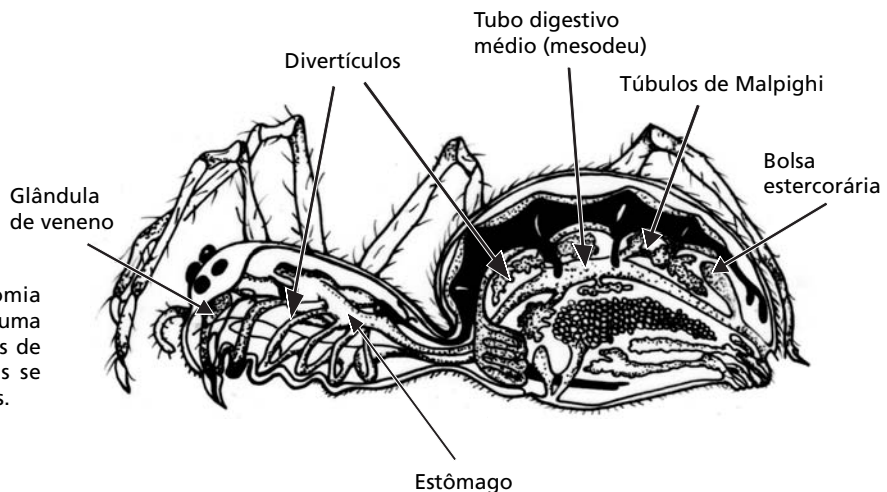


Figura 18.11: Anatomia do tubo digestivo de uma aranha. As glândulas de veneno das aranhas se abrem nas quelíceras.

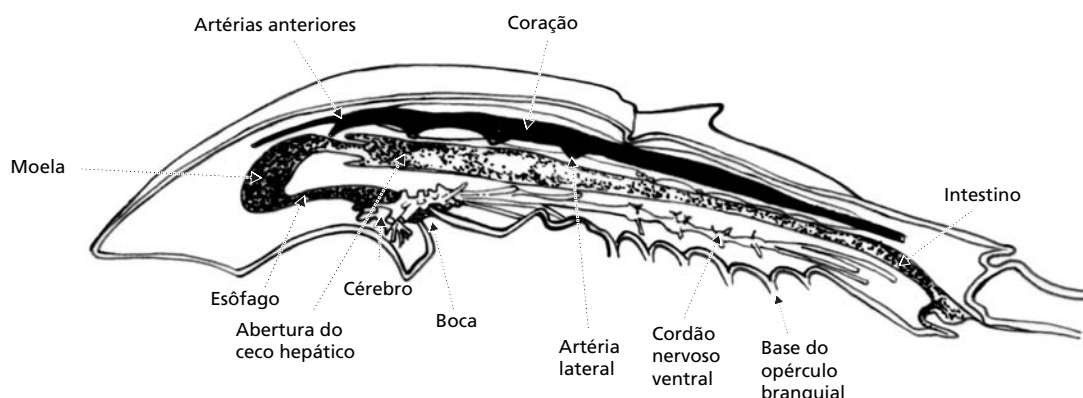


Figura 18.12: Aspectos da morfologia interna de um caranguejo-ferradura (classe Merostomata, subclasse Xyphosura). Corte sagital do corpo.

Em escorpiões, o primeiro par de cecos, localizado no prossoma, é modificado em glândulas salivares e é responsável por grande parte da produção de sucos digestivos usados na digestão preliminar do alimento (digestão extracorpórea). Os outros cinco pares localizam-se no opistossoma. Dois pares de túbulos de Malpighi originam-se na porção posterior do mesodeu. O ânus localiza-se no último segmento do opistossoma.

Em Pycnogonida, a forma da probóscide (**Figura 18.6**) reflete os hábitos alimentares dos representantes do grupo. Alguns utilizam-se de algas, mas a maioria é predadora, sendo sua dieta constituída, principalmente, de cnidários, anelídeos, moluscos e outros pequenos invertebrados. O trato digestivo, em Pycnogonida, estende-se da boca, na base da probóscide, até o ânus, que se abre no tubérculo pósterodorsal localizado no último segmento do “tronco”. Uma câmara dentro da probóscide porta estruturas esclerosadas que trituram e misturam mecanicamente o alimento ingerido. O mesodeu é constituído de cecos digestivos que se estendem para as pernas, fornecendo, assim, uma alta superfície de contato para digestão e absorção.

Sistema circulatório

No que concerne ao sistema circulatório dos Cheliceriformes, não há muita diferença daquele plano básico presente nos outros Arthropoda (veja a Aula 17). Entretanto, o sistema arterial pode ser mais desenvolvido, ou mais “completo”, do que nos outros grupos de Arthropoda. Além disso, a direção do fluxo da hemolinfa é bem definida e o seu volume total pode ser completamente direcionado a um órgão.

A complexidade do sistema circulatório está intrinsecamente relacionada ao tamanho do corpo do animal. Alguns Arachnida de pequeno porte (ácaros, por exemplo, **Figura 18.8**) e os Pycnogonida (**Figura 18.6**) perderam grande parte de suas estruturas. Nesse caso, até as trocas gasosas são comprometidas e realizam-se através de difusão pela cutícula. Em contrapartida, os Xiphosura (**Figura 18.7**), animais maiores, necessitam de mecanismos circulatórios mais complexos para o transporte de hemolinfa e outras substâncias. O grande coração tubular (**Figura 18.12**) dos xifosuros possui oito pares de óstios e é unido à parede do corpo por nove pares de ligamentos que se estendem através do pericárdio. Os órgãos desses grandes animais são supridos com hemolinfa, a partir de um extenso sistema arterial que se origina do coração e se abre na hemocele. No opistossoma, um vaso principal, situado ventralmente, origina uma série de vasos branquiais aferentes que se dirigem às brânquias-em-livro. Os vasos eferentes transportam hemolinfa oxigenada para um grande vaso branquiopericardial, retornando, em seguida, ao coração. O “sangue” dos queliceriformes possui capacidades de armazenamento e defesa contra microorganismos, além de poder ajudar no endurecimento da cutícula.

Sistema respiratório

As trocas gasosas ocorrem de uma forma única entre os Xiphosura: brânquias-em-livro (**Figura 18.7**) fornecem grande superfície de contato entre o oxigênio dissolvido na água do mar e a hemolinfa que percorre as lamelas constituintes dessa estrutura, condição bastante necessária em animais de grande porte.

Em aranhas, pulmões-em-livro (**Figura 18.13**) e traquéias representam as principais estruturas envolvidas nas trocas gasosas. As duas estruturas podem ocorrer isoladamente ou em conjunto em diferentes espécies. A presença de traquéias em aranhas parece ser uma condição derivada. Entretanto, essas estruturas, certamente, não são homólogas àsquelas presentes em insetos e miriápodes. Os pulmões-em-livro se situam no segundo ou no segundo e no terceiro segmentos do opistossoma. Espiráculos ou fendas pulmonares se abrem próximos à depressão epigástrica. Embora os pulmões-em-livro sejam estruturas de pequeno porte, seu arranjo estrutural fornece uma grande superfície de contato entre os fluidos do sistema circulatório e as “páginas” do pulmão-em-livro. As traquéias, por sua vez, abrem-se através de um ou dois espiráculos localizados posteriormente sobre o terceiro segmento do opistossoma.

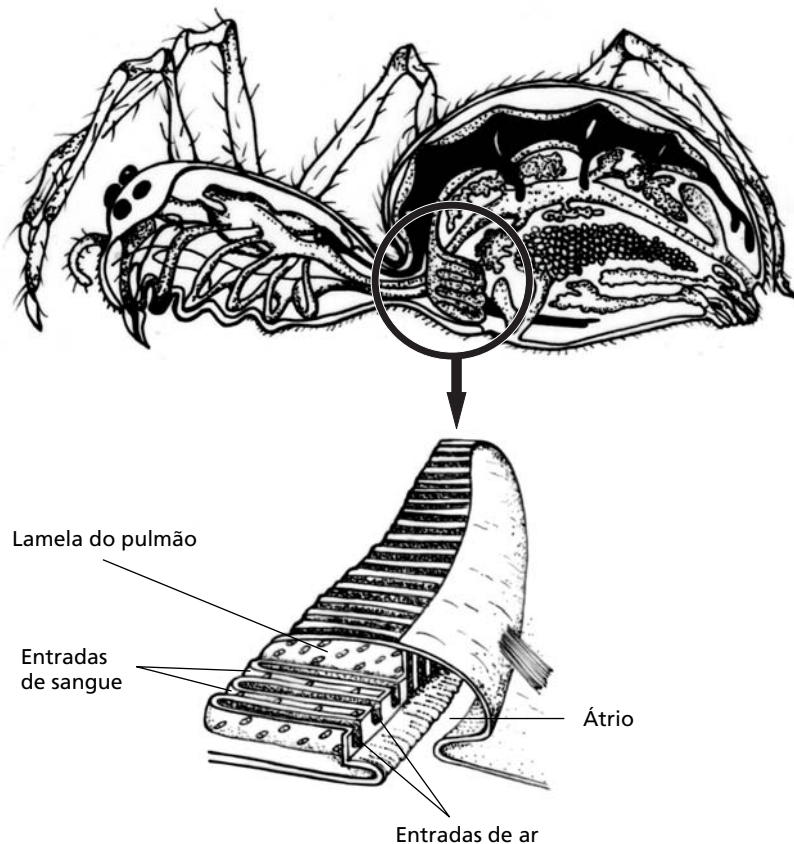


Figura 18.13: Pulmão-em-livro de uma aranha. As lamelas são as “páginas” do pulmão. As trocas gasosas entre o sangue (hemolinfa) e o meio externo (aéreo) ocorrem através dessas “páginas”.

Em animais de pequeno porte, como os ácaros e os Pycnogonida, as trocas gasosas se realizam através de difusão pela cutícula. Em Pycnogonida, ocorre ainda difusão pelos cecos gástricos. Uma pequena quantidade de hemolinfa é necessária, entretanto, como um meio difusor. A hemolinfa dos Cheliceriformes constitui-se principalmente de hemocianina como pigmento respiratório, a qual apresenta grande afinidade por oxigênio.

Sistema excretor

As principais estruturas relacionadas à excreção, em queliceriformes, são as glândulas coxais (Figura 18.14) e os túbulos de Malpighi (Figura 18.11), embora ocorra ainda a eliminação de excretas, em Pycnogonida, por difusão pelas paredes do corpo e do intestino. Os Xiphosura apresentam dois grupos de quatro glândulas coxais, arranjados ao longo das laterais do prossoma, próximos às bases dos apêndices (Figura 18.14).

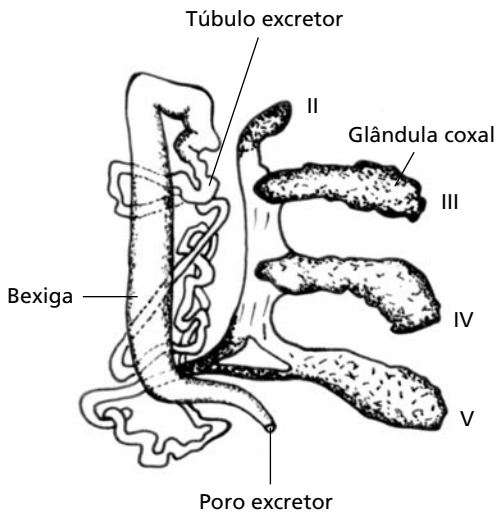


Figura 18.14: Aparelho excretor (com glândulas coxais) de um Xiphosura. (Os números romanos referem-se aos segmentos do corpo).

As glândulas de cada lado do corpo se ligam a um saco celomático, que, por sua vez, origina um longo duto (túbulo excretor). Este, por conseguinte, abre-se em uma ampla bexiga que se conecta a um poro excretor situado na base do último par de pernas. Compostos nitrogenados excretados são captados da hemocèle e conduzidos, em seguida, para fora do corpo. As glândulas coxais podem atuar na osmorregulação. Os cecos gástricos, provavelmente, ajudam no controle de cálcio, removendo-o da hemolinfa e lançando-o na cavidade intestinal.

Os problemas de excreção e de balanço hídrico são mais críticos nos Arachnida ocorrentes no meio aéreo. Muitos Arachnida apresentam glândulas coxais. Os túbulos de Malpighi (Figura 18.11) se originam na porção posterior do mesodeu e, portanto, não são homólogos aos dos insetos e miriápodes. Os túbulos se ramificam e atingem a hemocèle no opistossoma, local onde é acumulado ativamente muito dos excretos nitrogenados. Estes são absorvidos pelos túbulos e lançados no tubo digestivo, onde se misturam com as fezes.

Muito do material nitrogenado pode ser acumulado em células da parede do mesodeu, sendo lançado, em seguida, na cavidade intestinal. Nefrócitos localizados em várias áreas do prossoma auxiliam ainda na captura e no estoque desses compostos.

O ácido úrico e a guanina são os mais importantes componentes excretados em representantes do meio aéreo. Tais componentes são característicos pela sua baixa toxicidade, permitindo, assim, serem estocados e excretados de forma sólida, o que evita a perda demasiada de água no processo de excreção. O problema da perda de água na produção de urina fez com que muitas modificações comportamentais em queliceriformes fossem selecionadas. Hábitos noturnos, por exemplo, tornaram-se uma “tendência” em Arachnida.

Sistema nervoso e órgãos sensoriais

Como nos outros Arthropoda, o aspecto externo do corpo dos queliceriformes reflete a estruturação do sistema nervoso central. Vários graus de fusão do sistema nervoso e, conseqüentemente, do corpo do animal, são observados.

O cérebro (ou gânglio cerebral) é constituído pelo protocérebro e pelo tritocérebro; o deutocérebro não está presente (**Figura 18.15**). O protocérebro é responsável pela inervação dos olhos, enquanto o tritocérebro emite nervos para as quelíceras ou para os quelíforos. Nas aranhas, apesar de os nervos das quelíceras originarem-se no protocérebro, estudos histológicos mostram a conexão desses nervos à porção posterior do gânglio cerebral, abaixo do intestino. Uma massa ganglionar ventral, incluindo os gânglios fundidos dos segmentos do prossoma, origina os nervos ligados às pernas. As aranhas possuem ainda um par de gânglios que originam uma rede de outros nervos direcionados para o opistossoma.

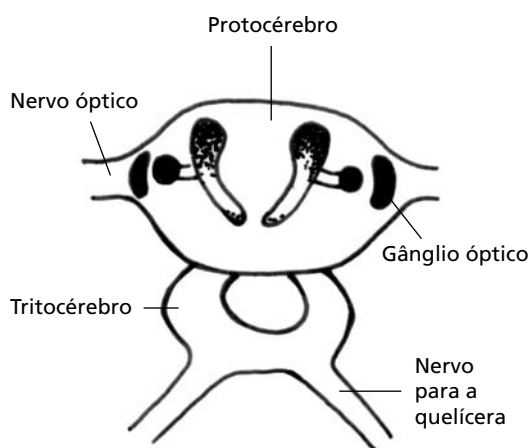


Figura 18.15: Estrutura do cérebro no subfilo Cheliceriformes. O protocérebro é responsável pela inervação dos olhos, enquanto o tritocérebro emite nervos para as quelíceras.

Várias estruturas sensoriais são encontradas nos Cheliceriformes. Cerdas (**Figura 18.16**) funcionam como mecanorreceptores em muitos grupos. Em Arachnida, tais cerdas denominam-se sensilas pilosas. Além disso, tricobótrios são comuns nos apêndices e se caracterizam pela pequena espessura e alta sensibilidade. Outras estruturas podem ainda ser encontradas, tais como os órgãos em fenda. Estes podem se dispor em grupos de fendas paralelas denominadas órgãos liriformes. São capazes de detectar uma ampla gama de estímulos mecânicos oriundos de deformações físicas da região da cutícula próxima. Funcionam como proprioceptores, georreceptores, receptores de som etc.

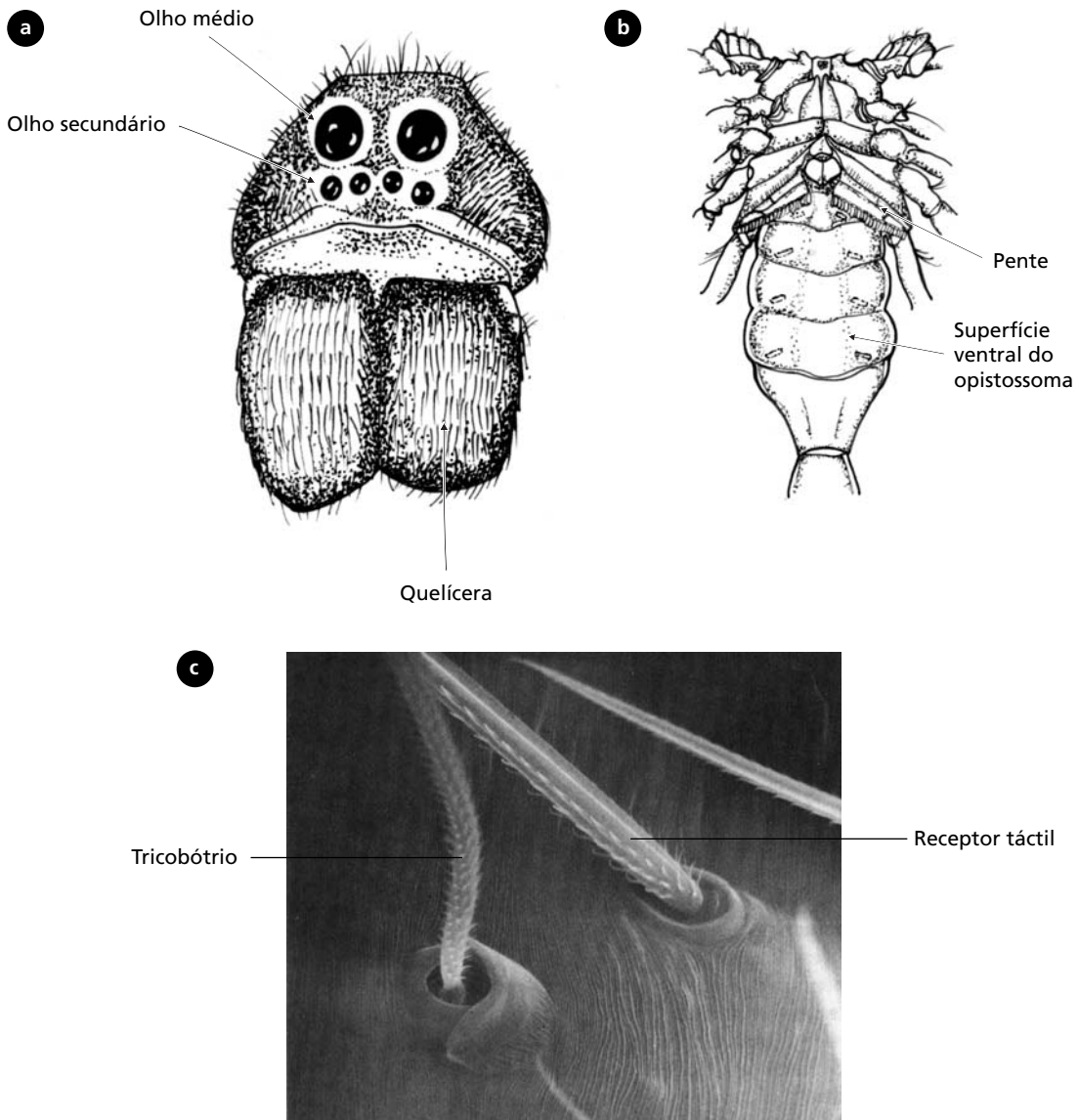


Figura 18.16: Alguns exemplos de estruturas sensoriais dos Cheliceriformes: (a) olhos de uma aranha; (b) pentes de um escorpião; (c) cerdas de uma aranha.

No que concerne aos fotorreceptores (**Figuras 18.7 e 18.16**), em Xiphosura, os olhos são dispostos próximos à linha mediana dorsal (um par de olhos simples) e lateralmente (um par de olhos compostos). Os olhos compostos se constituem de omatídeos e suas unidades de rabdoma, as quais não são encontradas em nenhum outro representante de queliceriformes. Em alguns Arachnida (aranhas), estão presentes apenas olhos simples (olhos principais e secundários), os quais são constituídos por grupos de ocelos. Um tubérculo formado por quatro olhos simples é encontrado nos Pycnogonida, podendo estar ausente naqueles representantes ocorrentes em grandes profundidades.

Os mais importantes quimiorreceptores dos Arachnida são representados por cerdas ocas, repletas de dendritos que se estendem até a sua extremidade, com aberturas em seus ápices. Tais cerdas são encontradas nos pedipalpos, em áreas ao redor da boca e nas extremidades dos apêndices, onde são mais abundantes. Os escorpiões possuem os pentes (**Figura 18.16**), estruturas localizadas na porção ventral do corpo e possivelmente usadas tanto na mecanorrecepção como na quimiorrecepção.

Reprodução

Os queliceriformes são dióicos e apresentam uma série de modificações comportamentais referentes ao acasalamento e que garantem o sucesso da fertilização. Poucas espécies são partenogenéticas (escorpiões, por exemplo).

A presença de um órgão masculino específico para a cópula não é comum (os opiliões e alguns ácaros possuem um pênis desenvolvido). A fertilização pode acontecer internamente ou durante a liberação dos ovos do corpo da fêmea. Grande quantidade de vitelo é produzida na maior parte dos ovos de queliceriformes, exceto nos Xiphosura. O desenvolvimento é direto, e tanto representantes ovíparos, ovovivíparos ou vivíparos podem ser encontrados. Em algumas aranhas, três estágios pós-embriônicos podem ser reconhecidos: a pré-larva, forma imóvel com segmentação incompleta e apêndices pouco desenvolvidos; a larva e a ninfa, que lembra o adulto. No que concerne aos Pycnogonida, os embriões, mantidos nos ovígeros (**Figura 18.6**), são liberados na forma de uma “larva protoninfal”, com seis pernas e freqüentemente vivendo associados a cnidários, moluscos ou equinodermos. A classe Pycnogonida é um dos poucos grupos a apresentar cuidado parental dos machos pelos embriões e jovens.

Quanto à manutenção de gametas, nos machos, o esperma maduro é transportado dos testículos à vesícula seminal, passando pelo gonoduto. Os gametas masculinos são guarnecidos em um espermatóforo (exceto nos Opiliones e em alguns Acari), produto de glândulas acessórias.

Formas diferentes de transferência do espermatóforo do macho para a fêmea podem ocorrer em diferentes grupos de Cheliceriformes, garantindo a sobrevivência dos gametas, principalmente no ambiente aéreo. Em aranhas, a transferência se dá a partir dos pedipalpos modificados (Figura 18.17), os quais são inseridos no gonóporo feminino (Figura 18.18). Outros grupos podem usar diferentes estruturas para a transferência: o terceiro par de pernas em Ricinulei e em Acari, e as quelíceras, tanto em Solpugida como em Acari. Muitos outros, ainda, depositam seus espermatóforos sobre o solo, deixando-os para a fêmea. Esse processo, bem como a fertilização, interessadamente, envolve complexos comportamentos de corte. São encontrados desde mecanismos que contam com a liberação de feromônios e com a execução de danças específicas até aqueles que podem envolver o contato corporal.

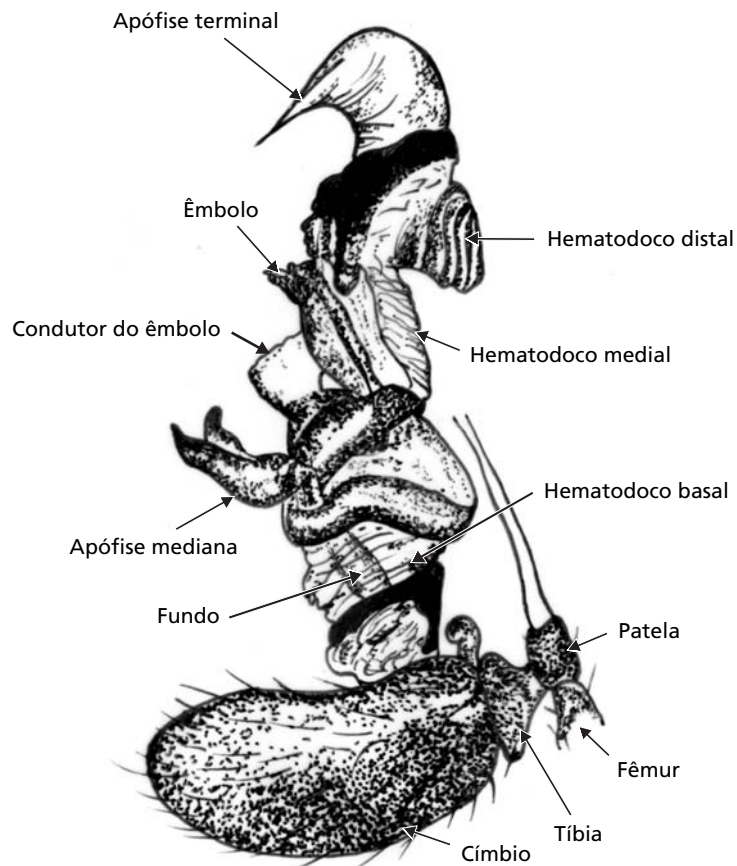


Figura 18.17: Pedipalpo masculino de uma aranha. Essa estrutura é utilizada para a transferência de espermatozoides para a fêmea.

Os ovos, nas fêmeas, são produzidos no ovário (Figura 18.18) e conduzidos até a espermateca, através do oviduto, só então havendo, na maior parte dos casos, a fertilização. Os ovos fertilizados são liberados para o meio através dos gonóporos. Estes podem se abrir em diferentes regiões do corpo nos Arthropoda. Em queliceriformes, abrem-se nos segmentos medianos do corpo. Nos Xiphosura, o primeiro par de apêndices do opistossoma localiza-se sobre os gonóporos, formando o opérculo genital. Os Pycnogonida apresentam gonóporos múltiplos distribuídos no segundo segmento da coxa de algumas ou de todas as pernas.

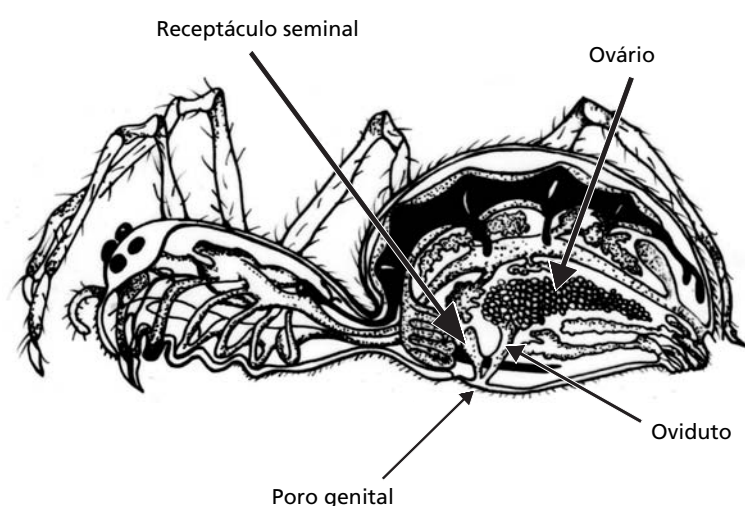


Figura 18.18: Órgãos reprodutores femininos de uma aranha.

Filogenia

Como você já sabe, o subfilo Cheliceriformes pode ser dividido em três classes: Pycnogonida, Merostomata e Arachnida. Algumas características (sinapomorfias) sugerem a condição monofilética do subfilo: (1) corpo dividido em prossoma e opistossoma, sem uma cabeça distinta; (2) deutocérebro ausente; (3) os primeiros apêndices corporais são as quelíceras (ou quelíforos); (4) os segundos apêndices são os pedipalpos (ou palpos); (5) tipicamente, quatro pares de pernas estão presentes.

Os Pycnogonida, denominados “aranhas-do-mar”, foram considerados de posição incerta durante muito tempo. O principal problema está relacionado à detecção de homologies de apêndices e segmentos do corpo entre os constituintes dessa classe e os grupos de Arthropoda conhecidos. Entretanto, estudos recentes de morfologia e de biologia molecular reforçam a proximidade filogenética dos integrantes da classe com os Merostomata e Arachnida, integrando-os ao subfilo Cheliceriformes (**Figura 18.19**). Os Pycnogonida compartilham as sinapomorfias já mencionadas com os outros queliceriformes.

Talvez os Pycnogonida constituam o ramo mais basal do subfilo Cheliceriformes, sendo o grupo-irmão de um clado formado pelos Merostomata e Arachnida (**Figura 18.19**). Este clado é caracterizado (1) pela presença de um escudo ou carapaça no prossoma e (2) pelo fato de o primeiro ou segundo segmento do opistossoma estar modificado como um somito genital. A **Figura 18.19** apresenta as características (apomorfias) que sugerem o monofiletismo das classes Pycnogonida, Merostomata e Arachnida.

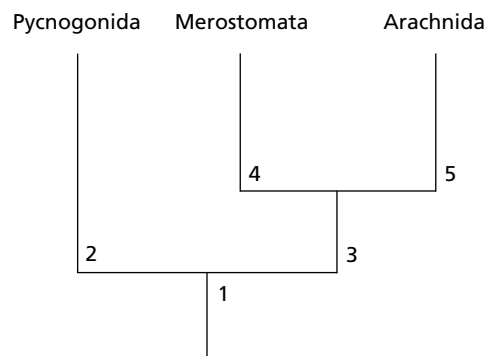


Figura 18.19: Hipótese filogenética descrevendo as relações entre as classes Pycnogonida, Merostomata e Arachnida. As sinapomorfias dos grupos monofiléticos são as seguintes: (1) corpo dividido em prossoma e opistossoma, sem uma cabeça distinta; deutocérebro ausente; os primeiros apêndices corporais são as quelíceras (ou quelíforos); os segundos apêndices são os pedipalpos (ou palpos); tipicamente, quatro pares de pernas estão presentes; (2) probóscide pré-oral exclusiva; pernas ovígeras; opistossoma reduzido ou ausente; pernas locomotoras com nove artículos; vários pares de gonóporos (em algumas ou em todas as pernas); (3) presença de um escudo ou carapaça no prossoma; primeiro ou segundo segmento do opistossoma modificado em um somito genital; (4) apêndices do opistossoma modificados como brânquias-em-livro; telso alongado; (5) apêndices do opistossoma reduzidos, perdidos ou modificados em fiandeiras ou pentes; com traquéias, pulmões-em-livro ou ambos.

RESUMO

Nesta aula, você estudou as características gerais dos subfilos Trilobita e Cheliceriformes. O primeiro é um grupo marinho inteiramente fóssil que surgiu no Cambriano, diversificou-se bastante durante a Era Paleozóica, até desaparecer no final do Permiano. Aproximadamente 4.000 espécies são conhecidas. No corpo dos trilobitas, podem ser distinguidos três tagmas: cabeça, tórax e pigídio, longitudinalmente divididos em três lobos. Outras características marcantes do grupo são a presença de olhos compostos, antenas e um número variável de apêndices birramados na cabeça, tórax e pigídio.

O subfilo Cheliceriformes possui, aproximadamente, 70.000 espécies atuais. Os membros desse subfilo, que inclui formas familiares como as aranhas e escorpiões, podem ser distinguidos de outros grupos de Arthropoda por apresentarem o corpo dividido em dois tagmas, o prossoma e o opistossoma. Apêndices estão presentes nos seis segmentos do prossoma: quelíceras, pedipalpos e quatro pares de pernas. Os queliceriformes não possuem antenas. Nesta aula, você aprendeu sobre os seguintes aspectos da morfologia e fisiologia dos queliceriformes: tubo digestivo e alimentação, circulação, respiração, excreção, nervos e órgãos sensoriais e reprodução. As relações filogenéticas entre as classes desse subfilo (Pycnogonida, Merostomata e Arachnida) foram abordadas na parte final da aula.

EXERCÍCIOS

1. Descreva resumidamente a morfologia externa do corpo no subfilo Trilobita, mencionando os tagmas e apêndices envolvidos.
2. Descreva brevemente a morfologia externa do corpo no subfilo Cheliceriformes, mencionando os tagmas e os principais apêndices envolvidos.
3. Quais características (apomorfias) sugerem o monofiletismo do subfilo Cheliceriformes?
4. Quais características (apomorfias) sugerem o monofiletismo das classes Pycnogonida, Merostomata e Arachnida? Qual é a hipótese mais aceita sobre o relacionamento filogenético entre essas classes?

AUTO-AVALIAÇÃO

É importante que você tenha compreendido as principais características morfológicas e biológicas dos membros dos subfilos Trilobita e Cheliceriformes. Se você compreendeu bem essas características e respondeu corretamente às questões dos exercícios avaliativos, certamente estará preparado para avançar para a Aula 19.

INFORMAÇÕES SOBRE A PRÓXIMA AULA

Na próxima aula, nós continuaremos o estudo do subfilo Cheliceriformes. Você será apresentado às principais características morfológicas e biológicas dos membros das classes Pycnogonida, Merostomata e Arachnida.

Filo Arthropoda – Chelicerata II

AULA

19

objetivos

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

- Distinguir as classes dos queliceriformes: Pycnogonida, Merostomata e Arachnida, com base nas características morfológicas apresentadas.
- Aprender as características morfológicas diagnósticas das subclasses que compõem a classe Merostomata: Eurypterida e Xiphosura.
- Conhecer as características morfológicas diagnósticas das ordens que compõem a classe Arachnida: Uropygi, Amblypygi, Schizomida, Palpigradi, Araneae, Ricinulei, Pseudoscorpiones, Scorpiones, Solpugida, Opiliones e Acari.

Pré-requisitos

Aulas 1 a 18, especialmente a última.
Disciplina Introdução à Zoologia.
Noções básicas sobre Citologia e Histologia.

INTRODUÇÃO

Na Aula 18, você estudou as características gerais dos artrópodes queliceriformes e aprendeu que esse subfilo inclui três classes: Pycnogonida, Merostomata e Arachnida. Você também aprendeu que os queliceriformes apresentam um corpo tipicamente dividido em dois tagmas: o prossoma ou cefalotórax e o opistossoma ou abdome (exceto Pycnogonida). Esses artrópodes não apresentam antenas, mas possuem seis pares de apêndices segmentados e unirremes no prossoma:

- um par de quelíceras;
- um par de pedipalpos;
- quatro pares de pernas locomotoras.

Nesta aula, estudaremos a diversidade dos queliceriformes, especialmente os diferentes subgrupos de Merostomata e Arachnida. Algumas delas vocês já conhecem, bem como as aranhas, os escorpiões ou mesmo os ácaros e carrapatos. A maioria deles é terrestre e de vida livre, muitos são predadores e possuem glândulas de veneno ou ferrões venenosos, com os quais matam suas presas.

CLASSE PYCNOGONIDA (DO GREGO, *PYKNO* = COMPACTO, *GROSSO* + *GONIDA* = JOELHO)

Os representantes dessa classe são chamados pantópodes ou aranhas-do-mar, devido a sua aparente semelhança com as aranhas terrestres. Ocorrem desde praias até profundidades maiores que 3.000m e são mais abundantes em mares polares. Esse grupo já foi relacionado a outros grupos de artrópodes e até com onicóforos e poliquetas, mas atualmente tem sido considerado mais relacionado aos queliceriformes, embora ainda permaneçam dúvidas quanto à homologia de várias regiões de seu corpo.

São animais de corpo pequeno, com tagmatização diferente dos demais artrópodes. A região anterior do corpo possui uma probóscide que varia em forma e tamanho nas diferentes espécies e na extremidade da qual se abre a boca. Dorsalmente, possui um tubérculo onde se posicionam quatro olhos simples. Essa região também apresenta pares de apêndices segmentados:

- os **quelíferos**, apêndices **QUELADOS** ou não;
- os **palpos**;
- o primeiro par de **pernas locomotoras**;
- os **ovígeros** (pernas modificadas que carregam os ovos embrioados em desenvolvimento).

QUELA

Do latim, *chela* = pinça. Diz-se de uma estrutura ou apêndice em forma de pinça, constituído por uma parte móvel e outra fixa.

A segunda região do corpo é um tronco que apresenta dois pares de processos laterais dos quais nascem os segundo e terceiro pares de pernas. O quarto e último par de pernas se localiza na pequena região posterior do corpo, na qual existe um pequeno tubérculo dorsal, provavelmente representando o opistossoma ou abdome vestigial (Figura 19.1).

As características mais marcantes da morfologia desse grupo com relação aos demais artrópodes são: (1) a presença de gonóporos múltiplos em algumas ou em todas as pernas e (2) a existência de espécies com mais de quatro pares de pernas (cinco ou seis), fenômeno único entre os artrópodes.

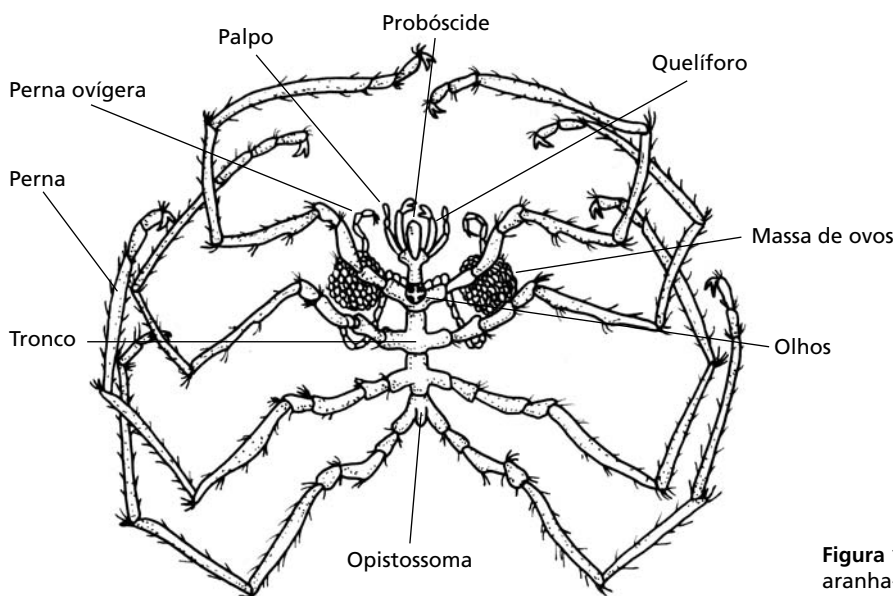


Figura 19.1: Pycnogonida ou aranha-do-mar macho.

CLASSE MEROSTOMATA (DO GREGO, *MEROS* = PARTE, *PORÇÃO* + *STOMATO* = BOCA, ORIFÍCIO)

Os Merostomata surgiram no Paleozóico, muito provavelmente, no final do Pré-cambriano ou no Cambriano, sendo muito comuns nos mares do Ordoviciano, Siluriano e Devoniano, dos quais se conhecem muitos fósseis. Entretanto, atualmente, são conhecidas apenas cinco espécies viventes, todas da subclasse Xiphosura.

Os merostomados são quelicerados marinhos, que possuem o **prossoma** coberto por uma grande carapaça e o **opistossoma** pode ser dividido em **mesossoma** e **metassoma** ou não ser dividido. Os olhos são geralmente reduzidos, os pedipalpos são semelhantes às pernas locomotoras e o opistossoma apresenta **apêndices branquiais achatados (brânquias-em-livro, brânquias foliáceas ou lamelares)** e um longo telso na forma de lança.

Subclasse Eurypterida

Esse grupo foi dominante nos mares do Paleozóico e alguns chegavam a alcançar 3m de comprimento. Provavelmente eram capazes de nadar ou de se rastejar no fundo da água salgada ou mesmo salobra. O último par de apêndices do prossoma é alargado e achatado na forma de remo, e eles, possivelmente, os usavam com essa função (Figura 19.2). Existem algumas evidências que levam os pesquisadores a acreditar que foram capazes de adquirir hábitos semiterrestres.

O opistossoma segmentado apresentava um mesossoma mais alargado com apêndices em forma de escamas e um metassoma estreito. As quelíceras eram extremamente reduzidas em algumas espécies ou bem desenvolvidas e **queladas** em outras, o que pode demonstrar que esses animais apresentavam hábitos e estratégias alimentares bastante diversos.

