

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

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 3 – Módulo 4

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



**GOVERNO DO
Rio de Janeiro**

**SECRETARIA DE
CIÊNCIA E TECNOLOGIA**

Ministério
da Educação



Apoio:



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

Fundação Cecierj / Consórcio Cederj

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

Tel.: (21) 2299-4565 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 - Cibele Schwanke

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

Marcia Pinheiro

Marta Abdala

COORDENAÇÃO DE LINGUAGEM

Maria Angélica Alves

COORDENAÇÃO DE AVALIAÇÃO DO MATERIAL DIDÁTICO

Débora Barreiros

AVALIAÇÃO DO MATERIAL DIDÁTICO

Letícia Calhau

Departamento de Produção

EDITORA

Tereza Queiroz

COORDENAÇÃO EDITORIAL

Jane Castellani

REVISÃO TIPOGRÁFICA

Kátia Ferreira dos Santos

Patrícia Paula

COORDENAÇÃO DE PRODUÇÃO

Jorge Moura

PROGRAMAÇÃO VISUAL

Yozo Kono

ILUSTRAÇÃO

Fabiana Rocha

Jefferson Caçador

Morvan de Araujo Neto

CAPA

André Freitas de Oliveira

Eduardo Bordoni

PRODUÇÃO GRÁFICA

Andréa Dias Fiães

Fábio Rapello Alencar

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 Prostostomados. v.3. / Carlos Renato Rezende Ventura. – Rio de Janeiro : Fundação CECIERJ, 2008.

157p.; 19 x 26,5 cm.

ISBN: 85-7648-032-8

1. Filo Arthropoda. 2. Filo Mollusca. I. Mello-Patiu, Cátia. II. Mejdalani, Gabriel. III. Título.

CDD: 572

2008/1

Referências Bibliográficas e catalogação na fonte, de acordo com as normas da ABNT.

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**
Reitora: Lilian Maria Garcia Bahia de Oliveira

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 3 - Módulo 4

SUMÁRIO

Aula 25 - Filo Arthropoda: Crustacea I _____	7
Aula 26 - Filo Arthropoda: Crustacea II _____	33
Aula 27 - Filo Arthropoda: Crustacea III _____	49
Aula 28 - Protostomados: filo Mollusca I _____	69
Aula 29 - Filo Mollusca II - Gastropoda _____	89
Aula 30 - Filo Mollusca III: Bivalvia e Scaphopoda _____	103
Aula 31 - Filo Mollusca IV: Cephalopoda _____	117
Aula 32 - Relações filogenéticas dos metazoários _____	133
Gabarito _____	145
Referências _____	153

Ao final desta aula, você deverá ser capaz de:

- Conhecer as principais características morfológicas e fisiológicas dos membros do subfilo Crustacea.

Pré-requisitos

Aulas 1 a 24.

Disciplina Introdução à Zoologia.

Noções básicas sobre Citologia e Histologia.

Noções básicas sobre diversidade e filogenia dos animais.

INTRODUÇÃO

Nas aulas anteriores (Aulas 17 a 24), você conheceu várias características de representantes do filo Arthropoda e de dois filios menores (Onychophora e Tardigrada), que são considerados por muitos zoólogos parentes próximos dos artrópodes. Nesta aula, estudaremos as características morfológicas e fisiológicas gerais dos crustáceos.

Conforme já foi enfatizado na Aula 17, o filo Arthropoda constitui o grupo mais diversificado do reino Animalia e representa mais de 80% das espécies de animais vivos atualmente (**Figura 25.1**). Sabendo disso, podemos dizer que vivemos a "Idade dos Artrópodes". Dentre os artrópodes, os insetos e crustáceos formam a grande maioria, não só em número de espécies, como também em número de indivíduos. Como os insetos, que dominam os ambientes terrestres, os crustáceos formam um dos mais diversos e abundantes grupos de animais nos oceanos, juntamente com os moluscos. Por isso, muitos zoólogos referem-se aos crustáceos como "os insetos do mar".

Os crustáceos mais conhecidos são aqueles comestíveis, como os camarões, as lagostas, os caranguejos e os siris. Há, entretanto, uma enorme variedade de outros crustáceos menos conhecidos, como os copépodes, ostrácodos e isópodes, entre muitos outros. É provável que os animais mais abundantes de todo o mundo atualmente sejam espécies de copépodes do gênero *Calanus*. Você também já deve ter ouvido falar no *krill*, que é um tipo de pequeno crustáceo bastante abundante nas regiões polares e muito consumido por baleias.

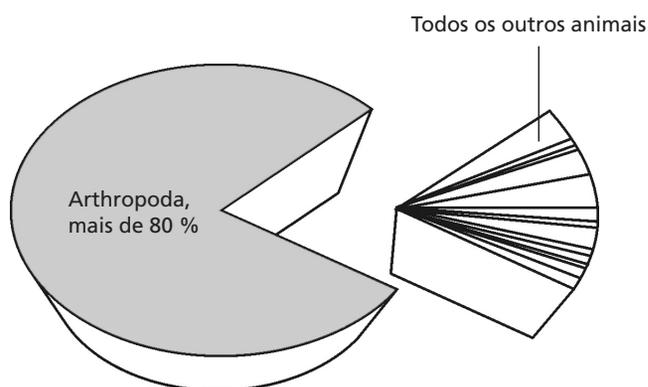


Figura 25.1: O filo Arthropoda corresponde a mais de 80% das espécies do reino Animalia.

SUBFILO CRUSTACEA

O subfilo Crustacea (do latim, *crusta* = crosta, concha + *áceo* = espécime de) constitui, sem dúvida, um dos grupos mais diversificados no ambiente marinho. Aproximadamente, mais de 67.000 espécies de crustáceos são conhecidas. Entretanto, acredita-se que uma enorme quantidade de espécies de pequenas dimensões ainda não foi descrita, especialmente aquelas que vivem nas áreas costeiras e estuarinas rasas das regiões tropicais.

Os crustáceos habitam, principalmente, os ambientes marinhos, mas também são encontrados em lagos e rios, e poucas espécies conquistaram o ambiente terrestre, como alguns isópodes (chamados “tatuzinhos de jardim”).

Os crustáceos são artrópodes mandibulados, ou seja, com mandíbulas, como os membros do subfilo Uniramia (milípedes, centípedes e insetos, por exemplo). Tradicionalmente, os dois grupos foram considerados pertencentes ao subfilo Mandibulata. Muitos cientistas, entretanto, acreditam que o filo Arthropoda seja polifilético e que a artropodização ocorreu mais de uma vez ao longo da evolução.

Os cientistas atuais também identificam diferenças suficientes entre os Crustacea e os Uniramia que justificam a separação desses grupos ao nível de subfilo, pelo menos. Portanto, será esta a classificação considerada no nosso curso. Os dois subfilos, no entanto, possuem características comuns, como: um par de antenas (pelo menos), um par de mandíbulas e um par de maxilas na cabeça. Esses apêndices possuem funções sensoriais, mastigadoras e manipuladoras de alimentos, respectivamente, como você já sabe. Em alguns crustáceos, um ou mais segmentos torácicos estão fusionados com a cabeça, formando o **CEFALOTÓRAX** (Figura 25.2). Os apêndices torácicos são utilizados, principalmente, para caminhar, e os abdominais, para nadar (Figura 25.2).

CEFALOTÓRAX

Ao longo da evolução do filo Arthropoda, houve 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. Nos crustáceos, essa divisão do corpo ocorre nos grupos mais primitivos e a fusão de somitos torácicos com a cabeça, formando o cefalotórax, é característica de vários membros da classe Malacostraca (Figura 25.2).

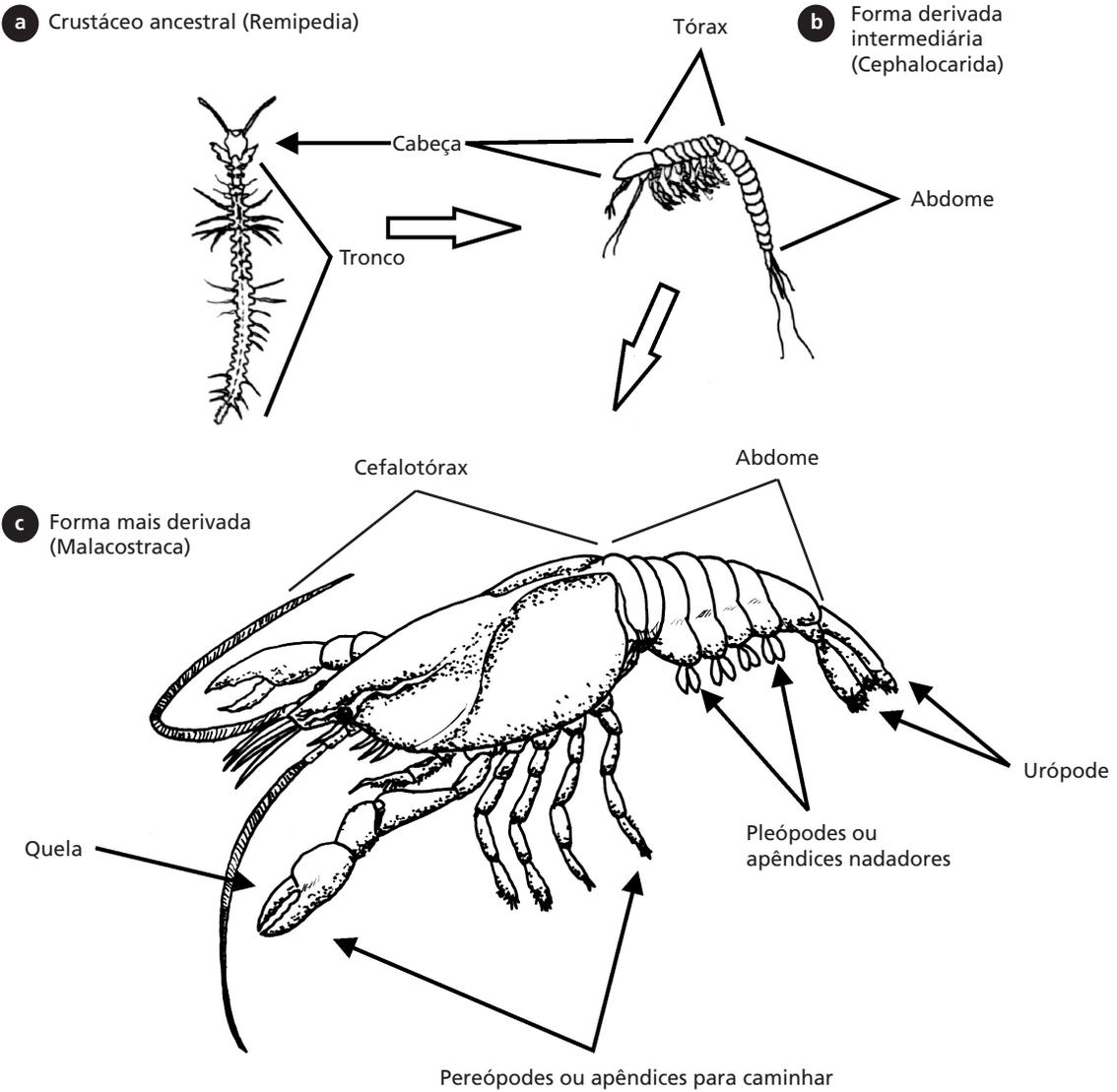


Figura 25.2: Trajetória evolutiva da tagmatização nos crustáceos, culminando com a fusão da cabeça e o tórax (o cefalotórax).

Os crustáceos podem ser diferenciados dos outros artrópodes por uma variedade de características, mas a única que é comum a todos eles e não está presente nos outros artrópodes é a existência **de dois pares de antenas**. O **Quadro 25.1** resume algumas características comuns entre os crustáceos e os outros artrópodes e, também, algumas diferenças entre esses grupos.

O grande sucesso dos crustáceos, como o dos outros artrópodes, está muito associado às modificações sofridas no seu esqueleto e apêndices corporais, que permitiram a adaptação a diversos ambientes e modos de vida. A extraordinária diversidade dos crustáceos deve-se, portanto, à capacidade de modificar essas partes do corpo, alcançada ao longo da evolução do grupo. Você deve lembrar que as modificações na morfologia corporal estão sempre associadas a importantes funções vitais, como a troca gasosa, a locomoção, a alimentação, entre outras.

Quadro 25.1: Algumas características comuns e algumas diferenças entre os subfilos do filo Arthropoda.

Características	Subfilo Chelicerata	Subfilo Crustacea	Subfilo Uniramia
Simetria	Bilateral	Bilateral	Bilateral
Cavidade corporal	Celoma reduzido. Hemocele preenchida por sangue	Celoma reduzido. Hemocele preenchida por sangue	Celoma reduzido. Hemocele preenchida por sangue
Cobertura externa	Cutícula	Cutícula	Cutícula
Esqueleto	Exoesqueleto cuticular	Exoesqueleto cuticular; alguns com carapaça	Exoesqueleto cuticular
Musculatura	Músculos lisos e estriados	Músculos lisos e estriados	Músculos lisos e estriados
Circulação	Aberta, com coração dorsal, artérias e hemocele	Aberta, com coração dorsal, artérias e hemocele	Aberta, com coração dorsal, artérias e hemocele
Respiração	Terrestres com pulmão foliar ("pulmão-em-livro") ou traquéias; aquáticos com brânquias	Brânquias e superfície corporal	Traquéias; larvas aquáticas possuem brânquias
Sistema digestivo	Completo	Completo	Completo
Órgãos excretores	Túbulos de Malpighi endodérmicos e glândulas coxais	Glândulas antenais e maxilares	Túbulos de Malpighi ectodérmicos
Reprodução	Dióicos; desenvolvimento indireto (ovíparos) e direto (para os escorpiões)	Maioria dióica, alguns realizam a partenogênese; desenvolvimento indireto (larva náuplio) e direto	Dióicos, alguns realizam a partenogênese; desenvolvimento indireto (ovíparos)
Apêndices	1 par de quelíceras, 1 par de pedipalpos, 4 pares de pernas; sem mandíbulas, maxilas e antenas	5 pares de pernas (na maioria), 1 par de mandíbulas, 2 pares de maxilas e 2 pares de antenas (1 par de antênulas)	1 par de mandíbulas, 2 pares de maxilas, 1 par de antenas; na classe Insecta: 3 pares de pernas, 1 par de mandíbulas, 1 par de maxilas e 1 lábio

Diversidade dos crustáceos

Os crustáceos estão divididos em cinco classes:

- Classe Remipedia (com uma ordem atual) (Figura 25.3.a).
- Classe Cephalocarida (formada por apenas nove espécies) (Figura 25.3.b).
- Classe Branchiopoda (composta por três ordens) (Figura 25.3.c).
- **CLASSE MALACOSTRACA** (formada por três subclasses e quatro superordens) (Figura 25.3.d).
- Classe Maxillopoda (composta por sete subclasses) (Figura 25.3.e).