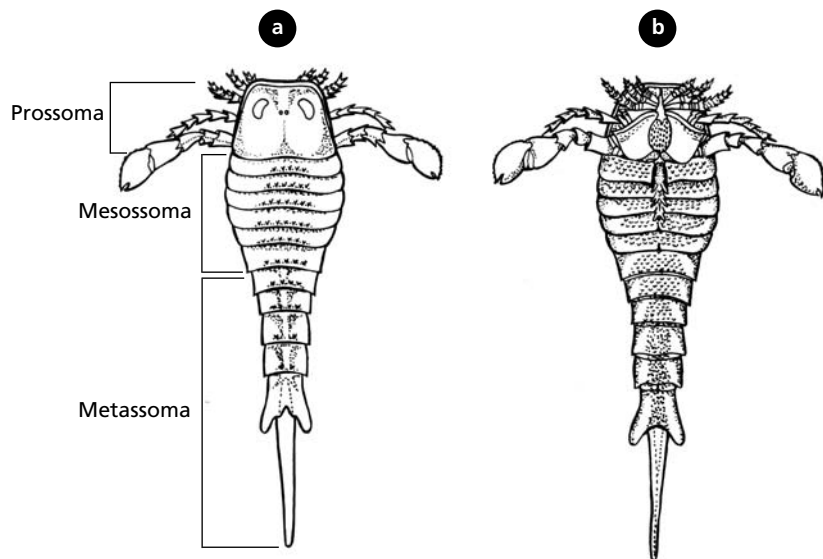


Figura 19.2: Merostomata, subclasse Eurypterida, em vista dorsal (a) e ventral (b).

Subclasse Xiphosura

Esse grupo inclui muitas formas fósseis e cinco espécies viventes de límulos. A espécie mais estudada é *Limulus polyphemus*, que vive em águas calmas e rasas da costa do Atlântico Norte (Figura 19.3).

A carapaça que recobre o prossoma é convexa, não-segmentada e possui uma forma de ferradura. Apresentam dois olhos compostos laterais, dois olhos simples medianos e glândulas coxais para excreção no prossoma. O opistossoma não é segmentado, nem dividido, e sua carapaça apresenta espinhos móveis laterais. Possuem seis pares de apêndices lamelares no opistossoma, o primeiro par fusionado no meio, formando uma placa única que cobre os gonóporos e funcionando como um **opérculo genital**.

Os cinco pares restantes são brânquias-em-livro. As **quelíceras**, os **pedipalpos** e as **pernas** são todos quelados. Na coxa do quarto par de pernas há delicados processos, denominados **flabelos**, que servem para limpar as brânquias. Nesse mesmo par de pernas há também um par de apêndices reduzidos, chamados **quilárias**, de função desconhecida.

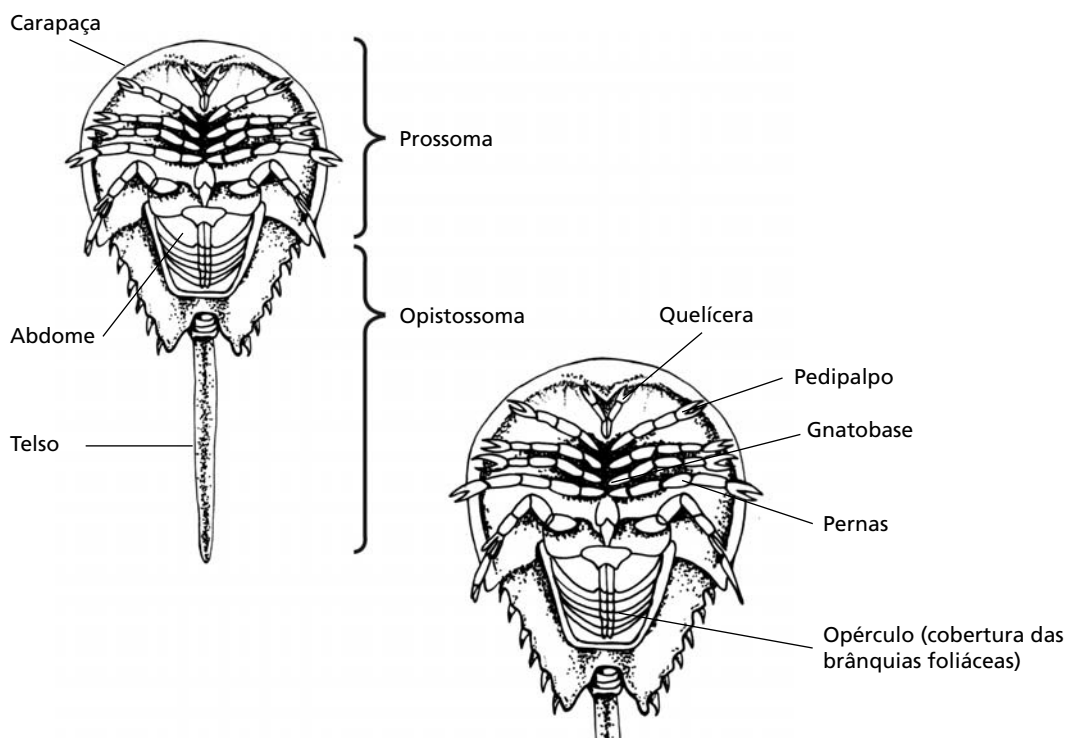


Figura 19.3: Límulos – Merostomata, subclasse Xiphosura.

CLASSE ARACHNIDA (DO GREGO, *ARACHNE* = ARANHA)

A classe Arachnida reúne aqueles quelicerados que possuem o prossoma coberto completamente ou parcialmente por uma carapaça, olhos presentes, opistossoma segmentado ou não, dividido ou não, apêndices do opistossoma modificados, respiração por traquéias, pulmão-em-livro ou ambos. São conhecidas cerca de 60.000 espécies de aracnídeos e quase todas vivem no ambiente terrestre.

Ordem Scorpiones

Os escorpiões são considerados um dos mais antigos artrópodes terrestres e o aracnídeo mais primitivo. Eles evoluíram de um ancestral aquático, talvez um euripterídeo ou um ancestral comum aos dois que invadiu o ambiente terrestre durante o Carbonífero. Habitam hoje vários tipos de ambiente, particularmente desertos e florestas tropicais, e são todos predadores e de hábito noturno (Figura 19.4).

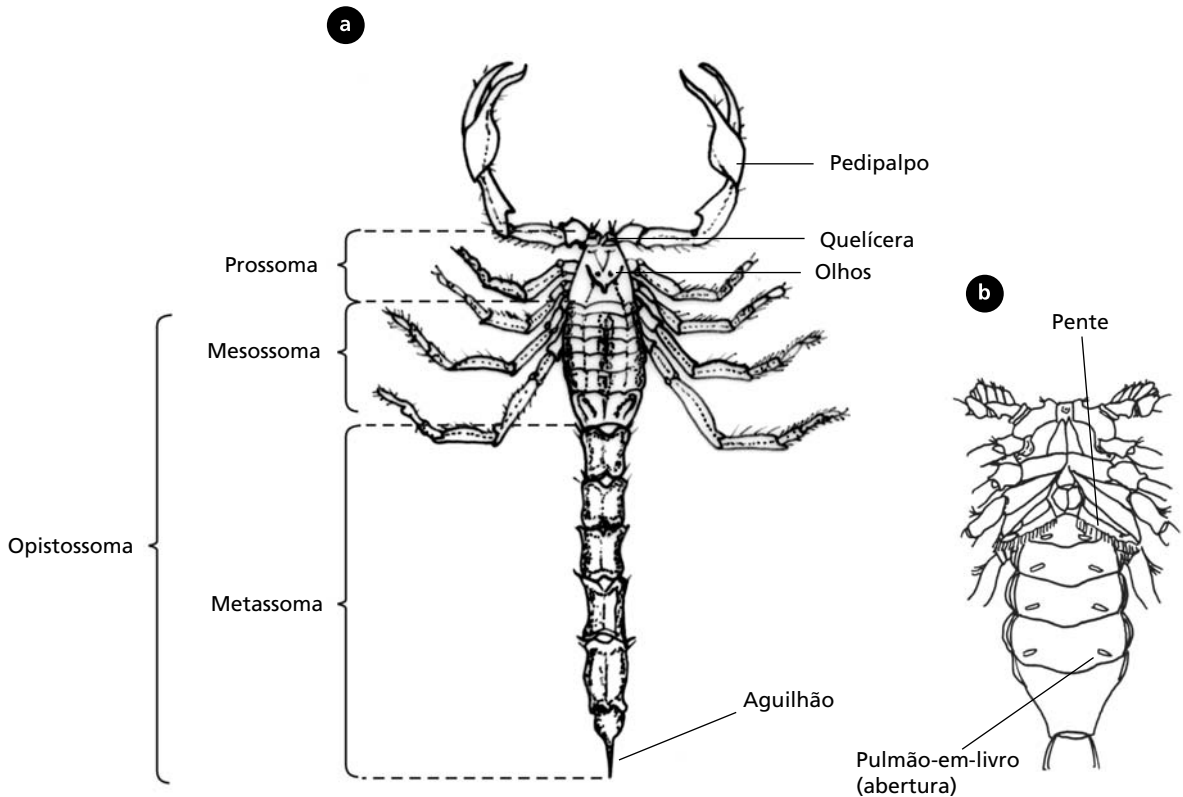


Figura 19.4: Ordem Scorpiones, vista dorsal (a) e vista ventral (b).

Nitidamente, os escorpiões apresentam o corpo dividido em três regiões: prossoma, mesossoma e metassoma. O prossoma é fusionado e coberto por uma carapaça, o opistossoma é alongado, segmentado e dividido em um mesossoma com sete segmentos e um metassoma com cinco. O telso termina em uma ponta em forma de espinho; as quelíceras são pequenas e possuem três artículos, enquanto os pedipalpos são grandes e quelados, com seis artículos. Apresentam um par de olhos medianos e algumas vezes possuem também pares laterais adicionais.

No primeiro segmento do mesossoma se abre o gonópore, coberto por um opérculo genital, e no segundo existe um par de apêndices com função tátil, chamados **pentes**. Do terceiro até o sexto segmento do mesossoma há um par de pulmões foliáceos em cada um. O metassoma não possui apêndices e o **telso possui um aguilhão ou acúleo na extremidade. Internamente há uma glândula secretora de veneno que se comunica com o poro que se abre na ponta do acúleo.**

Os escorpiões se alimentam principalmente de insetos, mas há espécies que são predadoras de cobras e lagartos. A maioria, portanto, tem veneno capaz de matar animais de pequeno porte, mas aqueles considerados mais perigosos podem matar grandes animais, incluindo o homem. As espécies de escorpiões do gênero *Tityus* são as mais perigosas na América do Sul. Quando um escorpião localiza sua vítima, ele a ataca e a segura com seus fortes pedipalpos, dobra o opistossoma sobre o prossoma e ferroa a presa com o acúleo. Contrações de músculos que rodeiam a glândula forçam o veneno a sair pelo poro do acúleo, paralisando e matando a presa rapidamente.

O acasalamento dos escorpiões é precedido por uma dança de cortejo, e a fêmea, em vez de pôr ovos, faz a postura de jovens escorpiões (ou seja, é vivípara), os quais permanecem sobre o dorso da mãe por alguns dias.

Ordem Uropygi

Esses aracnídeos são vulgarmente chamados escorpiões-vinagre porque eliminam um odor semelhante ao do ácido acético. São relativamente grandes, chegando a alcançar 8cm, e vivem sob pedras, na **SERRAPILHEIRA** ou em buracos e tocas em habitats tropicais e subtropicais úmidos. São ativos à noite e o telso longo funciona como fotorreceptor, pois é sensível à luz. Apresentam o prossoma alongado e coberto por carapaça, opistossoma segmentado e dividido, com mesossoma grande com dois pares de pulmões foliáceos e metassoma curto com um longo telso na forma de chicote. Possuem um par de olhos medianos e quatro ou cinco pares de olhos laterais e o primeiro par de pernas é alongado e multiarticulado, funcionando como um órgão sensitivo semelhante a uma antena, que ajuda o animal nas suas atividades noturnas de caça (**Figura 19.5**). Esses animais se alimentam de pequenos invertebrados, os quais seguram com seus pedipalpos fortes e quelados e os dilaceram com as quelíceras.

Os uropígos possuem um par de glândulas repugnantes que se abrem próximo ao ânus. Quando se sentem ameaçados por um possível predador, levantam o opistossoma e lançam a secreção rica em ácido acético sobre o inimigo.

SERRAPILHEIRA

Camada de folhas e galhos, misturados com terra, que cobre o solo da mata. Também chamada folhiço.

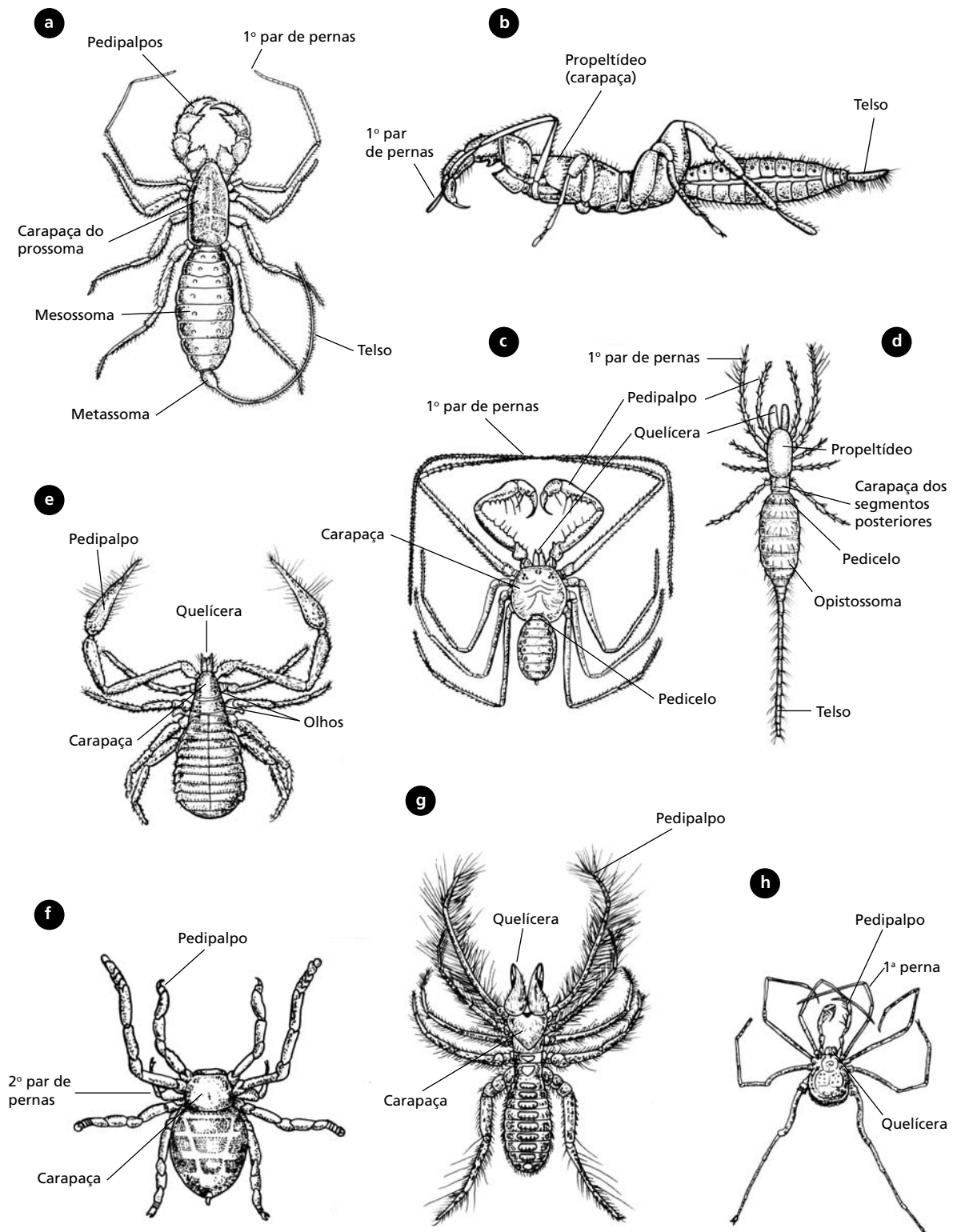


Figura 19.5: Diversas ordens de Arachnida: Uropygi (a), Schizomida (b), Amblypygi (c), Palpigradi (d), Pseudoscorpiones (e), Ricinulei (f), Solpugida (g) e Opiliones (h).

Ordem Schizomida

Esse é um pequeno grupo de aracnídeos, com cerca de 80 espécies conhecidas, todas menores que 1cm (**Figura 19.5**). Eram incluídos entre os Uropygi, mas atualmente os pesquisadores preferem tratá-los como uma ordem à parte. Diferem dos uropígos por possuírem o prossoma dividido; os primeiros quatro segmentos formam uma região única, coberta por uma carapaça e chamada **propeltídeo**, seguida por dois segmentos livres, chamados **mesopeltídeo** e **metapeltídeo**, respectivamente. O opistossoma é segmentado e dividido, porém o mesossoma possui apenas um par de pulmões-em-livro e o telso é curto. Como nos uropígos, apresentam também o primeiro par de pernas sensitivas e glândulas repugnantes.

Ordem Amblypygi

Os amblípígos se assemelham aos uropígos e às aranhas. Não possuem glândula odorífera, nem telso e nem fiandeiras. Apresentam um prossoma não-dividido, coberto por carapaça e conectado ao opistossoma por um pedicelo estreito, formando uma espécie de “cintura”. O opistossoma é segmentado, mas não é dividido, e nele se localizam dois pares de pulmões-em-livro. As quelíceras possuem um dente inoculador (presa), como das aranhas, mas os pedipalpos são grandes e não-quelados, parecendo uma perna, e o primeiro par de pernas é muito alongado, anteniforme e de função sensorial (tato e quimiorrecepção). A maioria das cerca de 70 espécies conhecidas possui oito olhos no prossoma e vive em ambientes quentes e úmidos, escondidas sob pedras, serrapilheira ou outros substratos. Também são predadores noturnos (**Figura 19.5**).

Ordem Palpigradi

Nos palpígrados, o prossoma é dividido em um proterossoma, coberto pelo propeltídeo, seguido de dois segmentos livres e conectado ao opistossoma por um estreito pedicelo (**Figura 19.5**); opistossoma segmentado e dividido em um largo mesossoma e um metassoma curto e estreito, o qual apresenta um telso longo e multiarticulado. Os olhos dos palpígrados são ausentes e sua respiração é cutânea. São de tamanho diminuto e vivem geralmente debaixo de pedras.

Ordem Araneae

Mais de 35.000 espécies de aranhas são conhecidas no mundo todo e apresentam o prossoma não-dividido, coberto por carapaça e conectado ao opistossoma por estreito pedicelo. A maioria das aranhas tem oito olhos e o opistossoma, geralmente, não é dividido, podendo ser segmentado ou não. As quelíceras das aranhas são modificadas, possuem um dente inoculador (uma presa) e, geralmente, têm uma glândula de veneno interna. O opistossoma apresenta pulmões-em-livro e/ou traquéias, e ainda possui glândulas produtoras de seda e fiandeiras (Figuras 19.6).

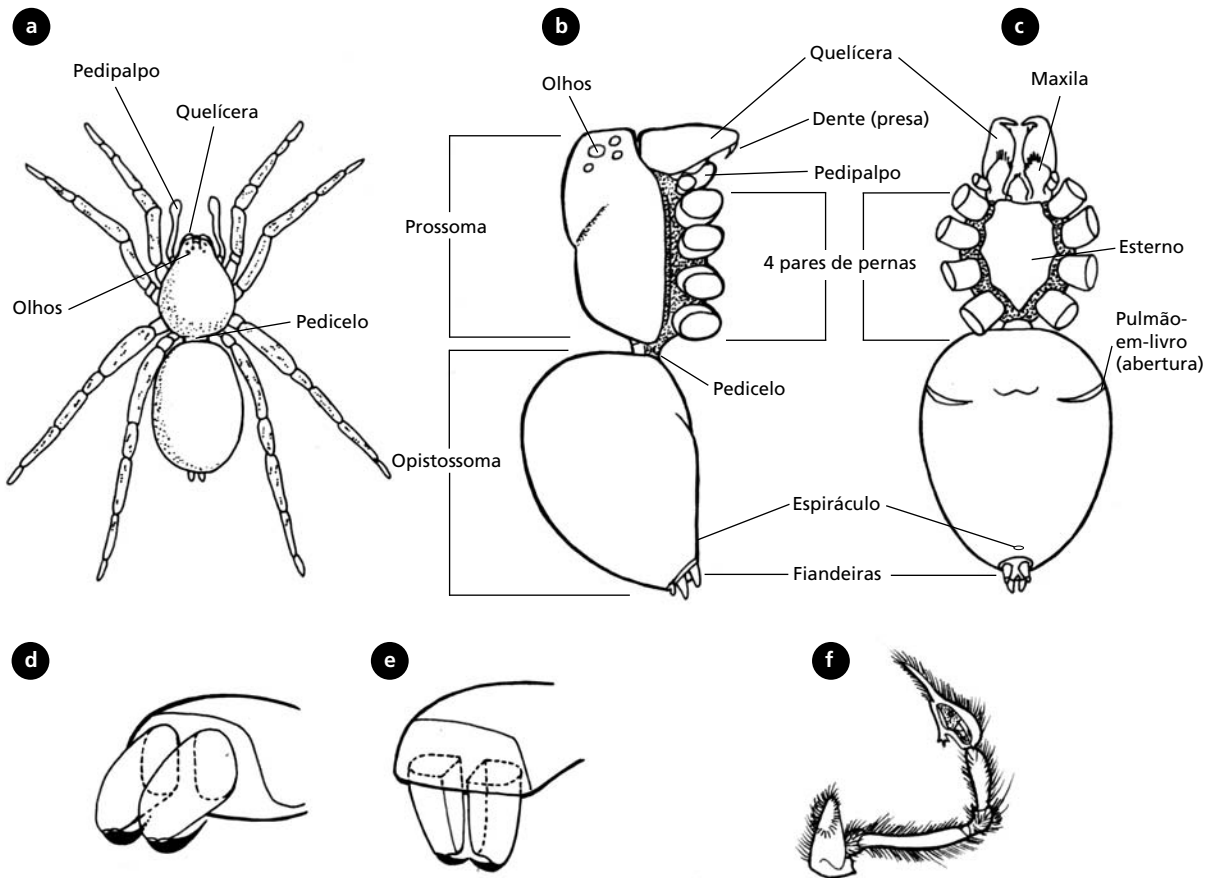


Figura 19.6: Ordem Araneae. Vistas dorsal (a), lateral (b) e ventral (c); quelíceras ortognata (d) e labidognata (e); detalhe do pedipalpo copulador dos machos (f).

As aranhas são divididas em duas subordens: **Mesothelae** e **Opisthothelae**. A primeira, considerada mais primitiva, reúne aquelas aranhas que se caracterizam por apresentar o **opistossoma ainda segmentado**, e todas essas aranhas estão incluídas em uma única família, **Lephistiidae**. Essas aranhas constroem abrigos ou ninhos e são todas predadoras.

A segunda subordem compreende dois grandes grupos, **Mygalomorphae** (tarântulas, caranguejeiras) e **Araneomorphae** (aranhas típicas). A maioria das espécies de ambos os grupos possui abdome sem segmentação com as fiandeiras na parte posterior, mas podem ser diferenciadas pelo tipo de articulação das quelíceras. **As quelíceras das migalomorfas** são estruturas que se **movimentam paralelamente** ao eixo do corpo e são ditas **quelíceras ortognatas**, enquanto as **araneomorfas** têm quelíceras que se **movimentam transversalmente** ao eixo do corpo, chamadas **labidognatas** (Figura 19.6).

A seda produzida pelas aranhas é uma proteína fibrosa complexa secretada por vários grupos de glândulas especiais, localizadas no opistossoma, que sai através de pequeníssimos dutos das **fiandeiras** e que se solidifica em um fio ao entrar em contato com o ar. Existem seis diferentes tipos de glândulas, cada um produzindo um tipo diferente de seda. A seda serve para muitas finalidades, e tipos diferentes de fios e de teias são produzidos pelas aranhas. Armadilhas, esconderijos, ninho para acasalamento, casulo para os ovos etc. são exemplos dos variados fins que as teias podem ter. A maioria das aranhas tem **três pares de fiandeiras**, mas algumas apresentam apenas uma ou duas (Figura 19.6).

A fecundação das aranhas é interna e direta, mas bastante curiosa. O macho das aranhas tece uma pequena teia, na qual deposita uma gota de esperma e a transfere para o interior de seus pedipalpos. Ele, então, procura uma fêmea, realizando ou não um ritual nupcial, dependendo da espécie, e **insere seus pedipalpos na abertura genital feminina para transferir os espermatozoides**. Logo, nos machos não há um “pênis”, o pedipalpo é que funciona como órgão de cópula e inseminação da fêmea. Após a cópula, a fêmea come ou não o macho, e tece um casulo para depositar os ovos, chamado **ovisaco**. Em algumas espécies, as fêmeas prendem o ovisaco na teia ou próximo a ela e outras o carregam.

Ordem Ricinulei

Apenas umas 35 espécies de ricinúleos ou podogônios são conhecidas em todo o mundo. Elas têm menos de 1cm de comprimento e vivem escondidas em tocas, grutas, serrapilheira etc., em florestas tropicais. O prossoma é completamente coberto por uma carapaça e largamente conectado com o opistossoma, sem pedicelo; o opistossoma não é segmentado e possui traquéias pares. As quelíceras e os pedipalpos são pequenos, e esses seres apresentam as coxas fusionadas medianamente e olhos reduzidos ou ausentes. O terceiro par de pernas dos machos é modificado como órgão copulador (Figura 19.5).

Ordem Pseudoscorpiones

Conhecidos como falsos escorpiões, pela aparente semelhança, embora não possuam opistossoma alongado, terminando em aguilhão (Figura 19.5), apresentam o prossoma coberto por carapaça dorsal, mas claramente segmentado na parte ventral, e largamente conectado ao opistossoma. Podem possuir olhos ou não; quelíceras queladas; pedipalpos grandes e quelados, com glândulas de veneno, usados para imobilizar as presas; opistossoma não-dividido, com onze a doze segmentos.

São conhecidas cerca de 2.000 espécies e a maioria não ultrapassa 7mm de comprimento. São encontrados em grande variedade de habitats, sob pedras, embaixo da casca de árvores, na serrapilheira, no solo, em ninhos de animais etc.

Ordem Solpugida

Os solpúgidos ou solífugos, como são conhecidos, vivem em ambientes desérticos tropicais na América, Ásia e África. Possuem o prossoma dividido em um proterossoma coberto por carapaça (propeltídeo), que apresenta um par de olhos, e seguido de dois segmentos livres; opistossoma não-dividido, mas com onze segmentos, apresentando três pares de traquéias; quelíceras grandes e intumescidas; pedipalpos longos e semelhantes às pernas locomotoras (Figura 19.5). Os machos se movimentam com muita rapidez e, como não possuem glândula de veneno, usam sua forte quelícera para caçar.

Ordem Opiliones

Os opiliões ou falangídeos formam um grupo bastante diverso, com cerca de 5.000 espécies já descritas. São mais abundantes nos trópicos, mas são conhecidos de quase todas as regiões do globo. Preferem viver em locais úmidos, como na serrapilheira, em grutas, cavernas, tocas, em árvores, em troncos caídos na mata etc. Apresentam o prossoma dividido em proterossoma, seguido de dois segmentos livres, largamente unido ao opistossoma segmentado. As quelíceras são pequenas e queladas e os pedipalpos são longos, mas não-quelados. Possuem pernas longas e delicadas, um par de olhos no propeltídeo e um par de glândulas secretoras de substância repugnante (Figura 19.5).

Ordem Acari

Nesse grupo estão reunidos os ácaros e os carrapatos e constitui a ordem mais numerosa de aracnídeos (**Figura 19.7**). A maioria dos ácaros é terrestre, muitos são parasitas e alguns invadiram o ambiente aquático. Esses animais apresentam o corpo reduzido, em geral globoso, com o prossoma e o opistossoma não-divididos, não-segmentados, cobertos por carapaça e largamente unidos um ao outro. **Em geral, a fusão do prossoma com o opistossoma é pouco distinta, formando um corpo compacto.** As quelíceras e pedipalpos são variáveis e os olhos podem estar presentes ou não. As trocas gasosas são realizadas por traquéias ou pela superfície do corpo.

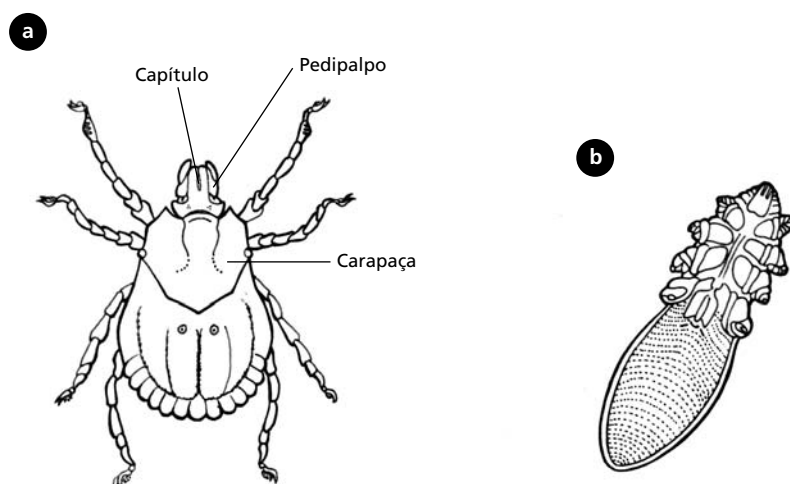


Figura 19.7: Ordem Acari: (a) carrapato (Parasitiformes) e (b) o ácaro da pele, *Demodex* (Acariformes).

Caracterizar a ordem Acari é tarefa bastante complicada, devido à falta de uniformidade, decorrente das adaptações ao hábito parasitário de muitos grupos de espécies. Os pesquisadores modernos acreditam que, possivelmente, a ordem represente um grupo polifilético.

As classificações mais recentes dividem os ácaros em três grupos: Opilioacariformes, Parasitiformes e Acariformes. O primeiro é considerado o mais primitivo, reunindo animais onívoros e predadores, que ainda apresentam segmentação na parte ventral do opistossoma e um sulco transversal separando o prossoma do opistossoma. Os Parasitiformes, conhecidos como carrapatos, são predadores de vida livre, simbiontes em outros artrópodes (quilópodes, diplópodes e insetos) ou ectoparasitos hematófagos de vertebrados. O corpo dos carrapatos não é dividido e nem há um sulco transversal claramente aparente. As quelíceras são adaptadas para furar a pele e juntas são chamadas **capítulo**. Algumas espécies são vetores de importantes doenças para os animais e para o homem.

A subordem Acariformes é a mais numerosa, diversificada e, possivelmente, polifilética. O sulco transversal primário não existe, mas um sulco secundário está presente em posição diferente daquela do sulco primário e, então, o corpo se apresenta dividido em duas regiões: **propodossoma** e **histerossoma**. Em algumas espécies essa divisão foi perdida.

Alguns acariformes são de vida livre e outros são parasitas. Os primeiros são herbívoros, fungívoros e predadores, entre eles estão alguns que atacam grãos e alimentos estocados. No segundo grupo estão aqueles que parasitam invertebrados (insetos, crustáceos, moluscos etc.), vertebrados e plantas. Entre aqueles ácaros relacionados com vertebrados estão os que parasitam o folículo piloso e as glândulas sebáceas de mamíferos, inclusive o homem, e aqueles que atacam o tecido subcutâneo, causando a sarna, em animais domésticos e no homem. Alguns parasitas apresentam o corpo vermiforme.

RESUMO

Nesta aula, nós estudamos a diversidade dos Cheliceriformes e aprendemos as características morfológicas que distinguem os Pycnogonida, os Merostomata e os Arachnida.

Sobre a classe Merostomata, aprendemos que é composta por duas subclasses de quelicerados marinhos: Eurypterida e Xiphosura. A primeira é representada apenas por fósseis e a segunda por fósseis e por cinco formas viventes de límulos.

Quanto aos membros da classe Arachnida, aprendemos que é composta das seguintes ordens: Uropygi, Amblypygi, Schizomida, Palpigradi, Araneae, Ricinulei, Pseudoscorpiones, Scorpiones, Solpugida, Opiliones e Acari, das quais comentamos sobre as características morfológicas que permitem diferenciá-las.

EXERCÍCIOS

1. Caracterize, resumidamente, o corpo de um Pycnogonida.
2. Diferencie as duas subclasses de Merostomata.
3. Como você distinguiria uma aranha caranguejeira de uma aranha comum com base nas quelíceras?
4. Tanto aranhas como escorpiões possuem glândulas de veneno. Diferencie esses dois grupos de quelicerados quanto à posição dessas glândulas no corpo.
5. Caracterize, de uma forma geral, a arquitetura corporal dos quelicerados da ordem Acari.

AUTO-AVALIAÇÃO

Você estará pronto para a próxima aula se tiver compreendido os seguintes aspectos abordados aqui: (1) características básicas do subfilo Cheliceriformes, bem como dos grupos nele incluídos, os Pycnogonida, os Merostomata e os Arachnida; (2) características básicas da arquitetura corporal e de alguns aspectos fisiológicos dos subgrupos de Merostomata e Arachnida; (3) diferenças básicas entre algumas das principais ordens de Arachnida, especialmente Acari, Scorpiones e Araneae. Se você compreendeu bem esses tópicos e respondeu corretamente às questões propostas nos exercícios, você certamente está preparado para avançar para a Aula 21.

INFORMAÇÕES SOBRE A PRÓXIMA AULA

Na Aula 20, você estudará o subfilo Uniramia e as características diferenciais de suas classes: Myriapoda e Hexapoda. Além disso, você conhecerá as características morfológicas e fisiológicas básicas das classes de Myriapoda: Chilopoda, Diplopoda, Symphyla e Pauropoda, bem como as hipóteses sobre relacionamento filogenético entre elas.

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

- Enumerar os aspectos gerais da classificação do subfilo Uniramia.
- Distinguir as classes Myriapoda e Hexapoda, com base nas características morfológicas apresentadas.
- Conhecer as características morfológicas e fisiológicas básicas das classes de Myriapoda: Chilopoda, Diplopoda, Symphyla e Pauropoda.

Pré-requisitos

Aulas 1 a 19.

Disciplina Introdução à Zoologia.
Noções básicas sobre Citologia e Histologia.

O SUBFILO UNIRAMIA

INTRODUÇÃO

Na Aula 17, você estudou as características gerais do filo Arthropoda e aprendeu que um dos subfilos nele incluído é o subfilo Uniramia ou Atelocerata. Nesta aula, iniciaremos o estudo deste grupamento, o mais numeroso e mais diversificado grupo dentre os artrópodes, que representa mais de $\frac{3}{4}$ de todos os animais conhecidos no planeta. Esse subfilo reúne os Myriapoda e os Hexapoda, que poderiam ser tratados como grupamentos taxonômicos acima do nível de classe (superclasses). Assim, a superclasse Myriapoda inclui quatro classes: Chilopoda (centopéias, lacraias), Diplopoda (embuás, gongolos, piolhos-de-cobra) e os pequenos Symphyla e Pauropoda.

A maioria dos Uniramia ou Atelocerata é terrestre, porém algumas linhagens retornaram ao meio aquático, onde passam parte ou todo o seu ciclo de vida. Como diz o próprio nome, Uniramia (do latim, *uni* = um + *rami* = ramo) é o grupo que reúne os artrópodes mandibulados que possuem **APÊNDICES UNIRREMES**, diferentemente dos Crustacea que têm **APÊNDICES BIRREMES**. Entretanto, alguns especialistas não adotam esse nome porque, originalmente, foi proposto para incluir também os Onychophora, grupo que você já estudou na Aula 17 e que é hoje considerado um grupo distinto dos artrópodes. Esses autores preferem o termo Atelocerata (do grego, *atele* = imperfeito, incompleto + *kerato* = chifre, antena), que se refere à “perda” do segundo par de antenas, presente nos Crustacea.

Os insetos e miriápodes têm sido considerados grupos que apresentam uma estreita relação de parentesco por compartilharem os caracteres a seguir:

- Quatro pares de apêndices cefálicos:
 - um único par de antenas;
 - um par de mandíbulas;
 - dois pares de maxilas.
- Sistema respiratório com traquéias e espiráculos.
- Excreção por túbulos de Malpighi de origem ectodérmica.
- Ausência de carapaça.

Entretanto, muita discussão tem surgido a esse respeito nas últimas décadas. Alguns pesquisadores acreditam que Myriapoda é um grupo parafilético e que apenas o grupo formado por Diplopoda + Pauropoda seja grupo-irmão dos insetos. Dados moleculares recentes têm sugerido que os insetos são mais relacionados aos crustáceos do que aos miriápodes, e que esses últimos surgiram do mesmo ancestral dos quelicerados.

APÊNDICES UNIRREMES E BIRREMES

Unirreme refere-se aos apêndices que possuem um único ramo, forma presente na maioria dos artrópodes. Diferentemente dos apêndices birremes, característicos dos crustáceos, que terminam em dois ramos.

O corpo dos Uniramia é composto de uma cabeça e um tronco ou abdome com muitos segmentos. A cabeça é constituída pela fusão de segmentos, formando uma estrutura única como uma caixa fechada, portadora de quatro pares de apêndices cefálicos. Esses apêndices são:

- as antenas;
- as mandíbulas (na forma de um único artículo com uma superfície cortante na extremidade);
- as primeiras maxilas (= maxílas);
- as segundas maxilas (essas podem ser livres, fusionadas formando um lábio ou ausentes).

O restante do corpo pode ser composto de um ou dois **tagmas**: nos miriápodes há um tronco uniforme com pares de apêndices locomotores e nos insetos há um tórax e um abdome, com apêndices apenas no primeiro.

Para viver no ambiente terrestre, foi necessária a evolução de diversas estruturas e mecanismos novos entre os Uniramia, principalmente relacionados ao problema de conservação de água e de eliminação dos excretas. Assim, surgiram os **túbulos de Malpighi**, expansões não ramificadas da parede do tubo digestivo, de origem ectodérmica, que se localizam entre a junção dos intestinos médio e posterior, como você já estudou na Aula 17.

Os Uniramia não possuem pressão sangüínea suficiente para uma típica excreção por filtração do sangue, logo, usam a pressão osmótica para obter o mesmo resultado. Os íons de potássio são transportados ativamente do sangue para o interior dos túbulos. Esse transporte garante um gradiente osmótico que permite que água e soluto se movam das cavidades do corpo para os túbulos e destes para o intestino. A água e outros materiais importantes são então reabsorvidos e os demais são precipitados na forma de ácido úrico sólido e eliminados junto com as fezes. Nos Diplopoda e Chilopoda, que vivem em ambientes úmidos, a excreção pode ser de amônia.

CLASSE MYRIAPODA

ÓRGÃO DE TÖMÖSVÁRY

Órgãos sensoriais únicos que se abrem na base das antenas. Acredita-se que possuam a função de detectar vibrações, possivelmente auditivas.

Os Myriapoda (do grego, *myria* = muitos + *poda* = pés) são artrópodes que possuem o corpo formado por uma cabeça e um tronco com muitos somitos similares, portadores de apêndices locomotores (Figura 20.1). Possuem também **ÓRGÃO DE TÖMÖSVÁRY** e **glândulas repugnantes**, que secretam uma substância nociva para sua defesa. Diferentemente dos insetos, não apresentam olhos compostos, nem cecos digestivos e nem palpos maxilares. Os Chilopoda, Diplopoda, Symphyla e Pauropoda são as classes que constituem esse grupo e que estudaremos a seguir.