CLASSE MALACOSTRACA

Representa mais de 50% das espécies atuais de crustáceos. Neste grupo estão as lagostas, camarões, caranguejos, siris, tamburutacas, entre outros crustáceos mais conhecidos.

Na próxima aula, você será apresentado a cada classe do subfilo Crustacea e estudará, brevemente, alguns de seus representantes. Nesta aula, estudaremos os aspectos morfológicos e funcionais gerais de todos os representantes do subfilo Crustacea.

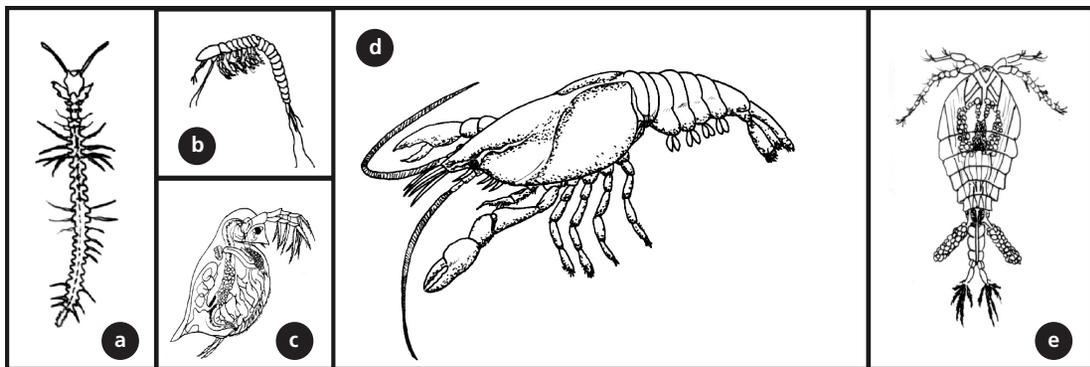


Figura 25.3: Representantes das classes do subfilo Crustacea: (a) classe Remipedia; (b) classe Cephalocarida; (c) classe Branchiopoda; (d) classe Malacostraca; (e) classe Maxillopoda. As figuras não estão em escala.

Forma do corpo e apêndices corporais

A forma corporal mais primitiva entre os crustáceos é composta por uma cabeça e um tronco com vários apêndices similares, como ocorre na classe Remipedia (a mais primitiva do subfilo) (Figuras 25.2 e 25.3.a). Nos outros crustáceos, como vimos anteriormente, ocorreu a fusão de segmentos (tagmatização) em vários graus, desde a divisão do tronco em tórax e abdome (como na classe Cephalocarida) (Figuras 25.2 e 25.3.b), até a fusão de segmentos torácicos com a cabeça, formando o cefalotórax (como na classe Malacostraca) (Figuras 25.2 e 25.3.d).

Em todos os crustáceos ocorre, mesmo que primitivamente, um **escudo cefálico** ou uma **carapaça**. O escudo cefálico é composto pela fusão dos segmentos dorsais (tergitos) da cabeça, formando uma placa cuticular sólida, com redobramentos ventrolaterais. Os escudos cefálicos são característicos das classes Remipedia e Cephalocarida, mas também estão presentes em alguns representantes das classes Malacostraca e Maxillopoda. A carapaça é resultado da fusão do escudo cefálico com um ou mais segmentos torácicos. Ela pode se estender dorsal, lateral e posteriormente, formando o cefalotórax.

É possível perceber que algumas características morfológicas são comuns a todos os crustáceos. Essa relativa uniformidade dentro do grupo sustenta a idéia de que o subfilo é um grupo natural, ou seja, monofilético. **Que características seriam estas?**

Todos os crustáceos possuem os mesmos conjuntos de elementos cefálicos e uma larva típica no seu ciclo de vida, a larva náuplio, com um ocelo mediano (olho naupliano) e três pares de apêndices (**Figura 25.4**). Vamos começar pelos elementos cefálicos. Todos os crustáceos possuem cinco pares de apêndices cefálicos: um par de antênulas, um par de antenas, um par de mandíbulas, um par de maxílulas (1^{as} maxilas) e um par de maxilas (2^{as} maxilas) (**Figura 25.5**). Em algumas espécies, ocorreu uma redução secundária de alguns desses apêndices. Como já vimos, a presença de dois pares de antenas (um par de antênulas e outro de antenas) é uma característica exclusiva dos crustáceos, assim como a larva náuplio.

Em muitos crustáceos, um a três segmentos torácicos anteriores se fusionaram com a cabeça. Esses apêndices foram incorporados à região anterior como partes adicionais dos elementos bucais. Eles são chamados **maxilípedes**.

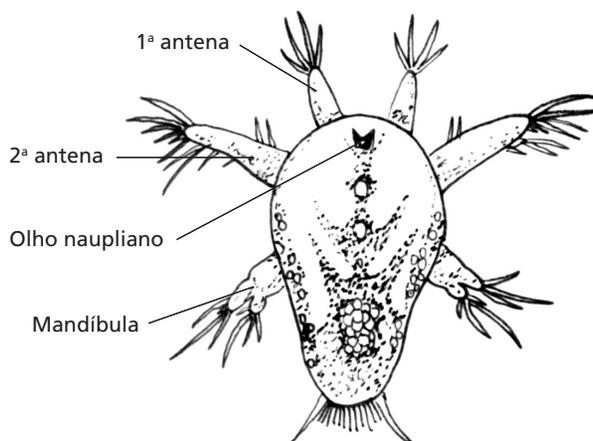


Figura 25.4: A larva náuplio, típica dos crustáceos.

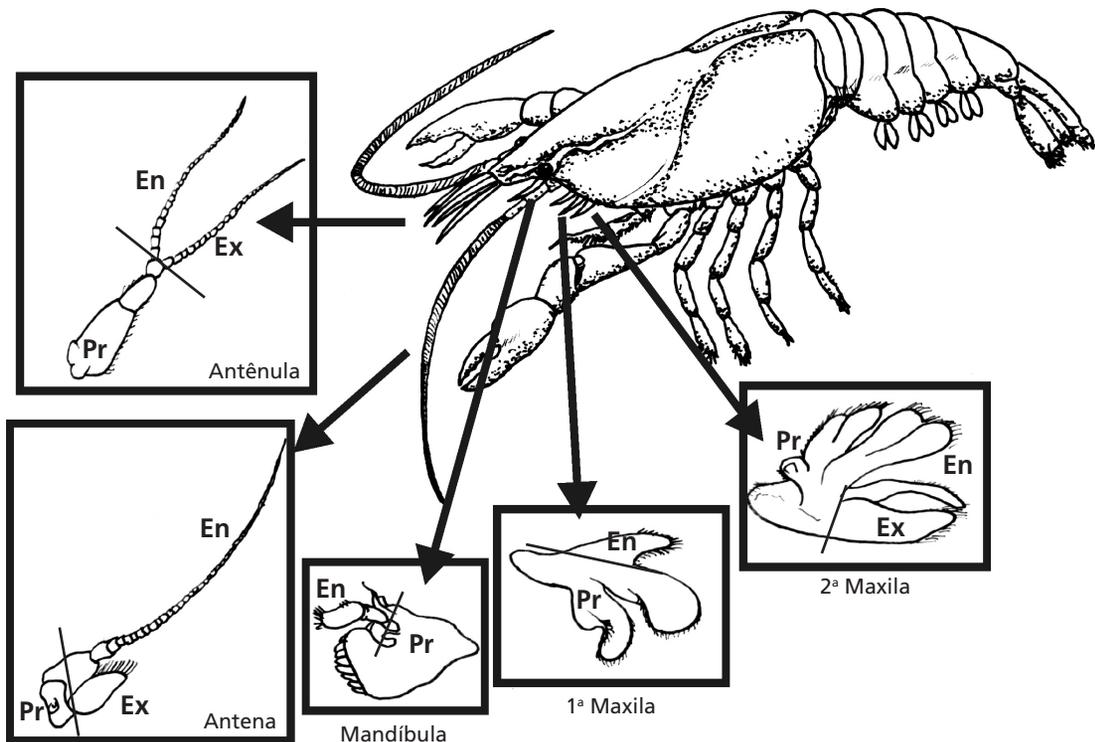


Figura 25.5: Elementos cefálicos típicos dos crustáceos. *En* = endopodito; *Ex* = exopodito; *Pr* = protopodito. A linha representa o eixo de separação entre as partes dos apêndices.

Você deve ter notado, na **Figura 25.5**, que os apêndices cefálicos são, em sua maioria, bifurcados, e há alguns segmentos que formam a sua base. Pois bem, essa é a formação básica e primitiva de um apêndice típico dos crustáceos, composto por um protopodito (parte mais proximal, formada pela coxa e pela base) e seguido por uma bifurcação chamada endopodito e exopodito (**Figura 25.6**). Há variações entre as classes de crustáceos quanto ao número de articulações do protopodito e de ramificações. Membros das classes Remipedia, Cephalocarida e Branchiopoda podem apresentar apêndices birremes ou unirremes (com uma bifurcação ou sem ramificação), enquanto algumas espécies da classe Malacostraca podem possuir apêndices até com uma tripla ramificação (trirremes). O **Quadro 25.2** resume as variações existentes entre as classes de crustáceos, em relação ao número e ao tipo de apêndices.

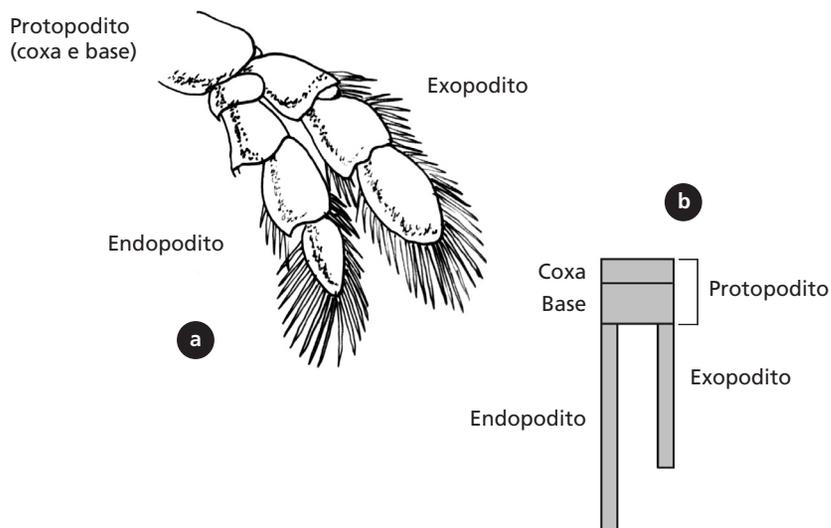


Figura 25.6: Formação básica de um apêndice dos crustáceos, composto por um protopodito basal (coxa e base) e dois ramos (o endopodito e o exopodito). (a) apêndice típico; (b) representação esquemática do apêndice.

Quadro 25.2: Variações no número e tipos de apêndices nas classes do subfilo Crustacea.

Classes	Número de segmentos (entre parênteses) nas regiões corporais	Carapaça	Apêndices
Remipedia	Cabeça (5), tronco (até 32)	Escudo cefálico	Todos os apêndices do tronco são similares
Cephalocarida	Cabeça (5), tórax (8), abdome (11)	Escudo cefálico	Apêndices foliáceos (filópodes) no tórax; apêndices abdominais ausentes
Branchiopoda	Cabeça (5), tronco (nenhum a 32)	Sem escudo cefálico ou carapaça	Apêndices foliáceos (filópodes) no tórax; apêndices abdominais ausentes ou semelhantes aos do tórax
Maxillopoda	Cabeça (5), tórax (6), abdome (4)	Escudo cefálico ou carapaça	Apêndices torácicos reduzidos; apêndices abdominais ausentes
Malacostraca	Cabeça (5), tórax (8), abdome (6 em Eumalacostraca e 7 em Phyllocarida)	Escudo cefálico (em algumas espécies); carapaça ou perda secundária desta	Eumalacostraca com apêndices não-foliáceos no tórax e no abdome; Phyllocarida com filópodes torácicos e com apêndices abdominais reduzidos

Na classe Malacostraca, os segmentos torácicos são chamados péreon e seus apêndices **pereópodes** (Figura 25.2). Estes funcionam como pernas locomotoras e não contribuem muito para a natação. Nos camarões, os três primeiros pares de pereópodes possuem uma pinça (quela) na extremidade distal e auxiliam na captura do alimento, enquanto os dois outros pares são exclusivos para o deslocamento. No abdome, os apêndices são chamados **pleópodes**. Estes são achatados (em forma de remo) e são responsáveis pela natação. A porção terminal do corpo (sexto segmento) é formada pelo leque caudal, composto pelos urópodes (expansões laterais birremes) e pelo telso (que contém o ânus) (Figura 25.2). O Quadro 25.3 apresenta as funções de cada tipo de apêndice de um membro da classe Malacostraca, como o camarão.

Quadro 25.3: Localização no corpo, funções e nomenclatura dos apêndices de um membro da classe Malacostraca.

Nome do apêndice	Região em que ocorre	Função	Comentários	Outros nomes utilizados
Antênula	Cabeça	Perceber o ambiente	-	1ª par de antenas
Antena	Cabeça	Perceber o ambiente	-	2ª par de antenas
Mandíbula	Cabeça	Triturar ou raspar os alimentos	-	-
Maxilas	Cabeça	Mastigar e picotar os alimentos	1 ou 2 pares	Mandíbulas acessórias
Maxilípedes	Tórax (incorporados na cabeça)	Manipular os alimentos	0 a 3 pares	
Pereópodes	Tórax	Caminhar e subir	5 pares	Pernas
Pleópodes	Abdome	Respirar, nadar e segurar os ovos		Apêndices natatórios
Urópodes	Telso (último segmento abdominal)	Proteção e fuga		Leque caudal

Características internas dos crustáceos

De uma forma geral, nos crustáceos é possível perceber alguns vestígios da metamerização original presente no suposto ancestral da linhagem dos Annelida-Arthropoda, especialmente quando se observa a musculatura, o sistema nervoso e os segmentos torácicos e abdominais.

Porém, também existem alterações acentuadas desse padrão em outros sistemas, como veremos adiante. Muitas dessas mudanças envolveram a redução ou mesmo a perda de estruturas, como os interseptos (presentes nos anelídeos) ou a concentração de órgãos em uma certa região do corpo.

A hemocele e o sistema circulatório

Como você já estudou na Aula 17, o **CELOMA** não é a maior cavidade interna do corpo dos artrópodes. Por serem artrópodes, obviamente, os crustáceos também têm essa característica. O maior espaço interno no corpo dos crustáceos é a hemocele, como nos outros artrópodes.

A hemocele é preenchida por hemolinfa, que é o sangue dos crustáceos e de todos os artrópodes. Em geral, a hemolinfa é incolor e possui células amebóides de dois tipos, pelo menos. Alguns pigmentos respiratórios que têm afinidade com moléculas de oxigênio, como a hemocianina (substância que contém cobre) e a hemoglobina (que contém ferro), podem estar dissolvidos na hemolinfa. Os **AMEBÓCITOS** possuem a propriedade de coagular a **HEMOLINFA**, evitando, assim, a perda excessiva de sangue quando o corpo é danificado.

O sistema circulatório é aberto, o que significa que não há veias para trazer o sangue de volta ao coração. Também não há uma separação entre o sangue e o fluido intersticial (líquido contido em pequenos espaços entre os órgãos e tecidos), como ocorre nos animais que possuem um sistema circulatório fechado. O sangue (hemolinfa) sai do coração através de artérias, circula por dentro da hemocele e retorna por espaços (também chamados seios venosos) antes de alcançar novamente o coração (**Figura 25.7**).

O coração dos crustáceos é um órgão muito mais simples do que o coração humano. Ele é formado por um saco muscular (musculatura estriada) que possui algumas válvulas e conexões com artérias. O coração, apesar de parecer rudimentar, é o principal órgão propulsor do sangue nos crustáceos. A hemolinfa, que se encontra na cavidade que contorna o coração (seio do pericárdio), penetra neste através de aberturas (óstios). Existem válvulas nos óstios que evitam o refluxo da hemolinfa, ou seja, impedem que ela retorne ao seio pericárdio (**Figura 25.7**).

CELOMA

Nos artrópodes está restrito à cavidade das gônadas e, às vezes, aos órgãos excretores, como é o caso dos crustáceos. A redução do celoma pode estar relacionada ao surgimento do exoesqueleto, que substituiu o esqueleto hidrostático interno, presente nos anelídeos.

AMEBÓCITOS DA HEMOLINFA

Produzem uma enzima semelhante à trombina dos vertebrados. Nestes, essa enzima agiliza a transformação de fibrinogênio (solúvel) em fibrina (insolúvel), formando uma espécie de rede que causa a coagulação do sangue. Acredita-se que um processo semelhante ocorra nos crustáceos.

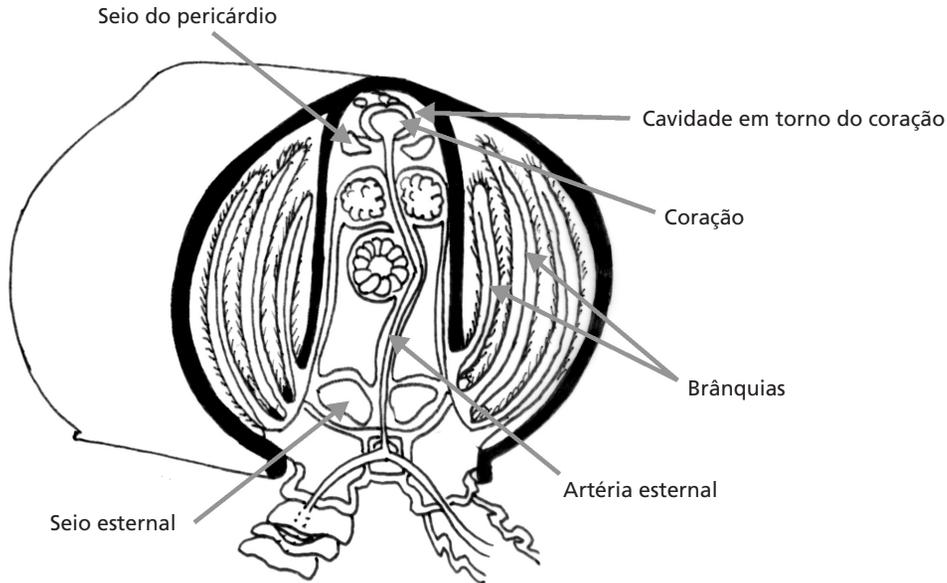


Figura 25.7: Esquema ilustrando um corte transversal no corpo de um crustáceo, evidenciando o seu sistema circulatório.

A hemolinfa sai do coração pela artéria esternal e outras artérias menores, que se conectam aos espaços existentes entre os tecidos (espaços intersticiais). Essas artérias também possuem válvulas que impedem o refluxo sanguíneo. A hemolinfa segue até os seios esternais (ventrais) e depois alcança as brânquias, pelos canais (seios) aferentes. Nas brânquias, ocorre a troca gasosa (oxigênio por dióxido de carbono). A hemolinfa retorna ao seio do pericárdio pelos canais eferentes, completando o ciclo (Figura 25.8).

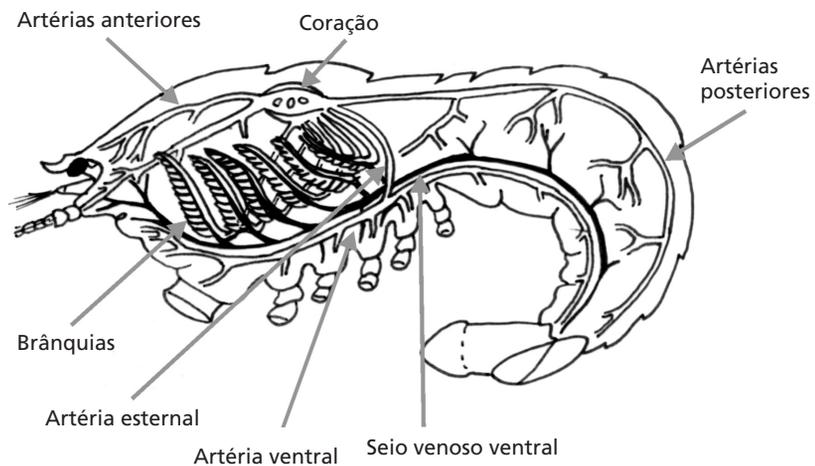


Figura 25.8: Vista lateral do sistema circulatório de um crustáceo (classe Malacostraca).

O sistema excretor

O sistema excretor dos crustáceos situa-se na parte ventral da cabeça, à frente do esôfago. Ele é composto por um par de estruturas tubulares situadas na base da antena ou da segunda maxila. Tais órgãos são chamados **glândulas antenais** ou **glândulas maxilares**, dependendo da localização de seus poros, na base da antena ou na base da maxila (**Figura 25.9**). As duas glândulas são homólogas e semelhantes na estrutura. Muitos crustáceos possuem um par desses órgãos excretores, mas outros (como espécies das ordens Mysida e Lophogastrida, pertencentes à classe Malacostraca) possuem os dois tipos. Há ainda poucas espécies que possuem glândulas maxilares bem desenvolvidas e glândulas antenais rudimentares, como algumas da classe Cephalocarida e poucas da classe Malacostraca, como os tanaidáceos (ordem Tanaidacea) e isópodes (ordem Isopoda).

Cada glândula antenal e maxilar é formada por um **saco terminal**, uma porção esponjosa (o **labirinto**), um **túbulo excretor** e uma **bexiga dorsal** (**Figura 25.9**). A hemolinfa entra no saco terminal empurrada pela pressão hidrostática gerada pela hemocele. Ocorre a reabsorção de substâncias (como sais, aminoácidos, glicose e água) quando a hemolinfa (chamada **filtrado**, após a reabsorção) passa pelo túbulo excretor e pela bexiga. A eliminação de compostos nitrogenados (principalmente a amônia) ocorre por difusão através de regiões corporais mais finas, como as brânquias. As glândulas antenais e maxilares atuam na regulação iônica e na composição osmótica da hemolinfa.

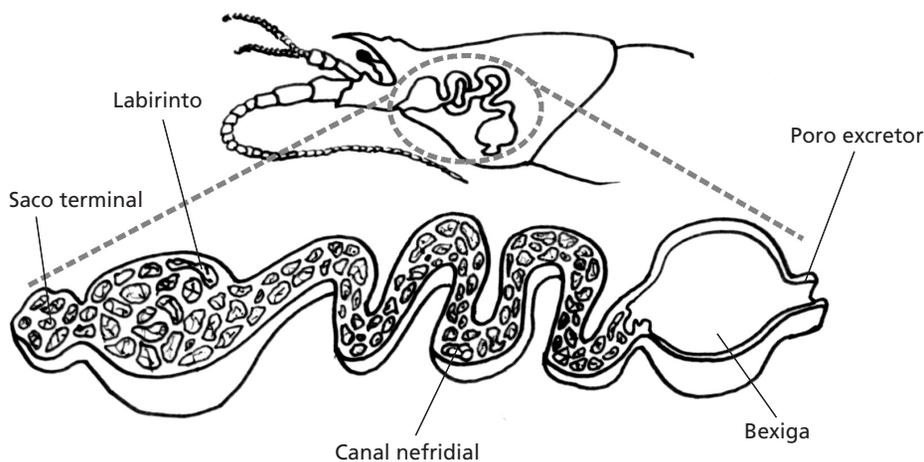


Figura 25.9: Sistema excretor dos crustáceos.

Nos crustáceos de água doce, a diferença osmótica entre o líquido interno (hemolinfa) e o ambiente (água doce) ocasiona a difusão da água para o interior do corpo através das brânquias e outras partes corporais mais permeáveis. Para evitar a diluição excessiva da hemolinfa, ocorre a absorção ativa de sais pelas brânquias.

Nos crustáceos marinhos, há um ajuste na composição de sais da hemolinfa, proporcionado pela secreção e reabsorção seletiva de sais no túbulo excretor. Nesses animais, a urina é isosmótica em relação à hemolinfa.

O sistema respiratório

Considerando que muitos crustáceos possuem um exoesqueleto formado por uma cutícula espessa, podemos concluir que a troca gasosa entre o interior do corpo e o ambiente não poderia ocorrer por difusão através da parede corporal. Seria esperado que houvesse estruturas especializadas para a troca gasosa com o ambiente.

Essas estruturas devem ser finas o suficiente para permitir a difusão de oxigênio e dióxido de carbono através de suas paredes e devem estar conectadas ao sistema circulatório. De fato, tais estruturas estão presentes nos crustáceos de maiores dimensões e são chamadas brânquias (**Figura 25.8**). A difusão de gases respiratórios também ocorre nas partes corporais onde a cutícula é mais delgada (por exemplo, nas pernas e articulações). Em crustáceos de pequenas dimensões, a difusão de gases pode ocorrer através da cutícula (que é mais fina que a de crustáceos maiores). Nesses diminutos crustáceos, não há estruturas especializadas para a troca gasosa.

Para que o funcionamento das brânquias seja eficiente, é necessário que haja um fluxo de água constante passando por elas. Em alguns crustáceos da classe Malacostraca, como as tamburutacas (ordem Stomatopoda) e os isópodes aquáticos (ordem Isopoda), as brânquias estão situadas no abdome. A movimentação constante dos apêndices abdominais (pleópodes) promove o fluxo de água necessário para que haja a troca gasosa adequada. Nos eufasiáceos (ordem Euphasiacea),

como o *krill*, as brânquias estão localizadas próximas dos pereópodes (apêndices torácicos) e o batimento destes promove a corrente para que haja a troca gasosa necessária. Em caranguejos e lagostas (ordem Decapoda), as brânquias estão situadas em espaços (câmaras) dentro do cefalotórax. A comunicação dessas câmaras com o ambiente é pequena, porém, as expansões da parte mais externa das maxilas (exopoditos) (**Figura 25.6**) vibram, produzindo uma corrente de água para dentro das câmaras branquiais. Esse é um bom exemplo de como a mudança na forma de um par de apêndices está associada a uma função fisiológica importante.

Sistema muscular

A musculatura estriada compõe uma parte considerável do corpo da maioria dos crustáceos. Como você já sabe, os músculos estriados permitem uma contração voluntária e vigorosa.

Os músculos dos crustáceos estão, geralmente, arranjados em grupos antagonísticos, ou seja, um músculo flexor (que executa a flexão do apêndice) age em oposição a um músculo extensor (que promove a extensão do apêndice). Uma forte musculatura ocorre na região das mandíbulas e dos apêndices natatórios.

Sistema nervoso e sensorial

O sistema nervoso central dos crustáceos segue o mesmo arranjo dos animais segmentados, como os anelídeos e outros artrópodes, ou seja, um cordão nervoso ventral com ramificações correspondentes aos segmentos corporais (**Figuras 25.10 e 25.11**). A forma mais primitiva do sistema nervoso dos crustáceos é composta por gânglios distribuídos ao longo do cordão nervoso que se conectam transversalmente e longitudinalmente por projeções nervosas. Esse arranjo é mais fácil de ser entendido se pensarmos em uma escada (considerando os seus degraus como as conexões transversais) (**Figura 25.11**).

A formação do cordão nervoso ventral reflete a segmentação do corpo desses animais.

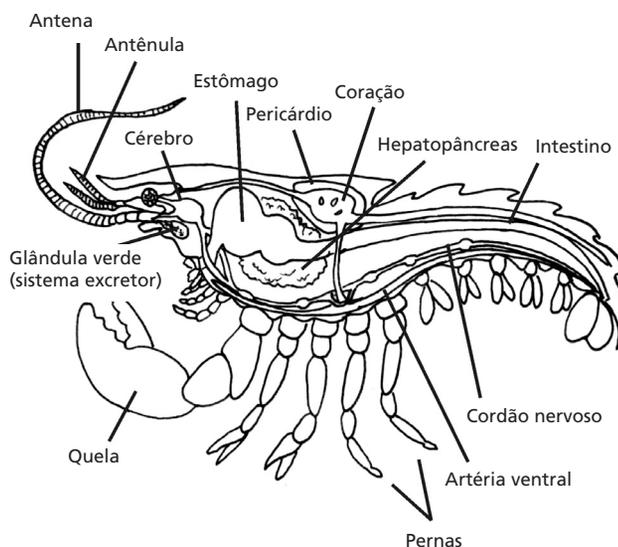


Figura 25.10: Anatomia interna de uma lagosta (classe Malacostraca).