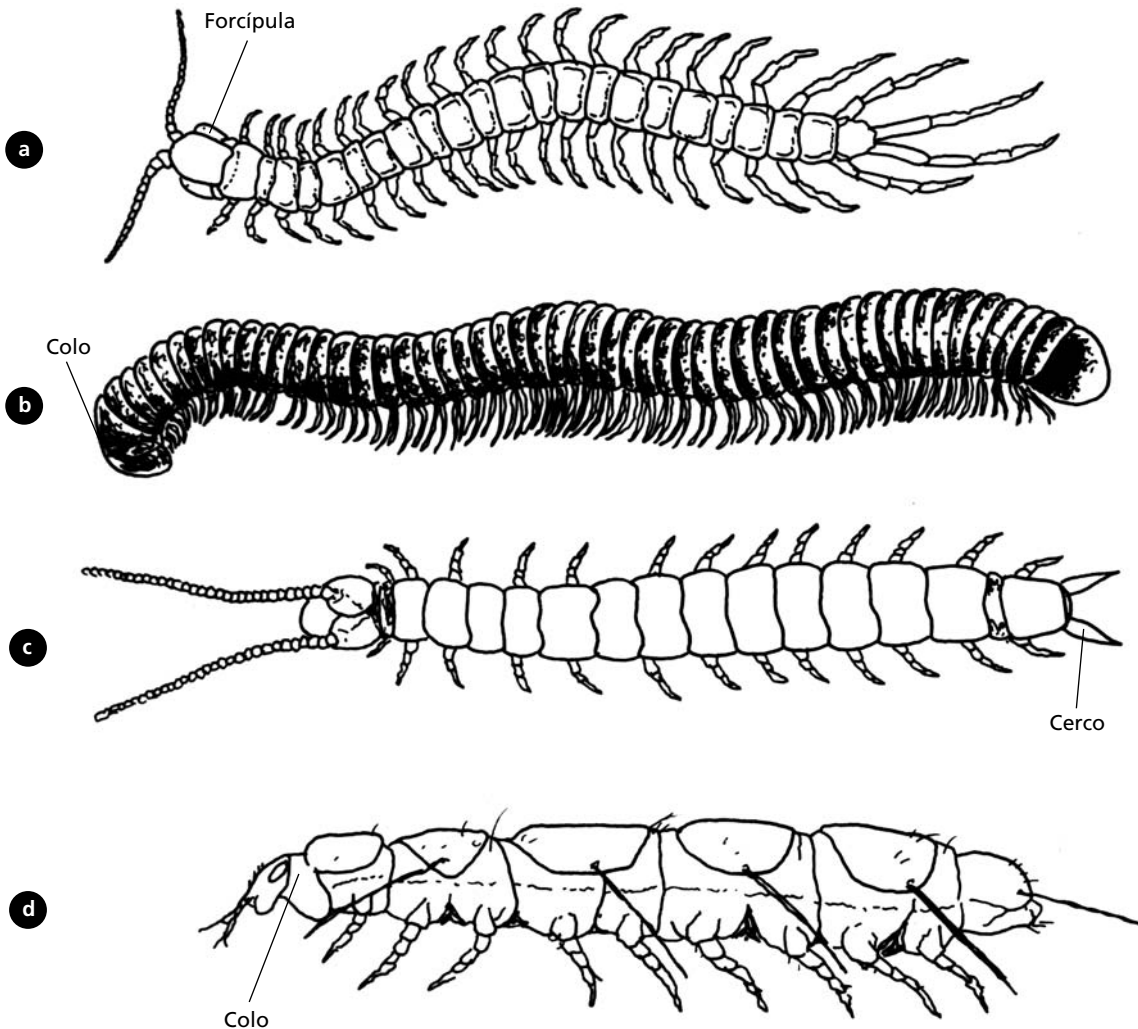


Figura 20.1: As classes de Myriapoda. (a) Chilopoda (lacría), (b) Diplopoda (gongolo), (c) Symphyla, (d) Pauropoda.

Classe Chilopoda

Os Chilopoda (do grego, *cheilos* = lábio + *poda*= pés) são miriápodes com cerca de 2cm de comprimento em média, embora algumas espécies tropicais possam ter até 25cm. São conhecidas, aproximadamente, 3.000 espécies de quilópodes, vulgarmente chamadas lacraias ou centopéias, que vivem no solo, em húmus, debaixo de pedras e madeira, e junto às habitações humanas. Quatro ordens têm sido reconhecidas dentre elas: Geophilomorpha, Scolopendromorpha, Lithobiomorpha e Scutigleromorpha. Apresentam um par de apêndices locomotores ou pernas por segmento do tronco, exceto no primeiro, cujos apêndices são modificados em garras de veneno (também denominadas **forcípulas**), e nos dois últimos, que não possuem apêndices.

Os quilópodes possuem um tronco achatado dorsoventralmente, que pode ser formado por até 170 somitos. Os apêndices cefálicos são um par de antenas multissegmentadas, um par de mandíbulas e um ou dois pares de maxilas (**Figura 20.2**). Há uma certa tendência à coalescência mediana das maxilas. Na face dorsal da cabeça há um par de olhos, cada um constituído de um grupo de ocelos.

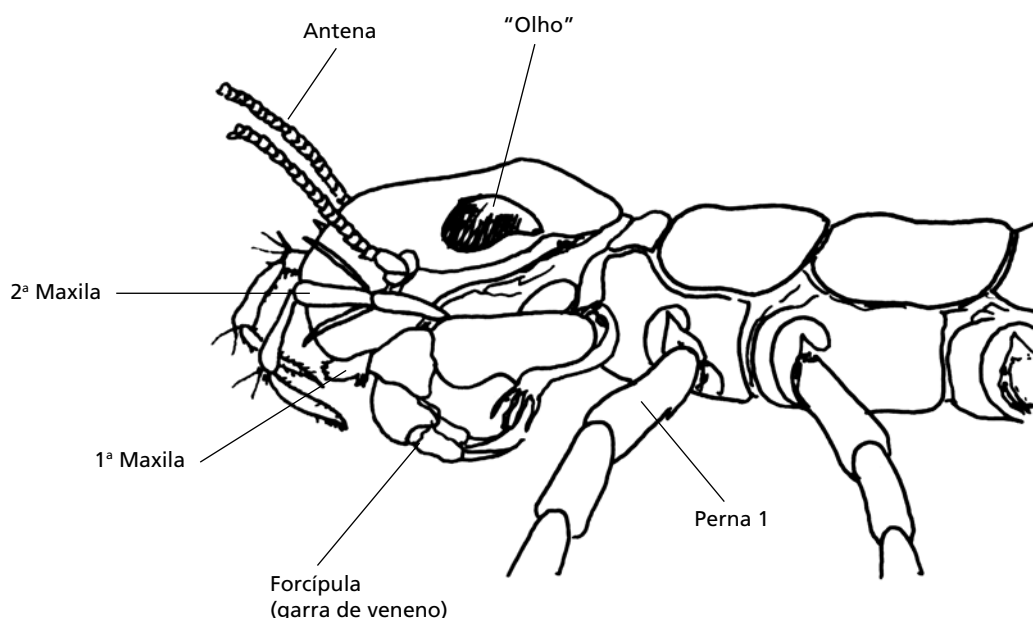


Figura 20.2: Detalhe da região anterior do corpo de um Chilopoda.

Os quilópodes são carnívoros, predadores ativos de pequenos vermes, moluscos e outros artrópodes. Usam suas forcípulas para imobilizar a presa e injetar o veneno, que é produzido por uma glândula no seu interior. O veneno das lacraias é tão efetivo que as *Scolopendra* tropicais podem imobilizar pequenos lagartos e anfíbios, e embora não sejam fatais para o homem, suas picadas podem ter uma reação mais dolorosa que a de uma vespa e algumas reações de hipersensibilidade têm sido relatadas. Alguns quilópodes possuem glândulas repugnantes na face ventral dos segmentos e usam suas secreções, geralmente contendo ácido hidrocianico, para defesa contra os predadores.

O sistema digestivo é um tubo reto, com glândulas salivares associadas a sua porção anterior e na parte posterior do intestino se localiza um par de túbulos de Malpighi, que eliminam os excretas nitrogenados mais na forma de amoníaco do que na forma de ácido úrico. Como não possuem o tegumento ceroso e impermeável como o dos insetos e aracnídeos, precisam viver em ambiente úmido para controlar o equilíbrio de água no corpo, geralmente com atividade noturna, vivendo escondidos durante o dia.

O vaso ou coração dorsal dos quilópodes possui uma **série de óstios laterais** que permitem o retorno do sangue vindo das lacunas hemocélicas. Pares de espiráculos estão presentes em cada segmento e continuam por uma rede de traquéias, como você viu no plano básico dos artrópodes.

Na maioria dos quilópodes, pode-se observar a presença de um par de **órgãos de Tömösvary**, localizados na base das antenas.

Os Chilopoda são **dióicos**, com fêmeas portadoras de um ovário único e alongado e machos possuidores de um a 26 testículos pareados. O gonóporo feminino se abre medianamente na superfície ventral do segmento genital posterior, enquanto nos machos os vários pares de testículos estão unidos em um par de condutos espermáticos que desembocam em um gonóporo único, mediano e ventral, no segmento genital.

A transmissão do esperma é direta, exceto nos escutigeromorfos, cujos machos produzem uma membrana de fios de seda, secretados por glândulas da parte posterior do corpo, sobre a qual eles depositam um grande espermatóforo, que as fêmeas recolhem e levam até seu gonóporo, com a ajuda dos machos, após um delicado ritual de cortejo. As fêmeas de alguns quilópodes podem incubar seus ovos, outras fazem posturas isoladas no solo. Os jovens são semelhantes aos adultos, embora com número menor de somitos no tronco.

Classe Diplopoda

Os Diplopoda (do grego, *diplo* = duplo, dois + *poda* = pés) são os miriápodes com corpo variando de 2mm a 28cm, que vivem debaixo de pedras, madeiras, cascalhos e no solo; alguns vivem em abrigos abandonados de outros invertebrados do solo e poucos são comensais em ninhos de formigas. Cerca de 10.000 espécies de diplópodes são conhecidas, vulgarmente denominados gongolos, piolhos-de-cobra ou embuás.

A cabeça dos diplópodes é simples e dorsalmente convexa, com os lados cobertos pelas bases das mandíbulas. Há um par de antenas e apenas um par de maxilas que, fusionadas, formam uma espécie de piso da cavidade pré-bucal, denominado **gnatoquilário** (Figura 20.3).

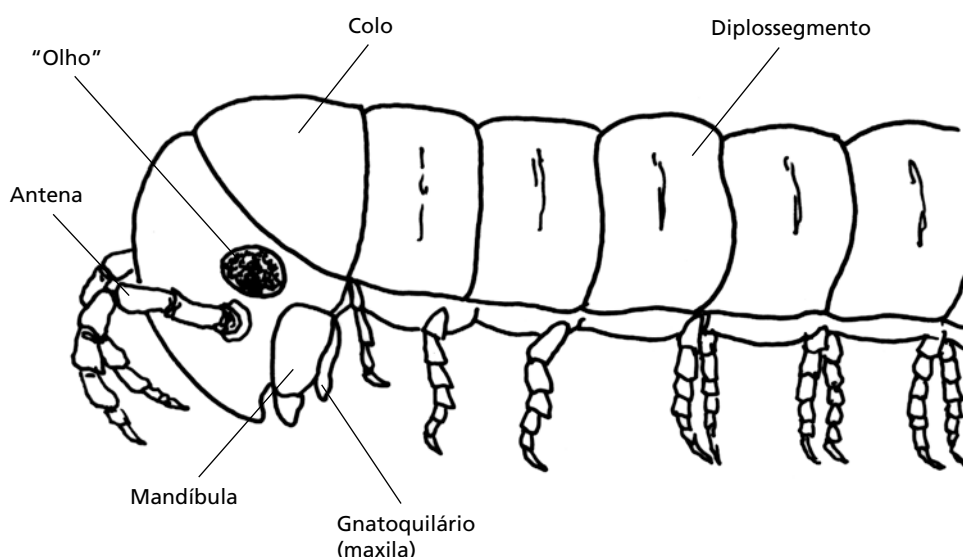


Figura 20.3: Detalhe da região anterior do corpo de um Diplopoda.

Em geral, o tronco dos diplópodes é cilíndrico e o primeiro segmento do tronco, que não possui apêndices, forma uma estrutura fortemente **ESCLEROSADA** na forma de um colar entre a cabeça e o restante do tronco, chamada **colo** (do latim, *collum* = pescoço). Os três segmentos que seguem o colo apresentam um par de pernas cada um e os demais apresentam dois pares. Na verdade, esse é o traço mais marcante da classe, a fusão de pares de segmentos do tronco, formando os chamados **diplossegmentos** e, conseqüentemente, a presença de dois

ESCLEROSE

Endurecimento; logo, diz-se que uma estrutura é esclerosada quando a cutícula apresenta-se endurecida.

pares de apêndices locomotores por segmento visível. Internamente, esses diplossegmentos também apresentam duplicidade de estruturas metaméricas, como por exemplo, dois pares de gânglios no cordão nervoso ou dois pares de aberturas espiraculares. O tegumento dos diplópodes é duro e resistente, assim como nos crustáceos, devido à impregnação de sais de cálcio.

Os diplópodes são animais pouco ágeis que se arrastam lentamente sobre o solo. Embora lentos, sua locomoção possui intensa força de impulsão, permitindo que o animal abra caminho entre húmus, pedras e solo.

Como você deve já ter observado, os **diplopodes possuem o hábito comum de enrolar o corpo em espiral**. Esse é um mecanismo de proteção, compensando a falta de velocidade para fugir dos inimigos. Muitos diplópodes possuem **glândulas repugnantes**, em geral um par por segmento. O componente principal da secreção varia de acordo com a espécie, podendo ser fenóis, aldeídos, quinonas, e mais frequentemente, cianeto. A secreção é tóxica ou repelente para pequenos animais e pode ter efeito cáustico na pele humana.

São primariamente herbívoros, alimentando-se de vegetais vivos ou em decomposição. Algumas poucas espécies podem ser carnívoras, alimentando-se de caramujos mortos e insetos. O tubo digestivo é reto e segue o plano básico dos artrópodes. Glândulas salivares estão presentes no intestino anterior e dois pares de túbulos de Malpighi estão unidos à porção inicial do intestino posterior.

Os Diplopoda são dióicos, possuindo um único par de gônadas alongadas em ambos os sexos. Cada oviduto das fêmeas se abre separadamente no átrio genital ou vulva próximo às coxas do terceiro segmento do tronco (segmento genital). Nos machos, pode haver um par ou um único pênis também no terceiro segmento. As estruturas usadas para transferência de espermatozóides podem ser as mandíbulas ou, mais comumente, os apêndices modificados do sétimo segmento do tronco. O macho dobra o corpo e transfere o esperma ou um espermatóforo do pênis no terceiro somito para os apêndices do sétimo. Após a cópula, as fêmeas depositam seus ovos em um ninho no solo e os guardam cuidadosamente. Os jovens são semelhantes aos adultos, exceto por possuir um número menor de somitos, com um único par de pernas cada um.

Classe Pauropoda

Os Pauropoda (do grego, *pauro* = pequeno + *poda* = pés) são miriápodes pequenos, com 2mm ou menos, de corpo simples e mole. São conhecidas cerca de 500 espécies, que vivem em solo úmido, húmus ou vegetação em decomposição. A cabeça é pequena, com **um par de antenas ramificadas**, mas **sem olhos**, embora haja um par de órgãos sensoriais que parecem com olhos.

Assim como nos Diplopoda, **o segundo par de maxilas está ausente** e o primeiro par é modificado em um **gnatoquilário**. O primeiro segmento do tronco não possui pernas e também forma **um colo** (Figura 20.1). O tronco possui doze segmentos e, em geral, **apenas nove deles apresentam pares de apêndices locomotores** e alguns são **parcialmente fusionados como diplossegmentos**.

Cada dois segmentos do tronco é coberto por uma única placa tergal. Os sistemas traqueal e circulatório são ausentes. Os gonóporos se abrem no terceiro segmento do tronco. O macho deposita um espermatóforo que a fêmea recolhe e transfere para seu gonóporo. Os ovos geralmente são colocados em madeira, em decomposição, e os jovens eclodem semelhantes aos adultos, mas com apenas três pares de pernas.

Classe Symphyla

Os Symphyla (do grego, *sym* = junto + *phylon* = tribo) são pequenos miriápodes, de 2mm a 10mm de comprimento, com corpo mole, vivendo em solo úmido, húmus e entre raízes de vegetais, podendo **algumas espécies atuarem como pragas de plantas e flores**, como a pequena *Scutigera* (Figura 20.1). Aproximadamente 160 espécies são conhecidas no mundo.

A cabeça desses animais, que **não apresenta olhos**, possui um par de antenas não-ramificadas, **órgãos de Tömösvary bem desenvolvidos** e **dois pares de maxilas**, sendo que o segundo par fusionado forma um lábio, similar ao que ocorre nos insetos. O tronco possui quatorze segmentos, doze deles com **um par de pernas** e o **décimo terceiro com um par de cercos**, **na forma de cerdas sensoriais, que servem como fiandeiras**. O sistema respiratório é reduzido, apresentando apenas um par de espiráculos na cabeça e traquéias nos três primeiros segmentos do tronco.

Como em Diplopoda e Pauropoda, as aberturas genitais estão localizadas no terceiro segmento do tronco. O comportamento reprodutivo de *Scutigera* é bem conhecido, embora bastante estranho. O macho deposita um espermatóforo na ponta de um talo ou ramo. Quando a fêmea o encontra, toma-o pela boca, mas não o ingere e sim o armazena em bolsas bucais especiais. Posteriormente, retira os ovos do seu gonóporo com sua boca e os fixa em musgos, líquens ou rachaduras de paredes, fertilizando-os com o sêmen armazenado nas bolsas bucais. Ao eclodir, o jovem sínfilo possui apenas seis ou sete pares de pernas.

FILOGENIA DOS MYRIAPODA

Como você pode observar no cladograma da **Figura 20.4**, a hipótese apresentada sugere que Diplopoda e Pauropoda formam o grupo-irmão dos Chilopoda e Symphyla, com base principalmente nos caracteres apresentados na figura. Essa hipótese tem sido a mais popularmente aceita, muito embora não com unanimidade. A filogenia dos artrópodes tem sido alvo de discussão em muitos artigos científicos nos últimos anos, com apresentação de dados ou interpretações novos. Porém, a hipótese aqui apresentada tem sido mantida, enquanto as descobertas mais recentes não adquirirem peso suficiente para mudá-la, como no caso das análises moleculares citadas no início desta aula.

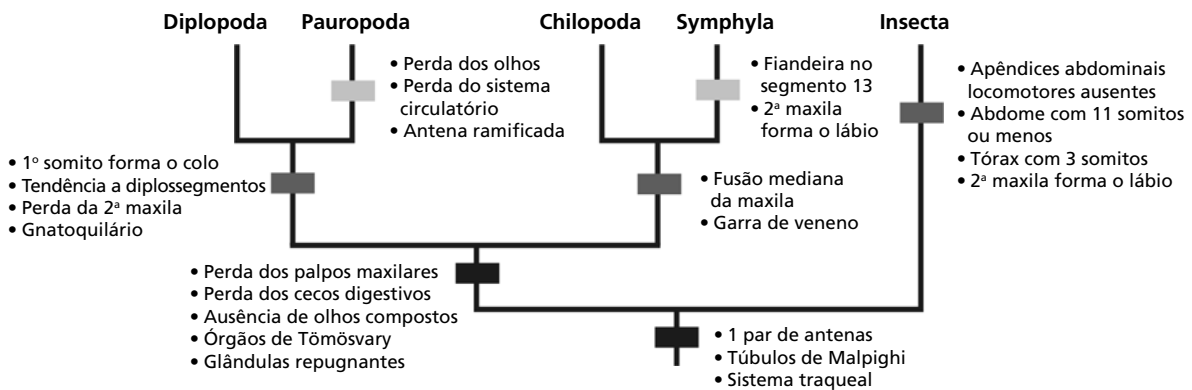


Figura 20.4: Hipótese de relacionamento entre as classes de Myriapoda (de acordo com Brusca & Brusca, 1990).

RESUMO

Nesta aula, nós iniciamos o estudo dos Uniramia, grupo que reúne os Myriapoda e os Hexapoda (=Insecta), artrópodes mandibulados terrestres. As características mais marcantes do grupo estão relacionadas com a presença de apêndices unirremes e de um único par de antenas, em contraste com os apêndices birremes e os dois pares de antenas dos crustáceos. Os tagmas do corpo são cabeça e tronco nos miriápodes e cabeça, tórax e abdome nos insetos.

As classes de Myriapoda são: Chilopoda, Diplopoda, Pauropoda e Symphyla. Os Chilopoda (lacrarias ou centopéias) possuem um par de pernas por segmento do tronco, o primeiro modificado em garras de veneno. Os Diplopoda possuem fuscionamento de segmentos, acarretando a presença de dois pares de pernas por segmento e possuem as maxilas fusionadas, formando um gnatoquilário. Os Pauropoda e os Symphyla são pequenos miriápodes, pouco comuns, relacionados aos Diplopoda e aos Chilopoda, respectivamente.

EXERCÍCIOS

1. Diferencie, sucintamente, com base na morfologia externa, a organização básica do corpo de um Myriapoda e de um Hexapoda.
2. Leia as questões a seguir com muita atenção, responda se elas são falsas ou verdadeiras e justifique cada resposta.
 - a) Os Chilopoda são extremamente perigosos ao homem, podendo levá-lo à morte.
 - b) Os termos forcípula e gnatoquilário estão associados aos Pauropoda.
 - c) Os insetos possuem apêndices locomotores apenas no tagma torácico, enquanto os miriápodes os possuem na maioria dos segmentos do seu tronco.
3. Quais características distinguiriam os Chilopoda dos demais miriápodes?
4. Quais características distinguiriam os Diplopoda dos demais miriápodes?
5. Descreva a hipótese mais aceita entre os especialistas sobre o relacionamento filogenético entre os miriápodes.

AUTO-AVALIAÇÃO

Você estará pronto para a próxima aula se tiver compreendido os seguintes aspectos abordados nesta aula: (1) características básicas do subfilo Uniramia, bem como dos grupos nele incluídos, os Myriapoda e os Hexapoda; (2) características básicas da arquitetura corporal, do ciclo de vida e da biologia dos representantes de cada classe de Myriapoda; (3) diferenças básicas entre essas classes, especialmente relacionadas com a organização morfológica da cabeça e dos segmentos do tronco; (4) aspectos gerais das relações filogenéticas entre os Myriapoda. Se você compreendeu bem esses tópicos e respondeu corretamente às questões propostas nos exercícios, você certamente está preparado para avançar para a Aula 21.

INFORMAÇÕES SOBRE A PRÓXIMA AULA

Nas Aulas 21 e 22, você estudará a superclasse Hexapoda, que compreende os insetos, e aprenderá sobre sua morfologia, os vários aspectos interessantes de sua fisiologia e seu sucesso evolutivo na conquista do ambiente terrestre.

Filo Arthropoda – Hexapoda I

AULA 21

objetivos

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

- Enumerar os aspectos gerais da classificação dos hexápodes.
- Conhecer as características morfológicas básicas dos Hexapoda.
- Distinguir as classes de Hexapoda: Ellipura (=Parainsecta), Diplura e Insecta.

Pré-requisitos

Aulas 1 a 20, especialmente as Aulas 17 e 20.

Disciplina Introdução à Zoologia.

Noções básicas sobre Citologia e Histologia.

OS HEXAPODA

INTRODUÇÃO

Na aula anterior, você aprendeu que os Hexapoda (do grego, *hexa* = seis + *podos* = pés) são artrópodes mandibulados com apêndices unirremes e que constituem um dos grupos que compõem o subfilo Uniramia. Nas próximas três aulas, você aprenderá as características morfológicas básicas dos representantes desse grupo, aspectos funcionais, comportamentais e fisiológicos relacionados a eles e a sua diversidade.

Hexapoda é um grupamento que reúne animais com corpo dividido em três tagmas ou regiões distintas: cabeça, tórax e abdome. A cabeça apresenta, como os principais órgãos sensoriais, um par de antenas e um par de olhos compostos (raramente ausentes), um par de mandíbulas, um par de maxilas e lábio, como as principais peças do aparelho bucal. O tórax possui três pares de pernas (daí o nome Hexapoda), um em cada segmento torácico, e o abdome não possui apêndices locomotores. O desenvolvimento pode ser direto, envolvendo poucas mudanças na forma do corpo dos jovens hexápodes (ametábolos) ou pode ser indireto, com mudanças graduais (hemimetábolos) ou marcantes (holometábolos).

ENTOMOLOGIA

Palavra derivada do grego, *entomo* = inseto, dividido, segmentado + *logos*, *logia* = estudo, ciência, representa a ciência que estuda a morfologia, biologia, fisiologia, evolução e qualquer outro aspecto relacionado ao estudo dos insetos, incluindo a parte aplicada desses estudos em áreas de interesse econômico, como por exemplo, o controle de insetos-praga, a resistência a inseticidas ou a maior produção de seda ou mel.

Nesta aula, portanto, iniciaremos o estudo dos insetos ou da **ENTOMOLOGIA**, abordando, primeiramente, a morfologia geral desse grupo, que apresenta a radiação evolutiva mais espetacular dentro do reino animal, representando cerca de $\frac{3}{4}$ de todos os animais conhecidos no planeta. Logo, se você se deparar com um animal metazoário e invertebrado que você desconheça, diga que é um inseto, pois terá mais de 80% de chance de ter acertado na sua identificação!

CLASSIFICAÇÃO GERAL DOS HEXAPODA

O tema da diversidade, quase inevitavelmente, domina qualquer discussão sobre insetos, não apenas por existir um extraordinário número de diferentes formas, mas também por sua alta capacidade de adaptação aos mais diferentes ambientes e ao vasto número de hábitos de vida, sejam alimentares, reprodutivos etc. Todos esses aspectos são considerados quando se tenta traçar uma classificação que reflita a evolução do grupo.

Os insetos surgiram no Devoniano, há mais de 400 milhões de anos, conforme se supõe com base em registros fósseis, e os primeiros hexápodes não possuíam asas, ou seja, eram ápteros. Posteriormente, surgiram os primeiros organismos alados que, entretanto, não possuíam a capacidade de dobrar as asas para trás do corpo por causa do tipo de articulação das asas com o tórax (paleópteros). Tal evento ocorreu, conforme registros fossilíferos, no Carbonífero, e a aquisição de asas tornou estes insetos dominantes na época, sofrendo uma radiação explosiva. Nesse mesmo período geológico, mais exatamente no Carbonífero Superior, existiram outras formas de insetos alados, já com a possibilidade de dobrar as asas para trás do corpo (neópteros) e, conseqüentemente, explorar determinados habitats não-disponíveis para os paleópteros.

As primeiras classificações de insetos dividiam a classe **Insecta** em duas subclasses: **Pterygota** e **Apterygota**, insetos com e sem asas, respectivamente. O termo Apterygota foi introduzido por Aristóteles para caracterizar a ausência de asas, e mais tarde o nome foi utilizado para reunir Collembola, Protura, Diplura e Thysanura. Na década de 1970, a partir de estudos mais detalhados, a pesquisadora Sidnie Manton considerou que a classe Insecta, da forma como era tratada, não correspondia a um grupo monofilético, sugerindo o termo Hexapoda para incluir cinco subclasses e reservando o nome Insecta para os insetos alados ou pterigotos.

Durante as últimas décadas do século XX, também foi adotada a visão de que os Collembola, Protura e Diplura juntos constituíam um grupo monofilético, reconhecido pelo tipo de formação das peças bucais e denominado classe **Entognatha**, grupo-irmão dos demais hexápodes ou classe **Insecta**.

Os insetos entognatos apresentam um crescimento das peças bucais por dobras orais da parede cranial lateral e as mandíbulas e maxilas crescem, então, em “bolsas” internas. Além disso, apresentam os túbulos de Malpighi reduzidos, os olhos compostos são degenerados em Collembola e totalmente ausentes nos Protura e Diplura atuais. Várias outras características morfológicas têm mostrado diferenças de interpretação e, por isso, os pesquisadores têm preferido manter esses insetos em grupos distintos. Alguns caracteres, no entanto, têm levado os pesquisadores a acreditar em uma relação filogenética mais estreita entre Collembola e Protura e, atualmente, essas duas ordens são reunidas na classe **Ellipura** ou **Parainsecta**.

Entre os insetos etognatos ou classe Insecta, estudos posteriores mostraram que, na ordem Thysanura (traças-de-livro), os membros da família Machilidae possuem mandíbulas monocondiliares, isto é, mandíbulas que se articulam com a cabeça através de um único ponto, enquanto os membros da família Lepismatidae possuem mandíbulas dicondiliares, ou seja, com dois pontos de articulação, portanto, mais relacionados aos Pterygota (insetos alados). Em 1981, Willi Hennig separou as duas famílias e utilizou os nomes **Archaeognatha** para os Machilidae, **Zygentoma** ou **Thysanura s. str.** para os Lepismatidae e **Dicondylia** para reunir Zygentoma mais Pterygota. Hennig, concordando com Manton, pensava que o nome Insecta deveria denotar um táxon monofilético e que então o nome Hexapoda deveria ser adotado para reunir as classes Collembola, Protura, Diplura e Insecta.

Os insetos da linhagem dos Pterygota são, sem dúvida, aqueles que apresentam a maior radiação adaptativa, evidenciada pela ampla distribuição e enorme diversidade de espécies. Nesse contexto, a aquisição de asas e o desenvolvimento da capacidade de voar foram imprescindíveis para sua dispersão e conseqüente conquista de novos habitats, além disso, promoveram uma eficiente maneira de escapar de seus predadores, garantindo maior sobrevivência.

Dentre os insetos pterigotos, são reconhecidos dois grupos: os **Palaeoptera** e os **Neoptera**. O grupo Palaeoptera reúne os insetos alados mais primitivos, as ordens Ephemeroptera (efeméridas) e Odonata (libélulas), com base na presença de ninfas aquáticas (náíades) e de adultos com asas articuladas com o tórax de tal forma que são incapazes de se dobrar sobre o corpo, ou seja, as asas se movimentam apenas para cima e para baixo. Esse grupo é irmão dos Neoptera, aqueles com capacidade de flexionar as asas para trás sobre o corpo que, por sua vez, são distribuídos em várias ordens, primariamente, baseadas na estrutura das asas e das peças bucais e na metamorfose. Porém, existem diferenças de opinião entre os entomologistas quanto ao limite de algumas ordens, quanto a nomes ou mesmo quanto às relações entre elas.

Na **Figura 21.1** está esquematizada a classificação geral dos Hexapoda e as relações entre esses grupos.

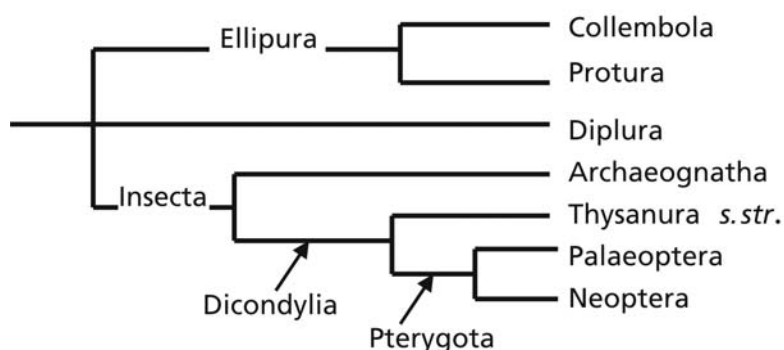


Figura 21.1: Classificação geral dos Hexapoda e relações entre seus grupos.

TEGUMENTO

Você estudou, na Aula 17, o revestimento externo do corpo dos artrópodes, dentre eles os insetos, e viu que ele possui uma rigidez capaz de, funcionalmente, atuar como um esqueleto de sustentação, um **exoesqueleto**. Como em outros artrópodes, o exoesqueleto é formado por um conjunto de placas esclerosadas ou **escleritos**, intercaladas por áreas de cutícula fina e membranosa que permite a mobilidade dessas placas.

O tegumento dos insetos é formado por um epitélio simples de células cúbicas, a **epiderme**, e duas camadas não-celulares: a **membrana basal**, abaixo da epiderme, e a **cutícula**, acima desta (Figura 21.2). A cutícula é formada por três camadas principais: uma espessa **endocutícula**, uma fina **exocutícula** e uma **epicutícula** muito delgada. Quimicamente, um dos principais componentes da cutícula (ausente somente na epicutícula) é um polissacarídeo, a **quitina** $(C_8H_{13}O_5N)_n$, muito semelhante à celulose. Várias proteínas estão associadas à cutícula, como a artropodina, a resilina, a esclerotina (responsável pelo endurecimento e, parcialmente, pelo escurecimento da cutícula), entre outras. A epicutícula é constituída de diversos compostos, principalmente uma camada de cera que garante a impermeabilidade da cutícula e evita a perda de água por evaporação, aquisição muito importante para artrópodes que se adaptaram ao ambiente terrestre. Como esse exoesqueleto não tem elasticidade capaz de permitir o crescimento, ele deve ser trocado, periodicamente, durante o processo denominado muda, que você também estudou na Aula 17.

A **coloração** do tegumento pode ser resultado de pigmentos presentes na cutícula, na epiderme ou na hemolinfa, como caroteno, melanina e pterina, ou pode ser resultado de características físicas da cutícula, pelo efeito de quebra da luz promovido por minúsculas estriações cuticulares ou das camadas da cutícula agindo como películas, como no caso da coloração metálica de certos insetos.

Vários processos externos estão presentes no tegumento, alguns não-celulares, na forma de espinhos, nódulos, estrias etc., outros celulares, as **CERDAS** (Figura 21.2), que podem se apresentar na forma de “pêlo”, de espinho, de escama etc.

CERDAS

Você sabe que somente os mamíferos possuem **pêlos**. Logo, nunca diga que um inseto possui muitos pêlos, diga que ele possui muitas **cerdas**!

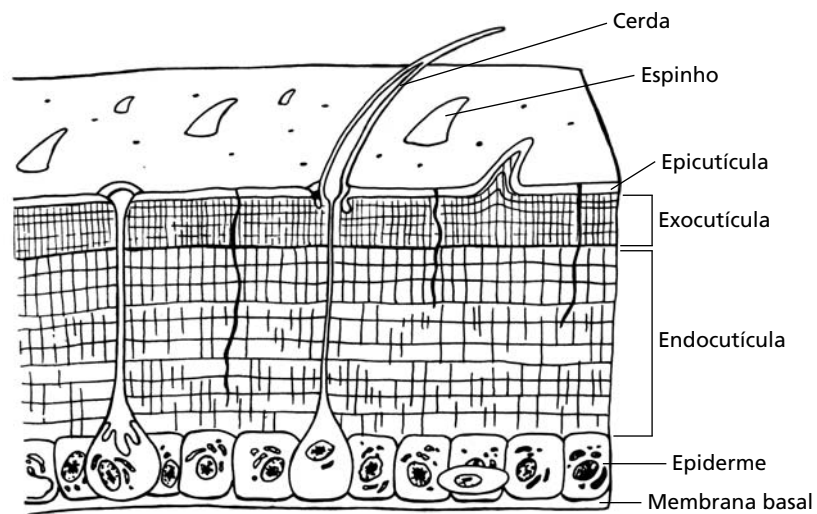


Figura 21.2: A cutícula dos insetos.

CABEÇA

A cabeça dos insetos tem a forma de uma cápsula endurecida ou crânio, resultante da fusão de seis segmentos, aberta inferiormente pela cavidade oral e posteriormente pelo **forâme magno ou forâme occipital**. Apresenta os **olhos compostos**, os **ocelos** ou olhos simples, as **antenas** e as **peças bucais** (Figuras 21.3 e 21.4). O crânio possui pouca evidência de segmentação, mas algumas marcas da fusão ou suturas podem ser notadas e dividem a cabeça em regiões distintas. As suturas podem ser mais evidentes em alguns grupos de insetos que em outros, e em alguns podem ser extremamente reduzidas e até ausentes. O gafanhoto, por apresentar uma organização mais generalizada da cabeça, tem servido de modelo quando se pretende mostrar as suturas e regiões da cabeça, conforme você pode ver na Figura 21.4.

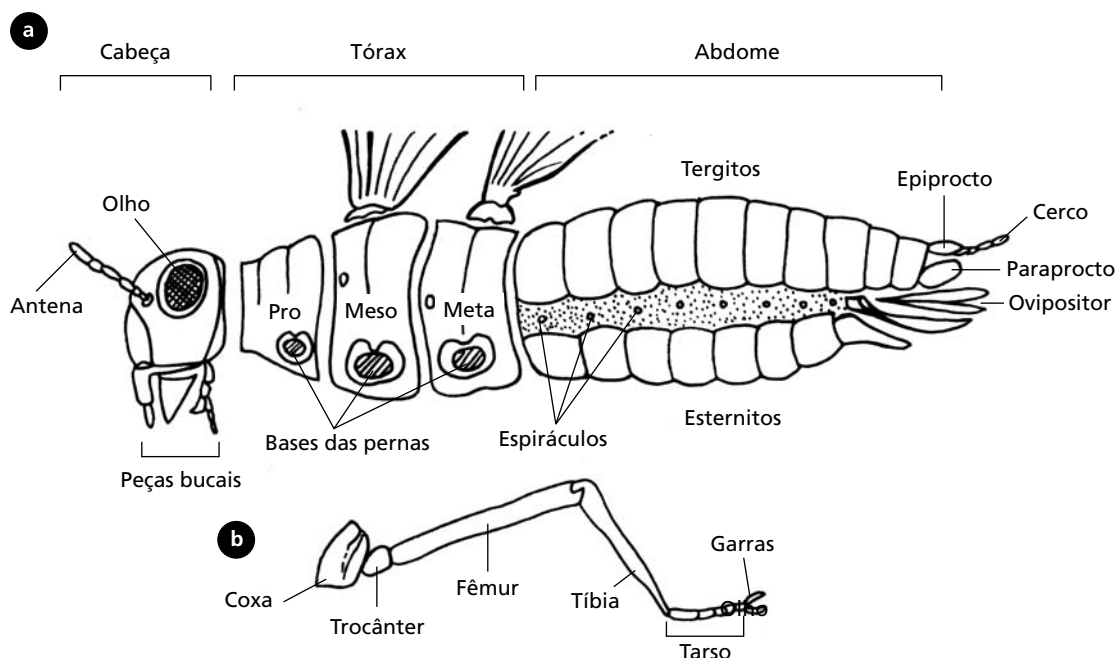


Figura 21. 3: Um inseto (fêmea) generalizado (a) e detalhes da perna (b).

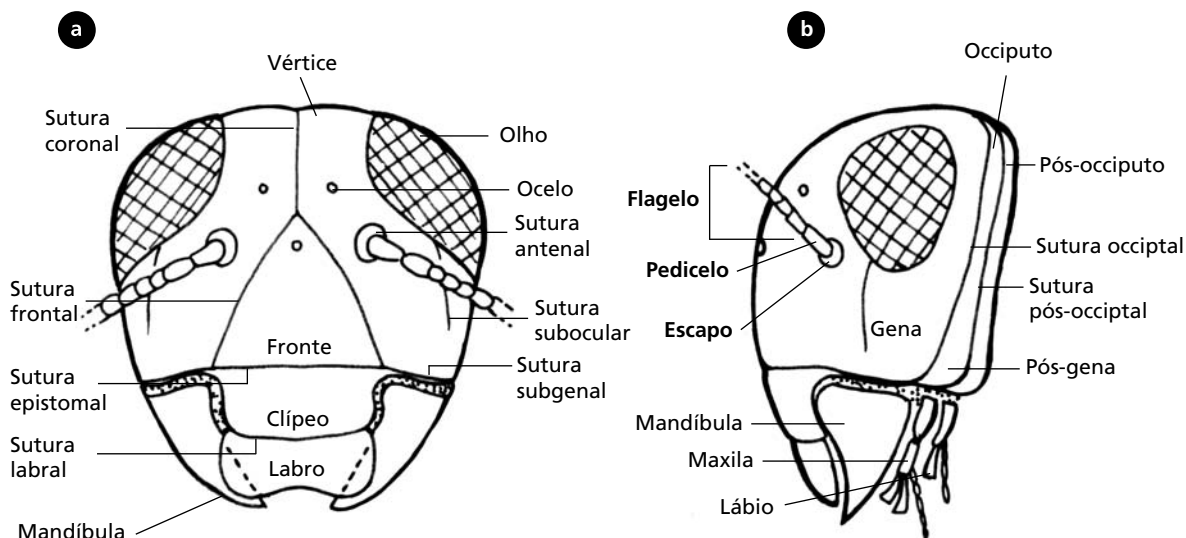


Figura 21. 4: Cabeça de um inseto generalizado: (a) vista frontal; (b) vista lateral.

Os **olhos compostos** estão presentes na maioria dos insetos e são capazes de formar imagem. Cada olho é um conjunto de unidades oculares denominadas **omatídios** e suas porções externas são observadas na forma de facetas hexagonais ou lentes córneas, como veremos com mais detalhe na Aula 22. Pode-se também observar diversidade no tamanho e na forma dos olhos.

Os **olhos simples ou ocelos**, apenas fotorreceptores, localizam-se no dorso da cabeça, em formação triangular, pois são geralmente três, embora haja insetos com dois, um ou nenhum ocelo. **Ocelos laterais ou estematas** podem estar presentes em algumas larvas ou em adultos sem olhos compostos. São algumas vezes os precursores dos olhos compostos dos adultos após a metamorfose, outras vezes são os únicos olhos que o adulto terá.

As **antenas** são receptores sensoriais responsáveis pelas quimio, termo e higrorrecepção. São apêndices pares, móveis e segmentados, localizados entre os olhos e articulados com o crânio. Possuem três segmentos básicos ou **antenômeros**: o escapo basal, o pedicelo mediano e o flagelo distal. Este último é geralmente composto por um certo número de subsegmentos ou flagelômeros (**Figura 21.4**). As antenas variam grandemente em tamanho, forma, segmentação etc.