Como já vimos, a fusão de partes corporais (tagmatização) se acentua nos grupos mais derivados de crustáceos. Dessa forma, podemos perceber que aquele arranjo do cordão nervoso em forma de escada ocorre nos grupos mais primitivos (como as espécies das classes Remipedia, Cephalocarida e Branchiopoda). À medida que ocorre a fusão de partes corporais, como na classe Malacostraca, há também a compactação do cordão nervoso. A separação dos glânglios cefálicos é evidente nas classes mais primitivas e também há variações quanto ao grau de fusão dos glânglios torácicos e abdominais entre espécies da classe Malacostraca, como as lagostas (que possuem corpos mais longos) e os caranguejos (que têm corpos mais curtos) (Figura 25.11).

O cérebro dos crustáceos é formado pela fusão de três glânglios, dois mais anteriores e dorsais (o protocérebro e o deutocérebro) e um terceiro mais posterior (o tritocérebro). Os nervos ópticos partem do protocérebro, enquanto as inervações das antênulas e dos músculos dos pedúnculos oculares partem do deutocérebro. O tritocérebro forma um par de inervações que circunda o esôfago e se conecta com os glânglios subesofágicos e subentéricos. Da parte mais anterior do tritocérebro, partem os nervos das antenas e outros nervos sensoriais da região anterior da cabeça (Figura 25.11).

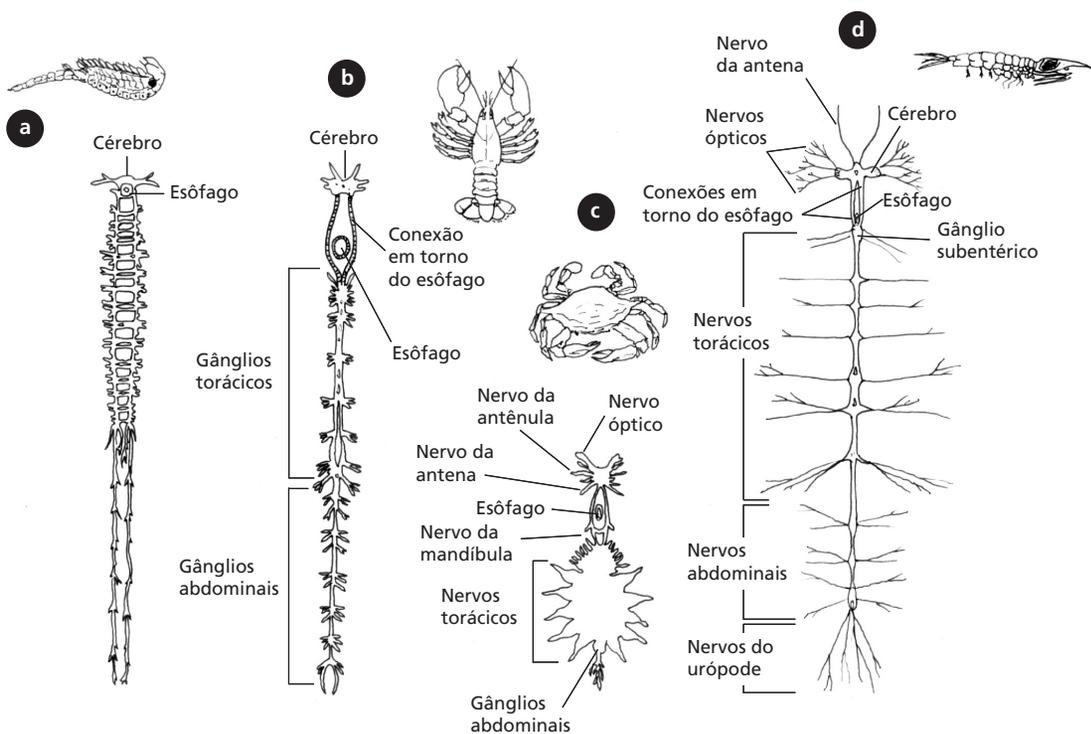


Figura 25.11: Sistema nervoso central de vários crustáceos; (a) em forma de escada de uma artêmia (classe Branchiura); (b) alongado e metamérico de uma lagosta; (c) compactado de um siri; (d) delgado de um anfípoda, sem glânglios na região do urópode.

Apesar da limitação imposta pelo exoesqueleto, a maioria dos crustáceos possui uma variedade de receptores sensoriais que têm conexão com o sistema nervoso central. Muitos são receptores tácteis, que recebem estímulos pelo toque ou por deslocamento da água (correntes). Há também quimiorreceptores, que percebem mudanças químicas no ambiente e as tramitem para o sistema nervoso central. A maioria dos receptores consiste em um simples órgão dos sentidos, composto por uma ou poucas células localizadas na periferia da extremidade de uma fibra nervosa sensorial. Podem também ocorrer como cerdas ligadas às inervações mais superficiais (Figura 25.12). Tais receptores estão espalhados por toda superfície corporal, especialmente nos apêndices.

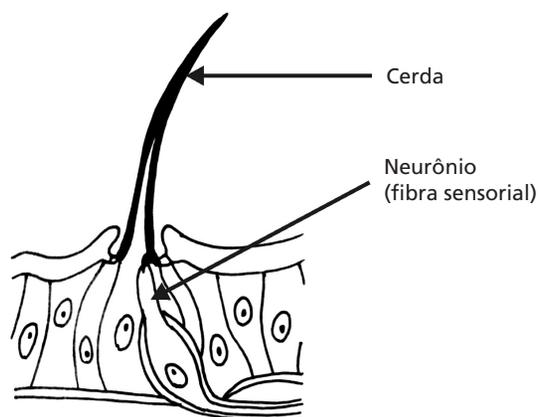


Figura 25.12: Cerda sensorial que se projeta do exoesqueleto e está conectada com um neurônio (fibra sensorial).

Como os outros artrópodes, os crustáceos possuem órgãos de equilíbrio bem desenvolvidos, que fornecem informações ao sistema nervoso central sobre o posicionamento do corpo e dos apêndices durante a locomoção. São poucas as espécies da classe Malacostraca que possuem **ESTATOCISTOS**. Estes podem conter **ESTATÓLITOS** secretados pelo próprio animal e serem fechados (como nos misidáceos e alguns isópodes) ou podem ser abertos (como poros) e conter um grão de areia que funciona como um estatólito.

Nos crustáceos, existem dois tipos básicos de fotorreceptores em forma de bastonetes: os **olhos medianos simples** e os **olhos compostos laterais**. Pode haver fotorreceptores simultaneamente em um animal ou podem surgir em diferentes fases da vida. Os olhos medianos são aqueles que aparecem durante a fase larval (náuplio) e, por isso, são chamados olhos nauplianos (Figura 25.4). Os olhos medianos são compostos por mais de um fotorreceptor (três unidades na larva náuplio e até sete nos olhos de um adulto) e detectam, basicamente, a intensidade e a direção da luz.

Os olhos compostos dos crustáceos não possuem, provavelmente, a mesma acuidade dos olhos dos insetos. Apesar de serem estruturalmente semelhantes, as diferenças entre eles se devem, provavelmente, às adaptações necessárias à visão no ambiente aquático (no caso dos crustáceos) ou aéreo (no caso dos insetos). Os olhos compostos dos crustáceos podem distinguir formas, padrões, movimentos e, para algumas espécies, já foi demonstrada a capacidade de perceber certas cores.

ESTATOCISTO

Vesícula que constitui o órgão de equilíbrio de alguns invertebrados.

ESTATÓLITO

Grão de sílica (ou de carbonato de cálcio) encontrado no interior do estatocisto de invertebrados. Eles estimulam as células sensoriais, permitindo o equilíbrio do animal durante a locomoção.

Sistema digestivo

O sistema digestivo dos crustáceos segue o mesmo padrão dos outros artrópodes, pois pode ser dividido em três partes: a parte anterior (estomodeu), a parte mediana (intestino) e a parte terminal (reto e ânus ou proctodeu).

O estomodeu varia bastante entre os diferentes grupos de crustáceos, mas, geralmente, é formado por uma curta região anterior (faringe e esôfago) que é seguida pelo estômago (Figura 25.10). Um estômago mais complexo é encontrado em espécies da classe Malacostraca, como os caranguejos e lagostas (ordem Decapoda). No estômago desses animais, há regiões especializadas para estocagem, trituração e seleção do alimento (Figura 25.13). Na parte mais anterior do estômago (estômago cardíaco) ocorre a estocagem do alimento, o qual segue para a porção posterior (estômago pilórico), que contém fortes dentes (uma espécie de moela). Nessa parte, ocorre a trituração do alimento. Os músculos associados à parede do estômago pilórico movem os dentes de forma a possibilitar a quebra do alimento em pequenos pedaços. Após ser macerado, o alimento segue para parte posterior do estômago pilórico, onde um conjunto de cerdas filtra as pequenas partículas e não permite que as partículas maiores sigam para o intestino.

O intestino pode ser longo ou curto (dependendo da forma do corpo do animal) e pode possuir uma grande quantidade de cecos.

Em algumas espécies da classe Malacostraca (como os caranguejos), há uma sólida massa glandular (a glândula digestiva), resultante da fusão dos cecos (Figura 25.13). A parte terminal do tubo digestivo (reto e ânus) geralmente é curta, e o ânus se abre no telso (somito anal) ou no último segmento abdominal (naquelas espécies em que o telso é reduzido ou foi secundariamente perdido).

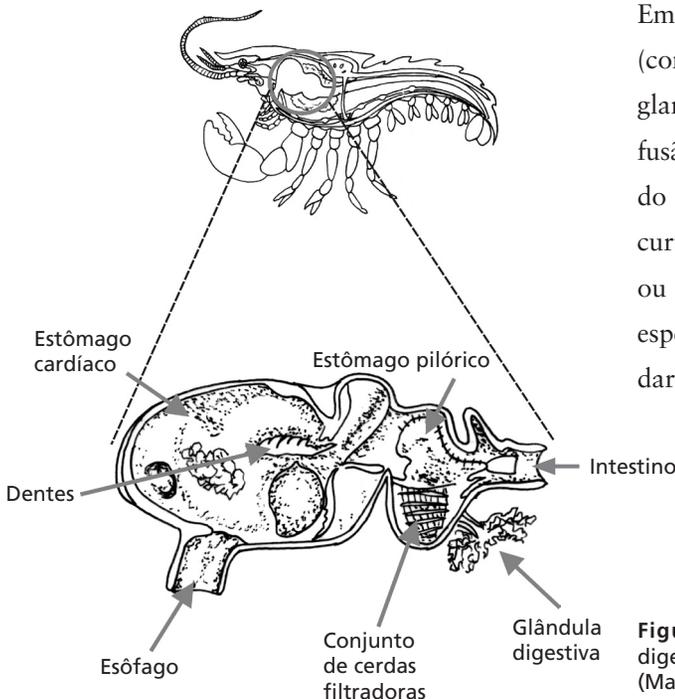


Figura 25.13: Sistema digestivo de uma lagosta (Malacostraca).

Alimentação dos crustáceos

O hábito alimentar dos crustáceos e suas adaptações para capturar o alimento variam bastante entre os diferentes grupos. Muitas espécies apresentam mais de um tipo de mecanismo de alimentação e podem utilizar um ou outro, de acordo com o ambiente e a disponibilidade do alimento. Entretanto, todas as formas de alimentação utilizam o mesmo conjunto de apêndices: os maxilípedes (utilizados para segurar e quebrar o alimento) e as maxilas e mandíbulas (utilizadas para ingerir o alimento) (Figura 25.5).

Os crustáceos ocupam vários níveis tróficos diferentes, podendo ser herbívoros, consumidores primários carnívoros (predadores e parasitas), decompositores ou onívoros (como os filtradores). Os carnívoros predam poliquetas, moluscos, outros crustáceos, larvas de invertebrados e até peixes. Os decompositores se alimentam de plantas e animais mortos. Os filtradores possuem um espesso conjunto de cerdas que varre a água circundante, capturando pequenas algas e animais. Os copépodes (classe Maxillopoda, subclasse Copepoda) utilizam os apêndices bucais para criar correntes em torno do corpo (vórtices) que carregam o alimento para a região oral (Figura 25.14). Outros filtradores, como as artemias, dáfias e cracas, utilizam suas pernas para capturar as partículas orgânicas na coluna d'água.

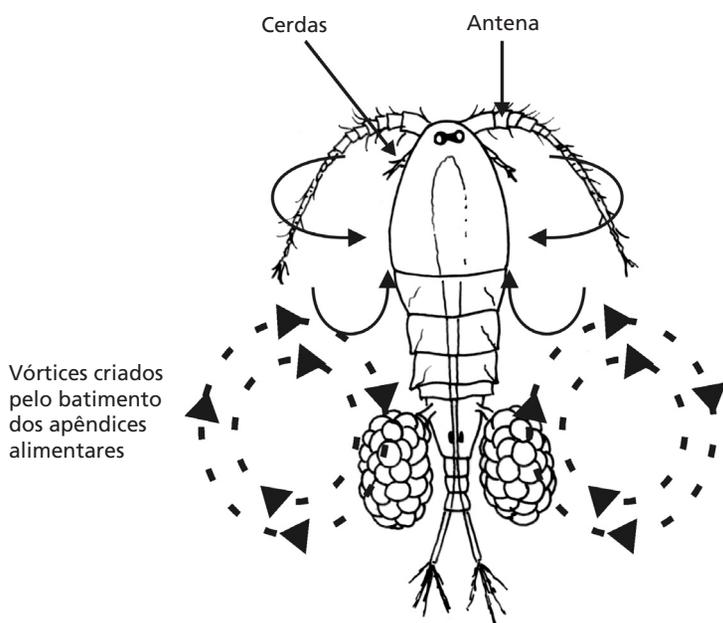


Figura 25.14: Mecanismo alimentar de um copépode, mostrando o fluxo de água (vórtices) criado pelo batimento dos apêndices alimentares.

A cada hábito alimentar está associada uma morfologia diferente dos apêndices dos crustáceos. Por exemplo, o primeiro par de pereópodes (apêndices torácicos ou pernas) das lagostas e caranguejos possui uma forte pinça (quela) na extremidade, que possibilita a quebra de conchas e a predação de moluscos (**Figura 25.10**). Os crustáceos ectoparasitas possuem os apêndices bucais modificados para perfurar, enganchar e sugar o hospedeiro, como muitas espécies da classe Maxillopoda, por exemplo: os copépodes, os branquiúros (subclasse Branchiura), tantulocarídeos (subclasse Tantulocarida) e também várias famílias de isópodes (classe Malacostraca, ordem Isopoda).