As peças bucais são compostas de três pares de apêndices: as **mandíbulas**, as **maxilas** (= maxílulas ou primeiras maxilas) e o **lábio** (= segundas maxilas fusionadas). Em geral, as maxilas e o lábio apresentam pequenos **palpos**. Na parte anterior da cabeça, antes das peças bucais, há um processo denominado **labro**, que é um prolongamento do esclerito frontal ou **clípeo**. Atrás das maxilas e próximo à base do lábio há uma outra estrutura achatada, na forma de uma língua, chamada **hipofaringe**, na qual se abrem as glândulas salivares, e que também compõe o aparelho bucal. O labro, o clípeo e a hipofaringe não são apêndices verdadeiros, homólogos aos demais apêndices pares. Os diferentes tipos de aparelho bucal, adaptados aos diferentes hábitos alimentares dos insetos, serão vistos na Aula 22.

De acordo com a posição da cabeça e das peças bucais com relação ao resto do corpo, pode-se classificar os insetos como **hipognatos**, condição considerada a mais primitiva, na qual as peças bucais estão dirigidas para baixo como as pernas, como **prognatos**, quando as peças bucais e a cabeça estão dirigidas para frente, e como **opistognatos**, quando as peças bucais estão direcionadas para trás, sendo alongadas na forma de um **ROSTRO** que se estende entre as pernas (**Figura 21.5**).

ROSTRO

Prolongamento na parte frontal da cabeça, com forma semelhante a um bico.

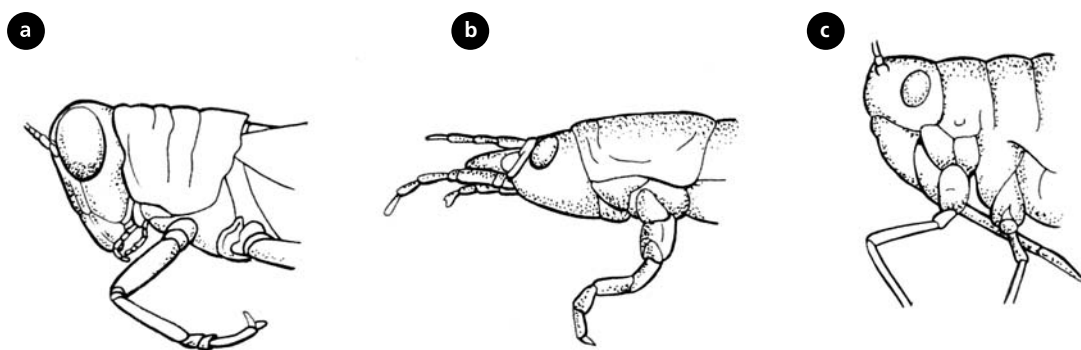


Figura 21.5: Diferentes posições da cabeça e das peças bucais dos insetos: (a) hipognato; (b) prognato; (c) opistognato.

TÓRAX

O tórax dos Hexapoda é, funcionalmente, o tagma da locomoção, uma vez que é onde se localizam as pernas e, quando presentes, as asas. É composto de três segmentos: um **protórax** anterior, um **mesotórax** e um **metatórax** posterior. O protórax nos insetos alados é geralmente menos desenvolvido, enquanto o mesotórax e o metatórax, segmentos que portam as asas, são mais desenvolvidos e, juntos, são chamados **pterotórax**. Em muitos insetos, o primeiro segmento abdominal, ou parte dele, está associado ao metatórax e em muitos Hymenoptera (formigas, vespas, abelhas), ele é tão fusionado que literalmente faz parte do tórax, separando-se do resto do abdome por uma constrição, como se fosse uma cintura.

Cada segmento torácico tipicamente pode se dividir em quatro regiões distintas: um **tergo** ou **noto** dorsal, um **esterno** ventral e um par de **pleuras** laterais. Cada uma dessas regiões é normalmente subdividida em dois ou mais escleritos. Os prefixos pró-, meso- e meta- são aplicados para estabelecer a terminologia desses segmentos, logo, o noto do protórax é denominado pronoto, o seu esterno é o prosterno, e assim sucessivamente.

Os espiráculos, aberturas externas do sistema traqueal, são encontrados de cada lado, os mesotorácicos na região pleural, entre o pro e o mesotórax, e os metatorácicos entre o meso e o metatórax; espiráculos protorácicos são atípicos. As pernas se localizam na região pleural e as asas se articulam com as regiões pleural e notal.

As pernas nos insetos mais generalizados consistem em seis segmentos: uma coxa basal, que se articula com o tórax na região pleural, um pequeno trocânter, um fêmur, uma tíbia, um tarso segmentado e um pré-tarso portador de um par de garras ou unhas móveis (Figura 21.3). Representam o principal órgão de locomoção terrestre, embora também apresentem muitas modificações e tenham se adaptado a uma grande variedade de funções, incluindo nadar, capturar presas, escavar etc. (Figura 21.6).

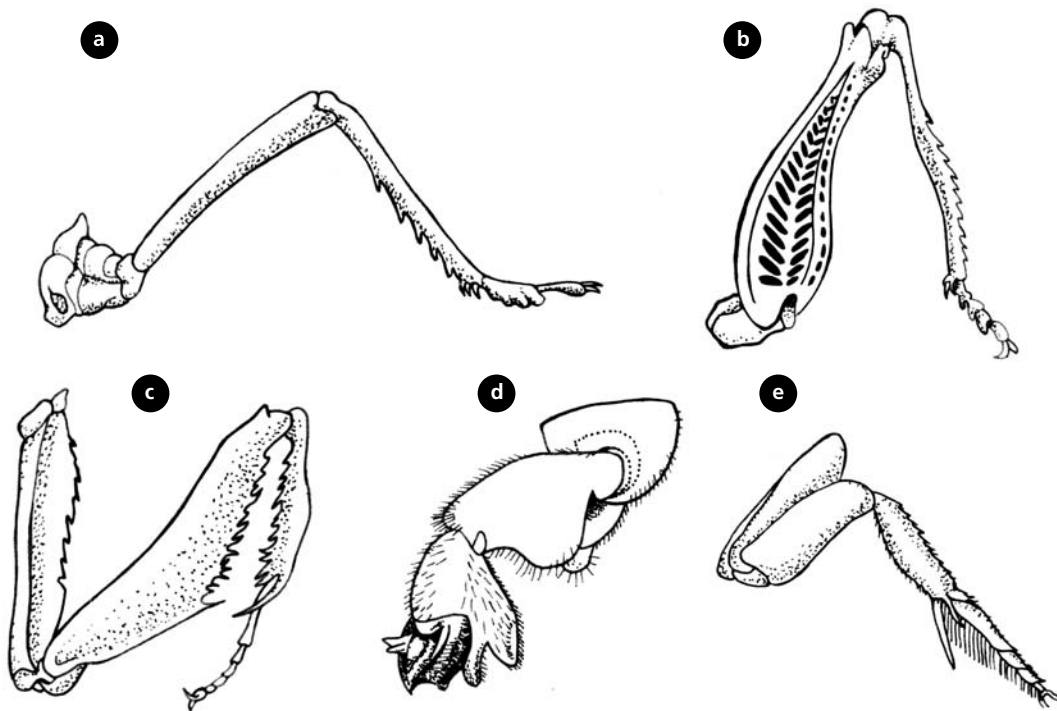


Figura 21.6: Tipos de pernas dos insetos: (a) pernas cursoriais ou ambulatórias, as mais típicas, adaptadas para andar ou correr; (b) pernas saltatórias, como as pernas posteriores dos gafanhotos, com fêmur alargado e grande para conter músculos poderosos para o salto; (c) pernas raptorais, modificadas para segurar a presa, como as dos louva-a-deus; (d) pernas fossoriais, altamente modificadas, formando garras escavadoras muito esclerosadas, como as paquinhas ou cachorrinhos-do-mato; (e) pernas natatórias dos insetos aquáticos, como alguns besouros e percevejos, com segmentos achatados como remos e cerdas marginais para facilitar o nado.

As asas são apêndices torácicos muito móveis, articuladas com as regiões notal e pleural do meso e metatórax. Quando presentes, o número pode variar de um a dois pares, sendo dois o mais comum. As asas podem estar reduzidas (**condição braquíptera**) ou ausentes (**condição áptera**); a redução das asas posteriores é comum em algumas ordens, levando a uma maior eficiência aerodinâmica das asas anteriores. A condição áptera pode ter origem primitiva, como nos Collembola, Diplura, Protura, Archaeognatha e Thysanura *s. str.*, descendentes de organismos ápteros, ou origem secundária, como algumas ordens ou famílias que perderam as asas durante seu processo evolutivo, mas descenderam de espécies aladas, por exemplo, as pulgas (ordem Siphonaptera) e os piolhos (ordem Phthiraptera).

As asas são compostas de duas camadas de cutícula fina e membranosa, que são sustentadas por uma série de canais esclerosados e pigmentados, as **veias ou nervuras**, que podem conter nervos, traquéias e/ou hemolinfa. A membrana da asa pode ser clara ou marcada por padrões de pigmentação total ou parcial. Podem também apresentar pequenas cerdas, denominadas microtríquias ou macrotríquias, de acordo com o desenvolvimento. As macrotríquias podem se apresentar modificadas em forma de escamas, muitas vezes coloridas, como ocorre nas borboletas e mariposas (ordem Lepidoptera).

O tipo mais generalizado de asa é o membranoso, mas modificações podem ser vistas nas asas de muitos insetos, como as descritas abaixo:

- **élitros** – asas anteriores bem endurecidas formando um estojo protetor para as asas posteriores, que são funcionais e membranosas (em besouros, ordem Coleoptera);
- **hemiélitros** – asas anteriores endurecidas apenas parcialmente, com a porção distal membranosa e com veias aparentes (em percevejos, ordem Hemiptera);
- **tégminas** – asas anteriores mais ou menos coriáceas, fornecendo proteção ao par posterior (em gafanhotos, ordem Orthoptera, em baratas, ordem Blattaria etc.);
- **halter ou balancim** – redução e modificação das asas posteriores formando uma estrutura que atua na estabilidade durante o voo (em moscas e mosquitos, ordem Diptera).

Como falamos anteriormente, os primeiros insetos eram ápteros e vários pesquisadores dedicam-se ao estudo da morfologia da asa de insetos atuais e de insetos fósseis, na tentativa de compreender como se deu o seu surgimento. É importante salientar as diversas hipóteses sobre esse surgimento, já que foi um evento de extrema importância para o sucesso evolutivo dos insetos. De uma forma generalizada, podemos dizer que existem duas hipóteses básicas: (1) aquela que supõe que as asas são derivadas de expansões rígidas do tergo torácico, com a forma de lobo, que se tornaram secundariamente articuladas e com musculatura (**lobos paranotais**), e (2) aquela que supõe que apêndices preexistentes, articulados e com musculatura, localizados na base das pernas torácicas (como brânquias ou como coberturas das brânquias) deram origem às asas.

A primeira hipótese é chamada **teoria paranotal**, foi a primeira a ser proposta e foi dominante por mais de 50 anos, sendo ainda defendida por alguns entomologistas, uma vez que são conhecidos diversos fósseis com lobos paranotais. A segunda, chamada **teoria traquio-branquial ou branquial**, foi resgatada por alguns autores mais recentes das idéias de um pesquisador chamado Oken, de 1811, e tem sido, atualmente, defendida e ampliada por outros, como a paleontologista Jarmila Kukalová-Peck, com base em evidências fósseis.

Essa segunda teoria tem fornecido argumentos mais satisfatórios para explicar a origem das asas dos insetos e nela é levantada a hipótese de que as asas teriam surgido uma única vez na história evolutiva dos artrópodes, em um ancestral aquático. As asas seriam derivadas de escleritos epicoxais das pernas, homólogos aos epipoditos dos crustáceos, que eram coberturas de espiráculos e/ou de brânquias que, posteriormente, migraram para as laterais do tórax e serviam para dar estabilidade durante o nado. Quando os primeiros insetos invadiram a terra, essas estruturas foram, gradativamente, sendo adaptadas ao voo. As coberturas das brânquias do protórax e do abdome teriam desaparecido, enquanto aquelas que persistiram no meso e metatórax, teriam se alargado e se transformado numa protoasa, capaz de permitir que o inseto, inicialmente, fosse capaz de planar.

ABDOME

O abdome é a sede da respiração, digestão e reprodução, e seus segmentos ou **urômeros** permaneceram relativamente sem modificação, exceto pela atrofia dos apêndices pares na maioria deles, embora estruturas que são consideradas remanescentes desses apêndices possam ser observadas em “apterigotos”, em embriões e imaturos de alguns pterigotos.

O abdome consiste de um número variável de segmentos, sendo considerado o número primitivo como **onze urômeros mais o segmento terminal, o periprocto ou telso**, onde se localiza o ânus. Há uma tendência de redução no número de segmentos a partir da extremidade posterior, mas em muitos insetos há também uma tendência de eliminação do primeiro segmento, que pode ser reduzido, ausente ou incorporado ao tórax. A redução do décimo primeiro produziu um segmento dividido em escleritos que circundam o ânus, geralmente em número de três, um **epiprocto** dorsal e dois **paraproctos**, um de cada lado do ânus; pode também portar um par de apêndices sensoriais, os **cercos**, homólogos às pernas e peças bucais (**Figura 21.3**). Os demais urômeros apresentam tipicamente dois escleritos, o **tergito ou urotergito** dorsal e o **esternito ou urosternito** ventral; os **pleuritos** laterais são diminutos ou ausentes.

O abdome serve como um armazenador das principais vísceras dos insetos e é a parte principal do corpo que produz os movimentos da respiração. As aberturas externas do sistema respiratório traqueal, os **espiráculos**, são tipicamente encontrados um de cada lado na pleura dos primeiros oito segmentos do abdome (**Figura 21.3**).

A genitália externa localiza-se geralmente nos segmentos oito e nove. Esses segmentos apresentam várias especializações associadas à cópula e à oviposição e podemos dizer que os gonóporos dos hexápodes são terminais ou subterminais. O termo terminália, muito utilizado atualmente, refere-se ao complexo formado pelos segmentos genitais (genitália externa), segmentos anais e todos aqueles segmentos adjacentes que também se apresentam modificados para auxiliar na cópula e na oviposição.

A transferência indireta de espermatóforos parece ter sido a condição primitiva de fecundação, como ocorre em “apterigotos”. O desenvolvimento de uma genitália externa foi necessário após o surgimento da fecundação interna ou direta, que deve ter surgido, independentemente, pelo menos duas vezes durante a evolução dos Pterygota: (1) pelo desenvolvimento de uma genitália secundária, adaptada à cópula, no esternito dois de machos de libélulas (ordem Odonata) e (2) pela especialização de uma genitália terminal nos demais insetos.

RESUMO

Nesta aula, iniciamos o estudo dos Hexapoda, que podem ser caracterizados como artrópodes que apresentam o corpo diferenciado em três tagmas (cabeça, tórax e abdome). A cabeça possui, como principais órgãos sensoriais, um par de antenas multissegmentadas e um par de olhos compostos, embora olhos simples ou ocelos também possam estar presentes; como peças bucais, possuem um par de mandíbulas, um par de maxilas (primeiras maxilas) e um lábio, resultante da fusão do segundo par de maxilas; maxilas e lábio geralmente com palpos. O tórax é formado por três segmentos, cada um deles portador de um par de pernas; as asas, quando existem, estão presentes no segundo e terceiro segmentos torácicos. O abdome possui onze ou menos segmentos, sem apêndices locomotores. Os gonóporos são terminais ou subterminais. O desenvolvimento pode ser direto, envolvendo poucas mudanças na forma do corpo dos jovens hexápodes (ametábolos) ou pode ser indireto, com mudanças graduais (hemimetábolos) ou marcantes (holometábolos).

EXERCÍCIOS

1. Quais caracteres morfológicos dos insetos os distinguem de todos os outros artrópodes?
2. Descreva três diferentes tipos de asas dos insetos.
3. Na classificação atual, os Ellipura ou Parainsecta (Collembola + Protura) e os Diplura estão inseridos em grupos separados dos insetos verdadeiros. Justifique essa hipótese com base em, pelo menos, três caracteres morfológicos.
4. O sucesso evolutivo dos insetos está relacionado, principalmente, à aquisição de asas e à capacidade de voar. Justifique tal afirmativa.

AUTO-AVALIAÇÃO

Você estará pronto para a próxima aula se tiver compreendido os seguintes aspectos abordados nesta aula: (1) características básicas da arquitetura corporal dos Hexapoda, que os distinguem dos demais artrópodes; (2) diferenças básicas entre as atuais classes e subclasses de Hexapoda; (3) aspectos gerais das relações filogenéticas entre as classes de hexápodes; (4) relação da aquisição de asas e capacidade de vôo com o sucesso adaptativo dos insetos. Se você compreendeu bem esses tópicos e respondeu corretamente às questões propostas nos exercícios, você certamente está preparado para iniciar a Aula 22.

INFORMAÇÕES SOBRE A PRÓXIMA AULA

Na Aula 22, você continuará o estudo dos Hexapoda, aprendendo sobre vários aspectos funcionais, comportamentais e fisiológicos relacionados aos insetos, como os mecanismos de vôo, a nutrição, a visão e outros sentidos, a reprodução, o desenvolvimento e o comportamento social.

Filo Arthropoda – Hexapoda II

AULA

22

objetivos

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

- Correlacionar as estruturas presentes nos Hexapoda com aspectos funcionais ligados ao voo, nutrição, visão e outros sentidos, reprodução, desenvolvimento pós-embrionário e comportamento social.
- Conhecer mecanismos fisiológicos básicos apresentados pelos Hexapoda.

Pré-requisitos

Aulas 1 a 21, especialmente 17 e 21.
Disciplina Introdução à Zoologia.
Noções básicas sobre Citologia e Histologia.

INTRODUÇÃO

Na Aula 21, você estudou a morfologia geral dos hexápodes, abordando as principais estruturas presentes nos seus três tagmas: cabeça, tórax e abdome. Com base no tipo e na função dessas estruturas, podemos dizer que a cabeça é o tagma dos sentidos, o tórax, o tagma da locomoção e o abdome, da digestão, respiração e reprodução. Nesta aula, passaremos a estudar vários aspectos funcionais e comportamentais dos insetos, abordando os mecanismos fisiológicos envolvidos.

O VÔO

Os insetos são os únicos invertebrados capazes de voar e esta habilidade é sem dúvida a principal razão para o seu sucesso em relação aos demais grupos de animais. Durante o curso da evolução dos insetos, as asas e seus mecanismos de controle e propulsão se desenvolveram independentes dos segmentos originalmente designados para andar, diferentemente dos vertebrados em que os apêndices locomotores, seus nervos e músculos é que se transformaram em órgãos do voo.

Como vimos na aula anterior, a maioria dos insetos alados possui dois pares de asas, um no mesotórax e outro no metatórax, embora possa ocorrer perda, redução ou modificação de um dos pares, como por exemplo, o endurecimento das asas anteriores para proteção do corpo e das asas funcionais posteriores ou a redução das asas posteriores para aumentar a eficiência aerodinâmica das asas anteriores.

Podemos distinguir dois tipos de asas quanto à maneira que se posicionam em repouso. Nos **PALAEOPTERA** (libélulas, ordem Odonata e efeméridas, ordem Ephemeroptera), os adultos possuem asas articuladas com o tórax de uma forma tal que são incapazes de se dobrar para trás, permanecendo lateralmente ou para cima quando em repouso. Nos **NEOPTERA** (as demais ordens de pterigotos), as asas se dobram para trás sobre o corpo.

Nos Palaeoptera, a articulação das asas com o tórax é mais simples, apresentando duas grandes placas basais, que permitem apenas que a asa se flexione para baixo e para cima, enquanto nos Neoptera, a base da asa possui escleritos complementares e linhas de dobra, permitindo melhor inserção da musculatura e, conseqüentemente, a rotação da asa, que se dobra para trás sobre o corpo. Alguns Neoptera, como as borboletas e as mariposas (ordem Lepidoptera) perderam esta habilidade.

PALAEOPTERA E NEOPTERA

A subclasse **Dicondylia**, como vimos na Aula 21, possui duas infraclasses: **Thysanura** e **Pterygota**. Esse último grupo apresenta duas linhagens básicas, os **Palaeoptera** e os **Neoptera**, que se distinguem principalmente por possuir ou não a capacidade de dobrar a asa sobre o corpo.

As asas anteriores e posteriores de certos grupos de insetos alados, como gafanhotos (Orthoptera), cupins (Isoptera) e outros, operam independentemente e não são bons voadores. As asas das libélulas (Odonata), embora operem separadamente, são mais eficientes porque a sequência de batimentos é invertida, as asas posteriores se movimentam antes das anteriores.

A maioria dos insetos alados apresenta uma tendência de unir a ação das duas asas, que passam a operar como uma unidade. Para isso, desenvolveram mecanismos de união ou acoplamento, com surgimento de estruturas em uma asa que se encaixam em outras estruturas na asa oposta, acompanhados geralmente da redução do tamanho da asa posterior. Na **Figura 22.1**, podemos observar alguns desses mecanismos de acoplamento, como: o **hâmulo** (encontrado em vespas, ordem Hymenoptera), o **frênulo** e o **jugo** (os dois últimos encontrados em borboletas e mariposas, ordem Lepidoptera). Outra solução foi a perda ou extrema modificação de um dos pares de asas, tanto que passaram a não mais funcionar como órgão de voo. Este é caso, por exemplo, dos **halteres** dos Diptera ou dos **élitros** dos Coleoptera (vistos na Aula 21).

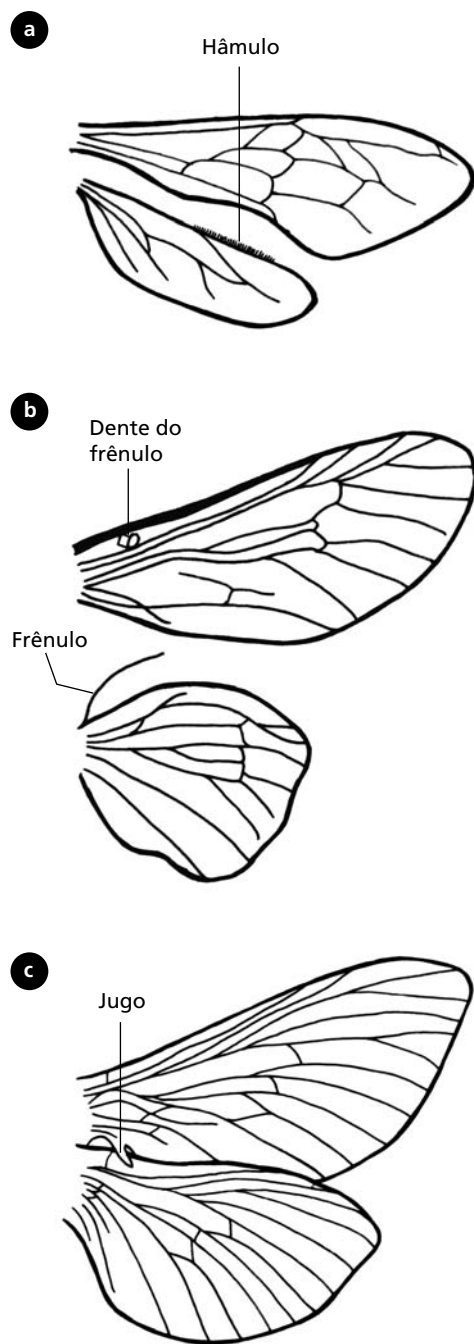


Figura 22.1: Mecanismos de acoplamento das asas. (a) Asa de abelha; (b) e (c) asas de mariposas.

As asas se movem pela ação de um complexo de músculos torácicos, chamados **músculos do voo**, que podem ser divididos em músculos **diretos** e **indiretos**. Os músculos diretos estão ligados diretamente à asa, enquanto os indiretos não se ligam à asa, mas promovem seu movimento por alteração da forma do tórax (**Figura 22.2**). Nos insetos com músculos indiretos, o movimento da asa para cima é resultante da sua contração, que puxa o tergo para baixo. Como você pode observar na **Figura 22.2.c**, todos os músculos do voo são indiretos, como ocorre em moscas e vespas (ordens Diptera e Hymenoptera, respectivamente), mas outros insetos apresentam ambos.

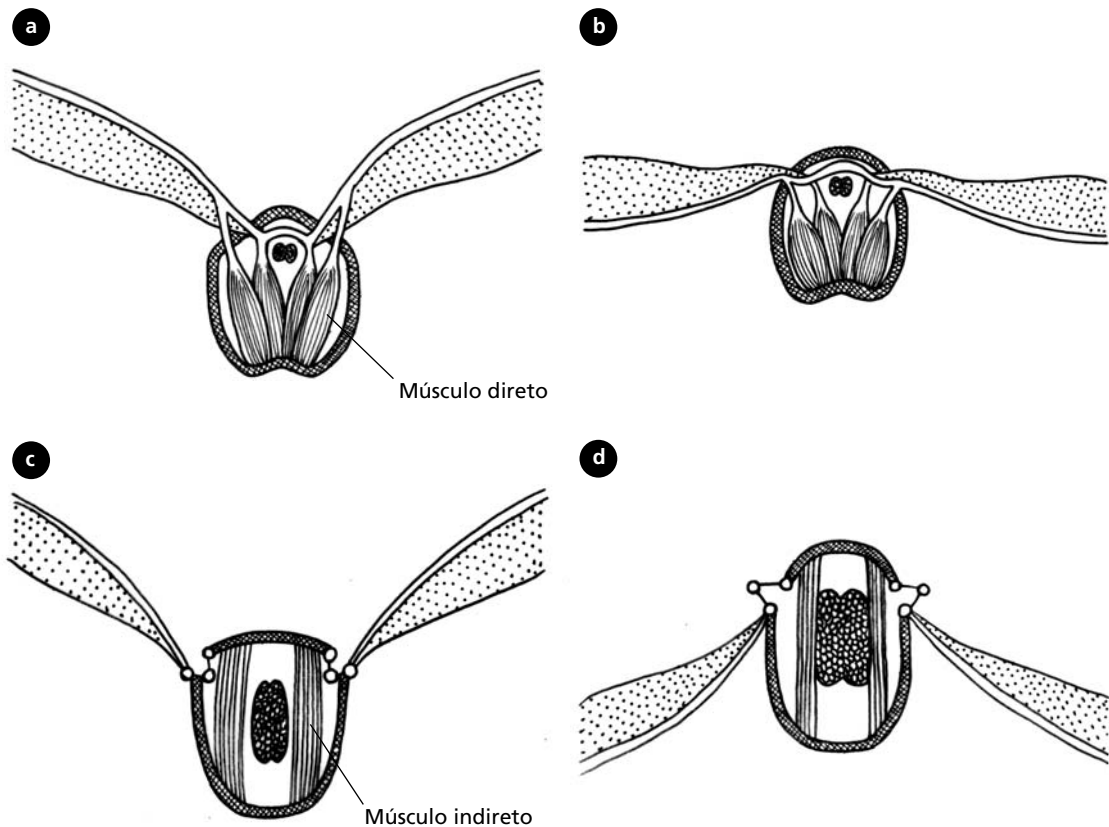


Figura 22.2: Movimento das asas e músculos do voo. (a) Músculo direto distendido; (b) músculo direto contraído; (c) músculo indireto contraído; (d) músculo indireto distendido.

Existem dois tipos de controle nervoso para promover a contração dos músculos do voo: **sincrônico** e **assincrônico**. No **controle sincrônico**, um simples impulso nervoso estimula a contração do músculo e a asa se move. No **controle assincrônico**, o mecanismo de ação é mais complexo e requer grande quantidade de energia, quando um grupo de músculos se contrai, causa a distensão do grupo antagônico, que por sua vez inverte a ação do primeiro grupo, e assim sucessivamente. Nesse caso, apenas impulsos nervosos ocasionais são necessários para manter os músculos responsáveis por alternar contração e relaxamento.

O controle assincrônico é encontrado em insetos mais especializados e permite batimentos extremamente rápidos, em comparação com o sincrônico. Podemos exemplificar citando as borboletas, que com músculos sincrônicos podem bater as asas cerca de quatro vezes por segundo, enquanto as asas de moscas e abelhas, com musculatura assincrônica, podem vibrar até mais de cem vezes por segundo, em alguns casos até cerca de mil vezes.

Obviamente, o voo envolve muito mais que um batimento de asas para baixo e para cima. A musculatura também promove a alternância do ângulo da asa, como um aerofólio, controlando o subir e descer do inseto e a direção do voo. Dessa forma, o movimento das asas forma a figura de um “8”, controlando a passagem da corrente de ar por suas margens. Além destes, outros fatores terão influência no movimento e na velocidade do voo. Insetos com asas mais estreitas e que são capazes de fortes movimentos em forma de “8” atingem velocidades maiores, alguns chegando a atingir quase 50km/h.

A NUTRIÇÃO

Um dos fatores fundamentais na radiação adaptativa dos insetos foi a evolução de um grande número de estratégias de alimentação. A maioria dos insetos se alimenta de sucos e tecidos vegetais (**fitófagos** e **herbívoros**, respectivamente), alguns se alimentam de plantas específicas e outros são generalistas. Algumas formigas e cupins cortam folhas, mas não se alimentam delas, são apenas o substrato para o cultivo de um jardim de fungos que lhes servem como recurso alimentar.

Outros insetos são **carnívoros**, **predadores**, caçando e comendo outros insetos ou outros animais. Aqueles insetos que sugam sangue de mamíferos são denominados **hematófagos**. Muitos besouros e muitas larvas de insetos são **saprófagos**, vivendo em matéria orgânica em decomposição, como em animais mortos. Alguns vivem nos dejetos ou fezes de outros animais e são chamados **coprófagos**. Insetos que visitam flores podem ser **nectarívoros**, quando se nutrem de néctar, ou **polinívoros** quando absorvem grãos de pólen.

Um grande número de insetos vive como **parasita** quando adultos, quando imaturos, ou ambos. Por exemplo, a pulga adulta vive do sangue de mamíferos, mas suas larvas são animais escavadores de vida livre. Em contrapartida, os piolhos são parasitas durante todo seu ciclo. Muitos insetos parasitas são parasitados por outros, fenômeno denominado **hiperparasitismo**. Outros insetos, especialmente larvas, vivem dentro do corpo de outros animais, consumindo-os e matando-os, por isso são conhecidos como **parasitóides**, que diferem dos parasitas porque estes normalmente não matam seus hospedeiros.

Logo, vimos que os insetos apresentam grande diversidade nutricional e podemos observar que, conseqüentemente, eles possuem peças bucais com formas especializadas e adaptadas para cada um desses tipos de nutrição. Essas formas podem ser resumidas em três tipos básicos, como veremos a seguir.

O **aparelho bucal mastigador** é o tipo mais comum entre os insetos, como ocorre em gafanhotos, formigas e muitos outros herbívoros que cortam e trituram o alimento através de fortes mandíbulas denteadas (**Figura 22.3**). Nos insetos carnívoros, geralmente, as peças bucais são mais pontiagudas para possibilitar a perfuração e dilaceração da presa.

O **aparelho bucal sugador** tem a forma de tubo e pode perfurar tecidos animais ou vegetais (**Figura 22.3**). Todas ou algumas de suas peças (mandíbulas, maxilas, lábio e hipofaringe) apresentam a forma de estilete e, em geral, formam dois canais, o **canal salivar**, que injeta a saliva rica em enzimas ou outras substâncias, como anticoagulantes injetados pelos insetos hematófagos, e o **canal alimentar**, que absorve os fluidos. Nas borboletas e mariposas, não há mandíbulas, e as maxilas formam uma longa probóscide para sugar néctar das flores, denominada **espirotromba**, porque quando está em repouso se mantém enrolada em espiral (**Figura 22.3**).

As moscas apresentam um **aparelho bucal do tipo lambedor**, no qual o **lábio** forma um estojo que abriga as demais peças, e seu ápice apresenta um par de **lóbulos**, denominado **labelo**, que possui numerosos **canalículos** que funcionam como canais alimentares, assemelhando-se a uma “esponja” (**Figura 22.3**). São capazes apenas de absorver líquidos ou liqüefazem o alimento sólido com a secreção salivar, para depois o absorverem. Algumas moscas hematófagas, como as mutucas, apresentam a probóscide adaptada para perfurar a pele de mamíferos e depois absorver o sangue com seu **labelo** modificado.

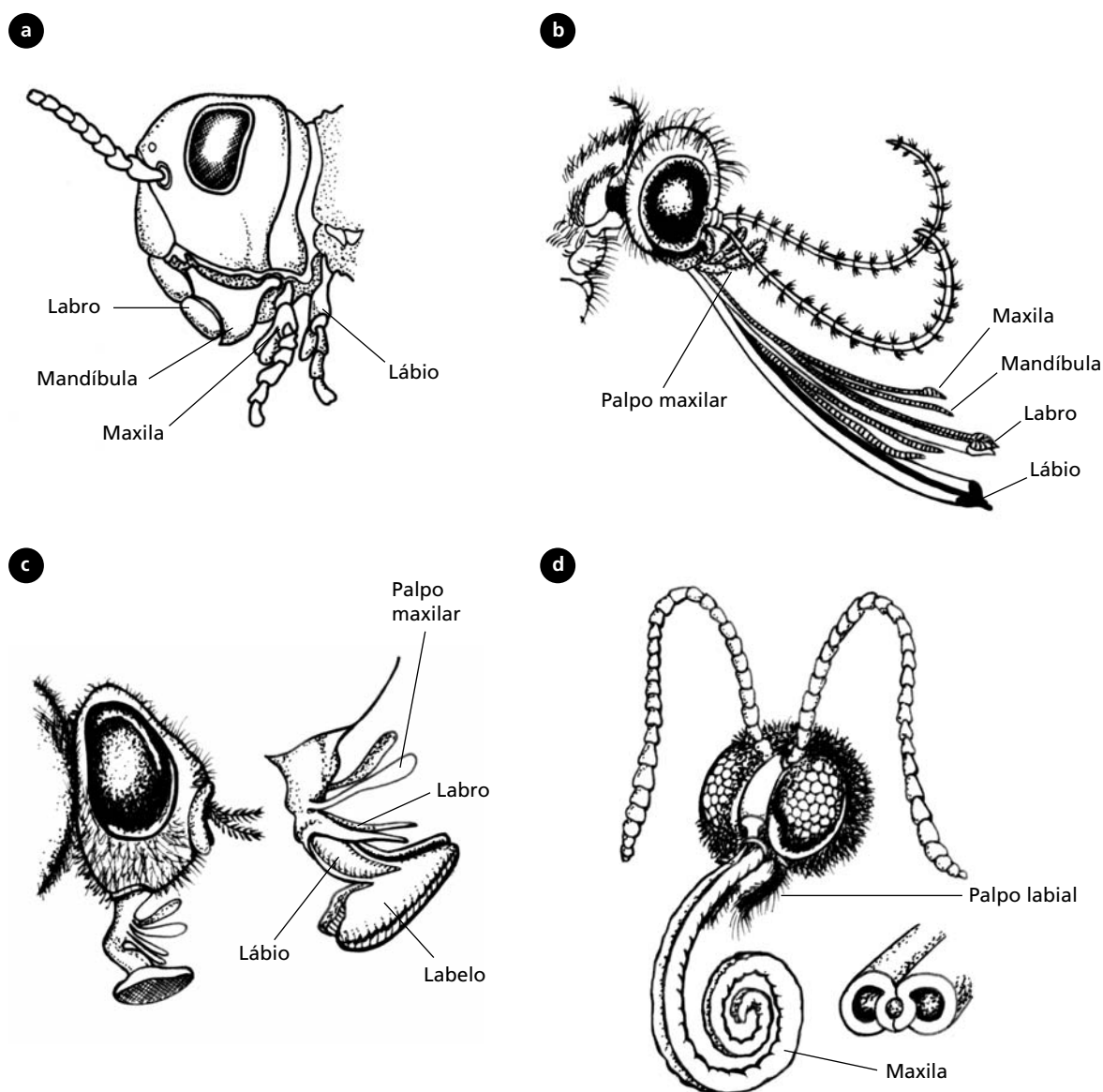


Figura 22.3: Tipos de aparelho bucal dos insetos. (a) Mastigador; (b) sugador; (c) lambedor; (d) espirotromba.

AS TROCAS GASOSAS

Como você estudou na Aula 17, o sistema respiratório típico dos insetos é o **sistema traqueal**, que permite a rápida troca de oxigênio e gás carbônico e, ao mesmo tempo, restringe a perda de água. Esse sistema surgiu como uma adaptação para respirar ar atmosférico e foi fundamental para a invasão e o domínio do ambiente terrestre pelos insetos. Entretanto, alguns insetos na forma de larvas, ninfas ou mesmo adultos vivem na água e apresentam adaptações para respirar nesse meio. **Em pequenos insetos aquáticos, o sistema traqueal é fechado**, sem nenhum espiráculo funcional. Eles respiram por difusão através da cutícula fina (**respiração cutânea**), e logo abaixo dela há uma rede de traquéias bem desenvolvida (Figura 22.4c). Muitos outros insetos aquáticos, tanto ninfas como adultos, apresentam um **sistema brânquio-traqueal**, no qual evaginações da parede do corpo com cutícula fina são providas de ramificações do sistema traqueal. São quase sempre abdominais, mas podem ocorrer também no tórax e na cabeça (Figura 22.4.a, b).

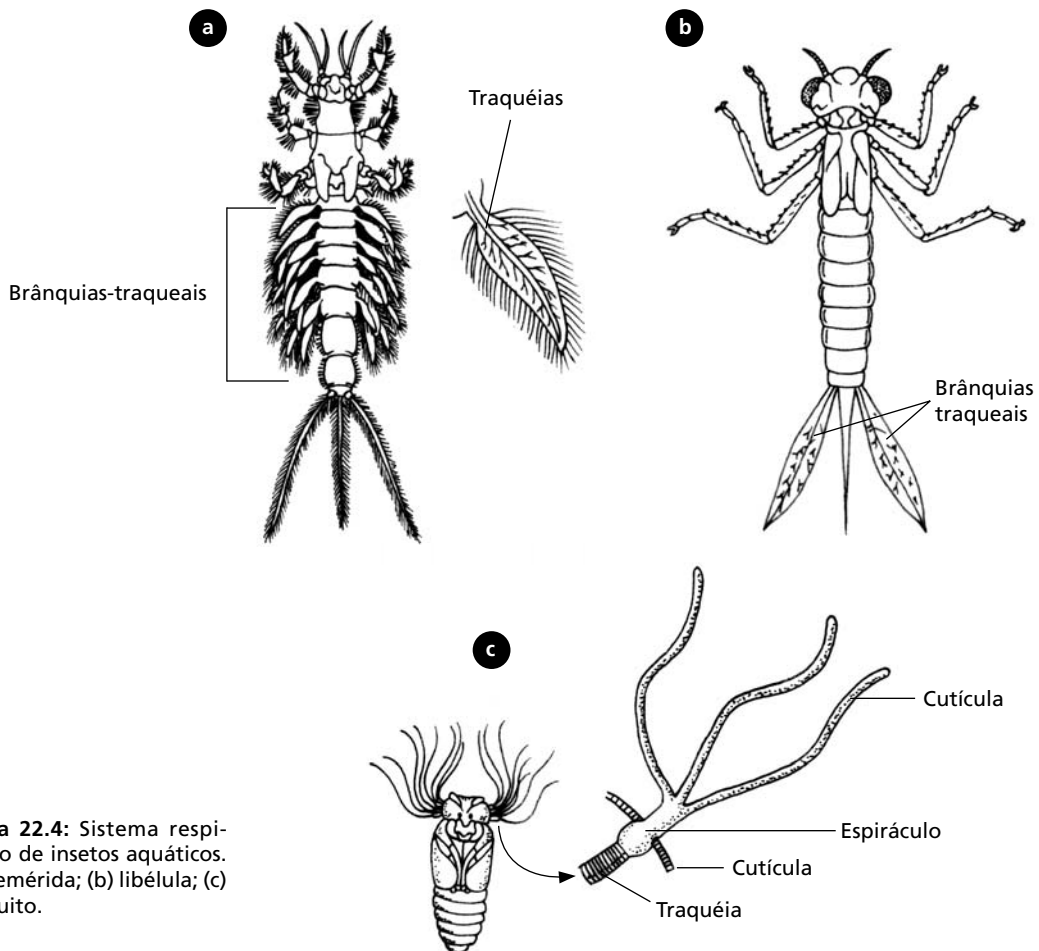


Figura 22.4: Sistema respiratório de insetos aquáticos. (a) Efemérida; (b) libélula; (c) mosquito.

Alguns insetos aquáticos apresentam espiráculos funcionais e respiram da mesma forma que os terrestres, porém, precisam resolver o problema de evitar a entrada de água nos espiráculos e de transpor a tensão superficial da água para obter O_2 do ar atmosférico. Alguns solucionaram estes problemas através da presença de um grupo de pêlos ao redor dos espiráculos, que se espalham quando o inseto está submerso e se recolhem quando está na superfície, ou através da presença de áreas chamadas **HIDRÓFUGAS** ou **plastrão**, nas quais há uma cutícula com maior afinidade com o ar que com a água. Algumas larvas de mosquitos e moscas (ordem Diptera) apresentam os espiráculos funcionais na extremidade de um **sifão respiratório**, que pode ser evertido e retraído por ação de músculos circulares.

HIDRÓFUGO

(do grego, *hydro* = água + do latim, *fugus* = que foge. Diz-se do material que não se deixa impregnar por água.

Alguns insetos podem sobreviver em ambientes com baixa concentração de O_2 , retirando este gás dos espaços intercelulares de plantas submersas, através também de um sifão respiratório, forte e pontiagudo. Em alguns outros casos de insetos aquáticos com espiráculos funcionais, eles carregam uma bolha de ar chamada **brânquia física** ou gasosa, sendo o O_2 da água repassado para dentro da bolha por diferença de pressão.

A VISÃO

Na Aula 21, você estudou que os olhos dos insetos são de dois tipos: **simples** (ocelos) e **compostos**. Os **olhos simples** podem ser encontrados em ninfas, larvas e em adultos. Muitos insetos adultos apresentam três ocelos na parte dorsal da cabeça, mas esse número pode ser reduzido. Um ocelo é um **fotorreceptor** simples, com forma de uma taça, com um pigmento sensível à luz e a superfície coberta por uma lente. O pigmento fotossensível, como em todo sistema visual conhecido, é uma vitamina A derivada da combinação com uma proteína. O estímulo luminoso provoca uma mudança química no pigmento que permite a percepção da luz, mas não forma imagem.

Os **olhos compostos** são formados por um conjunto de unidades, os **omatídios**, capazes de formar imagem, que dão ao olho composto uma organização multifacetada. Alguns insetos possuem olhos compostos com milhares de omatídios, organizados em uma forma convexa que faz com que cada omatídio esteja orientado para uma direção levemente diferente do outro, permitindo um amplo campo visual (**Figura 22.5**). Você já deve ter tentado apanhar uma mosca e já percebeu como é difícil surpreendê-la!

Cada omatídio consiste de:

- uma **córnea**, que fixa o foco da imagem;
- um **cone cristalino** gelatinoso, que serve como lente;
- uma série de **células retinulares**, que contêm pigmento fotossensível;
- uma série mais externa de **células com pigmento protetor**, que isolam oticamente um omatídio do outro;
- uma **fibra nervosa**, que recebe a informação das células retinulares e a envia para o gânglio ótico.

O pigmento fotossensível das células retinulares está contido em milhares de **rabdômeros**, finas microvilosidades da parede interna das células retinulares, e o conjunto de rabdômeros de um omatídio chama-se **rabdoma** (**Figura 22.5**). O rabdoma registra a intensidade de luz do centro da imagem, ele não registra a imagem inteira. Assim, em contraste com o tipo de mecanismo do olho humano, o olho composto quebra a imagem antes de ela atingir a retina, isto é, cada omatídio amostrará apenas uma parte da imagem completa.

! Agora que você aprendeu como um inseto vê o mundo a sua volta, assista a um desses filmes de terror com insetos e identifique quando houver erros! Geralmente, esses filmes mostram a visão dos insetos como sendo de milhares de imagens completas e idênticas sobrepostas, quando na verdade, a visão deles é de uma imagem única, porém grosseiramente granulada e reticulada.

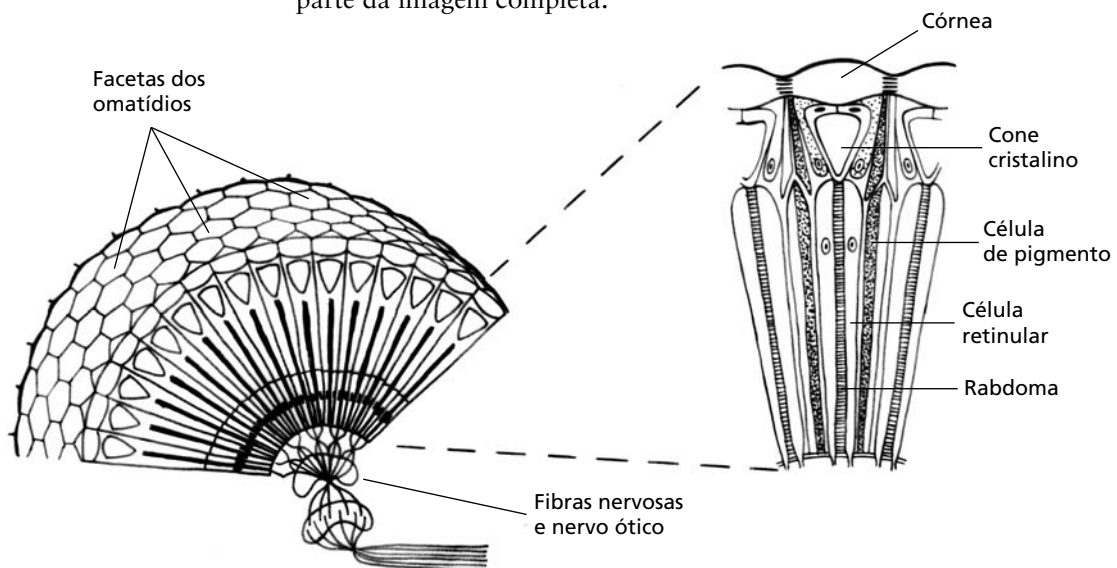


Figura 22.5: Organização e estrutura de um olho composto e de um omatídio.

OUTROS SENTIDOS

Os insetos possuem apurado sentido para temperatura, umidade, gravidade, recepção mecânica, química, auditiva etc. Vejamos como são percebidos alguns desses sentidos.

As cerdas e outros processos tegumentares são responsáveis pela **recepção mecânica** e estão presentes no tegumento como estruturas externas, ligadas internamente a uma célula sensorial, que por sua vez está conectada a uma célula nervosa (veja na aula anterior a Figura 21.2). Logo, essas estruturas são sensíveis a toque, à pressão e a vibrações, e amplamente distribuídas ao longo do corpo, nas antenas e nas pernas.

Os **quimiorreceptores**, como para o paladar e o olfato, são geralmente grupos de células sensoriais localizadas em pequenas fossas, concentradas especialmente nas peças bucais, antenas ou também nas pernas. A quimiorrecepção dos insetos é tão aguçada que eles podem perceber certos odores a quilômetros de distância ou muito antes de nós, humanos. Muitos padrões de comportamento estão relacionados à quimiorrecepção, como a alimentação, a cópula, a seleção do hospedeiro ou do local de oviposição etc.

A **audição** é desenvolvida em muitos insetos. Sua percepção pode ser feita por cerdas muito sensíveis ou por verdadeiros **órgãos timpânicos** capazes de detectar o som. Alguns insetos podem perceber os sons transportados pelo ar, ou detectar vibrações no substrato que eles captam através de cerdas sensoriais nas pernas. Os órgãos timpânicos, como os que ocorrem em alguns Orthoptera, possuem uma membrana fina e delicada que fecha um espaço cheio de ar, cuja vibração é detectada por um conjunto de células sensoriais. Nos gafanhotos, localizam-se nas laterais do primeiro segmento do abdome, nas esperanças e nos grilos, na base da tíbia da perna anterior.

REPRODUÇÃO, METAMORFOSE E DESENVOLVIMENTO PÓS-EMBRIONÁRIO

Nos insetos, os sexos são separados e a fecundação é geralmente interna, mas em algumas ordens o esperma é “empacotado” em um **espermatóforo**, que pode ser transferido por cópula ou depositado no substrato para que a fêmea o pegue. A **partenogênese**, desenvolvimento de embriões a partir de óvulos sem fertilização, também é um processo reprodutivo bastante comum em alguns grupos de insetos.

Os insetos têm várias maneiras de atrair o seu parceiro para a reprodução. As fêmeas podem liberar **FEROMÔNIOS** poderosos, que os machos detectam a distância, ou ambos os sexos podem usar de diversos tipos de sinais atrativos, como luz, som ou cores, e de vários tipos de comportamento de corte. Muitos insetos copulam uma única vez na vida e outros copulam muitas vezes em um único dia.

As fêmeas depositam seus ovos em lugares adequados para as formas jovens, tanto em relação ao alimento como em relação às condições de temperatura e umidade. Esses ovos podem ser postos logo após a fertilização (**oviparidade**), e o embrião será nutrido pelo vitelo até sua eclosão, ou os embriões são mantidos dentro do corpo da fêmea (**viviparidade**) e se alimentam de nutrientes produzidos por ela. A maioria dos insetos é ovípara, isto é, a mãe faz a postura de ovos. Os vivíparos fazem postura de indivíduos jovens ativos. O termo **ovoviviparidade** é usado para se referir a casos em que o embrião se desenvolve dentro do ovo, nutrindo-se de vitelo, mas a eclosão se dá pouco antes de a mãe fazer a postura de jovens ativos.

No desenvolvimento pós-embrionário, estão incluídos todos aqueles eventos que ocorrem entre a eclosão do ovo e a emergência do inseto adulto.

A maioria dos insetos é diferente da forma adulta quando eclode. O processo pelo qual um imaturo se transforma até chegar à forma adulta é chamado **metamorfose**. Este processo pode ser gradual, com os imaturos apresentando uma aparência similar aos adultos ou pode ser abrupto, quando os imaturos têm forma totalmente diferente dos adultos e esta transformação ocorre em um único estágio.

FEROMÔNIOS

Designação genérica para uma série de substâncias produzidas e liberadas por um inseto ou outro animal, que influenciarão o comportamento de outros indivíduos da mesma espécie. Servem como uma espécie de comunicação química, não só para reprodução, como também para outras motivações comportamentais.

Durante o processo de desenvolvimento pós-embriológico, o inseto passa por diferentes estágios: ovo, imaturo (nínfa ou larva), pupa (apenas nos holometabólicos) e adulto ou imago, passando por uma série de mudas (veja a Aula 17). Cada fase entre uma muda e outra se chama ínstar. Logo, um inseto no estágio imaturo pode passar por vários ínstars, por exemplo, ninfas 1, 2, 3, antes de se tornar adulto. O estágio de pupa geralmente tem um único ínstar (alguns têm dois, pré-pupa e pupa), assim como o estágio adulto.

Alguns insetos eclodem do ovo numa forma que difere dos adultos apenas pelo tamanho e maturação sexual. Estes insetos apresentam desenvolvimento direto, sem metamorfose, e são denominados **ametábolos** (Figura 22.6a), como os Thysanura s. str., os Archaeognatha, os Collembola, os Protura e os Diplura (veja a Aula 21). Em geral, seus imaturos são também chamados ninfas.

No entanto, a grande maioria dos insetos tem desenvolvimento indireto, passando por transformações mais profundas, e são chamados hemimetábolos ou holometábolos, dependendo do grau de metamorfose. Nos insetos hemimetábolos, os imaturos se assemelham aos adultos em muitos aspectos, incluindo a presença de olhos compostos, mas lhes faltam as asas e a genitália externa desenvolvida. Durante o seu desenvolvimento as asas se formam externamente, iniciando como pequenas projeções, chamadas tecas alares, que crescem progressivamente a cada ínstar (Figura 22.6b, c). As ordens que apresentam este tipo de metamorfose foram classificadas em passado recente como Exopterygota (aqueles cujas asas se desenvolvem externamente), porém o termo foi abolido por não representar um grupamento monofilético.

O desenvolvimento hemimetabólico é referido também como **metamorfose simples, gradual ou incompleta**, e os ínstars imaturos são chamados **náiades**, quando são aquáticos (libélulas, efeméridas e plecópteros), diferentemente dos adultos terrestres, e ninfas, quando são terrestres como na forma adulta (gafanhotos, cigarras, percevejos, baratas, cupins, louva-a-deus, piolhos etc.). Alguns entomólogos preferem distinguir a metamorfose daqueles insetos em que **imaturos e adultos vivem em ambiente diferente (hemimetabolía)** daquela em que ambos, **imaturos e adultos, vivem no mesmo ambiente (paurometabolía)**. Entretanto, atualmente, o uso de termos distintos tem sido abolido, porque poderia dar a entender que a hemimetabolía e a paurometabolía teriam origens diferentes.

Os demais grupos de insetos (como moscas, mosquitos, borboletas, mariposas, vespas, abelhas, besouros, pulgas etc.), referidos como **Endopterygota** (aqueles cujas asas se desenvolvem internamente), passam por **metamorfose completa** ou **holometabólica**. Nesse grupo, os ínstares imaturos são muito diferentes dos adultos e chamados **larvas**, e geralmente estão adaptados a ambientes também diferentes (**Figura 22.6.d**). As profundas mudanças que levam à grande transformação da fase de larva para a fase de adulto ocorrem em um estágio intermediário a estes dois, chamado **pupa**, que tipicamente é um estágio de repouso (embora com intensa atividade fisiológica) protegido de alguma forma, escondido no solo, sob folhagem, em casulo de seda, em um pupário, e assim por diante. A grande diversidade de insetos holometábolos (cerca de 88% de todos os insetos) se deve, grandemente, a essa separação de um estágio de crescimento (larva), um de diferenciação (pupa) e um de reprodução (adulto). Cada estágio funciona eficientemente sem competição intra-específica, pois vivem em locais totalmente distintos e se alimentam também diferentemente.

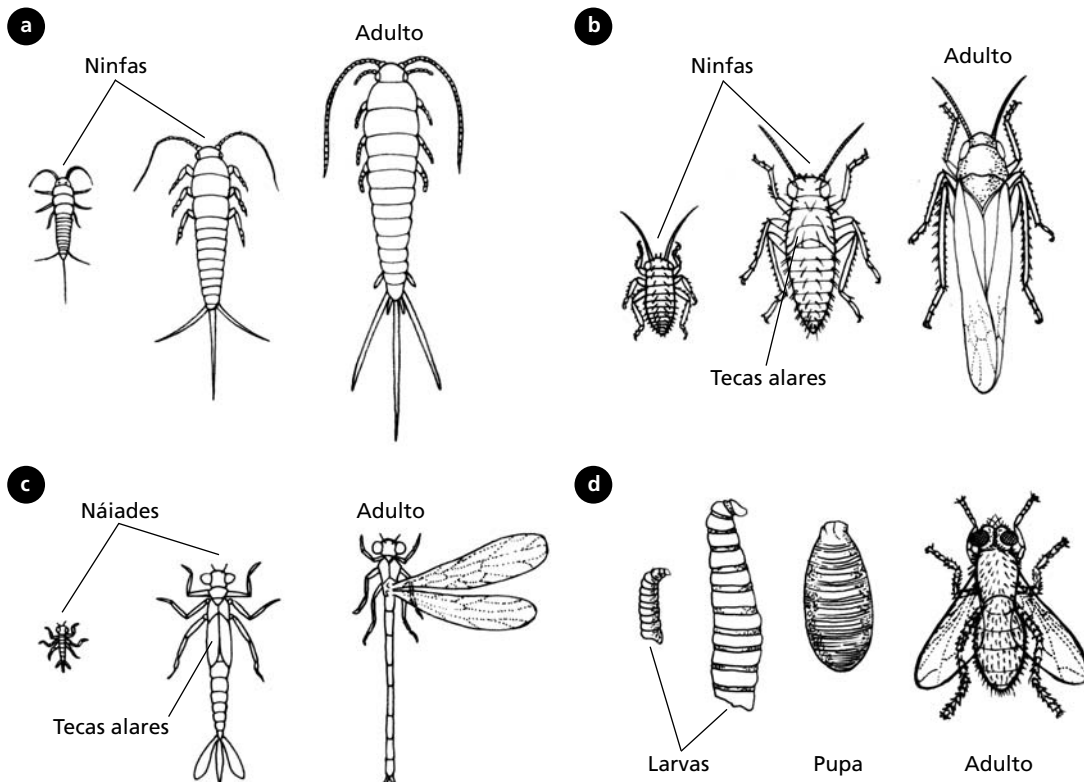


Figura 22.6: Tipos de metamorfose dos insetos. (a) Ametábolos (traça-de-livro, Thysanura); (b) hemimetábolo (cigarrinha, Hemiptera); (c) hemimetábolo (libélula, Odonata); (d) holometábolo (mosca, Diptera).

COMPORTAMENTO SOCIAL

A maioria dos insetos é **solitária**, vive isoladamente; no entanto, muitos se reúnem formando agrupamentos temporários ou permanentes. Muitos agrupamentos não correspondem a comportamento **social** ou **subsociai**, apenas ocorrem como resultado de estímulos atrativos que levam os indivíduos a se agregarem, mas conservando sua independência de ação. Normalmente, esses estímulos são temperatura, luz, alimento, umidade etc. Algumas espécies desfazem a agregação tão logo o fator de atração seja contornado, outras se reúnem apenas para hibernar e outras ainda se tornam gregárias apenas por uma determinada fase, alternada por fases solitárias, podendo durar por várias gerações e formando bandos migratórios. Podemos exemplificar com o **gregarismo** de gafanhotos, baratas, alguns besouros e percevejos.

O **comportamento subsocial** se baseia no cuidado com a prole, sem que haja necessidade de uma interdependência rígida, isto é, são capazes de sobreviver isoladamente. É o caso dos embiópteros (ordem Embioptera), de algumas baratas e de alguns besouros da família Scarabaeidae.

O verdadeiro **comportamento social** é aquele encontrado apenas em duas ordens de insetos, Isoptera (cupins) e Hymenoptera (formigas, abelhas e algumas vespas). As sociedades destes insetos são caracterizadas por:

1. grupamentos permanentes (com raras exceções);
2. cooperação mútua, as atividades de cada indivíduo atendem às necessidades de toda a colônia;
3. a prole é resultante de uma única fêmea (rainha) ou de algumas poucas fêmeas;
4. a rainha sobrevive por um período de várias gerações de descendentes;
5. os indivíduos são inteiramente dependentes da colônia durante sua existência e possuem uma atração definitiva uns pelos outros.

Este tipo de organização surgiu independentemente em cupins, formigas, algumas vespas e abelhas. Em todos os grupos sociais existe uma casta reprodutiva especial, em geral consistindo da fundadora da colônia, acompanhada de seu parceiro no caso dos cupins, enquanto aqueles que cuidam da colônia são estéreis.

A sociedade dos Isoptera

Os cupins ou térmitas (ordem Isoptera) são os mais primitivos insetos sociais, alimentam-se de celulose e são grandes pragas destruidoras de madeira. Muitos insetos e outros artrópodes podem viver em associação com os cupins em seus termiteiros ou cupinzeiros, e muitos animais, como insetos, cobras, lagartos, tamanduás etc. são seus inimigos naturais. A sociedade dos térmitas apresenta as seguintes castas:

- a) **reprodutores primários** – machos e fêmeas férteis, com corpo esclerosado, que são indivíduos derivados dos alados, cujas asas se quebram após a revoada e permanecem sob a forma de pequenas escamas triangulares;
- b) **reprodutores suplementares** – machos e fêmeas férteis, com corpo pouco esclerosado, sem vestígio de asa ou com pequenas tecas alares arredondadas; são indivíduos **NEOTÊNICOS**, oriundos de ninfas ou operárias;
- c) **soldados** – machos e fêmeas estéreis, com corpo muito esclerosado e com cabeça altamente modificada e desenvolvida;
- d) **operários** – machos e fêmeas estéreis, com corpo pouco esclerosado, sem modificações especiais.

NEOTENIA

Desenvolvimento da capacidade de se reproduzir ainda na fase jovem, isto é, em estágio imaturo, como ninfa ou larva.

A fundação de um cupinzeiro começa com a liberação de um grande número de indivíduos alados, machos e fêmeas, oriundos de uma colônia-mãe, em determinada época do ano. Não são bons voadores e esse voo é de curta duração e curta distância. Logo depois do pouso, as asas se quebram em uma região basal predeterminada. As fêmeas sem asas atraem os machos elevando o abdome e provavelmente emitindo um odor sexual (feromônio). Os pares se enfileiram e procuram locais adequados para novas colônias, escavam uma pequena câmara nupcial, onde se confinam e depois copulam.

A rainha primária começa a colocar ovos uma semana após a cópula e a primeira geração é protegida pelo rei e pela rainha durante seu desenvolvimento. A fecundidade da rainha aumenta e ocorre **FISOGASTRIA**, quando a prole torna-se capaz de se manter sozinha. Colônias jovens só produzem soldados e operários, os alados serão produzidos somente depois de a colônia ter alguns anos. Rainha e rei têm vida longa e ela é fertilizada periodicamente por ele. Os reprodutores suplementares são menos fecundos que o casal real, porém, quando são produzidos, ocorrem em maior número, para manter a eficácia da colônia, e nunca ocorrem junto com os reprodutores primários originais.

FISOGASTRIA

Distensão extremamente acentuada do abdome. Diz-se do aumento do abdome da rainha dos cupins que ocorre após esta se tornar fecundada ou “grávida”.

O controle da diferenciação das castas em cupins tem sido alvo de muita investigação e está longe de ser totalmente elucidado, mas há fortes evidências de que interações complexas de feromônios estão envolvidas, embora fatores nutricionais e sensoriais também possam ser relevantes.

As sociedades dos Hymenoptera

Algumas famílias da ordem Hymenoptera apresentam comportamento social: Apidae (abelhas), Formicidae (formigas) e Vespidae (vespas), sendo as duas primeiras as mais especializadas. Nas espécies sociais, durante seu desenvolvimento, as larvas são alimentadas por adultos da colônia, geralmente seus pais, ou por uma casta estéril de operárias. As vespas sociais usam alimento de origem animal, as abelhas usam pólen e néctar e as formigas usam sementes, fungos cultivados ou outro alimento de origem vegetal.

Abelhas

Em abelhas existem três castas: **operárias**, **rainha** e **zangões**. As operárias são fêmeas diplóides estéreis, cujos ovos foram colocados em alvéolos pequenos para restringir o crescimento do abdome e do aparelho reprodutor. Possuem mandíbulas desprovidas de dentes para manipulação da cera e realizam diversas funções na colônia, exceto a oviposição (limpeza, alimentação, construção de favos, arejamento, coleta externa).

Quanto à alimentação, possuem **glândulas hipofaringeanas** e **mandibulares**, que secretam substância amarela e branca, respectivamente, e a mistura das duas resulta na **geléia real** (quimicamente composta de açúcar, ácidos, proteínas, vitaminas, colesterol e água). As larvas destinadas a serem rainhas são alimentadas durante todo o desenvolvimento com geléia real, enquanto as de outras castas recebem geléia real apenas nos três primeiros dias e a seguir somente substância amarela hipofaringeana. Portanto, o controle da diferenciação das castas é, principalmente, nutricional. As operárias possuem também **glândulas serígenas** abdominais, que produzem cera para construção dos favos.

**NÚMERO
DIPLÓIDE (2N)**

Número de cromossomos típico das células somáticas.

**NÚMERO
HAPLÓIDE (N)**

Número de cromossomos típico dos gametas normais, ou seja, metade daquele presente nas células somáticas.

A outra casta é a da **rainha**, **única fêmea fértil** da colônia, que conserva o sêmen armazenado na espermateca após a cópula, eliminado-o no momento da postura dos óvulos, quando quer fecundá-los. Ovos fecundados (**DIPLÓIDES**) serão femininos e os óvulos não fecundados (**HAPLÓIDES**) serão masculinos. A rainha controla a população da colônia, se faltam zangões, faz postura de óvulos não fecundados; se faltam operárias, faz postura dos diplóides.

A terceira casta é a dos **zangões**, que não apresentam estruturas especializadas para o trabalho. Sua vida depende da boa vontade das operárias, que quando querem expulsá-los deixam-nos sem alimento e água e eles acabam morrendo.

Vespas

Nas vespas sociais, também existem três castas: rainha, operárias e machos. As duas primeiras são fêmeas com ferrão eficiente e não há muita diferença entre elas. A rainha, após a cópula, começa a construção de um ninho, feito com material semelhante a papel, que consiste em madeira e folhagem mastigada e elaborada, onde dará origem à sua primeira descendência de operárias. Essas primeiras operárias continuarão a construção do ninho e assumirão os deveres da colônia, alimentando as larvas das gerações subseqüentes com insetos ou outros animais caçados por elas.

Formigas

As formigas apresentam também três castas: rainha, operárias e machos. A rainha é maior e alada, embora as asas caiam depois do vôo nupcial. As operárias são todas fêmeas estéreis e ápteras, podendo haver dois ou três tipos diferentes de indivíduos dentro da casta das operárias, variando em tamanho, forma e comportamento. Por exemplo, os soldados são um tipo de operária que possui a cabeça maior com poderosas mandíbulas usadas para defesa da colônia. As operárias se comunicam através de um sistema complexo de sinais químicos e mecânicos.

Os machos são menores e alados e têm vida curta, pois morrem após o acasalamento. Os machos de formigas também são haplóides e se originam de óvulos não fecundados, que a rainha produz apenas quando o formigueiro atinge um determinado tamanho. A produção de fêmeas reprodutivas, que serão as futuras rainhas, é determinada pela mudança na qualidade do alimento que é dado a certos embriões diplóides.

O comportamento social nas formigas alcança o mais alto grau de especialização nas saúvas (*Atta* sp., subfamília Myrmicinae). As saúvas vivem em formigueiros subterrâneos, cortam plantas e transportam os pedaços para o interior do saueiro, onde cultivam um jardim de fungos que lhes serve de alimento. O hábito de cortar plantas faz delas uma praga agrícola das mais importantes. Quanto às suas castas, apresentam como formas permanentes a rainha fértil e três tipos de operárias estéreis (pequenas = jardineiras, médias = cortadoras, grandes = soldados), e como formas temporárias, apresentam centenas de fêmeas e machos alados, que surgem em revoada, em determinadas épocas do ano; quando machos e fêmeas realizam o vôo nupcial e copulam, os machos morrem e as fêmeas formam novos saueiros.

RESUMO

Nesta aula, continuamos o estudo dos Hexapoda, abordando alguns aspectos funcionais, fisiológicos e comportamentais dos insetos.

Quanto ao vôo, vimos que o desenvolvimento de asas foi um fator primordial para os insetos alcançarem o sucesso evolutivo que hoje observamos e que há dois diferentes modos de articulação da asa com o tórax.

Os insetos apresentam um grande número de estratégias alimentares, como fitófagos, herbívoros, carnívoros (predadores), saprófagos, coprófagos, parasitas etc. As peças bucais são modificadas e adaptadas para cada tipo de nutrição, assim, temos aparelhos bucais dos tipos mastigador, sugador e lambedor.

As trocas gasosas são realizadas por um sistema traqueal, extremamente eficiente para a respiração de organismos terrestres e que mostra adaptações para determinados organismos aquáticos.

Os insetos possuem dois tipos de órgãos visuais, os ocelos e os olhos compostos. Os ocelos são apenas fotorreceptores e não formam imagem, mas os olhos compostos são eficientes estruturas visuais, capazes de formar imagem.

Os insetos também possuem várias estruturas e mecanismos que atuam como receptores mecânicos, quimiorreceptores e receptores auditivos.

Os sexos são separados nos insetos e a fecundação interna é a mais comum. As fêmeas podem ser ovíparas (maioria dos insetos), vivíparas ou ovovivíparas. O desenvolvimento pós-embrionário pode ser direto sem metamorfose (ametábolo) ou indireto com metamorfose em diferentes graus (hemimetábolo e holometábolo). Dependendo do tipo de metamorfose, os imaturos são denominados ninfas, náíades, larvas ou pupas.

Os insetos podem apresentar comportamento social, como é visto em representantes de duas ordens: Isoptera (cupins) e Hymenoptera (abelhas, vespas e formigas). Nas sociedades verdadeiras, há cooperação mútua, dependência da colônia, divisão de castas e de trabalho. Em todos os grupos sociais existe uma casta reprodutiva especial fundadora da colônia (rainha), acompanhada de seu parceiro no caso dos cupins, e aqueles que cuidam da colônia e que são estéreis.

EXERCÍCIOS

1. Explique por que o controle assincrônico dos músculos do vôo pode fazer as asas dos insetos baterem mais rápido que o controle sincrônico.
2. Descreva três diferentes tipos de aparelho bucal encontrados nos insetos e como estão adaptados a diferentes formas de nutrição.
3. Explique a diferença entre insetos hemimetábolos e holometábolos, incluindo os estágios de cada um.
4. Quais as castas encontradas em cupins e qual o mecanismo de determinação destas?
5. Quais as castas encontradas em abelhas e qual o mecanismo de determinação destas?

AUTO-AVALIAÇÃO

Você estará pronto para a próxima aula se tiver compreendido os seguintes aspectos abordados nesta aula: (1) as características básicas sobre o funcionamento das asas dos insetos; (2) as formas de nutrição e os tipos de aparelho bucal adaptados a cada uma delas; (3) as adaptações respiratórias apresentadas pelos insetos que vivem em ambiente aquático; (4) os mecanismos de visão, audição, quimiorrecepção e tato; (5) os tipos de desenvolvimento pós-embriônico dos insetos relacionados a diferentes graus de metamorfose; (6) o comportamento social de cupins, abelhas, vespas e formigas, e os mecanismos de determinação de castas e de sexo. Se você compreendeu bem esses tópicos e respondeu corretamente às questões propostas nos exercícios, você certamente está preparado para iniciar a Aula 23.

INFORMAÇÕES SOBRE A PRÓXIMA AULA

Na Aula 23, você estudará a diversidade dos Insecta, observando as principais características de cada ordem, além de discutir as hipóteses sobre o relacionamento filogenético entre essas ordens.

Filo Arthropoda – Hexapoda III

AULA 23

objetivos

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

- Enumerar os aspectos gerais da classificação dos Hexapoda, distinguindo as diferentes ordens de insetos, com base nas características morfológicas apresentadas.
- Conhecer as principais hipóteses sobre o relacionamento filogenético entre os grupos de insetos.

Pré-requisitos

Aulas 1 a 22, especialmente 21.
Disciplina Introdução à Zoologia.
Noções básicas sobre diversidade
e filogenia dos animais.

INTRODUÇÃO

Na Aula 21, você estudou a classificação geral dos Hexapoda e aprendeu que o grupo é dividido, atualmente, nas classes Ellipura ou Parainsecta, Diplura e Insecta. A classe Ellipura reúne as ordens Collembola e Protura, a classe Diplura possui uma única ordem de mesmo nome e a classe Insecta apresenta numerosas ordens, caracterizadas, principalmente, com base na estrutura da asa, das peças bucais e no tipo de metamorfose.

Nesta aula, estudaremos a diversidade dos hexápodes, observando as principais características de cada ordem, e discutiremos brevemente as hipóteses sobre o relacionamento filogenético entre elas.

SINOPSE DAS ORDENS DE HEXAPODA

No Quadro 23.1 estão listadas as características das ordens que compõem as classes Ellipura e Diplura:

Ordem Protura

(do grego, *protos* = primeiro + *oura* = cauda), proturos (Figura 23.1.a).

Ordem Collembola

(do grego, *kolla* = cola, goma + *embola* = êmbolo, alavanca), colêmbolos (Figura 23.1.c).

Ordem Diplura

(do grego, *diplos* = dois + *oura* = cauda), dipluros (Figura 23.1.b).

Quadro 23.1: Características das ordens pertencentes às classes Ellipura e Diplura.

	Protura	Collembola	Diplura
Olhos Compostos	Ausentes	Ausentes	Ausentes
Ocelos	Ausentes	Presentes, grupos de ocelos laterais formando olhos rudimentares	Ausentes
Antenas	Ausentes	Presentes	Presentes
Asas	Ausentes	Ausentes	Ausentes
Aparelho bucal	Sugador	Mastigador	Mastigador
Abdome	12 segmentos, com estilos nos segmentos 1 a 3	6 segmentos, com apêndices especializados nos segmentos 1 (colóforo), 3 (tenáculo) e 4 (fúrcula)	10 segmentos, com pequenos estilos e vesículas em alguns segmentos
Cercos	Ausentes	Ausentes	Presentes, em forma de pinça ou de filamento
Tipo de metamorfose	Ametábolos	Ametábolos	Ametábolos
Outras características	Presença de pseudóculos (estrutura sensorial que pode ser homóloga ao órgão de Tömösvary dos miriápodes)	Muitas espécies apresentam um órgão pós-antenal , talvez homólogo ao órgão de Tömösvary dos miriápodes	
Hábitos	Locais úmidos, no solo, serrapilheira, musgos etc. e se alimentam de matéria orgânica em decomposição	Maioria das espécies habita a superfície do solo, a serrapilheira , a vegetação herbácea etc. e se alimenta de matéria orgânica em decomposição	Podem ser carnívoros ou herbívoros e vivem em lugares úmidos, no solo, sob pedras ou troncos, em cavernas etc.

Quanto aos colêmbolos, é importante ressaltar a função dos apêndices abdominais. O colóforo é, provavelmente, um órgão usado para aderir a superfícies lisas. A fúrcula é o órgão saltatório, que fica dobrado para frente e preso no tenáculo em forma de pinça, e quando se solta exerce uma pressão que faz o colêmbolo pular.

Além disso, podemos dizer também que os colêmbolos são muito diversificados e são considerados importantes bioindicadores, para a determinação das condições físicas e químicas de solos.

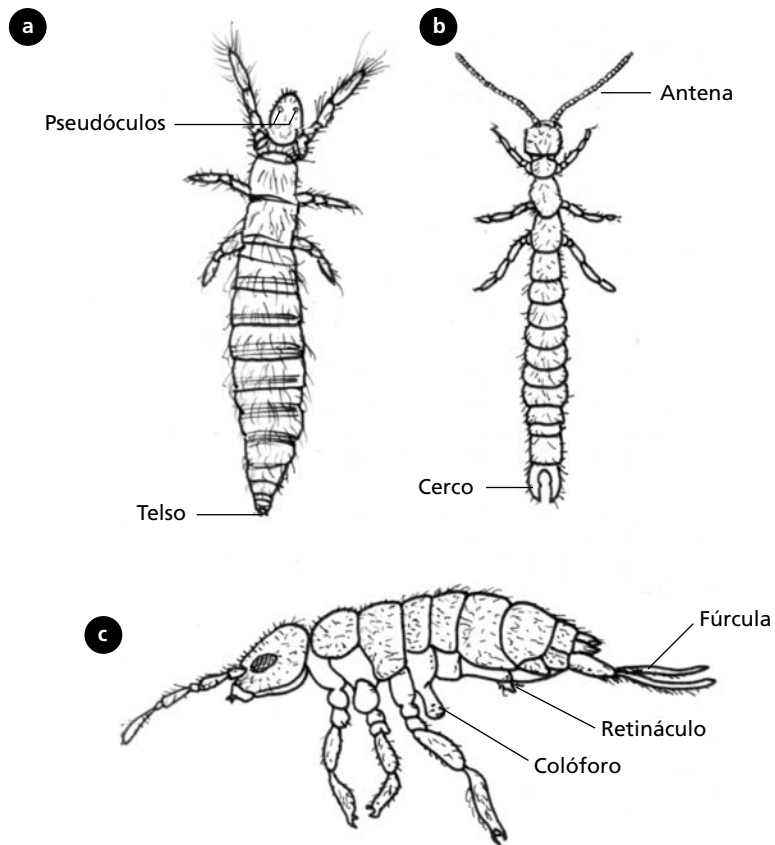


Figura 23.1: Hexápodes entognatos: ordem Protura (a), ordem Diplura (b) e ordem Collembola (c).

Outras duas ordens de insetos primitivamente ápteros são Archaeognatha e Thysanura *s. str.* e suas características estão listadas no quadro seguinte.

Ordem Archaeognatha

(do grego, *archaios* = antigo + *gnatha* = mandíbula), arqueognatos (Figura 23.2.a).

Ordem Thysanura *s.str.*

(= *Zygentoma*) (do grego, *thysano* = franja + *oura* = cauda), tisanuros ou traças dos livros (Figura 23.2.b).

Quadro 23.2: Características das ordens Archaeognatha e Thysanura s. str.

	Archaeognatha	Thysanura s. str.
Olhos Compostos	Presentes	Presentes
Ocelos	Presentes	Ausentes
Antenas	Presentes e longas	Presentes e longas
Asas	Ausentes	Ausentes
Aparelho bucal	Mastigador	Mastigador
Abdome	Segmentos abdominais com estilos ventrais e com vesículas eversíveis	Maioria dos segmentos abdominais com estilos
Cercos	Presentes	Presentes
Tipo de metamorfose	Ametábolos	Ametábolos
Outras características	Mandíbula monocondilar; corpo fusiforme coberto de pequenas escamas pigmentadas e com filamento caudal mediano mais longo que os cercos	Mandíbulas dicondilaes; corpo relativamente achatado, com ou sem escamas e pigmento; cercos e apêndice terminal longos
Hábitos	São de vida livre e noturnos, escondendo-se durante o dia sob cascas de árvores, serrapilheira ou fendas de rochas. À noite, alimentam-se de algas, líquens e detritos vegetais, usando as extremidades das mandíbulas que atuam como brocas	Vivem sob cascas de árvores, sob pedras ou serrapilheira. As espécies da família Lepismatidae, conhecidas como traças dos livros, são pragas que se alimentam de papel, da cola dos livros, de roupas engomadas ou de tecidos diversos

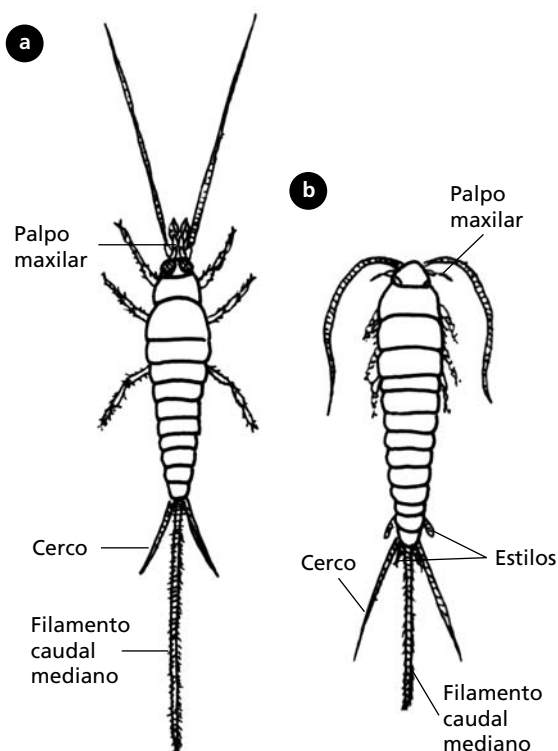


Figura 23.2: Ordem Archaeognatha (a) e ordem Thysanura s. str. (ou Zygentoma) (b).

No quadro seguinte, são apresentadas as características das duas ordens de insetos paleópteros, isto é, aqueles em que a asa não se dobra para trás.

Ordem Ephemeroptera

(do grego, *ephemeros* = de vida curta + *ptera* = asa, referindo-se à vida curta dos adultos), efeméridas, efemerópteros (Figura 23.3.a).

Ordem Odonata

(do grego, *odon* = dente + *gnatha* = mandíbula), libélulas, lavadeiras (Figura 23.3.b).

Quadro 23.3: Características das ordens de insetos paleópteros.

	Ephemeroptera	Odonata
Olhos compostos e ocelos	Presentes	Presentes
Antenas	Presentes	Presentes
Asas	Dois pares de asas membranosas com muitas nervuras, asa anterior bem maior que a posterior	Dois pares de asas membranosas com muitas nervuras
Aparelho bucal	Mastigador nas náíades e vestigial nos adultos	Mastigador nos adultos; náíades com lábio preênsil (máscara) para agarrar a presa
Abdome	Abdome da náíade e do adulto terminando em dois apêndices caudais (cercos filamentosos) ou três (os cercos mais um filamento caudal mediano)	Abdome longo
Cercos	Presentes e longos	Presentes e pequenos
Tipo de metamorfose	Hemimetábolos	Hemimetábolos
Outras características	Imaturos aquáticos com brânquias-traqueais no abdome, com forma de folha; único inseto em que o estágio adulto apresenta dois instares: subadulto (ou subimago) e adulto (ou imago), ambos alados	Macho com gonóporo terminal e uma complexa genitália acessória no esterno do segmento abdominal 2; imaturos aquáticos com brânquias-traqueais nos apêndices caudais externos ou em dobras internas da parede retal
Hábitos	Algumas espécies vivem poucas horas, daí o nome das efeméridas; os adultos formam agrupamentos ou enxames para efetuar seu voo de cópula e os enxames ocorrem próximos ao curso d'água; as náíades vivem em grande variedade de ambientes aquáticos, algumas são muito ativas na água e outras têm hábito escavador	Tanto adultos quanto imaturos são vorazes predadores

Quanto às libélulas, podemos ainda ressaltar que são insetos predadores que voam muito bem e é no vôo que capturam outros insetos com suas pernas dispostas na forma de uma cesta. Exibem complexos padrões de comportamento territorial, sexual, corte etc. Nas espécies com postura endofítica, os ovos são inseridos em tecidos vegetais de plantas aquáticas submersas ou plantas terrestres próximas à água. Nas exofíticas, sem ovipositor desenvolvido, os ovos são expulsos individualmente ou em massas de ovos através do gonópore, quando a fêmea toca a água com o abdome. Os odonatos, especialmente seus imaturos, são considerados importantes componentes no controle biológico de insetos, principalmente mosquitos e algumas pragas de lavouras. São também considerados pragas em tanques de piscicultura, porque suas náíades se alimentam de alevinos ou peixes jovens.