Reprodução e função endócrina

Nos crustáceos, como na maioria dos artrópodes, os sexos, geralmente, são separados (espécies dióicas) e a fertilização é interna. As cracas (classe Maxillopoda, infraclasse Cirripedia) formam um grupo interessante, pois, apesar de os adultos serem sésseis (ou seja, permanecem fixos a algum substrato) e monóicos (hermafroditas), a fertilização interna ocorre entre indivíduos diferentes, isto é, não ocorre a autofecundação (**Figura 25.15.a**). Além das cracas, o hermafroditismo ocorre nas classes Remipedia, Cephalocarida e em alguns decápodos (classe Malacostraca, ordem Decapoda). Os ostrácodos ou ostracóideos (classe Maxillopoda, subclasse Ostracoda) também formam um grupo com aspectos reprodutivos interessantes, pois ocorre uma escassez de machos em algumas espécies. A partenogênese é o principal mecanismo de reprodução nessas espécies e também é comum em muitos branquiópodes (**Quadro 25.4**).

Muitos crustáceos protegem seus ovos de várias maneiras, geralmente em algum compartimento corporal. Os branquiópodes (classe Branchiopoda) e as cracas possuem câmaras especiais para guardar os ovos. Os copépodes produzem dois sacos laterais presos ao corpo, onde armazenam os ovos (**Figura 25.15.b**). Muitas espécies da classe Malacostraca carregam seus ovos (e os juvenis, em alguns casos) presos aos apêndices abdominais (pleópodes), como é o caso de camarões, lagostas e caranguejos.

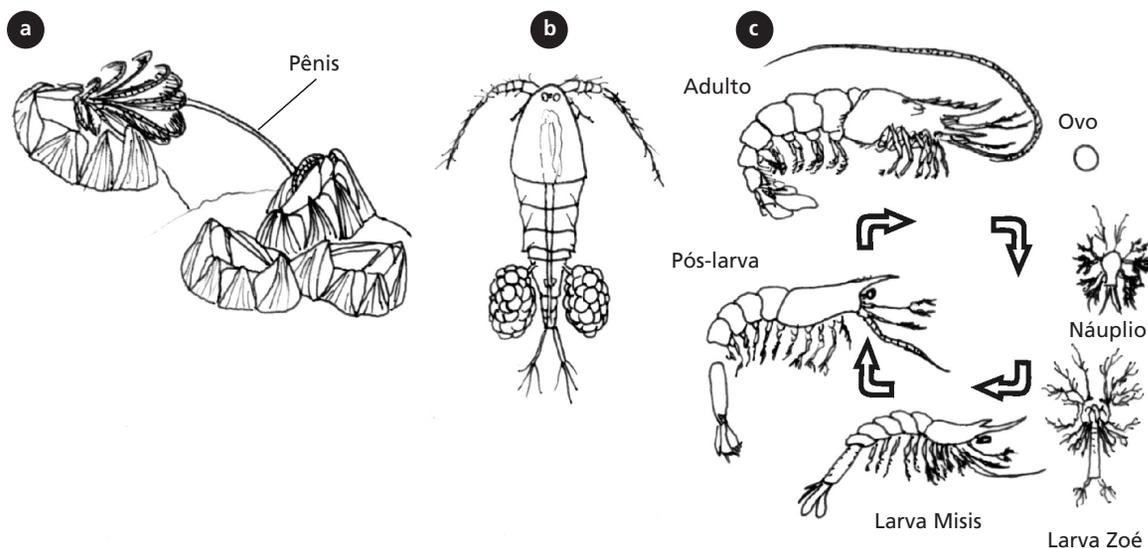


Figura 25.15: Aspectos reprodutivos dos crustáceos: (a) fecundação cruzada em cracas; (b) copépode com dois sacos laterais de ovos; (c) ciclo reprodutivo do camarão *Penaeus* sp.

O desenvolvimento direto ocorre em poucos grupos do subfilio Crustacea. Em geral, os crustáceos possuem um desenvolvimento indireto, isto é, há uma fase larval que antecede a fase de juvenil. A transformação morfológica sofrida pela larva para alcançar o estágio juvenil chama-se metamorfose. Como já estudamos, a forma larval mais primitiva entre os crustáceos é a larva náuplio (Figura 25.4). Os estágios larvais subsequentes à fase de náuplio variam entre os crustáceos. Por exemplo, as cracas desenvolvem uma larva, chamada cipris, que possui uma carapaça constituída por duas valvas. Já os camarões desenvolvem várias fases larvais após a fase de náuplio. Em cada fase, a larva sofre modificações e vai assemelhando-se gradativamente à forma juvenil (Figura 25.15.c). O Quadro 25.4 resume as diferenças e semelhanças de alguns aspectos reprodutivos entre as classes do subfilio Crustacea. Há pouca informação disponível sobre a reprodução na classe Remipedia.

Quadro 25.4: Comparação de alguns aspectos reprodutivos entre as classes de crustáceos.

Classes	Tipos de desenvolvimento e tipos de larvas (entre parênteses)	Monóicos ou hermafroditas (os dois sexos em um único indivíduo)	Dióicos (cada sexo em indivíduos distintos)	Partenogênese (pelo menos, em uma espécie)
Remipedia	?	Sim	Não	?
Cephalocarida	Indireto (metanáuplio)	Sim	Não	Não
Branchiopoda	Indireto (náuplio e metanáuplio); direto – na ordem Diplostraca	Sim – na ordem Notostraca	Sim	Sim
Maxillopoda	Indireto (náuplio e metanáuplio); direto – subclasses Ostracoda e Branchiura	Sim – na subclasse Thecostraca	Sim	Não
Malacostraca	Indireto (náuplio e vários estágios diferentes); direto – subclasse Phyllocarida e superordens Syncarida e Peracarida	Sim – na ordem Decapoda	Sim	Não

Em muitas espécies de crustáceos, os machos e fêmeas se unem para a fecundação, ou seja, realizam a cópula. Muitos crustáceos vivem em pares ou se agrupam na época reprodutiva. A cópula nas espécies que não vivem em pares requer mecanismos que facilitem a localização e o reconhecimento entre os sexos. A migração conjunta para a reprodução está associada a fatores ambientais, como o ciclo lunar e de marés. Muitos decápodes utilizam quimiorreceptores (sensíveis a **FEROMÔNIOS**) para encontrar seus pares. Provavelmente, o mesmo ocorre para muitos outros grupos de crustáceos.

FEROMÔNIOS

Denominação genérica de substâncias produzidas por animais, especialmente artrópodes, que servem de meio de comunicação entre indivíduos da mesma espécie ou são atraentes sexuais.

Outros tipos de hormônios também realizam importantes funções nos crustáceos. Uma delas é o controle na produção de um novo exoesqueleto. Você já estudou nas aulas anteriores que os artrópodes precisam se desfazer do exoesqueleto à medida que crescem. Esse processo é chamado ecdise e ocorre periodicamente nos crustáceos.

Apesar de a ecdise ser controlada por hormônios, o início do processo sempre ocorre a partir de um estímulo ambiental (como mudanças na temperatura, no comprimento do dia ou na salinidade, por exemplo). Tais mudanças são percebidas pelo sistema nervoso central, que diminui a produção do **hormônio inibidor da muda**. Esse hormônio é produzido por um grupo de células neurosecretoras (chamado **órgão X**) que se localiza no cérebro. Em alguns decápodes, como lagostas e caranguejos, o órgão X se localiza no pedúnculo ocular. O hormônio inibidor da muda é lançado na hemolinfa pelas células nervosas (ainda no pedúnculo ocular) e sua diminuição causa a produção e liberação de um outro hormônio (o **hormônio promotor da muda**) pelos **ÓRGÃOS Y**. Esses órgãos se localizam abaixo da epiderme, próximos da musculatura das mandíbulas. A ação do hormônio promotor da muda inicia o processo da ecdise. Quando esse processo é iniciado, ele prossegue automaticamente, não havendo mais qualquer interferência dos órgãos X ou Y.

Há outros hormônios produzidos nos pedúnculos oculares que controlam a capacidade de mudança de cor dos crustáceos. Essa mudança de tonalidade corporal ocorre devido à concentração de pigmentos em células epidérmicas ramificadas, chamadas **cromatóforos**. A concentração de grãos de pigmento no centro dos cromatóforos causa o clareamento corporal dos crustáceos, enquanto a dispersão de pigmentos pelas ramificações das células causa o escurecimento do corpo.

ÓRGÃOS Y

São homólogos às glândulas protorácicas dos insetos, que produzem o hormônio ecdisona.

RESUMO

Nesta aula, você aprendeu algumas importantes características da morfologia e da fisiologia dos representantes do subfilo Crustacea.

Como os outros artrópodes, os crustáceos possuem um exoesqueleto (formado por uma cutícula), apêndices articulados e o corpo dividido em tagmas. A melhor característica morfológica para distinguir os crustáceos dos outros artrópodes é a presença de dois pares de antenas (um par de antênulas e outro de antenas) em todos os membros do grupo. A larva náuplio também é exclusiva dos crustáceos, mas está ausente nas espécies que têm o desenvolvimento direto.

Os crustáceos são os animais mais diversos e abundantes dos ambientes marinhos. Também estão presentes em lagos e rios e algumas espécies conquistaram o ambiente terrestre. O subfilo está dividido em cinco classes (Remipedia, Cephalocarida, Branchiopoda, Maxillopoda e Malacostraca). A classe Malacostraca representa mais de 50% das espécies atuais. A fusão de segmentos corporais (como os segmentos da cabeça e alguns torácicos, formando o cefalotórax) é freqüente nas classes mais derivadas, como Malacostraca e Maxillopoda.

Os crustáceos possuem, como os outros artrópodes, uma simetria bilateral, um celoma reduzido, um exoesqueleto formado por cutícula, músculos lisos e estriados, um sistema circulatório aberto (com um coração dorsal, hemocele e artérias), um sistema digestivo completo e um sistema nervoso central (formado por um cordão ventral, um cérebro anterior e gânglios nervosos correspondentes aos segmentos corporais).

A respiração dos crustáceos ocorre por meio de brânquias ou pela superfície corporal. A excreção e o controle osmótico os diferem dos outros membros do filo Arthropoda, pois são realizados pelas glândulas antenais e/ou maxilares e pela superfície corporal.

Os crustáceos ocupam vários níveis tróficos diferentes, podendo ser herbívoros, carnívoros (predadores e parasitas), decompositores ou onívoros. A variação na morfologia dos apêndices corporais (especialmente os bucais) está associada a cada tipo de hábito alimentar.

O desenvolvimento direto ocorre em poucos grupos do subfilo Crustacea. Geralmente, os crustáceos possuem um desenvolvimento indireto com uma (náuplio) ou várias fases larvais. Podem ser monóicos ou dióicos e a partenogênese ocorre em alguns grupos.

O sistema endócrino (sistema hormonal) é responsável pelo controle da ecdise e pela mudança da tonalidade corporal dos crustáceos. Nesse sistema, destacam-se os hormônios produzidos nos pedúnculos oculares (órgão X) e nas regiões próximas às mandíbulas (órgãos Y).

EXERCÍCIOS

1. Você está no laboratório de Zoologia e recebe três animais para identificar. Você sabe que os três são artrópodes, mas as únicas informações confiáveis que possui estão relacionadas aos apêndices desses animais. No quadro a seguir, estão listados os tipos de apêndices de cada animal. Diga a qual subfilo cada um deles pertence e justifique a sua resposta.

	Animal A	Animal B	Animal C
Apêndices	1 par de mandíbulas, 2 pares de maxilas, 1 par de antenas	1 par de mandíbulas, 2 pares de maxilas e 2 pares de antenas	1 par de quelíceras, 1 par de pedipalpos; sem mandíbulas, maxilas e antenas

- Por que os crustáceos são considerados “os insetos do mar”?
- Qual característica relacionada à cavidade corporal é compartilhada pelos subfilos Chelicerata, Uniramia e Crustacea?
- Descreva, resumidamente, o funcionamento das glândulas antenais e maxilares dos crustáceos.
- Descreva, resumidamente, o processo de controle hormonal da ecdise dos crustáceos, citando os órgãos envolvidos.

AUTO-AVALIAÇÃO

É importante que você tenha compreendido as principais características morfológicas e fisiológicas dos membros do subfilo Crustacea. Você está preparado para avançar para a Aula 26 se compreendeu bem essas características e respondeu corretamente às questões propostas nos exercícios.

INFORMAÇÕES SOBRE A PRÓXIMA AULA

Na próxima aula, nós continuaremos o estudo do subfilo Crustacea. Você será apresentado às principais características morfológicas e biológicas dos membros de cada classe. Você verá que a grande diversidade dos crustáceos está associada às diferenças morfológicas ocorridas nos apêndices corporais e na forma geral do corpo.

Ao final desta aula, você deverá ser capaz de:

- Conhecer as principais características morfológicas e fisiológicas dos mais notáveis representantes das classes Remipedia, Cephalocarida e Branchiopoda do subfilo Crustacea.

Pré-requisitos

Aulas 1 a 25, especialmente a última.

Disciplina Introdução à Zoologia.

Noções básicas sobre Citologia e Histologia.

Noções básicas sobre diversidade e filogenia dos animais.

INTRODUÇÃO

Na aula anterior, você estudou as principais características morfológicas e fisiológicas dos membros do subfilo Crustacea. Nesta aula, continuaremos a estudar os crustáceos, enfatizando as características morfológicas e biológicas dos principais membros das classes Remipedia, Cephalocarida e Branchiopoda.

Você deve estar lembrado que os crustáceos estão divididos em cinco classes: Remipedia, Cephalocarida, Branchiopoda, Malacostraca e Maxillopoda. Destas, a classe Malacostraca é a que possui o maior número de espécies (cerca de 59% de todos os crustáceos). A classe Maxillopoda é a segunda mais numerosa (38,5%), enquanto as outras três classes contribuem com menos de 3% do total dos crustáceos (Branchiopoda com 2%, Remipedia com 0,026% e Cephalocarida com 0,023%) (**Gráfico 26.1**).

Nesta e na próxima aula, você estudará os principais aspectos morfológicos e biológicos de alguns dos representantes de cada classe. Este é um bom momento para recordar o que foi estudado na Aula 25, sobre o sucesso adaptativo dos crustáceos. Lembre-se de que a extraordinária diversidade dos crustáceos está muito associada às modificações bem-sucedidas ocorridas no seu esqueleto e apêndices corporais. Essas modificações permitiram a adaptação a diversos ambientes e modos de vida. Mais uma vez, é bom lembrar que essas mudanças na forma do corpo e nos apêndices corporais estão sempre associadas a importantes funções vitais (como a troca gasosa, a reprodução, a alimentação ou a locomoção, por exemplo) e por isso os grupos obtiveram êxito, permanecendo ao longo da evolução dos crustáceos.

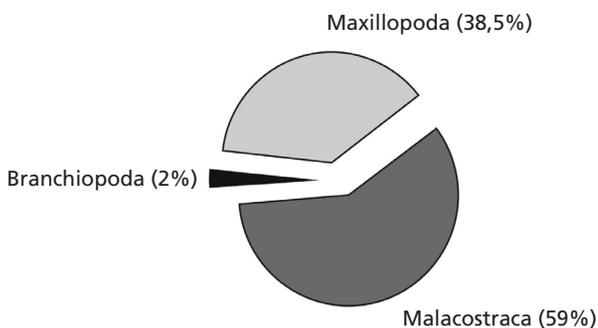


Gráfico 26.1: Porcentagens de espécies nas três principais classes do subfilo Crustacea. As classes Remipedia e Cephalocarida possuem, respectivamente, 0,026% e 0,023% das espécies de crustáceos atuais.

ORIGEM DOS CRUSTÁCEOS

Os crustáceos se originaram há muito tempo, provavelmente, durante o Período Cambriano Inferior (há cerca de 540 a 520 milhões de anos). Os primeiros crustáceos eram criaturas minúsculas, com 2 a 3mm de comprimento. Entretanto, restam muitas dúvidas quanto à história inicial do grupo, pois os crustáceos deixaram poucos registros fósseis, se comparados com outros grupos de invertebrados, como os moluscos, por exemplo.

Não é difícil perceber a razão para tal escassez de fósseis. Apesar de possuírem exoesqueleto, os pequenos crustáceos se desarticulavam com facilidade (ou seja, perdiam seus apêndices facilmente) durante o processo de fossilização, pois o exoesqueleto era fino. Entretanto, há três locais (também chamados sítios ou depósitos) principais onde os paleontólogos já encontraram importantes fósseis de crustáceos bem preservados: no Canadá (chamado “Burgess Shale”, com depósitos do Cambriano Médio); na Suécia (chamado “Orsten”, que data do Cambriano Superior) e no sul da China (chamado “Formação Chengjiang”, do Cambriano Inferior).

A Figura 26.1 ilustra vários crustáceos primitivos da Era Paleozóica, incluindo alguns do Período Cambriano encontrados nos sítios mencionados, como *Canadaspis perfecta* (classe Malacostraca) e *Skara minuta* (classe Maxillopoda). A descoberta e descrição desses crustáceos primitivos permitiram reconstituir um pouco da história inicial do grupo. Conforme você pode notar, na Figura 26.1 estão representados os números estimados de gêneros fósseis em cada Período da Era Paleozóica.

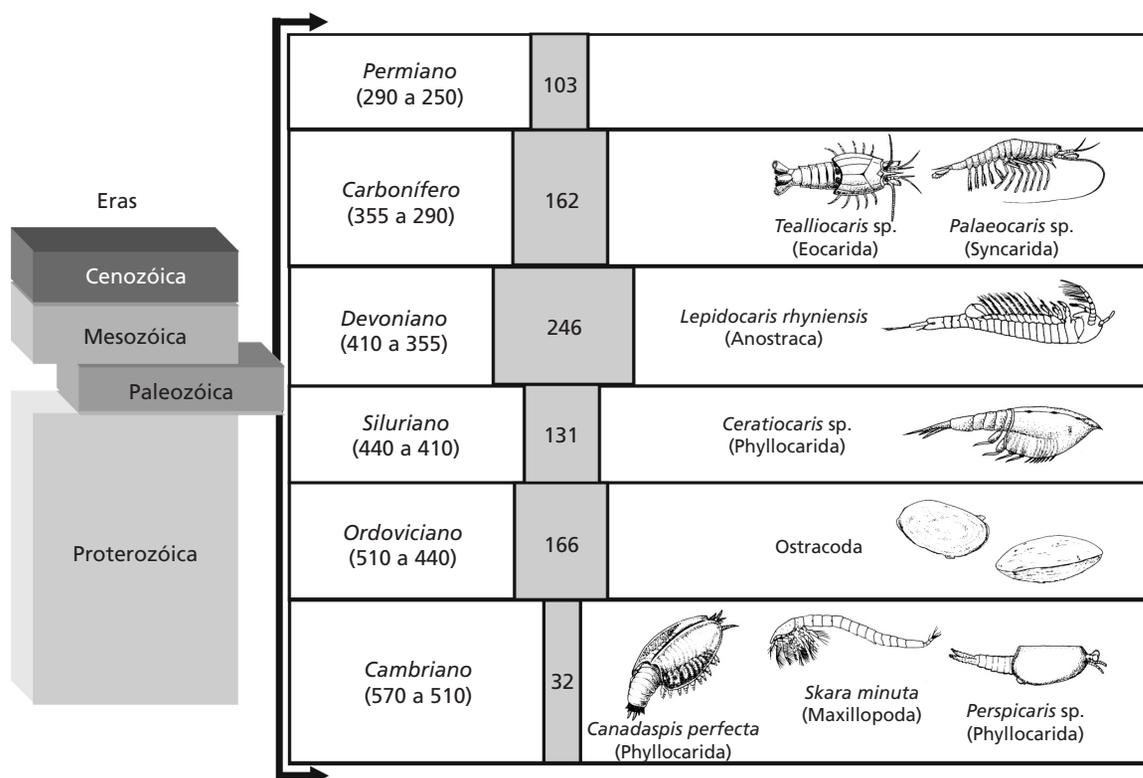


Figura 26.1: Alguns crustáceos da Era Paleozóica. Os números nas barras cinza representam as estimativas de gêneros fósseis em cada período. A largura de cada barra é proporcional ao número estimado de gêneros fósseis.

Os grupos que possuem mais registros fósseis são Malacostraca (do Cambriano até o Recente), Ostracoda (Cambriano até o Recente) e Cirripedia (Siluriano até o Recente) (veja o **Quadro 26.1** para localizar esses grupos). É interessante notar que a diversidade de crustáceos não foi sempre a mesma ao longo do tempo. A **Figura 26.2** ilustra a distribuição do número estimado de gêneros conhecidos de crustáceos desde da Era Paleozóica até hoje. Apesar da limitação, já comentada, sobre a dificuldade no processo de fossilização dos crustáceos, podemos ter uma idéia da diversificação do grupo ao longo do tempo geológico. Note que houve uma grande diminuição do número de gêneros entre o fim da Era Paleozóica (Período Permiano) e início da Mesozóica (ou seja, após o Período Triássico). Este fenômeno não ocorreu unicamente para os crustáceos, mas para todos os invertebrados marinhos que viveram nessa ocasião. Essa diminuição na diversidade é interpretada como uma **extinção em massa**, causada por grandes variações nas condições ambientais do planeta.

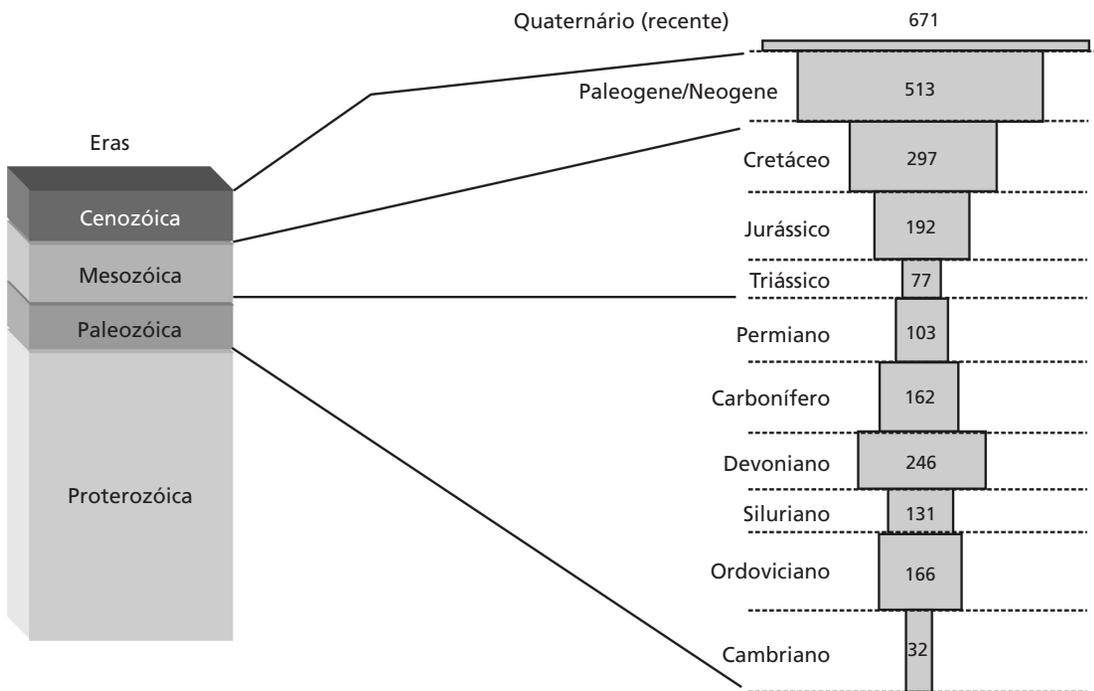


Figura 26.2: Número estimado de gêneros fósseis de crustáceos em cada período, desde a Era Paleozóica até os dias atuais.

Quadro 26.1: Classificação resumida do subfilo Crustacea. Os nomes em negrito representam os principais grupos dentro de cada classe.

Classes	Subclasses	Infraclasses	Superordens	Ordens
Remipedia				Nectiopoda
				Brachypoda
	Sarsostraca			Anostraca
	Phyllopoda			Notostraca Diplostraca
	Phyllocarida			Leptostraca
	Eumalacostraca		Hoplocarida	Stomatopoda
			Syncarida	Bathynellacea Anaspidacea
			Eucarida	Euphasiacea Amphinioidacea Decapoda
			Peracarida	Mysida Lophogastrida Cumacea Tanaidacea Mictacea Spelaeogriphacea Thermosbaenacea Isopoda Amphipoda
	Thecostraca	Facetotecta		
		Ascothoracida		
		Cirripedia	Acrothoracica Rizocephala Thoracica	
	Tantulocarida			
	Branchiura			
	Pentastomida			
	Mystacocarida			
	Copepoda		Progymnoplea	Platycopioida
			Necopepoda	Calanoida; Cyclopoida; Gelyelloida; Harpactioida; Misophrioida; Monstrilloida; Mormonilloida; Pecilostomatoida; Siphonofomatoida
	Ostracoda		Myodocopa	Myodocopida; Halocyprida
			Podocopa	Podocopida; Platycopida; Palaeocopida

CLASSIFICAÇÃO E DIVERSIDADE DOS CRUSTÁCEOS

Como já foi estudado na Aula 25, o subfilo Crustacea constitui um dos mais diversos grupos da atualidade. Certamente, você já pode imaginar que a classificação dos crustáceos exigiu (e ainda exige) grande trabalho e muita dedicação dos cientistas. O **Quadro 26.1** ilustra, de forma resumida, a classificação mais atual do subfilo Crustacea. Você deverá retornar a esse quadro sempre que tiver dúvidas sobre os grupos que já foram ou serão mencionados a seguir.

Classe Remipedia (do latim, *remipedes* = pés como remos)

Os primeiros remipédios foram descritos em 1981 por um pesquisador chamado Yager. Os exemplares foram coletados nas Bahamas, em cavernas profundas com conexão com o mar. Atualmente, já foram descritas doze espécies, encontradas no Mar do Caribe, no Oceano Índico, nas Ilhas Canárias e na Austrália. Todas as espécies atuais pertencem à ordem Nectiopoda (veja o **Quadro 26.1**) e têm até 30mm de comprimento. O registro fóssil dessa classe é muito limitado, pois se conhece apenas um exemplar mal preservado (*Tesnusocaris goldichi*, da ordem Enantiopoda) encontrado em formações do Carbonífero (cerca de 300 milhões de anos atrás, na Era Paleozóica) no estado norte-americano do Texas.

Os membros dessa classe possuem o corpo dividido em duas partes: cabeça (também chamada escudo cefálico ou céfalon) e o tronco, como já foi estudado na Aula 25. O tronco possui cerca de 32 segmentos muito parecidos (quase homogêneos). De cada segmento, partem dois apêndices birremes (um de cada lado) em forma de remos e orientados lateralmente (**Figura 26.3**). Esse arranjo lateral dos apêndices e o corpo segmentado e vermiforme não são comuns entre os crustáceos. Com essa aparência, um observador mais distraído poderia achar que os remipédios se assemelham aos anelídeos poliquetas (**Figura 26.3**).

A descoberta desses animais, no início da década de 1980, causou uma reviravolta no mundo dos carcinólogos (como são chamados os estudiosos do subfilo Crustacea). Isso ocorreu porque os remipédios possuem tanto características consideradas muito primitivas quanto outras reconhecidas como derivadas (ou seja, que surgiram mais recentemente na evolução do grupo). O **Quadro 26.2** resume algumas dessas características primitivas e derivadas, além daquelas exclusivas da classe.

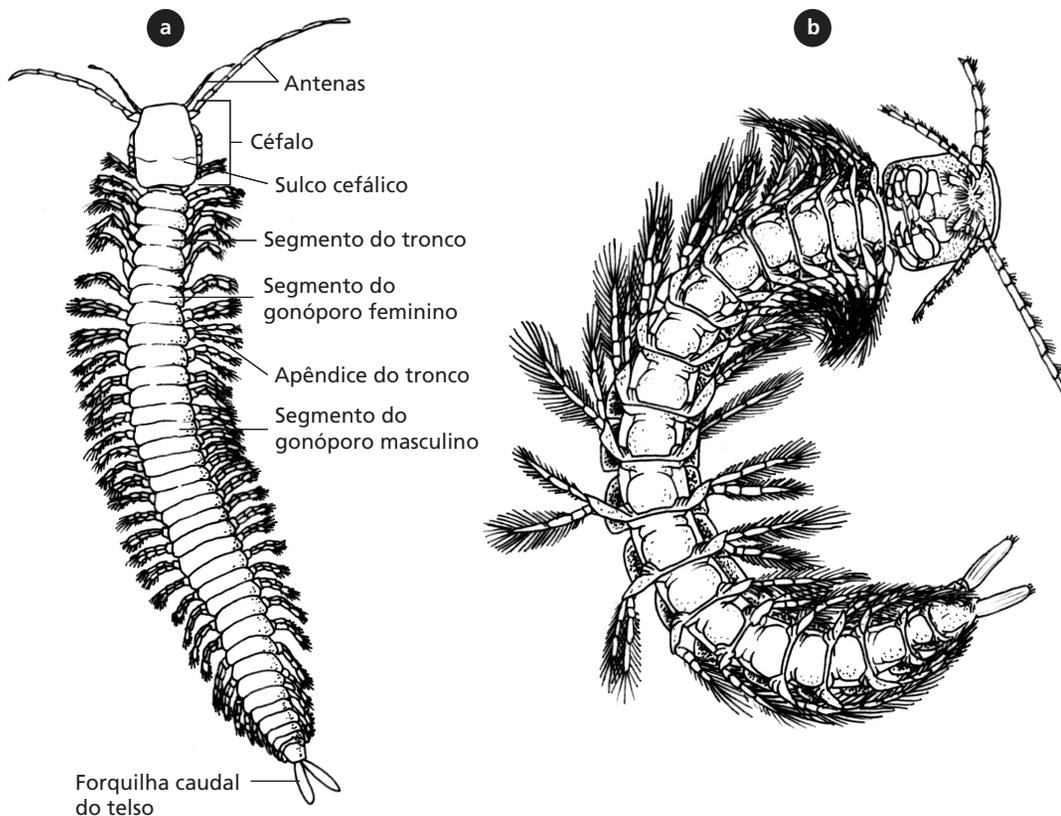


Figura 26.3: Representante da classe Remipedia (*Speleonectes* sp.): (a) em vista dorsal; (b) em vista ventral.