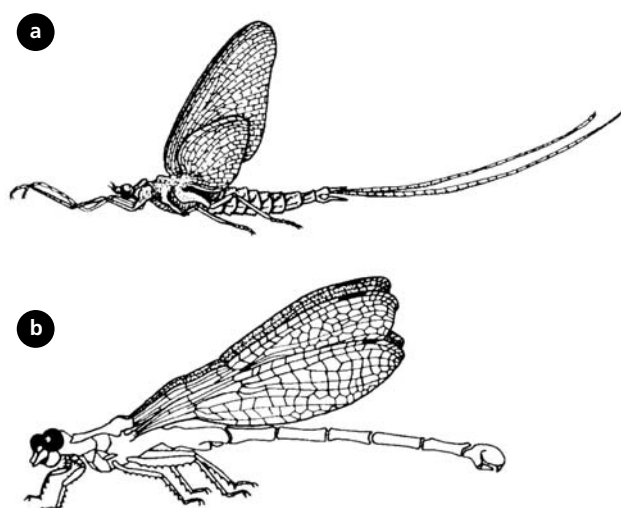


Figura 23.3: Insetos Palaeoptera: ordem Ephemeroptera (a) e ordem Odonata (b).

As características de dez ordens de insetos neópteros (ou seja, aqueles que dobram as asas para trás) são apresentadas no **Quadro 23.4**. Algumas considerações sobre três dessas ordens também são fornecidas, uma vez que estas possuem alguma importância para o homem. São feitos, também, alguns comentários sobre a mais nova ordem de insetos, recentemente descoberta.

Quadro 23.4: Características de dez ordens de insetos neópteros, considerados como “ortopteróides”.

	Plecoptera	Blattaria	Isoptera	Mantodea	Grylloblattodea
Olhos compostos	Presentes	Presentes	Presentes nas formas aladas e presentes ou não nas ápteras	Presentes	Pequenos ou ausentes
Antenas	Longas	Longas	Curtas	Curtas	Longas
Asas	Dois pares de asas membranosas, asas posteriores alargadas e dobradas em leque	Asas anteriores pergaminosas (tégminas), asas posteriores membranosas	Quando presentes, há dois pares de asas membranosas idênticas e alongadas e capazes de se quebrar na linha de fratura basal	Asas anteriores são tégminas, que em repouso cobrem as asas posteriores membranosas.	Ausentes
Aparelho bucal	Mastigador ou vestigial em alguns adultos	Mastigador	Mastigador	Mastigador	Mastigador
Pernas	Cursoriais	Cursoriais	Cursoriais	Pernas anteriores raptorais com fêmures robustos e espinhosos	Cursoriais
Cercos	Multissegmentados	Com um ou muitos segmentos	Curtos	Curtos	Longos, segmentados e flexíveis
Tipo de metamorfose	Hemimetábolos	Hemimetábolos	Hemimetábolos	Hemimetábolos	Hemimetábolos
Outras características	Imaturos aquáticos com brânquias-traqueais, geralmente, na parte ventral do tórax	Corpo achatado dorsoventralmente	Genitália externa rudimentar ou ausente	Fêmeas com asas reduzidas ou ausentes	
Hábitos	Adultos vivem próximos à água doce e são bons caçadores; as náíades podem ser herbívoras ou carnívoras	Ninfas e adultos exploram os mesmos nichos e vivem sob as mesmas condições; veja comentários a seguir	Insetos sociais. Ninfas e adultos exploram os mesmos nichos e vivem sob as mesmas condições; veja comentários a seguir	Predadores que se alimentam de insetos e aranhas; e que esperam a presa com as pernas anteriores levantadas em postura de súplica, por isso são chamados louva-a-deus; a cópula é precedida por corte e, em alguns casos, a fêmea devora o macho durante a corte ou após a cópula	São insetos terrestres, que vivem confinados a ambientes frios e úmidos, sendo conhecidas apenas doze espécies

	Dermaptera	Orthoptera	Phasmatodea	Embioptera	Zoraptera
Olhos compostos	Presentes ou vestigiais	Presentes	Presentes	Presentes	Presentes
Antenas	Longas	Longas	Longas	Presentes	Presentes
Asas	Alguns ápteros e alados com asas anteriores reduzidas a pequenas tégminas e posteriores membranosas, dobradas em leque sob as primeiras	Asas pergaminosas (tégminas), mas há espécies braquípteras e ápteras	Maioria áptera em ambos os sexos; nos alados, as asas são funcionais nos machos e reduzidas nas fêmeas; a asa anterior é uma tégmina curta e cobrindo apenas a base da asa posterior, reduzida ou ausente	Machos alados ou ápteros e fêmeas ápteras	Geralmente ápteros, mas quando alados, as asas são membranosas e com nervação reduzida
Aparelho bucal	Mastigador	Mastigador com mandíbulas grandes	Mastigador	Mastigador	Mastigador
Pernas	Cursoriais curtas	Pernas posteriores em geral saltatorias; pernas anteriores fossoriais nas paquinhãs	Cursoriais	Cursoriais	Cursoriais
Cercos	Modificados em fortes pinças	Não-segmentados	Curtos	Curtos	Curtos
Tipo de metamorfose	Hemimetábolos	Hemimetábolos	Hemimetábolos	Hemimetábolos	Hemimetábolos
Outras características			Corpo semelhante a galhos, gravetos ou folhas, por isso chamados bichos-pau	Várias adaptações à vida dentro de galerias (cabeça prognata, corpo longo, asas ausentes ou rudimentares, locomoção reversa eficiente, cercos táteis etc.)	
Hábitos	São noturnos, vivem em locais úmidos e se alimentam de matéria animal e vegetal, viva ou morta; os cercos são utilizados para captura da presa, para ataque, defesa e para arrumar as asas membranosas sob as tégminas	Ninfas e adultos exploram os mesmos nichos e vivem sob as mesmas condições; veja comentários a seguir	Vivem nas folhagens e caules de árvores, estrato herbáceo ou serrapilheira; algumas espécies atacam eucaliptos	Vivem em galerias de seda construídas por eles; a seda é secretada por glândulas localizadas no tarso da perna anterior	Terrestres e gregários; formam verdadeiras colônias sob cascas de árvores, folhas secas, paus podres, ninhos de cupins etc. Os alados se assemelham a pequenos cupins alados e também são fungívoros

Ordem Plecoptera

(do grego, *pleco* = entrelaçado, pregueado + *ptera* = asa), plecópteros (Figura 23.4.a).

Ordem Mantodea

(do grego, *mantis* = profeta + *oides* = com forma de, semelhante a), mantódeos, louva-a-deus (Figura 23.4.d).

Ordem Grylloblattodea

(nome alusivo à combinação de caracteres de ortopteróides e blatóides), griloblatódeos (Figura 23.4.e).

Ordem Dermaptera

(do grego, *derma* = pele + *ptera* = asa), dermápteros, lacrainhas (Figura 23.5.a).

Ordem Phasmatodea

(do grego, *phasma* = aparência, imitação + *oides* = semelhante), fasmatódeos, fasmídeos, bichos-pau (Figura 23.5.c).

Ordem Embioptera

(do grego, *embio* = vivaz + *ptera* = asa), embiópteros (Figura 23.5.d).

Ordem Zoraptera

(do grego, *zor* = puro + *ptera* = asa), zorápteros (Figura 23.5.e).

Ordem Blattaria

(do latim, *blatta* = barata + *aria* = conjunto), baratas (Figura 23.4.b).

OOTECA

Espécie de estojo secretado por certos insetos, como blatários e mantódeos, e que abriga um agregado de ovos. Quando exposta ao ar, por ocasião da oviposição, tal secreção torna-se escura e endurece.

As baratas são insetos hemimetábolos com ninfas terrestres, e seus ovos são depositados dentro de uma **OOTECA** secretada pela fêmea.

A maioria das baratas é noturna, escondendo-se durante o dia em fendas, madeira, sob folhas, troncos, pedras etc. As baratas possuem glândulas cutâneas que produzem cheiro forte, repugnante e característico.

Não se conhece o hábito alimentar de muitas espécies silvestres, porém as domésticas se alimentam de toda a sorte de matéria orgânica. As espécies domésticas foram introduzidas em várias partes do mundo e são pragas em habitações, mercados, armazéns etc. Nenhuma dessas espécies é conhecida como vetor de alguma doença específica, mas como vivem em ambientes sujos e contaminados, como os esgotos, podem ser portadoras de organismos patogênicos e contaminar o alimento humano, nas residências e em hospitais. As espécies que vivem em madeira se alimentam exclusivamente de celulose, apresentam um esboço de vida social e o alimento é digerido à custa de protozoários simbiotes, talvez as mesmas espécies que vivem em cupins. Com base neste fato, alguns pesquisadores levantam a hipótese de um relacionamento próximo entre Blattaria e Isoptera.

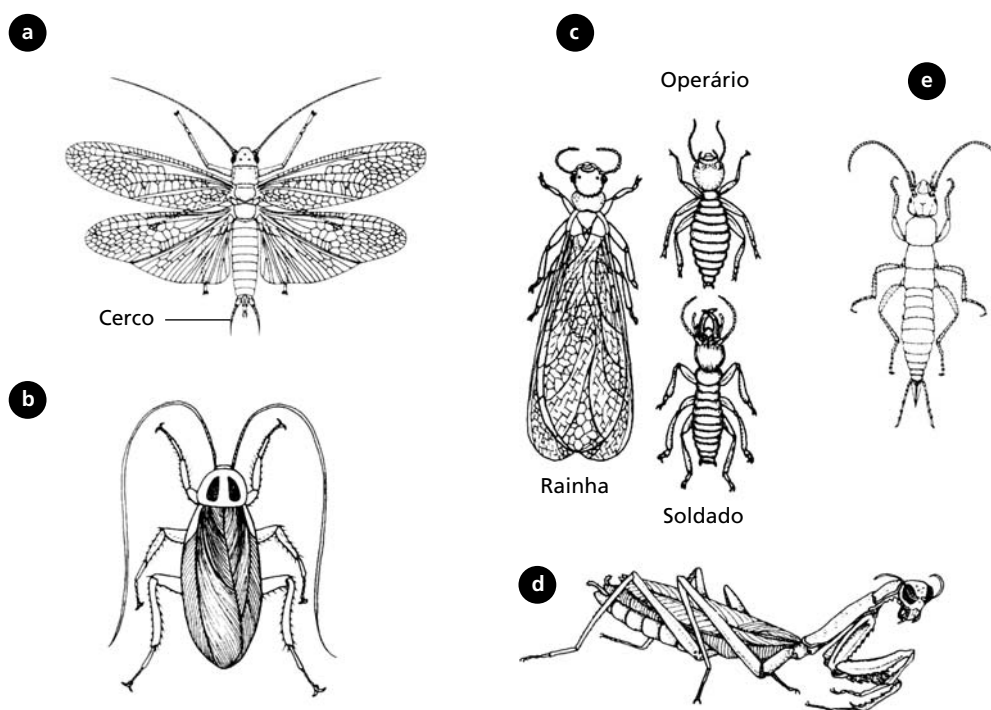


Figura 23.4: Ordens Plecoptera (a); Blattaria (b); Isoptera (c); Mantodea (d) e Grylloblattodea (e).

Ordem Isoptera

(do grego, *isos* = igual + *ptera* = asa), cupins, térmites (Figura 23.4.c).

Os cupins ou térmites são insetos polimórficos, que vivem em sociedades compostas de poucas formas reprodutoras (rainha e rei) e numerosas formas ápteras e estéreis (soldados e operários), como já foi visto na Aula 22.

Espécies de algumas famílias apresentam uma glândula frontal que produz uma secreção defensiva, tóxica e adesiva, eliminada em gotas ou jatos, através de um poro (**fontanela**) na região frontal da cabeça ou pela extremidade de um rostro (**nasuto**). Esses insetos hemimetábolos apresentam ninfas muito semelhantes aos adultos, que sofrem de quatro a dez mudas, em geral sete. Aquelas que se desenvolvem após duas ecdises serão operários, de três a cinco serão soldados, mas sua ecdise final é precedida por um ínstar de transição entre operário/soldado, chamado soldado branco, e as que sofrem seis ou mais ecdises serão alados.

Os cupins se alimentam de celulose e são grandes pragas destruidoras de madeira. Muitos insetos e outros artrópodes podem viver em associação com os cupins em seus termiteiros, e muitos animais, como insetos, cobras, lagartos, tamanduás etc. são seus inimigos naturais.

ENSIFERA

1. Atritam a quina (palheta) da base da asa anterior na elevação estriada (lima) da parte ventral da outra asa anterior.
2. Tímpano na base da tíbia anterior.
3. Produzem som em repouso.
4. Grilos "cantam" de dia à noite, esperanças "cantam" à noite.

CAELIFERA

1. Atritam a perna posterior contra as asas anteriores.
2. Tímpano no 1º segmento abdominal.
3. Produzem som em movimento.
4. "Canto" estritamente diurno.

Ordem Orthoptera

(do grego, *ortho* = reta + *ptera* = asa), gafanhotos, grilos, paquinhos, grilo-toupeiras, esperanças etc. (Figura 23.5.b).

Muitos ortópteros **estridulam**, ou seja, **produzem som pelo atrito de partes do seu corpo** e, conseqüentemente, possuem órgãos auditivos. Têm sido reconhecidas duas subordens, **ENSIFERA** (grilos, esperanças e paquinhos) e **CAELIFERA** (gafanhotos e proscopídeos), que alguns entomólogos atuais estão preferindo considerar como ordens distintas. Esses dois grupos podem ser diferenciados pelo tipo de estridulação e pela posição do tímpano, como podemos ver no box. O “canto” é característico de cada espécie e os machos são os que mais cantam. A estridulação é um elemento característico no comportamento de muitos ortópteros e o canto pode servir para atração do sexo oposto para reprodução, pode ser um alarme contra qualquer perturbação no ambiente, pode ser uma advertência quando outro macho invade um território etc.

São insetos solitários ou **GREGÁRIOS**. Existem algumas espécies que se alimentam de raízes, lodo ou lama, outras são onívoras e outras poucas são predadoras de outros insetos, porém a maioria é fitófaga ou herbívora, comendo folhagens e plantas superiores, e têm grande importância econômica por causa, principalmente, do grande número de gafanhotos, que são pragas agrícolas.

GREGÁRIO

Que vive em bando.

Ordem Mantophasmatodea

(nome alusivo à semelhança superficial com ambos, mantídeos e fasmídeos).

Essa é a mais nova ordem de insetos reconhecida. Foi descrita em 2002 e apenas duas espécies são conhecidas até o momento, uma da Namíbia e outra da Tanzânia, além de uma outra fóssil. São insetos ápteros, que apresentam cabeça hipognata, peças bucais mastigadoras, antenas longas e filiformes, olhos bem desenvolvidos, ocelos ausentes, cercos não-segmentados, mais proeminentes no macho que na fêmea. São insetos terrestres, hemimetábolos e de hábito predador. Os pesquisadores que estudaram essas espécies acreditam que sejam mais relacionadas aos Grylloblattodea do que aos Mantodea ou Phasmatodea.

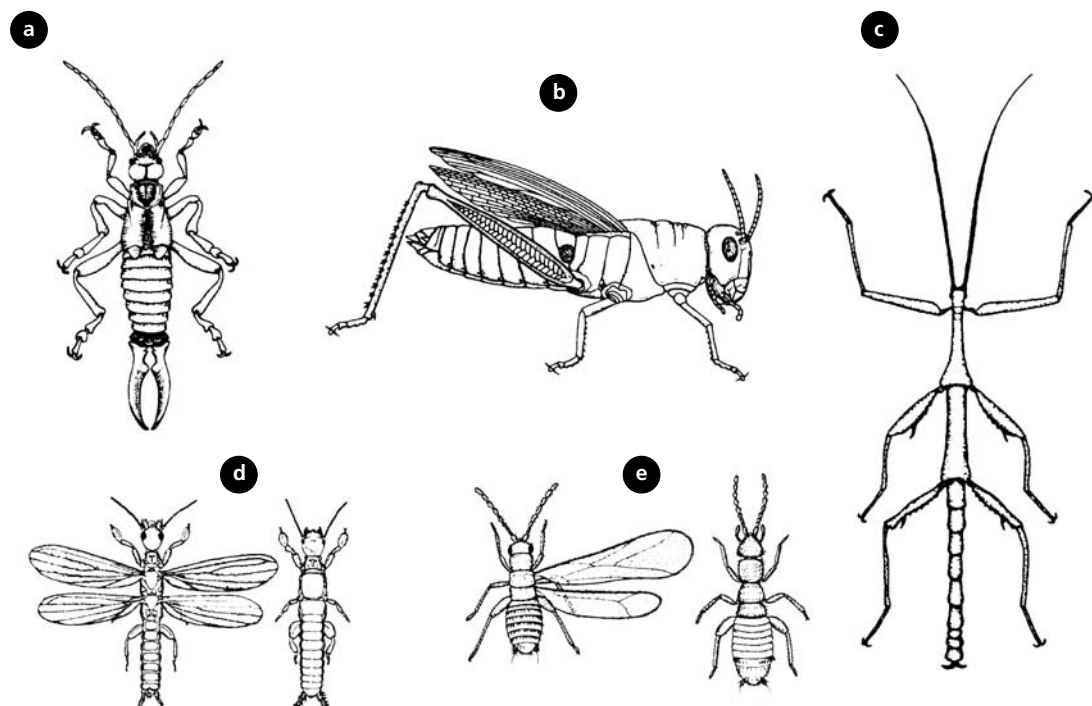


Figura 23.5: Ordens Dermaptera (a); Orthoptera (b); Phasmatodea (c); Embioptera (d) e Zoraptera (e).

No **Quadro 23.5**, serão apresentadas as características de quatro ordens de insetos conhecidos como “hemipteróides” ou Paraneoptera. Comentários sobre duas dessas ordens serão também apresentados.

Quadro 23.5: Características de quatro ordens de insetos neópteros, considerados como “hemipteróides”.

	Psocoptera	Phthiraptera	Thysanoptera	Hemiptera
Olhos compostos	Forte ou fracamente desenvolvidos	Reduzidos	Pequenos	Presentes
Antenas	Longas	Curtas	Curtas	Longas ou curtas
Asas	Membranosas que se ajustam em telhado quando em repouso, asas anteriores maiores e de nervação simples, frequentemente braquípteros ou ápteros	Secundariamente ausentes	Ausentes ou dois pares de asas curtas, estreitas, com nervação reduzida e com franjas marginais	Dois pares de asas, as anteriores como hemiélitros ou ambas são membranosas
Aparelho bucal	Mastigador	Sugador ou mastigador, mas perfurante	Sugador-raspador (mandíbula direita ausente ou reduzida)	Sugador; mandíbulas e maxilas como estiletes que ficam abrigados em um lábio na forma de um estojo ou rostro
Pernas	Cursoriais	Cursoriais com tarsos adaptados para agarrar	Cursoriais	Cursoriais
Cercos	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes
Tipo de metamorfose	Hemimetábolos	Hemimetábolos	Hemimetábolos	Hemimetábolos
Outras características	Glândulas de seda labiais presentes	Corpo dorsalmente achatado		
Hábitos	Vivem em folhagens, cascas de árvores, serrapilheira, sob pedras, paredes, em habitações, em produtos estocados etc. Grandes populações podem causar danos a produtos armazenados, a coleções de insetos e a livros mal conservados	Ectoparasitos de aves e mamíferos, que permanecem a vida toda no hospedeiro; veja comentários a seguir	Fitófagos; alimentam-se das partes macias da planta, brotos jovens, botões florais, frutos maduros etc., produzindo necroses nos tecidos; quando atacam folhas novas, estas se enrolam, interferindo no crescimento da planta, e quando a infestação é intensa, as partes atacadas secam e caem	Ninfas e adultos exploram os mesmos nichos e vivem sob as mesmas condições; veja comentários a seguir

Ordem Psocoptera

(= Corrodentia ou Psocidae) (do grego, *psoco* = triturar + *ptera* = asa, referindo-se ao hábito de “roer”), psocópteros, corrodores (Figura 23.6.a).

Ordem Thysanoptera

(do grego, *thysano* = franja + *ptera* = asa), tisanópteros, tripés (Figura 23.6.e).

Ordem Phthiraptera

(do grego, *phthiro* = piolho + *aptera* = sem asa), piolhos (Figuras 23.6.b, c, d).

São reconhecidas duas subordens de piolhos, antes tratadas como ordens distintas: Mallophaga e Anoplura (Figura 23.6.b, d). Em geral, os Mallophaga se alimentam de pêlos e penas e são mais ativos, enquanto os Anoplura se alimentam de sangue e são mais lentos. Parasitam todas as ordens de aves e quase todas de mamíferos, exceto monotremados e quirópteros. Os ovos são cimentados às penas ou aos pêlos e chamados vulgarmente **lêndeas** (Figura 23.6.c).

Os Mallophaga são pragas importantes de aves e mamíferos domésticos, podendo causar incômodo ou mesmo transmitir várias doenças com perdas econômicas. Os Anoplura ou piolhos sugadores de sangue são considerados pragas mais importantes sob o ponto de vista econômico e médico-sanitário, pois parasitam animais domésticos e também o homem, e sua atuação como agente transmissor de organismos patogênicos é mais acentuada pelo hábito hematófago. Dentre as espécies que parasitam o homem, podemos citar o *Phthirus pubis* Linnaeus, o “chato”, que ocorre principalmente no púbis, mas em pessoas muito pilosas pode ocorrer em outras partes do corpo, e o *Pediculus humanus* Linnaeus (Figura 23.6.d), o piolho da cabeça e do corpo, um importante agente transmissor do tifo epidêmico.

Ordem Hemiptera

(do grego, *hemi* = meio, metade + *ptera* = asa), percevejos, cigarras, cigarrinhas, cochonilhas, pulgões etc. (Figuras 23.6.f, g, h, i, j, l)

Dentre os hemípteros, três linhagens principais têm sido reconhecidas: os **Heteroptera** (Figura 23.6.f, g, h), grupo que reúne os percevejos, os **Auchenorrhyncha**, grupo das cigarras, cigarrinhas e fulgorídeos, e os **Sternorrhyncha**, reunindo cochonilhas e pulgões (Figura 23.6.i, j, l).

Os Heteroptera possuem as asas anteriores como hemiélitros, asas posteriores membranosas, antenas filiformes e o rostro surgindo da parte anterior da cabeça. O hábito predador é comum entre eles, mas muitos são fitófagos e outros são hematófagos. Diferentemente dos demais hemípteros, alguns heterópteros são aquáticos com adaptações muito variadas. Alguns poucos são marinhos, mas a maioria vive na água doce, onde andam ou patinam sobre a superfície da água. Em algumas famílias de percevejos aquáticos, tanto ninfas como adultos realizam a maioria de suas atividades na água, vindo à superfície para repor o suprimento de ar. Percevejos de muitas famílias possuem glândulas capazes de produzir substâncias de cheiro repugnante, repelente para os predadores e que, se atingirem o tegumento, podem ser tóxicas aos artrópodes. Quem nunca sentiu o cheiro forte de um percevejo?

Alguns heterópteros hematófagos possuem importância médico-sanitária, como as espécies de Triatominae (barbeiros), vetores do *Trypanosoma cruzi*, protozoário causador da doença de Chagas na América Tropical e *Cimex lectularius* e *C. hemipterus*, os piolhos-da-cama, que atacam o homem.

Os Auchenorrhyncha possuem antenas curtas e setáceas e o rostro, claramente, se origina da parte posterior da cabeça. Seus representantes são de vida livre e, com exceção das cigarras, são insetos saltadores. Os Sternorrhyncha possuem antenas, geralmente, longas e filiformes e o rostro parece se originar entre as pernas anteriores. Muitos de seus representantes são sedentários.

Os Auchenorrhyncha e Sternorrhyncha são fitófagos, comumente atacando todas as partes suculentas das plantas. Essas subordens incluem muitas espécies consideradas pragas, que causam importantes danos a diversas culturas agrícolas, especialmente, por serem vetores de microorganismos patogênicos, como bactérias e vírus.

Muitos Sternorrhyncha são protegidos por secreções de cera, formando uma camada de pó, filamentos ou lâminas, ou ainda por uma capa na forma de escama que protege todo o corpo. As cochonilhas eliminam um líquido açucarado pelo ânus, composto principalmente do excesso de seiva sugada, e vivem associadas às formigas que se alimentam desse líquido e, em troca, as protegem.

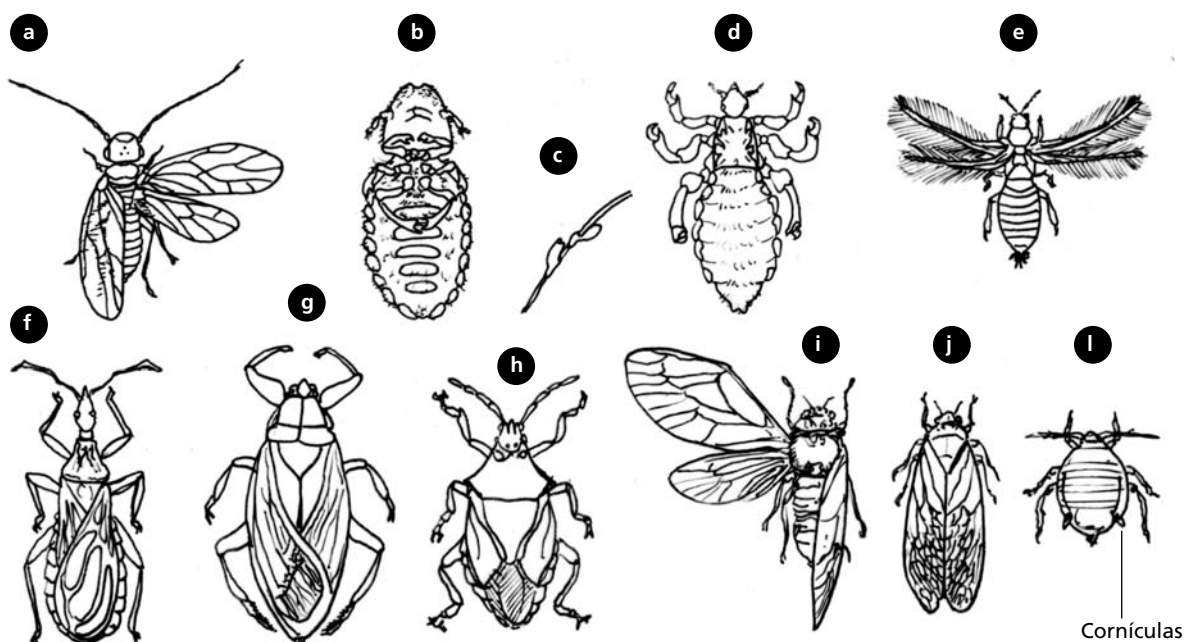


Figura 23.6: Ordens de insetos Paraneoptera: Psocoptera (a); Phthiraptera, Mallophaga (b); ovos de Anoplura ou lêndeas (c); Phthiraptera, Anoplura (d); Thysanoptera (e); Hemiptera, Heteroptera (f) (g) (h); Hemiptera, Auchenorrhyncha (i) (j); Hemiptera, Sternorrhyncha (l).

As características das onze ordens de insetos endopterigotos (aqueles em que as asas crescem internamente) são apresentadas no quadro seguinte, assim como comentários sobre cinco delas.

Quadro 23.6: Características das onze ordens de insetos endopterigotos.

	Strepsiptera	Coleoptera	Megaloptera	Raphidioptera	Neuroptera
Olhos compostos	Presentes nos machos	Presentes	Presentes	Presentes	Presentes
Antenas	Presentes nos machos	Presentes, com formas bastante variáveis	Longas	Longas	Longas
Asas	Ausentes nas fêmeas; machos com asas anteriores muito reduzidas e coriáceas; e as posteriores membranosas e funcionais	Asas anteriores modificadas em élitros, asas posteriores membranosas	Dois pares de asas similares com muitas nervuras	Dois pares de asas similares com muitas nervuras	Dois pares de asas similares com muitas nervuras
Aparelho bucal	Mastigador reduzido	Mastigador	Mastigador	Mastigador	Mastigador
Pernas	Cursoriais	Cursoriais	Cursoriais	Cursoriais	Cursoriais
Tipo de metamorfose	Holometábolos	Holometábolos	Holometábolos	Holometábolos	Holometábolos
Outras características	Fêmeas são larviformes		Larvas aquáticas com mandíbulas desenvolvidas, pernas funcionais e brânquias abdominais laterais	Protórax alongado	Larvas apresentam peças bucais preensoras-sugadoras
Hábitos	Endoparasitos de Hemiptera e Hymenoptera; machos são de vida livre quando adultos e as fêmeas são parasitas durante toda sua vida	Bastante variados; veja comentários a seguir	Os adultos são terrestres e vivem na vegetação marginal de riachos; as larvas são predadoras de outros animais de rios, como insetos, peixes e crustáceos	Os adultos são predadores, mas só conseguem capturar presas pequenas; as larvas se alimentam de pequenos insetos do solo	Vivem em variados habitats, dependendo das larvas; muitas larvas são aquáticas ou semi-aquáticas, outras ocorrem na serrapilheira ou em casca de árvores, se camuflando com fragmentos diversos

	Mecoptera	Siphonaptera	Diptera	Trichoptera	Lepidoptera	Hymenoptera
Olhos compostos	Presentes	Ausentes (ocelos laterais presentes)	Presentes	Presentes	Presentes	Presentes
Antenas	Longas	Curtas	Presentes e variáveis	Presentes	Presentes	Longas
Asas	Vestigiais ou ausentes ou, se presentes, são dois pares similares e com muitas nervuras	Secundariamente ausentes	Anteriores presentes, posteriores modificadas em halteres	Dois pares de asas membranosas, a anterior maior	Dois pares de asas membranosas cobertas com escamas	Dois pares de asas membranosas, com nervação reduzida
Aparelho bucal	Mastigador	Sugador-picador	Sugador ou lambedor, algumas vezes adaptado também para perfurar	Mastigador modificado para absorver fluidos	Sugador modificado em espirotromba	Mastigador ou sugador
Pernas	Cursoriais	Longas e modificadas para o salto	Cursoriais	Cursoriais	Cursoriais	Cursoriais
Tipo de metamorfose	Holometábolos	Holometábolos	Holometábolos	Holometábolos	Holometábolos	Holometábolos
Outras características	Cabeça projetada formando um rostro	Corpo lateralmente comprimido; larva ápoda e vermiforme, com aparelho bucal mastigador, geralmente vivendo nos ninhos ou abrigos dos hospedeiros	Larvas sem pernas verdadeiras, pupa livre ou encerrada dentro de um pupário (cutícula da última larva)	Corpo delicado, coberto por pêlos ou escamas; larvas aquáticas com um par de falsas pernas terminais	Corpo coberto de escamas que apresentam grande diversidade de cores e padrões; larvas com falsas pernas abdominais	1º segmento do abdome estreitamente associado ao tórax e, geralmente, com uma constrição bem demarcada entre os segmentos abdominais 1 e 2
Hábitos	Vivem em vegetação densa; as larvas são saprófagas e os adultos ocorrem em regiões úmidas, pendurados na vegetação próxima a cursos d'água; os machos são predadores de outros insetos e as fêmeas não capturam presas vivas	Ectoparasitas de mamíferos e aves; veja comentários a seguir	Bastante variados; veja comentários a seguir	Adultos voam próximo a cursos d'água; larvas aquáticas, que preferem águas rápidas e bem oxigenadas e constroem 'casas' portáteis, usando fios de seda secretada pela glândula labial e materiais diversos (grãos de areia, gravetos, folhas etc.).	Fitófagos; veja comentários a seguir	Bastante variados; veja comentários a seguir

Ordem Strepsiptera

(do grego, *strepsis* = torcida, virada + *ptera* = asa), estrepsípteros (Figura 23.7.a, b).

Ordem Megaloptera

(do grego, *megalo* = grande + *ptera* = asa), megalópteros (Figura 23.8.a).

Ordem Raphidioptera

(do grego, *raphis* = agulha + *ptera* = asa), rafidiópteros (Figura 23.8.b).

Ordem Neuroptera

(do grego, *neuron* = nervo, fibra, nervura + *ptera* = asa), neurópteros (Figura 23.8.c).

Ordem Mecoptera

(do grego, *mekos* = tamanho, extensão + *ptera* = asa), mecópteros, panorpídeos (Figura 23.9.a).

Ordem Trichoptera

(do grego, *trichos* = pêlos + *ptera* = asa), tricópteros (Figura 23.10.a).

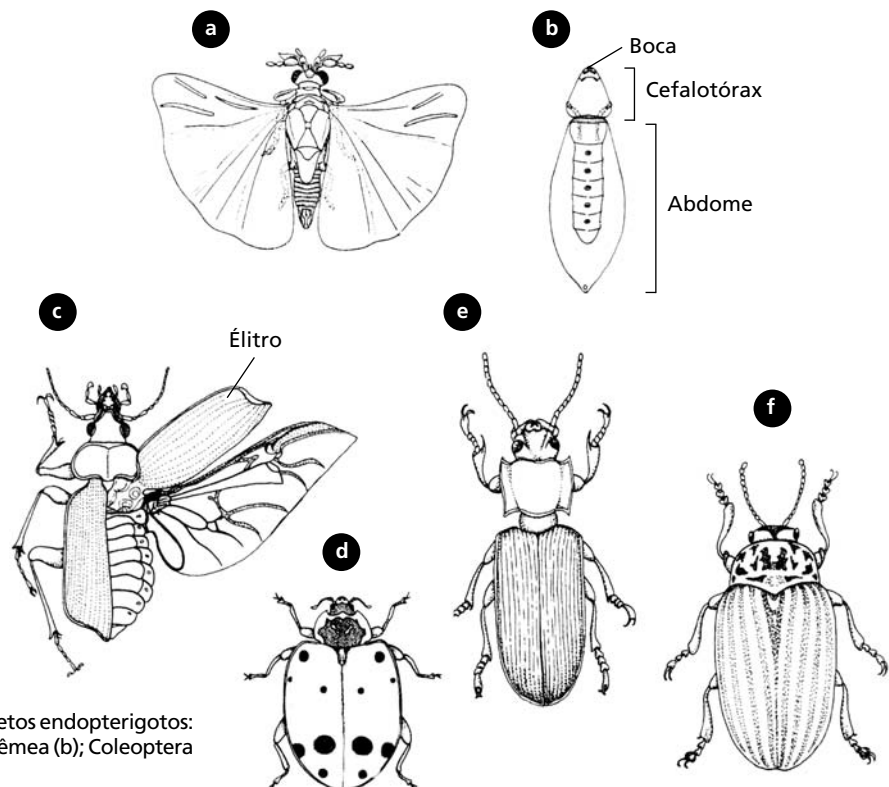


Figura 23.7: Ordens de insetos endopterigotos: Strepsiptera, macho (a) e fêmea (b); Coleoptera (c), (d), (e) e (f).

Ordem Coleoptera

(do grego, *koleos* = estojo + *ptera* = asa), besouros, joaninhas, vaga-lumes etc. (Figuras 23.7.c, d, e, f).

Os coleópteros ou besouros são insetos com asas anteriores modificadas em élitros rígidos, relativamente endurecidos e não dobrados, que se juntam pelas margens posteriores, cobrindo total ou parcialmente a asa posterior e o abdome e formando um verdadeiro estojo protetor. As asas metatorácicas, quando desenvolvidas, são membranosas e usadas para o voo (Figura 23.7.c).

Vivem em grande diversidade de habitats e apresentam variados modos de vida. Tanto adultos como larvas são encontrados em todos os tipos de plantas, detritos vegetais, solo, musgos, grama, sob casca de árvores, fungos, grãos, ninhos de formigas, vespas e térmitas, cavernas, água doce etc. Com exceção do hábito hematófago, todos os outros tipos de hábitos alimentares podem ser encontrados entre os coleópteros. Muitos são fitófagos; muitos são predadores (principalmente os aquáticos); alguns são carnívoros; alguns comem excrementos e outros podem ser adaptados para a digestão extra-oral, através da eliminação de um fluido enzimático. Muitos besouros abrigam bactérias simbiotes, principalmente aqueles que se alimentam de madeira, lã, pêlos, penas, húmus e cereais secos.

Alguns coleópteros são capazes de produzir luz e são denominados vaga-lumes ou pirilampos. A luz é produzida em ambos os sexos por um órgão especial na parte ventral do abdome (nas famílias Lampyridae e Phengodidae) ou no protórax (nos Elateridae), no qual ocorre a oxidação de uma substância chamada luciferina. A função da luz é aproximar os sexos, embora larvas e ovos possam apresentar também luminescência.

Muitas espécies têm importância econômica por danificarem ou consumirem materiais de valor para o homem, mas nunca como agentes transmissores de doenças para plantas, animais ou mesmo o homem. Os materiais atacados por besouros incluem plantas alimentícias de todo tipo (folhas, frutos, raízes, caules), árvores, produtos naturais armazenados

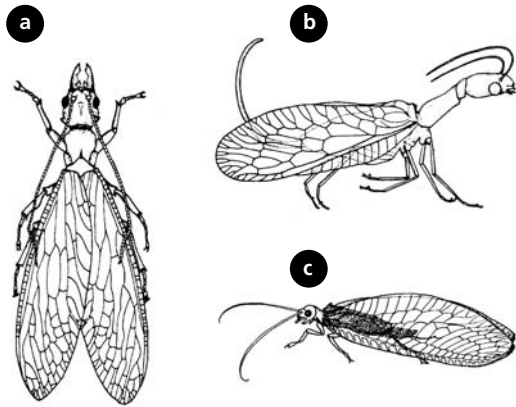


Figura 23.8: Ordens de insetos endopterigotos: Megaloptera (a); Raphidioptera (b) e Neuroptera (c).

ou em uso (roupas, couro, tabaco, madeira, grãos etc.), mas alguns são restritos a atacar um produto em particular, como o caso das espécies de *Dermestes*, que atacam produtos secos de origem animal ricos em proteína, podendo tornar-se altamente destrutivas em museus. Espécies de *Paederus* (Staphylinidae), conhecidos como potó, causam lesões na pele humana, provocadas por uma substância cáustica. Muitas espécies predadoras de outros insetos têm sido utilizadas pelo homem no controle biológico de insetos-praga.

Ordem Siphonaptera

(do grego, *siphon* = tubo + *aptera* = sem asa), pulgas, bichos-de-pé (Figura 23.9.b).

As larvas das pulgas são quase todas de vida livre e os adultos de ambos os sexos sugam sangue, mas sua relação com o hospedeiro não é tão íntima como a dos piolhos, pois passam a maior parte do tempo fora do corpo do hospedeiro. Quando o hospedeiro morre, abandonam seu corpo e procuram outro não necessariamente da mesma espécie e, por isso, são importantes transmissores de microorganismos patogênicos. O acasalamento ocorre no hospedeiro ou no ninho e as fêmeas depositam seus ovos nos locais freqüentados pelo hospedeiro ou sobre este, entre pêlos ou penas. As larvas são vermiformes, esbranquiçadas, e se alimentam de detritos orgânicos. O grau de especificidade hospedeiro/parasito varia muito, algumas espécies ocorrem em um único hospedeiro e outras em mais de um. A maioria é parasita de mamíferos e poucas espécies parasitam aves.

Pulgas podem tornar-se pragas domésticas sérias, uma vez que algumas pessoas se tornam sensíveis às suas picadas, mas elas possuem importância maior para a saúde pública já que são importantes transmissores de doenças, como por exemplo, a transmissão da peste bubônica de ratos para o homem ou o tifo murino de roedores para o homem. Podem ser hospedeiras intermediárias de vermes cestódeos do cão e de roedores, ou ainda de filárias, ocasionalmente infectando crianças.

O bicho-de-pé *Tunga penetrans*, comum em zonas rurais, é mais ou menos permanente na fase adulta. Machos e fêmeas se alimentam normalmente no corpo de mamíferos. Após a fecundação, a fêmea penetra na pele do homem ou de outros animais, geralmente nos pés, nutrindo-se dos tecidos circundantes e crescendo devido ao desenvolvimento dos ovos, que são descarregados para o exterior. Geralmente, o corpo da fêmea é expelido pelos tecidos do hospedeiro, mas se o abscesso não for tratado, pode evoluir para tétano ou gangrena.

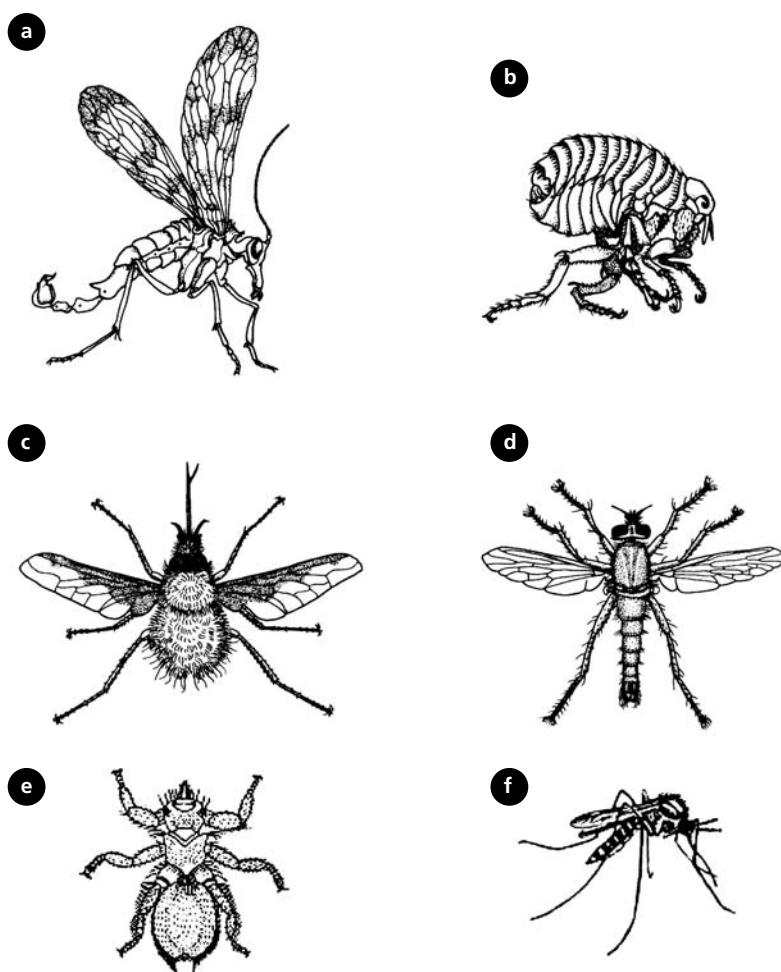


Figura 23.9: Ordens de insetos endopterigotos: Mecoptera (a), Siphonaptera (b) e Diptera (c), (d), (e) e (f).

Ordem Diptera

(do grego, *di* = dois + *ptera* = asa), moscas, mosquitos (Figuras 23.9.c, d, f, g).

As moscas e mosquitos adultos são encontrados praticamente em todos os habitats terrestres. Com exceção de alguns grupos com peças bucais não-funcionais, a maioria dos adultos é polífaga, mas se alimentam apenas de líquido, incluindo água, secreções de animais e plantas, produtos da decomposição de matéria orgânica, sólidos liquefeitos por sua saliva, fluidos de tecidos de outros animais etc. Suas peças bucais são especializadas para este fim, inclusive a dos predadores e parasitos que inserem sua dura probóscide no hospedeiro e extraem seus fluidos.

O acasalamento geralmente ocorre durante o vôo e em alguns mosquitos é precedido de cortes e danças dos machos em enxame. O desenvolvimento dos ovos é em geral rápido e pode ocorrer independente de inseminação, mas pode haver necessidade de um suprimento maior de proteína ou de sangue para que os ovos se desenvolvam. A maioria é ovípara, mas algumas moscas fazem postura de larvas ou mesmo de pupas. Os ovos ou as larvas são depositados sobre um substrato adequado ao desenvolvimento larvar ou próximo dele.

Os dípteros sobrepõem todas as outras ordens de insetos em importância médica e veterinária. Espécies sugadoras de sangue são responsáveis diretamente pela transmissão de malária, filariose, tripanosomíases, leishmanioses e por uma série de arboviroses (febre amarela, dengue, encefalites etc.) para o homem. Da mesma forma, podem transmitir uma série de patógenos para animais domésticos. As espécies vetoras mais importantes são mosquitos da família Culicidae, como o *Aedes aegypti*, mas vetores também são encontrados em muitas outras famílias.

Além das espécies sugadoras, moscas saprófagas e coprófagas podem ser vetores mecânicos de várias doenças entéricas, principalmente aquelas espécies adaptadas à convivência humana. Assim também larvas de várias espécies de moscas podem infestar tecidos de animais ou do homem, produzindo um abscesso denominado **miíase** ou **bicheira**. As larvas de moscas da família Oestridae são endoparasitas de mamíferos (cavalo, boi, ovelha, coelho etc. e, acidentalmente, o homem), podendo produzir efeito muito nocivo à saúde do rebanho por ação secundária de bactérias e os orifícios feitos na pele pelas larvas ao sair reduzem o valor do couro.

Muitas espécies de dípteros são pragas de plantas cultivadas, atacando os frutos, as folhas, os troncos ou os galhos. Porém, a maioria das espécies de moscas e mosquitos é benéfica, quanto ao seu papel de agente polinizador ou como predadores ou parasitos de outros insetos-praga.

Ordem Lepidoptera

(do grego, *lepidos* = escama + *ptera* = asa), borboletas, mariposas (Figuras 23.10.b, c).

Os machos de borboletas e mariposas podem ser atraídos pelas fêmeas por estímulos visuais ou por feromônios. O desenvolvimento é holometabólico e as larvas ou lagartas possuem glândula de seda, modificada das glândulas salivares. Muitas lagartas possuem cerdas urticantes associadas a glândulas secretoras de substâncias tóxicas, que podem causar urticárias, queimaduras leves, lesões mais extensas e até a morte. Ao completar o desenvolvimento, as lagartas param de se alimentar e procuram locais apropriados para a **pupa ou crisálida**.

Os lepidópteros formam um grupo predominantemente fitófago, que tem demonstrado grande plasticidade e adaptabilidade em explorar quase todas as partes das plantas. Sua importância maior é agrícola, com perdas econômicas extremamente significantes em diversas plantas cultivadas pelo homem. A maioria se alimenta das folhas, muitas vivem dentro da folha, onde fazem galerias, algumas são formadoras de galhas e outras ainda atacam frutos, botões florais, caules e outras partes do vegetal. Algumas espécies podem atacar alimentos estocados, fibras etc. e as larvas dos Tineidae (traças-de-roupa) se alimentam de peles, algodão, seda, lã etc. Entretanto, não podemos esquecer a importância dos lepidópteros como polinizadores ou mesmo o valor econômico do bicho-da-seda *Bombyx mori*.

Ordem Hymenoptera

(do grego, *hymen* = membrana + *ptera* = asa), abelhas, vespas, formigas etc. (Figuras 23.10.d, e, f, g).

Os himenópteros são as abelhas, vespas, mamangabas, formigas etc. (Figura 23.10.d, e, f, g) e podem ser encontrados sobre ou dentro do solo, na vegetação, especialmente em flores, caçando presas, bebendo ou colhendo lama à beira de cursos d'água ou até sob a água. Os adultos têm importante papel como polinizadores e muitos são atraídos para copular sobre flores. Algumas espécies apresentam formas altamente especializadas de vida social, algumas incluem castas ápteras, como as formigas (Figura 23.10.e), e muitas funções importantes dependem de odores produzidos, como atrativos sexuais, ou relacionados com comportamento territorial, ou para orientação etc. Os níveis mais altos, tanto em comunicação quanto em defesa, são encontrados nos grupos sociais.

As larvas são fitófagas ou se alimentam de presas trazidas pelas mães, ou ainda, nos grupos sociais, de alimento especialmente preparado pelas operárias. Muitos himenópteros constroem ninhos com material bem diversificado, barro, cera, graveto, terra etc. As famílias Apidae, Formicidae e Vespidae apresentam comportamento social, como estudamos na Aula 22.

Esta ordem é provavelmente a mais benéfica para o homem, por conter um grande número de espécies parasitas ou predadoras de outros insetos, atuando no controle biológico de pragas. Os mais importantes polinizadores de plantas são as abelhas, que também produzem mel, cera e própolis consumidos pelo homem. Nesse aspecto, as formigas (Formicidae) são citadas como as mais prejudiciais, pois existem aquelas que se alimentam de sementes, aquelas que vivem no interior das habitações humanas e se alimentam de seus produtos armazenados, e outras, como as saúvas (*Atta* spp.), que cortam folhas para servir de substrato para o desenvolvimento dos fungos dos quais se alimentam. Já a formiga-de-fogo ou formiga-lava-pé (*Solenopsis saevissima*) se alimenta de plantas novas e sementes, além disso, sua ferroadá é bastante dolorida e pode causar efeitos secundários severos em alguns indivíduos, como febre, inflamações etc.

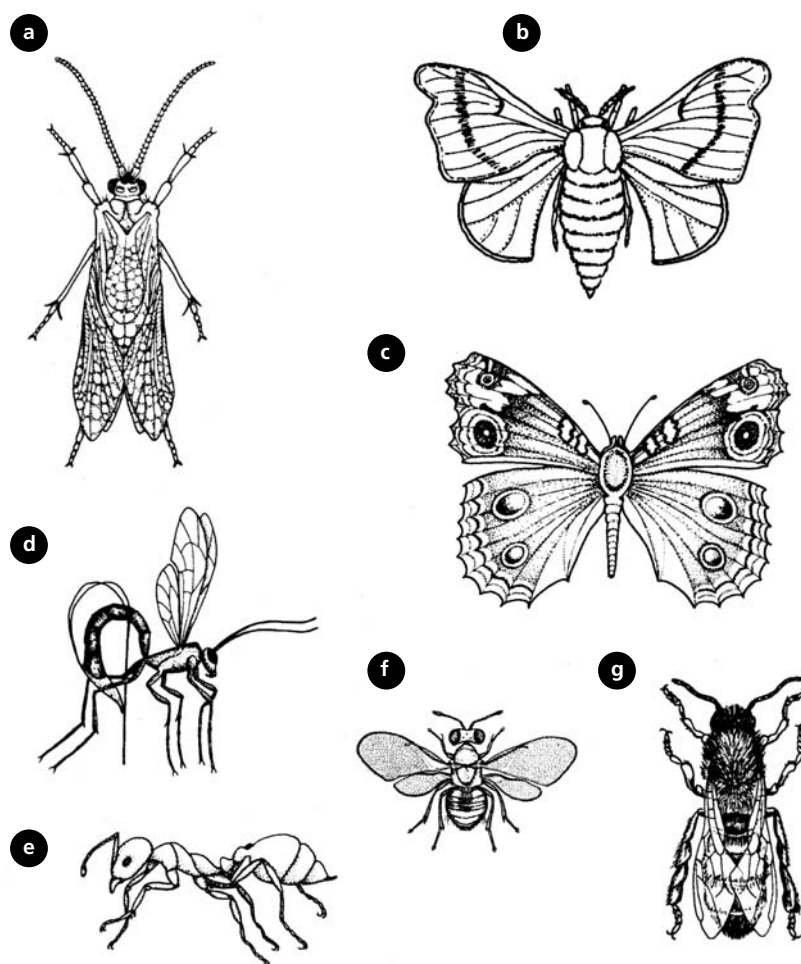


Figura 23.10: Ordens de insetos endopterigotos: Trichoptera (a), Lepidoptera (b) e (c) e Hymenoptera (d), (e), (f) e (g).

RELAÇÕES FILOGENÉTICAS ENTRE AS ORDENS DE INSECTA

Na Aula 21, quando estudamos a classificação geral dos Hexapoda, apresentamos a hipótese mais aceita atualmente sobre as relações entre os hexápodes não-Insecta e os Insecta. Vimos que os Collembola, Protura e Diplura são hexápodes entognatos, mas que os pesquisadores preferem mantê-los em ordens distintas, embora reconheçam a relação entre Collembola e Protura, reunindo-os na classe Parainsecta ou Ellipura. Os Archaeognatha, Thysanura *s.str.* e Pterygota, por sua vez, são insetos exognatos e constituem a classe Insecta propriamente dita, sendo os dois últimos mais relacionados por possuírem mandíbulas dicondiliares (como já vimos na Aula 21).

Dentro dos Pterygota, vimos que dois grandes grupos são reconhecidos, os **Palaeoptera** e os **Neoptera**. O primeiro reúne os insetos alados mais primitivos, as ordens Ephemeroptera (efeméridas) e Odonata (libélulas), com base na presença de ninfas aquáticas (náíades) e de adultos com asas articuladas com o tórax de tal forma que estas são incapazes de se dobrar sobre o corpo, ou seja, as asas se movimentam apenas para cima e para baixo. O segundo grupo reúne aqueles insetos com capacidade de flexionar as asas para trás sobre o corpo. Eles são distribuídos em várias ordens, que se distinguem pela estrutura das asas e das peças bucais e pelo tipo de metamorfose. Vamos agora discutir brevemente as hipóteses de relacionamento entre as ordens de insetos neópteros.

Vinte e seis ordens de neópteros viventes são reconhecidas atualmente, embora três delas (Blattodea, Isoptera e Mantodea) sejam reunidas por alguns pesquisadores em uma única ordem, os Dictyoptera, e outras duas ordens (Psocoptera e Phthiraptera) sejam reunidas em Psocodea. Cabe ressaltar, também, que dentre os Neoptera, os Endopterygota ou Holometabola formam o grupamento mais bem aceito pelos pesquisadores quanto a sua relação de parentesco.

A maioria dos autores considera que os Neoptera formam um grupo monofilético, isto é, o surgimento das asas dobráveis ocorreu uma única vez. Esse grupamento é composto de várias linhagens distintas, cujas relações entre si ainda são alvo de muita discussão e de propostas muitas vezes controversas. Em face desta dificuldade e à parte o problema de ancestralidade comum, a maioria dos autores dividia os Neoptera em três linhagens: os blatóide-ortopteróides, os hemipteróides e os endopterigotos. Os dois primeiros correspondem àqueles insetos referidos como Exopterygota, com metamorfose gradual (hemimetabolia), com asas surgindo externamente e crescendo durante o desenvolvimento das formas jovens. Esse termo tem sido atualmente abolido, uma vez que esse táxon assim constituído não representaria um grupamento monofilético. Kristensen (1991) discutiu os problemas de determinação das sinapomorfias dos ‘ortopteróides’ (Plecoptera, Orthoptera, Phasmatodea, Dermaptera, Blattaria, Isoptera, Mantodea, Grylloblattodea, Embioptera, Zoraptera), embora tenha reconhecido que o monofiletismo dos Dictyoptera esteja bem estabelecido e que o dos ortopteróides como um todo possa ser possível.

Os ‘hemipteróides’ ou Paraneoptera (Psocoptera, Phthiraptera, Thysanoptera e Hemiptera) têm sido considerados como formadores de um grupo monofilético pela maioria dos pesquisadores. São insetos com peças bucais especializadas, em geral sugadoras, e as formas aladas têm as asas anteriores ou parte delas esclerosada, formando uma tégmina ou hemiélitro.

Um passo seguinte na evolução dos Neoptera foi o surgimento de uma fase de repouso prolongado, a pupa, distinguindo as ordens que têm sido reunidas no táxon denominado Endopterygota ou Holometabola. Esse grupo reúne insetos com larvas de formas e hábitos diferentes dos adultos, a maior parte da metamorfose ocorre durante o ínstar pupal, no qual os rudimentos de asas, primitivamente internas, se evertem para a superfície do corpo. A evolução de um estágio pupal permitiu que larvas e adultos se diversificassem independentemente, e isso parece ter promovido o sucesso do grupo, tanto que mais de 80% dos Hexapoda são endopterigotos.

Segundo Mackerras (1970), os Endopterygota devem ser divididos em três linhagens: neuropteróide, panorpóide e himenopteróide. Porém, na classificação proposta por Kristensen (1991), que é basicamente a de Hennig, os Endopterygota viventes foram classificados em um grupo neuróptero-coleopteróide, com Coleoptera como grupo-irmão de Neuropterida (Rhaphidioptera + Megaloptera + Neuroptera) e em outro himenóptero-mecopteróide com Hymenoptera grupo-irmão de Mecopterida (Mecoptera + Siphonaptera + Diptera + Trichoptera + Lepidoptera). As hipóteses de Hennig e Kristensen têm sido as mais aceitas pelos pesquisadores modernos, embora muitos ressaltem que ambos os grupos ainda manterão monofiletismo duvidoso, enquanto as afinidades dos Strepsiptera permaneçam enigmáticas.

RESUMO

Nesta aula, continuamos o estudo dos Hexapoda, apresentando uma sinopse das ordens de insetos com as principais características morfológicas, reprodutivas e/ou comportamentais de cada uma delas. Além disso, também discutimos brevemente as relações filogenéticas entre as ordens de insetos neópteros. Vimos que dentre os insetos alados podemos reconhecer dois grupos, os Palaeoptera e os Neoptera. Nesse último, são reconhecidas 26 ordens e, dentre elas, aquelas que apresentam desenvolvimento holometabólico, isto é, os Endopterygota formam o grupo monofilético mais bem estabelecido e mais numeroso dentre os insetos.

EXERCÍCIOS

1. Liste os grupos de hexápodes que apresentam desenvolvimento ametabólico e discuta, brevemente, as relações entre eles e com os Pterygota.
2. Caracterize os Palaeoptera e diferencie morfolologicamente suas duas ordens, Ephemeroptera e Odonata.
3. Liste as ordens de insetos 'ortopteróides' e destaque aquelas em que há alguma importância médico-sanitária, explicando o porquê.
4. Caracterize o grupamento Endopterygota e explique o provável motivo do sucesso evolutivo desses insetos.

AUTO-AVALIAÇÃO

Você estará pronto para a próxima aula se tiver compreendido os seguintes aspectos abordados aqui: (1) as características básicas que distinguem as principais ordens de insetos e (2) as relações de parentesco entre os principais grupos de insetos. Se você compreendeu bem esses tópicos e respondeu corretamente às questões propostas nos exercícios, você certamente está preparado para iniciar a Aula 24.

INFORMAÇÕES SOBRE A PRÓXIMA AULA

Na Aula 24, através da prática, você distinguirá os principais caracteres da morfologia externa dos insetos, bem como observará as principais diferenças morfológicas entre representantes de duas ordens.

Aula prática 2: morfologia externa dos insetos

AULA 24

objetivos

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

- Observar e distinguir os principais caracteres da morfologia externa dos insetos.
- Identificar as principais diferenças morfológicas entre duas ordens de insetos.

Pré-requisitos

Aulas 17 a 23, especialmente as quatro últimas.
Disciplina Introdução à Zoologia.

INTRODUÇÃO

Nas aulas anteriores (Aulas 20 a 23), você estudou vários aspectos da arquitetura corporal e fisiologia dos insetos. Nesta aula, você conhecerá dois representantes comuns da classe Insecta: um gafanhoto (ordem Orthoptera) e uma mosca doméstica (ordem Diptera).

Certamente, você se surpreenderá com tantos detalhes morfológicos que nunca chamaram a sua atenção, apesar de serem insetos muito familiares. Além disso, você perceberá que esses dois animais possuem muitas diferenças morfológicas.

Inicialmente, você observará o aspecto externo do corpo de um gafanhoto e de uma mosca. Depois, analisará, em cada um deles, a anatomia da cabeça, fará relações entre as estruturas bucais e os hábitos alimentares e, por fim, identificará algumas características e diferenças entre suas pernas e asas.

Você necessitará das informações apresentadas nas Aulas 20, 21, 22 e 23, pois elas serão úteis para identificar as estruturas e interpretar as suas funções.



Observações e recomendações

1. Você será assistido por um tutor, que conduzirá a aula e orientará as observações e procedimentos.
2. Procure seguir exatamente as etapas propostas pelo tutor. Não se adiante, nem se atrase.
3. Tome cuidado com os instrumentos cortantes e perfurantes.
4. Comunique, imediatamente, qualquer imprevisto que ocorra.

MATERIAL

- Lupa
- Placa de Petri
- Pinças de pontas finas
- Um exemplar de gafanhoto (morto)
- Um exemplar de mosca doméstica (morta)
- Agulhas
- Pincel
- Bloco de papel

MORFOLOGIA EXTERNA GERAL DE UM GAFANHOTO

Procedimento

Coloque o animal estendido sobre uma placa de Petri. Antes de analisá-lo através da lupa, observe atentamente, a olho nu, a forma de seu corpo. Perceba que ele pode ser dividido em três partes distintas: cabeça, tórax e abdome (Figura 24.1).

Note que na cabeça há vários órgãos sensoriais, como: duas antenas (responsáveis pelo olfato), dois pares de palpos, dois olhos compostos (multifacetados) e três ocelos (responsáveis pela visão) (Figura 24.1).

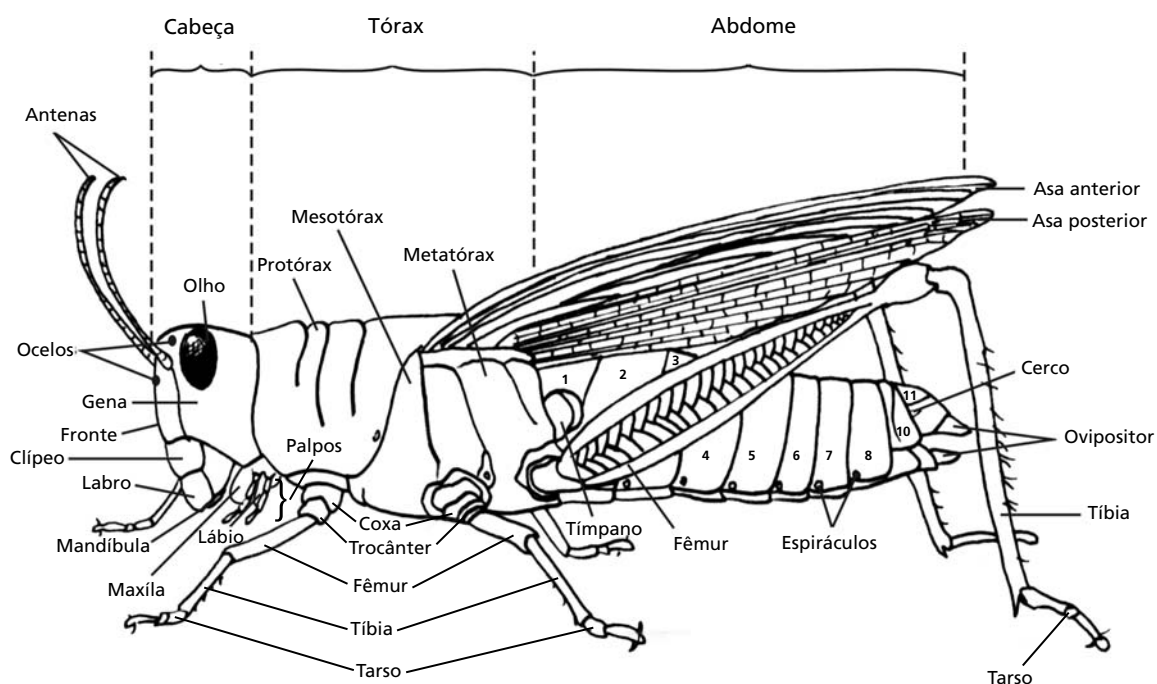


Figura 24.1: Esquema da anatomia externa de um gafanhoto.

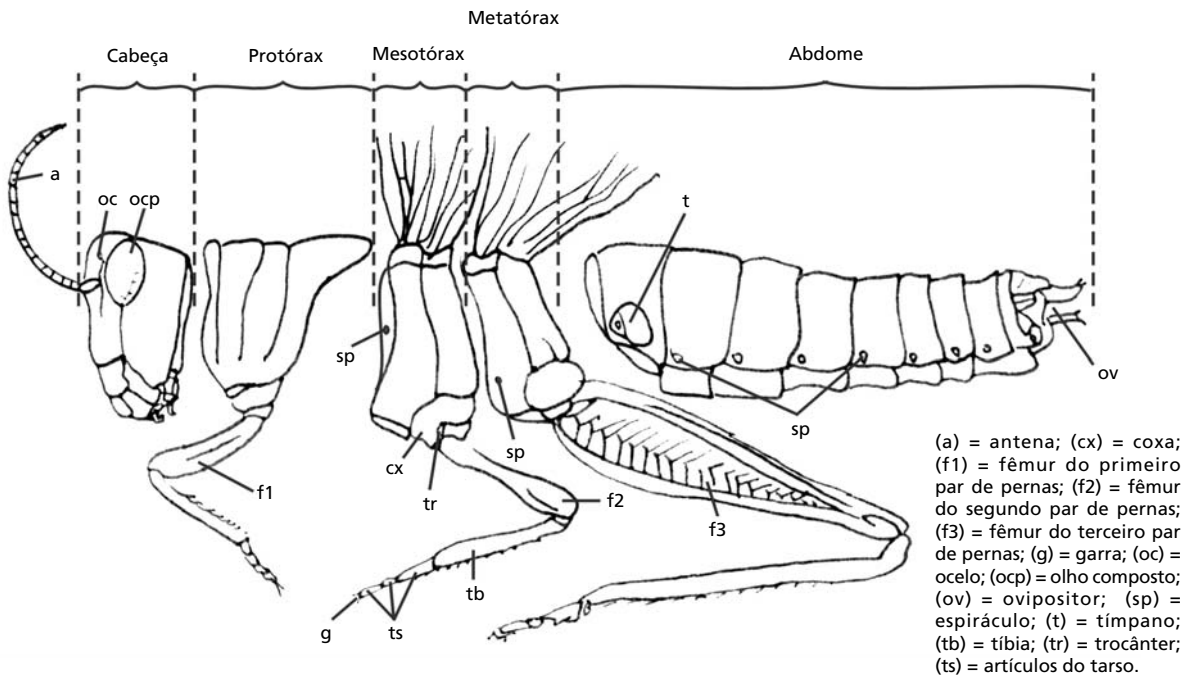


Figura 24.2: Separação das partes principais do corpo de um gafanhoto.

Após a cabeça, há outra região distinta (o tórax), formada por três partes: o protórax (mais próximo à cabeça), o mesotórax (na porção mediana) e o metatórax (na região mais distal, ou seja, mais distante da cabeça). Baseando-se na **Figura 24.2**, responda:

1) Como você pode identificar os limites das três partes do tórax de um gafanhoto?

Você encontrará o abdome na região mais posterior do corpo do gafanhoto, após o tórax (**Figuras 24.1 e 24.2**).

Observe e identifique:

- Nove segmentos abdominais (**Figuras 24.1 e 24.2**);
- Os espiráculos nas regiões laterais (**Figuras 24.1 e 24.2**);
- O tímpano (**Figuras 24.1 e 24.2**);
- O ovipositor (**Figuras 24.1 e 24.2**).

2) Que órgãos sensoriais importantes encontram-se no abdome, ao contrário dos outros que estão na região cefálica?

3) Qual a função dos espiráculos?

MORFOLOGIA EXTERNA DA CABEÇA DE UM GAFANHOTO

Procedimento

Para observar detalhes da cabeça do gafanhoto, será necessário utilizar uma lupa com, pelo menos, três aumentos. Você necessitará, também, de agulhas e pinças para separar as partes do aparelho bucal do animal.

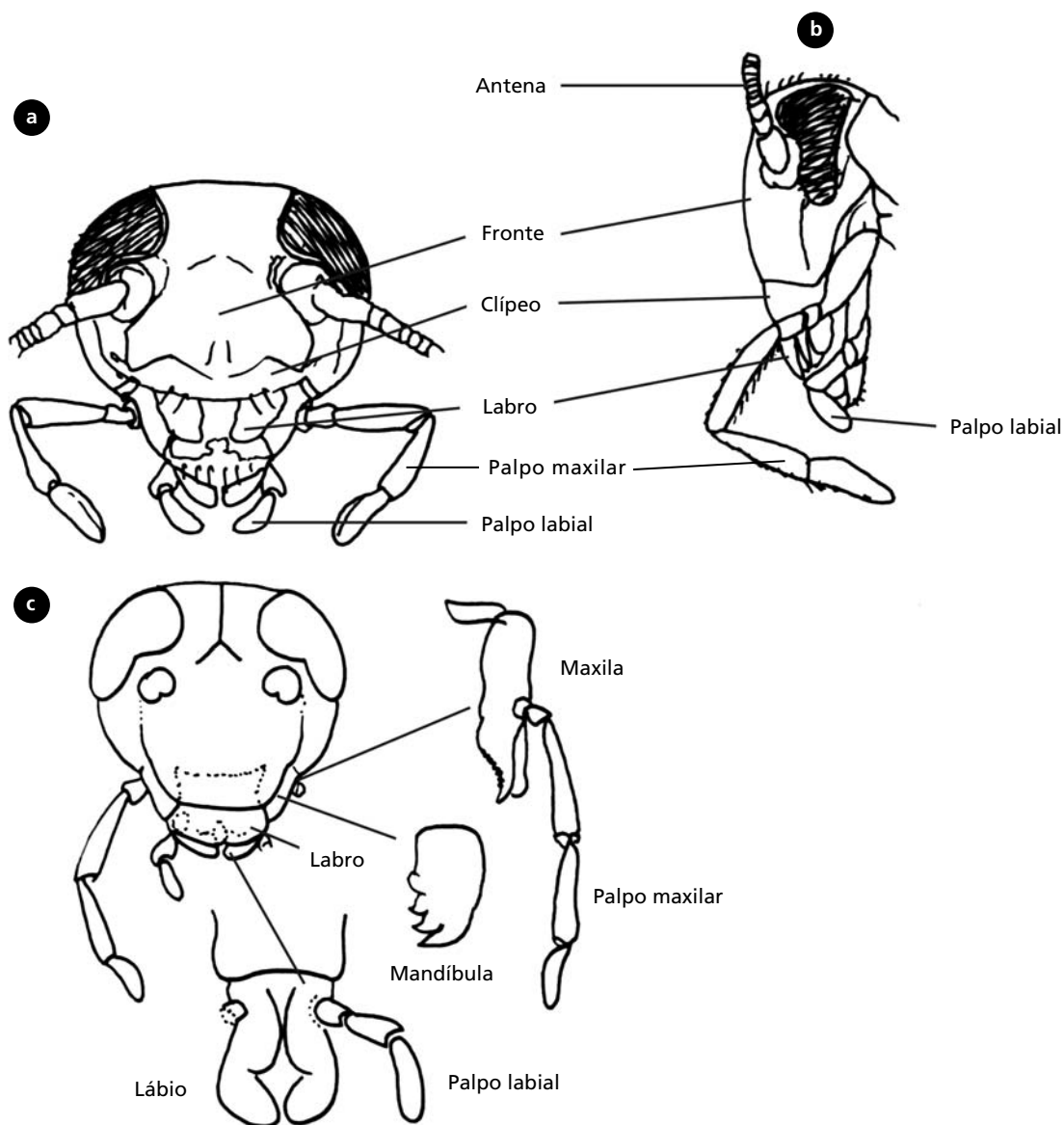


Figura 24.3: Morfologia da cabeça de um gafanhoto: (a) em vista frontal; (b) em vista lateral; (c) detalhes ampliados das partes do aparelho bucal.

Inicialmente, observe os órgãos dos sentidos presentes na cabeça.

Com o auxílio das Figuras 24.1, 24.2 e 24.3, identifique:

- os dois olhos compostos;
- os três ocelos;
- as duas antenas;
- os dois pares de palpos: os palpos maxilares (mais longos) e os palpos labiais (mais curtos).

Utilizando uma pinça e as agulhas, destaque a cabeça do corpo do gafanhoto e coloque-a sobre uma placa de Petri.

Observe, através da lupa, que na região mais inferior da cabeça há o aparelho bucal, que é tipicamente mastigador. Utilizando as agulhas e a pinça, retire cada parte do aparelho bucal e coloque-as sobre uma folha de papel branco. Identifique as seguintes partes, utilizando a Figura 24.3:

- o labro;
- as mandíbulas;
- o lábio e os palpos labiais;
- as maxilas e os palpos maxilares.

4) Que características morfológicas indicam que este aparelho bucal é, essencialmente, mastigador? Justifique.

OBSERVAÇÃO DAS PERNAS E ASAS DE UM GAFANHOTO

Procedimento

Observe os três pares de pernas no corpo do gafanhoto. Note que, apesar de serem diferentes, todas as pernas são formadas pelo mesmo número de peças. Observe que há uma correspondência na posição de cada tipo de peça em cada par de pernas (Figura 24.1). Ao contrário dos dois primeiros pares de pernas, o terceiro par é evidentemente diferente.

5) Que peças do terceiro par de pernas são marcadamente diferentes? Em que aspecto diferem das suas correspondentes?

6) Classifique os pares de pernas como marchadores ou saltadores. Justifique sua resposta com base na morfologia das pernas.

Os pares de asas do gafanhoto também têm diferenças entre si. O par de asas anteriores é mais endurecido e cobre o par de asas posteriores, que é membranoso (Figura 24.1). Para melhor observar o par de asas posteriores, você deverá girar lateralmente as asas anteriores para frente. Se destacá-las, a observação das asas membranosas será facilitada.

Após observar cada par de asas do gafanhoto, desenhe-os em uma folha de papel branco.



O tipo de asas anteriores dos gafanhotos, baratas e louva-a-deus é chamado **tégminas**. Elas são mais rígidas do que as asas membranosas de vespas, moscas, abelhas e borboletas, e menos endurecidas do que as asas anteriores dos besouros (os élitros).

MORFOLOGIA EXTERNA DE UMA MOSCA DOMÉSTICA

Procedimento

Coloque uma mosca sobre uma placa de Petri e observe-a sob a lupa. Note que o corpo da mosca também pode ser dividido em cabeça, tórax e abdome, como o do gafanhoto (Figura 24.4). Entretanto, o aspecto geral do corpo da mosca é diferente daquele observado no gafanhoto.

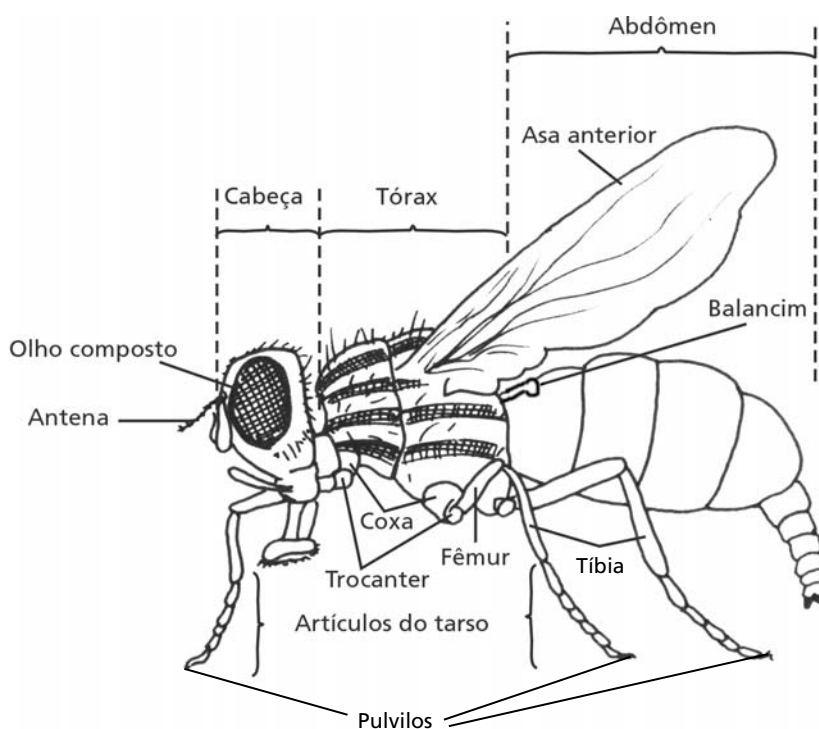


Figura 24.4: Morfologia externa de uma mosca doméstica.

Note que a subdivisão do tórax da mosca é menos evidente do que aquela do gafanhoto. Como os gafanhotos, as moscas possuem um par de pernas no protórax (protorácicas), outro no mesotórax (mesotorácicas) e um terceiro no metatórax (metatorácicas). Assim, a divisão do tórax pode ser melhor percebida, pois cada parte possui um par de pernas. Os pares de pernas são bastante semelhantes entre si, ao contrário do que você observou no gafanhoto.

Uma outra diferença no tórax das moscas é ausência de um par de asas posteriores, ou seja, você observará apenas um par de asas membranosas. O outro par está modificado em pequenos apêndices em forma de espátula, chamados balancins ou halteres, que funcionam como órgãos de equilíbrio (Figura 24.4).

Observe que o abdome da mosca é formado por oito segmentos (Figura 24.4), sendo que apenas quatro ou cinco são facilmente notados. Para observar os segmentos restantes, comprima transversalmente o abdome com uma agulha.

MORFOLOGIA DA CABEÇA DA MOSCA DOMÉSTICA

Procedimento

A observação dos detalhes da cabeça da mosca doméstica deverá ser realizada sob uma lupa. Segure a cabeça da mosca com um pincel e, com o auxílio da Figura 24.5, identifique e observe:

- os olhos;
- os ocelos;
- as antenas;
- a probóscide;
- os labelos.

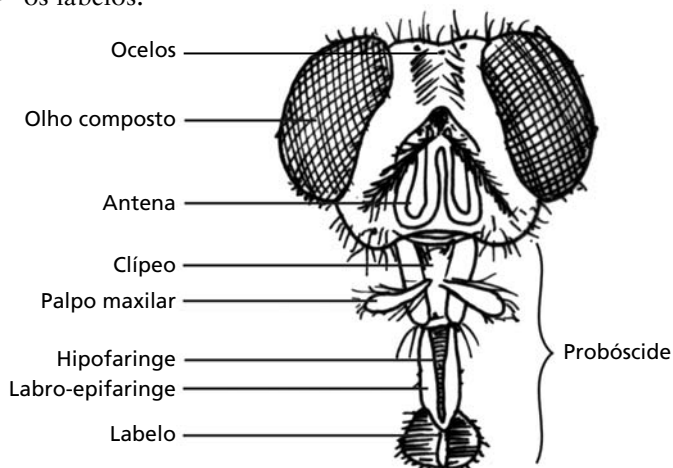


Figura 24.5: Morfologia da cabeça da mosca doméstica, mostrando detalhes do aparelho bucal sugador-labial, em vista frontal.

7) Que características morfológicas indicam que este aparelho bucal é, essencialmente, sugador-labial? Justifique.

OBSERVAÇÃO DAS PERNAS E ASAS DA MOSCA DOMÉSTICA

Procedimento

Observe atentamente e compare os três pares de pernas da mosca. Note que são muito parecidos e que não há, como no gafanhoto, nenhuma peça muito maior que suas correspondentes (Figura 24.4).

8) Os pares de pernas da mosca doméstica são do tipo marchadores ou saltadores? Justifique sua resposta com base na morfologia das pernas.

Observe que há alguns artículos no tarso, sendo as estruturas das extremidades chamadas pulvilos. Estes são peças membranosas que permitem o deslocamento do inseto sobre superfícies lisas.

Agora, preste atenção nas asas da mosca. Note que há apenas um par de asas membranosas. Destaque uma asa, utilizando a pinça, e veja-a sob a lupa.

Note que, na asa transparente, há várias linhas ramificadas (**NERVURAS**) que se distribuem por toda a sua extensão. Elas são essenciais para que a mosca seja capaz de voar. Tais nervuras podem ser transversais ou longitudinais. O seu padrão de ramificação é utilizado na caracterização e identificação de várias espécies. Desenhe a asa da mosca que você destacou, representando o seu padrão de nervuras.

Finalmente, observe um par de apêndices achatados (em forma de espátulas) localizado no tórax, após as asas. Estes são os balancins ou halteres (Figura 24.4), que têm a função de fornecer equilíbrio ao animal durante o voo.

NERVURAS

As nervuras das asas são túbulos secos que se enchem de hemolinfa quando o inseto sai da sua última fase imatura e alcança a fase adulta.

Nessa ocasião, as asas são moles e não estão completamente esticadas.