Quadro 26.2: Características primitivas, derivadas e exclusivas da classe Remipedia.

Características primitivas	Características derivadas	Características exclusivas
<ul style="list-style-type: none"> - Tronco longo, com segmentos uniformes - Cordão nervoso ventral duplo - Cecos digestivos nos segmentos - Escudo cefálico 	<ul style="list-style-type: none"> - Maxilípedes achatados, mas diferentes dos filópodes - Apêndices birremes 	<ul style="list-style-type: none"> - Apêndices lateralmente dispostos - Mandíbulas internas - Maxílulas com veneno (como agulhas de injeção, também chamadas hipodérmicas)

A natação dos remipédios ocorre a partir do batimento sincronizado dos apêndices laterais do tronco, que promove uma locomoção na qual a face ventral do corpo fica voltada para cima. Dessa forma, podemos dizer que os remipédios nadam de costas. Esse é o mesmo estilo de natação dos Anostraca (Branchiopoda) (veja o Quadro 26.1). É provável que a classe Remipedia seja próxima de duas outras classes primitivas, Cephalocarida e Branchiopoda. Entretanto, os estudos ainda são pouco conclusivos. As análises filogenéticas, com base apenas na morfologia, sugerem que a classe Remipedia é a mais primitiva entre os crustáceos, enquanto as análises com base em dados moleculares ainda são controversas.

A biologia dos remipédios ainda é desconhecida. Sabe-se que preferem a água salgada, pois, nas cavernas onde as espécies são encontradas, a água é evidentemente estratificada, com uma camada superficial de água doce sobre outra de água salgada (mais densa), onde os remipédios nadam.

Pouco se conhece sobre a reprodução desses animais. Nas espécies descritas até agora, os poros genitais (gonóporos) estão localizados no sétimo segmento torácico (gonóporo feminino) e no décimo quarto segmento torácico (gonóporo masculino). Não foi encontrada nenhuma forma larval desses animais, e, provavelmente, eles apresentam um desenvolvimento direto (como a maioria das espécies de cavernas, que não possuem larvas no seu ciclo de vida). As espécies atuais de remipédios não possuem olhos (ao contrário do único exemplar fóssil conhecido) e seu crescimento, provavelmente, se dá a partir do acréscimo de segmentos no tronco (pois os juvenis, aparentemente, possuem menos segmentos do que os adultos).

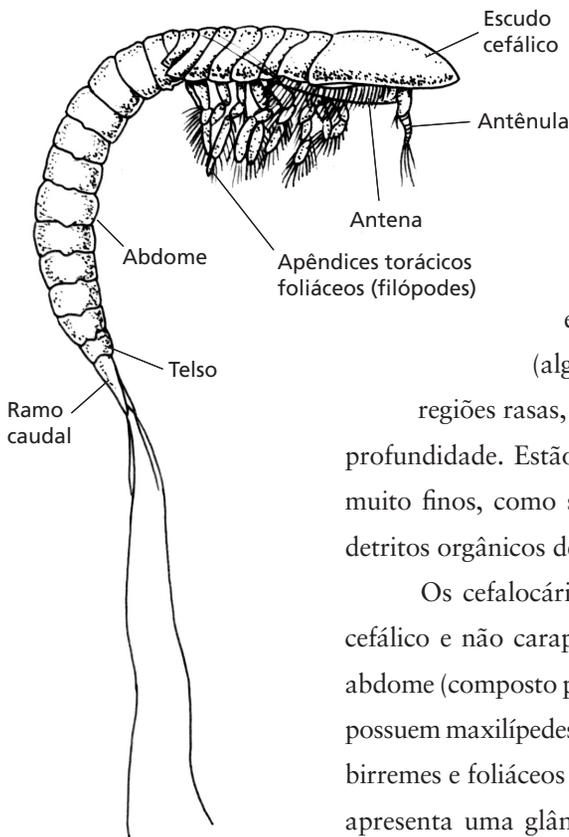


Figura 26.4: Um representante da classe Cephalocarida, *Hutchinsoniella* sp.

Classe Cephalocarida

As espécies da classe Cephalocarida (do grego, *kephalē* = cabeça + *karis* = camarão + *ida* sufixo plural) são crustáceos tão pequenos como uma semente de gergelim (medem de 2 a 4mm de comprimento). A classe possui apenas nove espécies descritas, compreendidas em cinco gêneros (alguns autores listam dez espécies). Elas ocorrem desde

regiões rasas, como a zona de entremarés, até cerca de 1.500m de profundidade. Estão sempre associadas a fundos de sedimentos (desde muito finos, como silte e argila, até areias grossas) e alimentam-se de detritos orgânicos depositados nesses fundos marinhos.

Os cefalocáridos possuem uma cabeça (coberta por um escudo cefálico e não carapaça), um tórax (formado por oito segmentos), um abdome (composto por onze segmentos) e um telso (Figura 26.4). Eles não possuem maxilípedes nem olhos. Todas as espécies têm apêndices torácicos birremes e foliáceos (chamados filópodes) e uma fase larval náuplio, que apresenta uma glândula antenal. Essa glândula se torna vestigial nos adultos, que desenvolvem uma outra (a glândula maxilar).

A classe Cephalocarida é reconhecida como primitiva entre os crustáceos, especialmente devido à presença de maxilas indiferenciadas, um corpo alongado e segmentado quase homogêneo, e um conjunto de apêndices semelhantes (não especializados).

Classe Branchiopoda

A classe Branchiopoda (do grego, *branchia* = brânquia + *pous, podos* = pé) é composta por cerca de 900 espécies. É difícil descrever as características gerais da classe devido à extraordinária diversidade de formas corporais e estilos de vida. O número de apêndices e segmentos torácicos é variado, a carapaça está ausente em algumas espécies e presente em outras, assim como as maxilas e maxílulas, que são reduzidas ou estão ausentes. Há, entretanto, algumas características mais comuns, como os apêndices corporais foliáceos (filópodes), o telso com ramos caudais e a ausência de maxilípedes. Apesar da grande diversidade, as análises filogenéticas, com base tanto em dados morfológicos quanto moleculares, indicam que a classe forma um grupo monofilético.

Há várias espécies de branquiópodes que possuem ciclos de vida muito curtos, de poucas semanas apenas. Esses animais, geralmente, habitam ambientes aquáticos efêmeros, como poças d'água ou pequenos lagos que se formam com as chuvas. A maioria das espécies vive em água doce ou salobra, e há poucas marinhas. O êxito em viver em tais ambientes está no curto ciclo de vida (rápido crescimento até atingir a fase adulta) e na capacidade de produzir muitos zigotos resistentes (chamados cistos), que podem sobreviver durante anos ou décadas, até que uma próxima estação chuvosa os umedeça adequadamente.

A classe está dividida em duas subclasses (Sarsostraca e Phyllopoda) e três ordens (Anostraca, Notostraca e Diplopoda) (retorne ao **Quadro 26.1** para localizar os grupos).

Ordem Anostraca (subclasse Sarsostraca)

Os representantes mais populares da ordem Anostraca (do grego, *an-* = prefixo de ausência + *ostrakon* = concha) são as espécies do gênero *Artemia*, pois são muito utilizadas comercialmente como alimento para peixes ornamentais. Os ovos (ou cistos) dessas espécies são vendidos em lojas de aquários, juntamente com as instruções para fazê-los eclodir.

Há cerca de 270 espécies descritas nessa ordem. A maioria mede menos de 1cm, embora existam poucas espécies que alcançam até 10cm de comprimento. Os anostráceos são cosmopolitas (ou seja, que se distribuem pela maior parte do planeta) e vivem em lagos temporários, lagoas hipersalinas (como a Lagoa de Araruama, no litoral do Estado do Rio de Janeiro) e lagoas marinhas. Eles se diferenciam dos outros branquiópodes por não possuírem carapaça, apenas um escudo cefálico. Após essa região cefálica, está o tronco, composto por vários segmentos. Os primeiros 11 segmentos, geralmente, contêm apêndices e correspondem ao tórax. Os 8 segmentos seguintes correspondem ao abdome, e na porção terminal está o telso com ramos caudais (Figura 26.5).

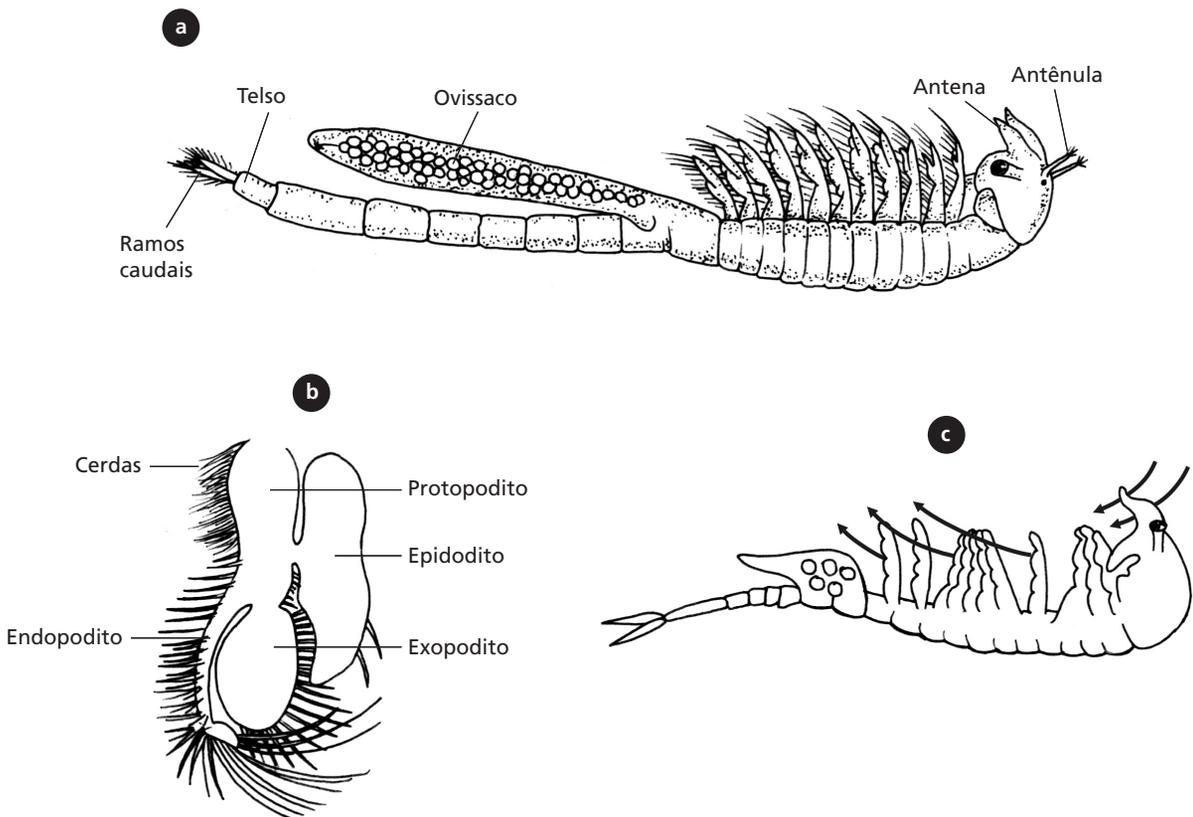


Figura 26.5: Ordem Anostraca (classe Branchiopoda): (a) *Branchinecta gigas*; (b) filópode em detalhe; (c) fluxo de água (setas) promovido pelo batimento dos filópodes.

A ordem Lipostraca, já extinta, é considerada evolutivamente próxima (ou seja, grupo-irmão) de Anostraca. Retornando à **Figura 26.1**, você irá encontrar um representante fóssil dessa ordem, *Lepidocaris rhyniensis*, abundante nos depósitos do Devoniano Médio da Escócia. O mais interessante é que nesses depósitos os fósseis são encontrados em nódulos de **SÍLICA**, o que indica que o ambiente deveria ser um conjunto de **GÊISERES**. Não é surpreendente, portanto, que *Lepidocaris rhyniensis* seja a espécie mais abundante encontrada entre os fósseis desse local, pois, como os anostráceos atuais, viviam em ambientes temporários e estressantes.

Os anostráceos nadam com a face ventral voltada para cima, como se fosse um nado de costas. A natação é resultante do batimento sincronizado dos filópodes torácicos (apêndices foliáceos birremes). Muitas espécies utilizam o batimento dos filópodes para conduzir partículas orgânicas suspensas na coluna d'água até a boca (**Figura 26.5**). Outras espécies coletam partículas orgânicas que estão próximas à superfície, e há pelo menos uma espécie (*Branchinecta gigas*) (**Figura 26.5**) que preda ativamente outros anostráceos.

Ordem Notostraca (subclasse Phyllopoda)

As espécies da ordem Notostraca (do grego, *nōtos* = costas + *ostrakon* = concha), notostráceos, formam um pequeno grupo de Branchiopoda, com apenas 12 espécies descritas, todas pertencentes à família Triopsidae. São pequenos em comprimento, medindo entre 2 e 10cm. Possuem uma carapaça baixa e ovóide, que está fusionada apenas na região da cabeça, mas se estende até o tórax. O tórax é composto por 11 segmentos (cada um com um par de filópodes birremes). O abdome é formado por anéis compostos por mais de um segmento, sendo que os mais anteriores possuem apêndices, ao contrário daqueles anéis mais posteriores. Após o abdome, está o telso, com ramos caudais. Os olhos são sésseis e podem ser compostos ou simples (**Figura 26.6**).