Tais nervuras dão firmeza suficiente às asas para que resistam às pressões do ar quando estão vibrando, permitindo assim o voo.

RESUMO

Nesta aula, você observou aspectos da morfologia externa geral do corpo, da cabeça, das pernas e das asas de um gafanhoto (ordem Orthoptera) e de uma mosca doméstica (ordem Diptera). Estudou as características particulares e as diferenças entre eles, além de relacionar suas características corporais com seus hábitos de vida.

AUTO-AVALIAÇÃO

Se você foi capaz de identificar as principais características dos insetos vistas nos espécimes examinados nesta aula, correlacioná-las com as informações fornecidas nas aulas anteriores, reconhecer as diferenças morfológicas entre o gafanhoto e a mosca doméstica e relacionar a morfologia de cada um deles com seus hábitos de vida, você está apto para seguir para a próxima aula.

INFORMAÇÃO SOBRE A PRÓXIMA AULA

Na Aula 25, estudaremos as características morfológicas e fisiológicas básicas do subfilo Crustacea.

Diversidade Biológica dos Protostomados

Gabarito

1. As vantagens funcionais de um celoma verdadeiro encontram-se no aumento do volume corporal, o que possibilita o desenvolvimento de órgãos internos (como gânglios nervosos, gônadas, órgãos excretores, glândulas digestivas). O celoma verdadeiro é uma cavidade que se forma entre a parede corporal e o tubo digestivo, tornando-o independente do primeiro. Isto aumenta a mobilidade do tubo digestivo. Uma outra importante vantagem está na atuação do esqueleto hidrostático (formado pela cavidade e seu líquido celômico), que fornece o apoio para a contração muscular e permite maior mobilidade e exploração de novos ambientes.
2. O pseudoceloma se origina pela manutenção da cavidade formada, inicialmente, na blástula (a blastocele). Esta permanece no corpo do animal adulto, formando um espaço entre o tubo digestivo e a parede corporal. Entretanto, o pseudoceloma se difere do celoma verdadeiro por sua origem. O celoma é formado pela expansão do mesoderma (seja por fendas ou alças), também originando um espaço entre o tubo digestivo e a parede corporal. No celoma verdadeiro, entretanto, o revestimento é de origem mesodérmica (o peritônio), visto que a cavidade surgiu no interior do mesoderma.
3. Metameria é a divisão regular do corpo em segmentos semelhantes, compostos pelo mesmo conjunto de estruturas e órgãos.
4. O filo Annelida é composto pelas classes Polychaeta, Clitellata (formada pelas subclasses Oligochaeta e Hirudinea), Pogonophora e Echiura. Os representantes da classe Polychaeta possuem muitas cerdas ao longo do corpo e uma grande concentração de células nervosas e órgãos sensoriais na região anterior (cefálica). Os representantes da classe Clitellata caracterizam-se por possuir uma região glandular diferenciada no corpo (clitelo), formada pela fusão de alguns segmentos que estão envolvidos na reprodução. As espécies da classe Pogonophora vivem em águas profundas e se caracterizam por possuir um conjunto de numerosos tentáculos (que lembram uma barba) na região anterior, um corpo longo com duas cavidades celômicas contínuas e uma pequena porção corporal segmentada (opistossoma). As espécies da classe Echiura têm o corpo em forma de salsicha, possuem uma probólide não-retrátil na região anterior (que contém o cérebro e uma superfície ventral ciliada) e a segmentação do corpo só é evidente durante os estágios embrionários.

5. O líquido celômico que entra no metanefrídio ainda não foi filtrado, portanto, ainda possui sais, aminoácidos e água, que serão seletivamente absorvidos à medida que passarem pelo funil ciliado (bexiga). Nesse ponto, também ocorre a secreção ativa de restos metabólicos (excretas) para dentro do metanefrídio. Dessa forma, o líquido que sai do metanefrídio (a urina) pelo nefridióporo é bastante diferente daquele que entrou, pois é formado essencialmente por excretas.

Aula 15

1. Como não possui um órgão respiratório individualizado, a troca gasosa entre o corpo da minhoca e o ambiente ocorre através da sua pele (respiração cutânea). A umidade possibilita a difusão de gases para dentro do corpo do animal. Há uma grande quantidade de capilares sangüíneos na parede corporal que conduzem o oxigênio para os tecidos mais internos e trazem o gás carbônico para os limites corporais, onde sairão por difusão. Se a minhoca não permanecer úmida, a troca gasosa será drasticamente reduzida, a perda de água corporal será acentuada e o animal morrerá.

2. A linha escura ao longo do corpo é o vaso sangüíneo dorsal. O sangue é conduzido por este vaso para a região anterior do corpo da minhoca através de contrações musculares do vaso.

3. As ondas peristálticas percorrem o corpo da minhoca no sentido oposto ao seu deslocamento. Se o animal está se deslocando para a frente, as ondas são produzidas para trás e vice-versa.

4. Seu corpo adere em determinados pontos do papel úmido, onde ocorre o apoio (ancoramento) do animal, necessário para que ocorra o seu deslocamento.

5. Da mesma forma que ocorreu na superfície áspera, as ondas peristálticas percorrem o corpo da minhoca no sentido oposto ao seu deslocamento. No entanto, como o deslocamento não é eficiente, tais ondas não ocorrem de forma tão evidente quanto na primeira situação.

6. Sobre uma superfície lisa e molhada, não ocorre o ancoramento perfeito do corpo da minhoca, pois não é possível a fixação das cerdas nesse substrato. Assim, seu corpo desliza desgovernadamente, sem se deslocar em uma direção precisa.

1. Os poliquetas apresentam uma cabeça complexa, com prostômio e peristômio bem desenvolvidos, tentáculos, palpos e olhos; possuem um par de parapódios por segmento, que sustentam tufo de cerdas e cirros, e não apresentam clitelo. Os oligoquetas apresentam cabeça com prostômio pouco diferenciado, não apresentam parapódios nos segmentos, apenas poucas cerdas, e apresentam clitelo. Os hirudíneos possuem um corpo achatado dorsoventralmente, os segmentos são desprovidos de cerdas ou parapódios e apresentam anelações externas. A região posterior é dotada de uma ventosa para fixação, freqüentemente acompanhada de outra menor, na extremidade anterior; possuem clitelo.
2. A maioria é predadora e possui uma probóscide eversível com mandíbulas, outros vivem em buracos ou tubos e se alimentam de partículas depositadas no substrato ou filtram a água.
3. O clitelo é uma região secretora que produz muco para manter os dois parceiros unidos durante a cópula, produz um tubo mucoso e protéico que formará o casulo e albumina para nutrir os embriões dentro do casulo, que recebe os óvulos e o esperma, sendo o local onde ocorre a fecundação e onde os embriões se desenvolverão.
4. a) Prostômio: primeiro segmento cefálico dos Annelida; b) peristômio: segundo segmento cefálico dos Annelida; c) pigídio: último segmento do corpo dos Annelida; d) parapódio: expansões laterais pares presentes nos segmentos do corpo dos poliquetas; e) neuropódio: lobo ventral do parapódio; f) notopódio: lobo dorsal do parapódio; g) glândulas calcíferas: glândulas presentes nos oligoquetas, que retiram o excesso de cálcio do alimento para devolvê-lo ao solo, além de regular a quantidade de íons cálcio no sangue e no fluido celômico e regular o pH; h) tecido cloragógeno: local de síntese de gordura e glicogênio, funcionando como um fígado; i) hirudina: substância anticoagulante produzida pelos hirudíneos.
5. Os anelídeos, moluscos e artrópodes têm sido relacionados, principalmente, por apresentarem embriologia similar, típica de animais protostomados esquizocelomados. Os artrópodes, por sua vez, têm sido considerados como o grupo-irmão dos anelídeos porque ambos apresentam metameria do corpo, com segmentação externa e interna. Entretanto, recentemente, análises moleculares têm sugerido que os anelídeos são mais relacionados aos moluscos que aos artrópodes.

6.

Características	Polychaeta	Clitellata	Pogonophora	Echiura	Sipuncula
Parede do corpo	Musculatura circular e longitudinal	Musculatura circular e longitudinal	Musculatura circular e longitudinal	Musculatura circular e longitudinal	Musculatura circular e longitudinal
Sistema excretor	Metanefrídeos	Metanefrídeos	Órgãos não-distintos	Metanefrídeos e sacos anais	Metanefrídeos e urnas
Trato digestivo	Completo e linear	Completo e linear	Ausente nos adultos	Completo e linear	Completo e em forma de "U"
Extremidade anterior	Prostômio	Prostômio	Lobo cefálico	Probóscide	Introverte
Pigmento respiratório	Hemoglobina e hemeretrina	Hemoglobina	Hemoglobina	Hemoglobina	Hemeretrina
Cerdas	Presentes	Presentes	Presentes	Presentes	Ausentes
Metamerismo	Presente em todo o corpo e durante toda a vida	Presente em todo o corpo e durante toda a vida	Presente no opistossoma	Apenas em uma fase do desenvolvimento	Nenhum
Formação do celoma	Esquizocelia	Esquizocelia	Enterocelia/Esquizocelia	Esquizocelia	Esquizocelia
Forma larvar	Trocófora	Trocófora	Trocófora	Trocófora	Trocófora e pelagosfera

1. Ao longo da evolução do filo Arthropoda, observa-se uma tendência clara de combinação dos segmentos (ou somitos) do corpo, resultando em grupos funcionais chamados tagmas. No caso dos insetos, por exemplo, o corpo é dividido em três tagmas: cabeça, tórax e abdome. O primeiro apresenta complexos órgãos sensoriais (olhos compostos e antenas, entre outros) e peças bucais (mandíbulas e maxilas, por exemplo). No segundo, estão as estruturas locomotoras (pernas e asas). No terceiro, localizam-se as estruturas reprodutoras masculinas e femininas. Nos insetos, assim como em vários outros artrópodes, cada tagma desempenha uma função diferente no organismo.

2. A cutícula (exoesqueleto) é formada por diferentes camadas laminadas. A camada mais interna e espessa é chamada pró-cutícula. A mais externa e fina é denominada epicutícula. A pró-cutícula possui duas camadas: exocutícula e endocutícula. As duas contêm quitina ligada por proteínas. A quitina constitui um resistente polissacarídeo nitrogenado, o qual é insolúvel em água, álcalis e ácidos fracos. Assim, a pró-cutícula, além de ser leve e flexível, fornece proteção ao artrópode, especialmente contra a desidratação excessiva do corpo. Em muitos crustáceos, a pró-cutícula é impregnada por sais de cálcio, o que reduz a flexibilidade mas aumenta a resistência. A epicutícula é formada por proteínas e lipídios. As proteínas são estabilizadas e endurecidas por ligações químicas cruzadas, as quais ampliam a capacidade protetora da epicutícula. O exoesqueleto cuticular impõe restrições ao crescimento dos artrópodes. Esses animais devem, dentro de determinados intervalos de tempo, substituir o seu envoltório externo, o que permite o crescimento do corpo. Esse complexo processo, regulado por hormônios, é a característica muda ou ecdise dos artrópodes. Duas camadas do exoesqueleto, a epicutícula e a exocutícula, são eliminadas durante a muda, enquanto a endocutícula é absorvida pela epiderme. Após a muda, o crescimento se processa rapidamente, até o endurecimento do novo exoesqueleto. Este, que permanece mole por um certo período, é inteiramente secretado pela epiderme antes da eliminação da epicutícula e da exocutícula antigas.

3. Nesses três filós, o celoma é reduzido. A principal cavidade corporal é a hemocele. O sistema circulatório dos Onychophora e Arthropoda é aberto. Um coração dorsal com óstios, localizado no seio pericardial, conduz a hemolinfa para a parte anterior do corpo. Nesta parte, a hemolinfa passa para a hemocele, retornando ao coração através dos óstios. Já no filo Tardigrada, não existe um sistema circulatório. A redução desse sistema pode estar associada ao processo de miniaturização do corpo, o qual é bastante marcante no filo em questão.

4. Uma das características mais curiosas dos tardígrados terrestres é a sua capacidade de entrar em um estado de animação suspensa, chamado criptobiose, durante o qual o metabolismo é praticamente imperceptível. A quantidade de água do corpo do animal diminui fortemente durante a criptobiose, caindo de 85% para apenas 3%. Nessa situação, os tardígrados podem resistir à dessecação do ambiente, a extremos de temperatura, à radiação ionizante e à deficiência de oxigênio, além de outras situações adversas. Os tardígrados podem permanecer por vários anos em criptobiose.
5. O aparelho respiratório dos Onychophora apresenta traquéias que se ramificam por todas as partes do corpo. Elas se abrem para o exterior por meio de aberturas chamadas espiráculos, as quais se espalham por diferentes partes da superfície corporal. Os onicóforos, diferentemente de muitos artrópodes terrestres, não possuem a capacidade de fechar os espiráculos. Assim, essas aberturas acabam por facilitar a perda de água para o meio externo. Por esta razão, os onicóforos devem viver em ambientes bastante úmidos. O sistema traqueal dos onicóforos, provavelmente, originou-se independentemente daquele dos artrópodes.
6. É possível que os Onychophora, Tardigrada e Arthropoda formem um grupo natural ou monofilético. Os três filos compartilham algumas características aparentemente apomórficas ou derivadas: (1) redução do celoma; (2) hemocele e sistema circulatório aberto; (3) apêndices ventrolaterais; (4) perda dos cílios ectodérmicos.

Aula 18

1. No corpo dos trilobitas, podem ser distinguidas três partes (tagmas): a cabeça, o tórax e o pigídio. Dois sulcos longitudinais dividiam a parte dorsal do corpo, que era muito mais rígida que a ventral, em três lobos. A cabeça, apesar de ser uma peça única, possuía sinais de segmentação (cinco ou seis somitos fusionados recobertos por uma sólida carapaça dorsal) e continha um par de antenas e olhos compostos, a boca, o labro e quatro ou cinco pares de apêndices birramados. O tórax possuía um número variável de somitos ou segmentos. Na parte mais posterior (o pigídio), os somitos estavam fundidos em uma peça única e um telso pós-segmentar estava presente. Cada somito do tórax possuía um par de apêndices birramados. O pigídio também apresentava um número variável de apêndices birramados.

2. Os queliceriformes podem ser distinguidos de outros grupos de Arthropoda por apresentarem o corpo dividido em duas regiões (tagmas), o prossoma e o opistossoma (que pode possuir ainda um telso terminal). O opistossoma, em alguns grupos, pode ser dividido em duas regiões: o mesossoma e o metassoma. Ao contrário do que ocorre na maioria dos artrópodes, não é possível delimitar uma “cabeça” nos queliceriformes. Além disso, seus representantes não possuem antenas desenvolvidas, embora haja apêndices em todos os seis segmentos do prossoma. O primeiro par de apêndices é chamado quelíceras e o segundo pedipalpos. Os outros quatro pares restantes são os apêndices locomotores. As quelíceras e os pedipalpos são especializados em vários grupos e exercem diferentes funções ao longo da vida dos queliceriformes, como alimentação, defesa, locomoção, cópula etc.

3. Algumas características (sinapomorfias) sugerem a condição monofilética do subfilo Cheliceriformes: (1) corpo dividido em prossoma e opistossoma, sem uma cabeça distinta; (2) deutocérebro ausente; (3) os primeiros apêndices corporais são as quelíceras (ou quelíforos); (4) os segundos apêndices são os pedipalpos (ou palpos); (5) tipicamente, quatro pares de pernas estão presentes.

4. Pycnogonida: probóscide pré-oral exclusiva; pernas ovígeras; opistossoma reduzido ou ausente; pernas locomotoras com nove artículos; vários pares de gonópodos (em algumas ou em todas as pernas). Merostomata: apêndices do opistossoma modificados como brânquias-em-livro; telso alongado. Arachnida: apêndices do opistossoma reduzidos, perdidos ou modificados em fiandeiras ou pentes; com traquéias, pulmões-em-livro ou ambos.

Talvez os Pycnogonida constituam o ramo mais basal do subfilo Cheliceriformes, sendo o grupo-irmão de um clado formado pelos Merostomata e Arachnida. Esse clado é caracterizado (1) pela presença de um escudo ou carapaça no prossoma e (2) pelo fato de o primeiro ou segundo segmento do opistossoma estar modificado como um somito genital.

Aula 19

1. Os Pycnogonida possuem um corpo pequeno, com duas regiões distintas. Na região anterior há uma probóscide, na qual se abre a boca, um tubérculo dorsal onde se posicionam quatro olhos simples e os seguintes pares de apêndices segmentados: os quelíforos (quelados ou não), os palpos, o primeiro par de pernas locomotoras e os ovígeros (pernas modificadas que carregam os ovos embrionados em desenvolvimento).

A segunda região do corpo é um tronco que apresenta dois pares de processos laterais dos quais nascem os segundo e terceiro pares de pernas. O quarto e último par de pernas se localiza na pequena região posterior do corpo, na qual existe um pequeno tubérculo dorsal, provavelmente representando o opistossoma ou abdome vestigial, porém pode haver mais de quatro pares de pernas. Os gonóporos são múltiplos e se localizam em algumas ou em todas as pernas.

2. Os Eurypterida apresentavam o corpo dividido em prossoma e opistossoma. O último par de apêndices do prossoma era alargado e achatado na forma de remo. O opistossoma era segmentado, com diferenciação de um mesossoma mais alargado com apêndices em forma de escamas e um metassoma estreito. As quelíceras eram extremamente reduzidas em algumas espécies ou bem desenvolvidas e queladas em outras. Os Xiphosura, por sua vez, apresentam uma carapaça convexa, não-segmentada e em forma de ferradura sobre o prossoma, com quelíceras, pedipalpos e quatro pares de pernas (todos quelados), com dois olhos laterais, dois olhos simples medianos e glândulas coxais para excreção. O opistossoma não é segmentado, nem dividido, sua carapaça apresenta espinhos móveis laterais, e possui seis pares de apêndices lamelares, o primeiro par fusionado ao meio, formando um opérculo genital, e os cinco pares restantes são brânquias-em-livro.

3. As aranhas caranguejeiras (Mygalomorphae) possuem quelíceras que se movimentam paralelamente ao eixo do corpo (quelíceras ortognatas), enquanto as aranhas comuns (Araneomorphae) possuem quelíceras que se movimentam transversalmente ao eixo do corpo (quelíceras labidognatas).

4. Nos escorpiões, há um telso na extremidade do opistossoma, no interior do qual há uma glândula secretora de veneno que se comunica com o poro que se abre na ponta do acúleo ou aguilhão ou acúleo terminal. Nas aranhas, as glândulas de veneno se localizam no interior das quelíceras, que possuem um dente inoculador (uma presa).

Os Acari apresentam um corpo reduzido, globoso ou vermiforme, com o prossoma e o opistossoma não-divididos, nem segmentados, cobertos por carapaça e largamente unidos um ao outro. Em geral, a fusão do prossoma com o opistossoma é pouco distinta, formando um corpo compacto, ou há um sulco demarcando essa região de fusão. As quelíceras e pedipalpos são variáveis e os olhos podem estar presentes ou não.

1.

Características	Myriapoda	Hexapoda
tagmas do corpo	cabeça + tronco	cabeça + tórax + abdome
apêndices locomotores	em todo tronco	somente no tórax
olhos compostos	ausentes	presentes
cecos digestivos	ausentes	presentes
palpos maxilares	ausentes	presentes
órgão de Tömösvary	presente	ausente

2. a) Afirmação falsa. A “picada” dos Chilopoda não é capaz de levar o homem à morte, mas pode ter uma reação extremamente dolorosa.

b) Afirmação falsa. O termo forcípula está associado aos Chilopoda para denominar sua garra de veneno, uma modificação dos apêndices do primeiro segmento do tronco, enquanto gnatoquilário é o termo referente à estrutura formada pela fusão das maxilas nos Diplopoda.

c) Afirmação verdadeira. Enquanto os miriápodes possuem pernas ao longo de todo tronco, os insetos as possuem apenas no tórax, pois seu abdome é desprovido de apêndices locomotores.

3. Os Chilopoda se distinguem dos demais miriápodes por apresentarem um tronco achatado dorsoventralmente, formado por até 170 somitos, e pela presença de um par de pernas por segmento do tronco, exceto no primeiro, que possui apêndices modificados em garras de veneno ou forcípulas. Apresentam um par de antenas, um par de mandíbulas, um ou dois pares de maxilas e um par de “olhos” ou grupos de ocelos na cabeça.

4. Os Diplopoda possuem um tegumento endurecido, devido à impregnação de sais de cálcio; apresentam uma cabeça dorsalmente convexa, com os lados cobertos pelas bases das mandíbulas, com um par de antenas e apenas um par de maxilas, que são fusionadas formando o gnatoquilário. O primeiro segmento do tronco não possui apêndices e forma o colo e os três segmentos seguintes têm apenas um par de pernas cada, enquanto os demais apresentam dois pares, pois constituem diplossegmentos (dois segmentos sucessivos fusionados).

5. A hipótese que tem sido mais aceita até o momento sugere que Diplopoda e Pauropoda formam o grupo-irmão dos Chilopoda e Symphyla. O grupo Diplopoda + Pauropoda se forma com base nas seguintes sinapomorfias: presença de gnatoquilário, tendência a diplossegmentos, segunda maxila perdida e primeiro segmento do tronco formando um colo. O segundo grupo (Chilopoda + Symphyla) baseia-se na presença de garra de veneno e tendência à coalescência (fusão) mediana das maxilas.

Aula 21

1. Os insetos ou Hexapoda são o único grupo de artrópodes com corpo dividido em três tagmas: cabeça, tórax e abdome. A cabeça apresenta, como estruturas sensoriais, um par de antenas e um par de olhos compostos (raramente ausentes), e como as principais peças do aparelho bucal, um par de mandíbulas, um par de maxilas e lábio. O tórax possui três pares de pernas (daí o nome Hexapoda), um em cada segmento torácico, e o abdome não possui apêndices locomotores. O desenvolvimento pode ser direto, envolvendo poucas mudanças na forma do corpo dos jovens hexápodes (ametábolos) ou pode ser indireto, com mudanças graduais (hemimetábolos) ou marcantes (holometábolos).

2. **élitros** – asas anteriores bem endurecidas formando um estojo protetor para parte do corpo e para as asas posteriores, que são funcionais e membranosas (em besouros, ordem Coleoptera); **hemiélitros** – asas anteriores endurecidas apenas parcialmente, com a porção distal membranosa e com veias aparentes (em percevejos, ordem Hemiptera); **tégminas** – asas anteriores mais ou menos coriáceas, fornecendo proteção ao par posterior (em gafanhotos, ordem Orthoptera, em baratas, ordem Blattaria etc.).

3. Os Collembola, Protura e Diplura são insetos com mandíbulas entognatas (mandíbulas que crescem em “bolsas gnatais” internas), apresentam os túbulos de Malpighi reduzidos e os olhos compostos são degenerados em Collembola e totalmente ausentes nos Protura e Diplura.

4. O desenvolvimento de asas e a capacidade de voar foram imprescindíveis para a dispersão dos insetos e, conseqüentemente, para a conquista de novos habitats; além disso, promoveram uma eficiente maneira de escapar de seus predadores, o que garantiu sua maior sobrevivência. Por isso, os pterigotos apresentam uma grande radiação adaptativa, evidenciada pela ampla distribuição e enorme diversidade de espécies.

1. O controle assíncrono faz as asas baterem mais rapidamente por ser um sistema mais eficiente que o síncrono, pois nele não é necessário que haja um impulso nervoso para estimular cada contração muscular, sendo necessários apenas impulsos ocasionais para manutenção do mecanismo. Nesse controle, a contração de um grupo de músculos causa a distensão do grupo antagônico, que por sua vez inverterá a ação do primeiro grupo, e assim sucessivamente.
2. O aparelho bucal mastigador é o tipo em que há fortes mandíbulas denteadas que servem para cortar e triturar o alimento, presente nos insetos herbívoros e predadores. O aparelho bucal sugador possui todas ou algumas de suas peças (mandíbulas, maxilas, lábio e hipofaringe) em forma de estilete próprio para perfurar e sugar, presente nos fitófagos, predadores e hematófagos. No aparelho bucal lambedor, o lábio forma um estojo que abriga as demais peças, e no seu ápice há um par de lóbulos com muitos canalículos, formando uma estrutura de absorção, o labelo. Está presente nos coprófagos, polinífagos, saprófagos e em alguns hematófagos.
3. Nos insetos hemimetábolos, os imaturos se assemelham aos adultos, exceto pela falta de asas e genitália externa desenvolvida. Durante o seu desenvolvimento, as asas se formam externamente, iniciando como pequenas tecas alares que crescem progressivamente a cada ínstar. Os hemimetábolos apresentam estágios de ovo, ninfa (ou náíade, se aquático) e adulto. Os holometábolos apresentam imaturos muito diferentes dos adultos, passando por uma fase intermediária entre a de imaturo e a de adulto, onde ocorre metamorfose completa. As asas se desenvolvem internamente durante a metamorfose. Os estágios de seu desenvolvimento são: ovo, larva, pupa e adulto.
4. A sociedade dos cupins ou térmitas apresenta quatro castas.
 - a) Reprodutores primários – machos e fêmeas férteis, com corpo esclerosado, que são indivíduos derivados dos alados, cujas asas se quebram após a revoada e permanecem sob a forma de pequenas escamas triangulares.
 - b) Reprodutores suplementares – machos e fêmeas férteis, com corpo pouco esclerosado, sem vestígio de asa ou com pequenas tecas alares arredondadas; são indivíduos neotênicos, oriundos de ninfas ou operárias.
 - c) Soldados – machos e fêmeas estéreis, com corpo muito esclerosado e com cabeça altamente modificada e desenvolvida.
 - d) Operários – machos e fêmeas estéreis, com corpo pouco esclerosado, sem modificações especiais.

O controle da diferenciação dessas castas tem sido alvo de muita investigação e está longe de ser totalmente elucidado, mas há fortes evidências de que existam interações complexas de feromônios envolvidas, mas que também controles nutricional e sensorial devam atuar nessa diferenciação.

5. A sociedade das abelhas apresenta três castas.

- a) Operárias – fêmeas estéreis; mandíbulas com dentes para manipulação da cera; exercem diversas funções na colônia (limpeza, alimentação, construção de favos, arejamento, coleta externa). Possuem glândulas hipofaringeanas e mandibulares que secretam substâncias para alimentar as larvas e glândulas serígenas abdominais que produzem cera para construção dos favos.
- b) Rainha – única fêmea fértil da colônia; controla a população de operárias e de zangões da colônia de acordo com o tipo de ovo produzido.
- c) Zangões – machos férteis; não apresentam estruturas especializadas para o trabalho e sua alimentação depende das operárias.

A diferenciação das castas é determinada, principalmente, através da nutrição. As glândulas hipofaringeanas secretam a substância amarela, enquanto as glândulas mandibulares secretam substância branca e a mistura das duas resulta na geléia real. As larvas destinadas a serem rainhas são alimentadas durante todo o desenvolvimento com geléia real, enquanto as de outras castas (operárias e zangões) recebem geléia real apenas nos três primeiros dias e a seguir somente substância amarela hipofaringeana. A diferenciação das castas por sexo é determinada por haploidia e diploidia, isto é, a rainha faz postura de ovos fecundados femininos (diplóides) que darão origem a operárias/rainhas e de ovos não fecundados masculinos (haplóides) que darão origem aos zangões.

Aula 23

1. Os grupos de hexápodes que apresentam desenvolvimento ametabólico são: Collembola, Protura, Diplura, Archaeognatha e Thysanura *s. str.*

Collembola, Protura e Diplura são hexápodes entognatos, mantidos como ordens distintas, embora Collembola e Protura possam estar reunidos na classe Parainsecta ou Ellipura. Em contrapartida, os Archaeognatha e Thysanura *s.str.* são mais relacionados aos Pterygota pois são insetos ectognatos, reunidos na classe Insecta propriamente dita.

2. Os Palaeoptera são os insetos alados mais primitivos, apresentando ninfas aquáticas (náíades) e adultos com asas articuladas com o tórax de tal forma que são incapazes de se dobrar sobre o corpo, ou seja, as asas se movimentam apenas para cima e para baixo. As efeméridas (Ephemeroptera) são insetos que apresentam peças bucais mastigadoras nas náíades e vestigiais nos adultos, dois pares de asas membranosas com muitas nervuras, asa anterior bem maior que a posterior e abdome terminando em dois ou três apêndices caudais, enquanto as libélulas (Odonata) apresentam peças bucais mastigadoras nos adultos, e náíades com lábio preênsil (máscara) para agarrar a presa, dois pares de asas membranosas semelhantes com muitas nervuras, abdome com cercos pequenos e macho com uma complexa genitália acessória no esternito abdominal 2.
3. As ordens de insetos considerados como 'ortopteróides' são: Plecoptera, Orthoptera, Phasmatodea, Dermaptera, Blattaria, Isoptera, Mantodea, Grylloblattodea, Embioptera e Zoraptera. Dentre elas, podemos destacar a ordem Blattaria como a única que apresenta importância médico-sanitária, porque muitas de suas espécies têm hábitos domiciliares, mas como vivem em ambientes sujos e contaminados, como os esgotos, podem ser portadoras de organismos patogênicos e contaminar o alimento humano, nas residências e em hospitais.
4. Os insetos endopterigotos se caracterizam por apresentar metamorfose holometabólica, com a fase imatura (larva) de formas e hábitos diferentes dos adultos, sofrendo metamorfose durante o ínstar pupal, no qual os rudimentos de asas, primitivamente internas, se evertem para a superfície do corpo. A evolução de um estágio pupal permitiu que larvas e adultos se diversificassem independentemente, e essa foi a principal característica que contribuiu para o sucesso do grupo, tanto que mais de 80% dos hexápodes são endopterigotos.

Aula 24

1. Observando atentamente a **Figura 24.2**, é fácil notar que cada parte do tórax possui um par de pernas. Assim, os limites de cada parte do tórax correspondem àqueles do segmento que contém o seu par de pernas.
2. No abdome do gafanhoto localizam-se os tímpanos, órgãos responsáveis pela audição.
3. Os espiráculos são aberturas dos canais traqueais (órgãos respiratórios), que se ramificam no interior do corpo do inseto, conduzindo o ar atmosférico. Os espiráculos têm a função de fazer a comunicação entre o interior dos canais traqueais e o ambiente.

4. O aparelho bucal do gafanhoto é tipicamente mastigador, pois possui mandíbulas muito desenvolvidas, com dentes em suas bordas (**Figura 24.3**). As mandíbulas são movidas por poderosos músculos, que realizam sua movimentação lateral, o que permite a trituração de alimentos sólidos.
5. O fêmur e a tíbia do terceiro par de pernas (metatorácicas) dos gafanhotos são bem maiores do que aqueles do primeiro e segundo pares de pernas.
6. As partes das pernas do protórax e do mesotórax possuem dimensões equivalentes e são incapazes de promover o lançamento do corpo para o alto. Elas são eficientes para os movimentos sincronizados de ancoramento e deslocamento do corpo para uma direção. Portanto, estas pernas são classificadas como locomotoras. Já as pernas metatorácicas possuem o fêmur e a tíbia bem desenvolvidos. O maior tamanho dessas peças, aliado à maior inserção muscular, permite que este par de pernas funcione como uma alavanca, que impulsiona o animal para cima. Estas são pernas saltadoras.
7. O aparelho bucal da mosca doméstica possui um lábio bastante modificado, comparado com o do gafanhoto. Há um alongamento de todas as partes labiais, como as mandíbulas, maxilas e os palpos. Dessa forma, o lábio forma uma tromba sugadora (probóscide), que possui, na sua extremidade, uma estrutura alargada, composta de numerosos canalículos, por onde passam as substâncias sugadas. Esta estrutura é chamada labelo (**Figura 24.5**).
8. Todos os três pares de pernas da mosca doméstica possuem partes de dimensões equivalentes. Elas exercem, sincronicamente, o ancoramento e deslocamento do corpo do animal. Os cinco artículos do tarso permitem a acomodação sobre diferentes tipos de substrato e os pulvilos são responsáveis pela locomoção sobre superfícies lisas. Portanto, ao contrário do gafanhoto, todas as pernas da mosca são locomotoras e não estão adaptadas para o salto.

Diversidade Biológica dos Protostomados

Referências

Aula 14

- BARNES, R. D. *Zoologia dos invertebrados*. 4.ed. São Paulo: Roca, 1984. 1.186 p.
- BRUSCA, R. C.; BRUSCA, G. J. *Invertebrates*. Sunderland: Sinauer, 1990. 922 p.
- HICKMAN JUNIOR, C. P.; ROBERTS, L. S.; LARSON, A. A. *Integrated principles of zoology*. 11.ed. Boston: McGraw-Hill, 2001. 899 p.
- HOUSEMANN, J. *Digital zoology*. CD-ROM and Student Book version 1.0. Boston: McGraw-Hill, 2002. 162 p.
- MOORE, J. *An introduction to the invertebrates*. Cambridge: Cambridge University Press, 2001. 355 p.
- PECHENICK, J. A. *Biology of the invertebrates*. 4.ed. Boston: McGraw-Hill, 2000. 578 p.

Aula 15

- GUARDILLA ALBILLOS, D.; GONZÁLEZ IZQUIERDO, M. C. *Zoologia de campo y laboratorio*. Barcelona: Editora Vicens-vivens, 1973. 201 p.
- RIBEIRO-COSTA, C. S.; ROCHA, R. M.(Orgs.) *Invertebrados: manual de aulas práticas*. Ribeirão Preto: Holos Editora Ltda, 2002.
- SHERMAN, I. W.; SHERMAN, V. G. *The invertebrates: function and form: a laboratory guide*. 2.ed. New York: MacMillan Publishing, 1976. 334 p.

Aula 16

- BARNES, R. D. *Zoologia dos invertebrados*. 4.ed. São Paulo: Roca, 1984. 1.186 p.
- BRUSCA, R. C.; BRUSCA, G. J. *Invertebrates*. Sunderland: Sinauer, 1990. 922 p.
- HICKMAN JUNIOR, C. P.; ROBERTS, L. S.; LARSON, A. A. *Integrated principles of zoology*. 11.ed. Boston: McGraw-Hill, 2001. 899 p.
- PECHENICK, J. A. *Biology of the invertebrates*. 4.ed. Boston: McGraw-Hill, 2000. 578 p.

- BARNES, R. D. *Zoologia dos invertebrados*. 4.ed. São Paulo: Roca, 1984. 1.186 p.
- BARNES, R. D. *Invertebrate zoology*. 5.ed. Philadelphia: Saunders College Publishing, 1987. 902 p.
- BRUSCA, R. C.; BRUSCA, G.J. *Invertebrates*. Sunderland: Sinauer, 1990. 922 p.
- GOULD, S. J. *Vida maravilhosa: o acaso na evolução e a natureza da história*. São Paulo: Cia. das Letras, 1990. 391 p.
- HICKMAN JUNIOR, C. P.; ROBERTS, L. S.; LARSON, A. A. *Integrated principles of zoology*. 11.ed. Boston: McGraw-Hill, 2001. 899 p.

- BARNES, R. D. *Zoologia dos invertebrados*. 4.ed. São Paulo: Roca, 1984. 1.186 p.
- BARNES, R. D. *Invertebrate zoology*. 5.ed. Philadelphia: Saunders College Publishing, 1987. 902 p.
- BRUSCA, R. C.; BRUSCA, G. J. *Invertebrates*. Sunderland: Sinauer, 1990. 922 p.
- BRUSCA, R. C.; BRUSCA, G. J. *Invertebrates*. 2.ed. Sunderland: Sinauer, 2003. 956 p.
- HICKMAN JUNIOR, C. P.; ROBERTS, L. S.; LARSON, A. A. *Integrated principles of zoology*. 11.ed. Boston: McGraw-Hill, 2001. 899 p.
- PECHENICK, J. A. *Biology of the invertebrates*. 4.ed. Boston: McGraw-Hill, 2000. 578 p.

- BARNES, R. D. *Zoologia dos invertebrados*. 4.ed. São Paulo: Roca, 1984. 1.179 p.
- BRUSCA, R. C.; BRUSCA, G. J. *Invertebrates*. Sunderland: Sinauer, 1990. 922 p.
- HICKMAN JUNIOR, C. P.; ROBERTS, L. S.; LARSON, A. A. *Integrated principles of zoology*. 11.ed. Boston: McGraw-Hill, 2001. 899 p.

Aula 20

- BARNES, R. D. *Zoologia dos invertebrados*. 4.ed. São Paulo: Roca, 1984. 1.186 p.
- BRUSCA, R. C.; BRUSCA, G. J. *Invertebrates*. Sunderland: Sinauer, 1990. 922 p.
- HICKMAN JUNIOR, C. P.; ROBERTS, L. S.; LARSON, A. A. *Integrated principles of zoology*. 11.ed. Boston: McGraw-Hill, 2001. 899 p.
- PECHENICK, J. A. *Biology of the invertebrates*. 4.ed. Boston: McGraw-Hill, 2000. 578 p.

Aula 21

- BARNES, R. D. *Zoologia dos invertebrados*. 4.ed. São Paulo: Roca, 1984. 1.179 p.
- BORROR, D. J.; DELONG, D. M. *Introdução ao estudo dos insetos*. São Paulo: Edgard Blücher Ltda, 1969. 653p.
- BRUSCA, R. C.; BRUSCA, G. J. *Invertebrates*. Sunderland: Sinauer, 1990. 922 p.
- HICKMAN JUNIOR, C. P.; ROBERTS, L. S.; LARSON, A. A. *Integrated principles of zoology*. 11.ed. Boston: McGraw-Hill, 2001. 899 p.
- PECHENICK, J. A. *Biology of the invertebrates*. 4.ed. Boston: McGraw-Hill, 2000. 578 p.
- ROMOSER, W. S. *The science of entomology*. New York: MacMillan Publishing, 1973. 449 p.

Aula 22

- BARNES, R. D. *Zoologia dos invertebrados*. 4.ed. São Paulo: Roca, 1984. 1.179 p.
- BORROR, D. J.; DELONG, D. M. *Introdução ao estudo dos insetos*. São Paulo: Edgard Blücher Ltda, 1969. 653 p.
- BRUSCA, R. C.; BRUSCA, G. J. *Invertebrates*. Sunderland: Sinauer, 1990. 922 p.
- HICKMAN JUNIOR, C. P.; ROBERTS, L. S.; LARSON, A. A. *Integrated principles of zoology*. 11.ed. Boston: McGraw-Hill, 2001. 899 p.

- PECHENICK, J. A. *Biology of the invertebrates*. 4.ed. Boston: McGraw-Hill, 2000. 578 p.
- ROMOSER, W. S. *The science of entomology*. New York: MacMillan Publishing, 1973. 449 p.

Aula 23

- BARNES, R. D. *Zoologia dos invertebrados*. 4.ed. São Paulo: Roca, 1984. 1.179 p.
- BORROR, D. J.; DELONG, D. M. *Introdução ao estudo dos insetos*. São Paulo: Edgard Blücher Ltda, 1969. 653p.
- BRUSCA, R. C.; BRUSCA, G. J. *Invertebrates*. Sunderland: Sinauer, 1990. 922 p.
- Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization (CSIRO). *The Insects of Australia*. Carlton: Melbourne University Press, 1991. v. 1 e 2.
- HICKMAN JUNIOR, C. P.; ROBERTS, L. S.; LARSON, A. A. *Integrated principles of zoology*. 11.ed. Boston: McGraw-Hill, 2001. 899 p.
- PECHENICK, J. A. *Biology of the invertebrates*. 4.ed. Boston: McGraw-Hill, 2000. 578 p.
- ROMOSER, W. S. *The science of entomology*. New York: MacMillan Publishing, 1973. 449p.

Aula 24

- GUARDILLA ALBILLOS, D.; GONZÁLEZ IZQUIERDO, M. C. *Zoologia de campo y laboratorio*. Barcelona: Editora Vicens-vivens, 1973. 201 p.
- BUZZI, J. Z. *Entomologia didática*. Curitiba: Ed. UFPR, 1985. 271 p.
- CARRERA, M. *Entomologia para você*. 7.ed. São Paulo: Nobel, 1988. 185 p.
- RIBEIRO-COSTA, C. S.; ROCHA, R. M.(Orgs.) *Invertebrados: manual de aulas práticas*. Ribeirão Preto: Holos Editora Ltda, 2002.
- SHERMAN, I. W.; SHERMAN, V. G. *The invertebrates: function and form: a laboratory guide*. 2.ed. New York: MacMillan Publishing, 1976. 334 p.

ISBN 85-7648-002-6



9 788576 480020



UENF
Universidade Estadual
do Norte Fluminense



Universidade Federal Fluminense



SECRETARIA DE
CIÊNCIA E TECNOLOGIA



Ministério
da Educação