Todas as espécies atuais são muito semelhantes às aquelas extintas. As espécies conhecidas vivem em águas continentais estagnadas, doces ou salobras e possuem um ciclo de vida curto. A grande maioria vive em lagos temporários (efêmeros) e muitos completam os seus ciclos de vida em apenas 30 a 40 dias. O gonópore se encontra, geralmente, no último segmento torácico. Algumas espécies são exclusivamente dióicas, outras hermafroditas e há ainda aquelas que se reproduzem apenas por partenogênese.

SÍLICA

Dióxido de silício (SiO_2), cristalino, muito abundante na crosta terrestre.

GÊISER

Fonte quente (acima de 37°C) com erupções periódicas, e que, geralmente, traz muitos sais dissolvidos para a superfície do solo.

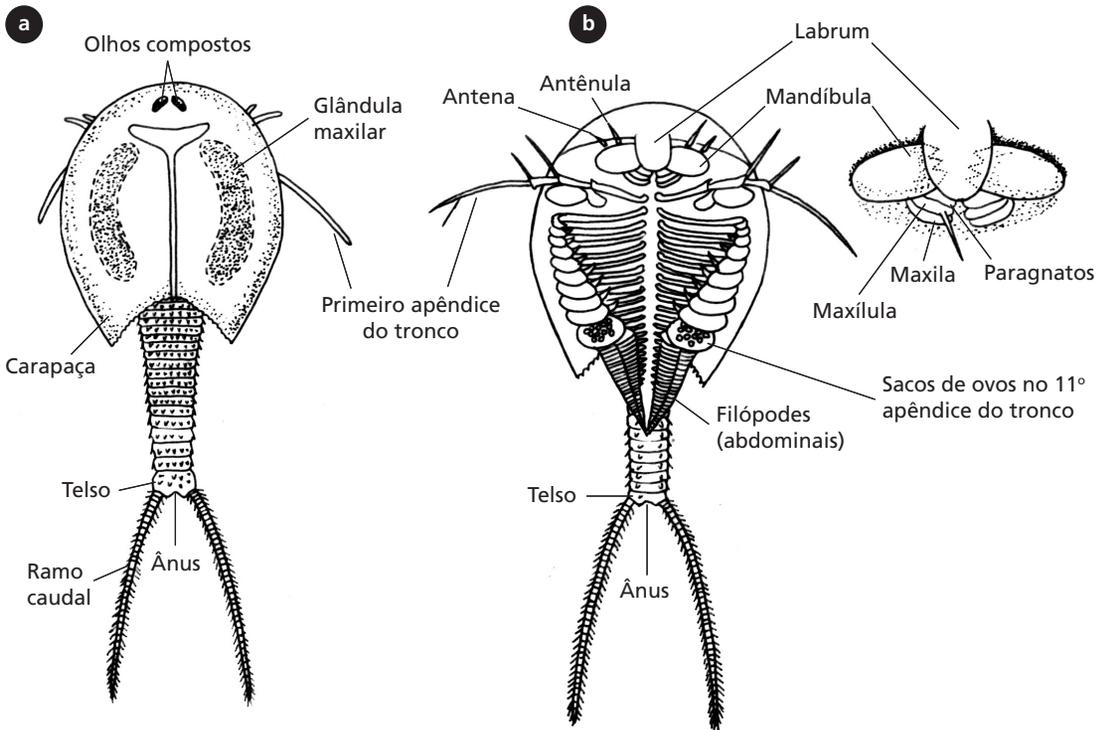


Figura 26.6: Exemplo de um notostraca (*Triops* sp.): (a) vista dorsal; (b) vista ventral.

Os notostráceos, geralmente, rastejam pelo sedimento, mas também são capazes de nadar por um curto percurso, através do batimento dos filópodes torácicos. Em populações muito densas, os notostráceos podem causar prejuízos nas plantações de arroz, pois deslocam os rizomas jovens para fora do sedimento quando se enterram, provocando a morte das plantas. Eles se alimentam, geralmente, de partículas orgânicas que obtêm revolvendo o sedimento, mas há algumas espécies que se alimentam de animais mortos ou predam outros crustáceos, moluscos pequenos e até mesmo girinos.

Ordem Diplostraca (subclasse Phyllopoda)

A ordem Diplostraca (do grego, *diplóos* = duplo + *ostrakon* = concha) é formada por quatro subordens que agrupam pequenos crustáceos, em sua maioria, de água doce e algumas espécies marinhas. Esses animais possuem uma carapaça diferente, em forma de duas valvas ou uma peça única, que envolve totalmente ou parcialmente o corpo. Essa característica não ocorre em nenhum outro crustáceo, ou seja, é exclusiva dessa ordem (Figura 26.7).



As valvas dos Diplostraca diferem das conchas dos moluscos bivalves pela sua composição.

Nos crustáceos, as valvas são compostas por proteínas, lipídios, quitina (um polissacarídeo nitrogenado) e carbonato de cálcio, conforme estudamos na Aula 17.

As conchas dos moluscos são formadas por camadas de carbonato de cálcio e uma fina cutícula composta pela proteína conchina, como veremos na Aula 28.

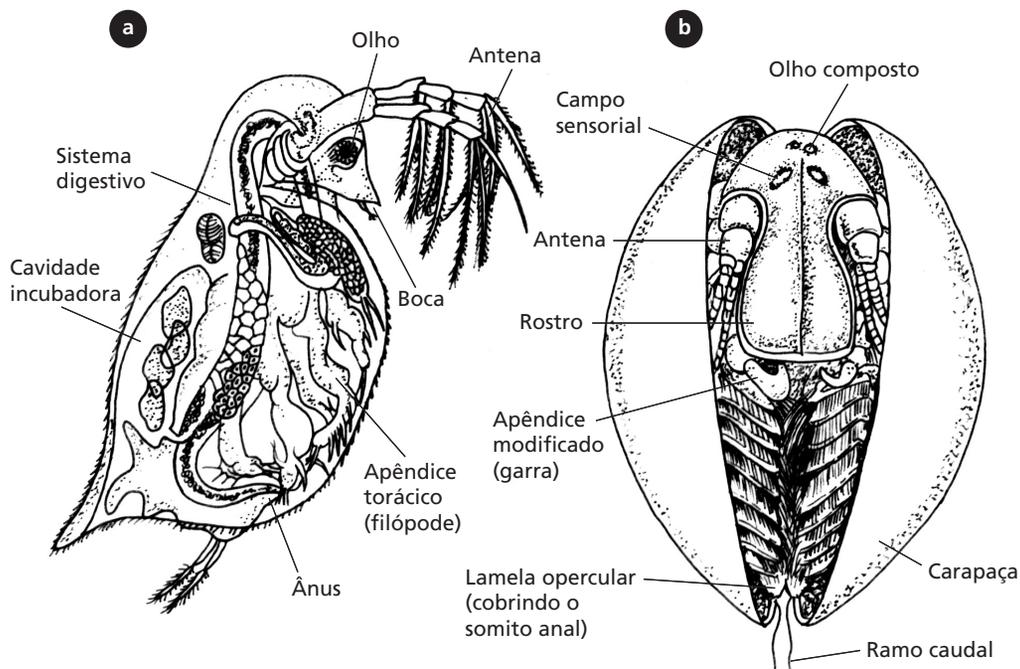


Figura 26.7: Dois exemplos de Diplostraca: (a) um cladóceros típico (*Daphnia* sp.); (b) um crustáceo bivalve típico (*Lynceus* sp.).

Podemos separar os diplostracos em dois grupos diferentes, de acordo com algumas características morfológicas. O primeiro grupo possui uma carapaça dobrada dorsalmente, que não envolve totalmente o corpo do animal, apenas o tronco, deixando exposta a cabeça. Essa carapaça é formada por uma peça única. Esse grupo é formado pelos cladóceros (subordem Cladocera, do grego, *klados* = ramo + *kera* = espinho), também conhecidos como pulgas d'água. O segundo grupo possui uma carapaça com uma articulação entre as duas valvas (duas partes). Essa carapaça envolve todo o corpo do animal. Não há uma denominação popular para esses animais, mas podemos chamá-los crustáceos bivalves (também conhecidos como Conchostraca, do grego, *konché* = concha + *ostrakon* = concha). Eles estão classificados em três subordens (Laevicaudata, Spinicaudata e Cycletherida).

Há cerca de 400 espécies descritas de cladóceros, muitas de água doce e algumas marinhas. A maioria mede entre 0,5 e 3mm de comprimento, mas há, pelo menos, uma espécie que atinge 18mm (*Leptodora kindtii*). A segmentação do corpo dos cladóceros é reduzida e o tronco é formado pela fusão do tórax e do abdome. Os apêndices (4 a 6 pares) não ocorrem em todos os segmentos do corpo e são filópodes. Além disso, a carapaça dos cladóceros está fusionada com parte do tronco e não há uma articulação entre as valvas, apenas uma dobra dorsal. Em todas as espécies há sempre um olho simples mediano. A **Figura 26.7.a** ilustra o aspecto geral de um cladóceros.

Os cladóceros são cosmopolitas e comuns em quase todos os lagos e rios. As espécies mais populares pertencem ao gênero *Daphnia*. Há espécies bentônicas (ou seja, que vivem muito relacionadas ao fundo de rios e lagos), que rastejam e se enterram no sedimento, onde encontram partículas orgânicas para se alimentar. Outras são planctônicas e nadam com o auxílio das antenas. Essas espécies ingerem partículas orgânicas que estão em suspensão na coluna d'água. Há também espécies que vivem na superfície de lagos e outras que são parasitas de hidróides (do gênero *Hydra*, Cnidaria). As poucas espécies marinhas são muito diferentes, com grandes olhos e, além disso, são predadoras ativas.

O nome Conchostraca (ou crustáceos bivalves) refere-se à forma da carapaça que se assemelha à concha de um molusco bivalve. Há cerca de 220 espécies descritas, todas vivendo em água doce, geralmente em ambientes temporários. Os crustáceos bivalves diferem dos cladóceros em três características principais: 1) possuem apêndices ao longo de todo o tronco, enquanto nos cladóceros os apêndices estão na porção anterior do tórax; 2) a carapaça é formada por duas partes (valvas) articuladas, enquanto a carapaça dos cladóceros é uma peça única dobrada em torno do corpo; 3) a carapaça envolve totalmente o corpo, enquanto nos cladóceros a cabeça e as antenas não são cobertas pela carapaça (**Figura 26.7**).

O corpo dos crustáceos bivalves pode ser dividido em duas partes: cabeça (céfalon) e tronco (sem diferenciação entre tórax e abdome). O tronco possui entre 10 e 32 segmentos, todos com apêndices (filópodes) que diminuem de tamanho na região posterior. Os machos possuem o primeiro apêndice do tronco (e o segundo, em algumas espécies) modificado para segurar a fêmea durante o acasalamento. O corpo termina em um telso, geralmente com espinhos e ramos caudais robustos. Algumas espécies possuem um par de olhos compostos sésseis e outras um olho simples mediano (**Figura 26.7**).

Terminamos aqui o nosso estudo sobre as principais características morfológicas e biológicas dos membros das classes Remipedia, Cephalocarida e Branchiopoda. Continuaremos a estudar os crustáceos na próxima aula.

RESUMO

Nesta aula, você aprendeu algumas importantes características da morfologia e da fisiologia dos representantes das classes Remipedia, Cephalocarida e Branchiopoda.

Os crustáceos se originaram há muito tempo (cerca de 540 milhões de anos, no Período Cambriano). As suas características corporais dificultaram muito a fossilização dos espécimes, mas sabe-se que os primeiros crustáceos eram bem pequenos.

Os membros da classe Remipedia apresentam características primitivas (como tronco longo e homogeneamente segmentado e escudo cefálico), mas também possuem características consideradas derivadas (como maxilípedes achatados e apêndices birremes), além daquelas exclusivas do grupo. Por isso, sua posição em relação às outras classes ainda é controversa. As classes Cephalocarida e Branchiopoda apresentam caracteres primitivos.

A classe Cephalocarida é composta por cerca de 10 espécies e caracteriza-se por **não** possuir carapaça (apenas escudo cefálico), olhos compostos e apêndices abdominais. Seus maxilípedes são similares aos apêndices torácicos.

A classe Branchiopoda é mais diversa tanto em número de espécies quanto na forma corporal. Caracteriza-se por possuir apêndices foliáceos (filópodes) que atuam como brânquias, olhos compostos, maxila reduzida e pela ausência de maxilípedes. Está dividida em duas subclasses (Sarsostraca e Phyllostraca) e três ordens (Anostraca, Notostraca e Diplostraca).

EXERCÍCIOS AVALIATIVOS

1. Você está no laboratório de Zoologia e recebe três animais para identificar, todos são exemplares pequenos. Você sabe que os três são crustáceos, mas as únicas informações confiáveis que você possui estão listadas no quadro a seguir. Diga a que classe cada um deles pertence e justifique a sua resposta.

	Animal A	Animal B	Animal C
Características	Sem apêndices abdominais e olhos compostos. Escudo cefálico presente, em vez de carapaça. Apêndices torácicos achatados (filópodes).	Corpo alongado, com segmentos uniformes e um par de apêndices disposto lateralmente em cada segmento do tronco. Com antenas e antênulas.	Carapaça cobrindo o corpo parcialmente, fusionada ao tronco, mas sem articulação entre as laterais. Antenas birremes bem desenvolvidas, que não estão envolvidas pela carapaça.

2. Por que é relativamente difícil encontrar fósseis de crustáceos?
3. A que classe os cladóceros e os crustáceos bivalves pertencem? Quais as principais diferenças morfológicas entre esses grupos?
4. Como os anostráceos conseguem habitar ambientes temporários e estressantes?

AUTO-AVALIAÇÃO

É importante que você tenha compreendido as principais características morfológicas e fisiológicas dos membros das classes Remipedia, Cephalocarida e Branchiopoda. Você está preparado para avançar para a Aula 27 se compreendeu bem essas características e respondeu corretamente às questões propostas nos exercícios.

INFORMAÇÕES SOBRE A PRÓXIMA AULA

Na próxima aula, nós continuaremos o estudo do subfilo Crustacea. Você será apresentado às principais características morfológicas e biológicas dos principais membros das classes Malacostraca e Maxillopoda. Você estudará também as hipóteses mais atuais sobre as relações de parentesco entre os crustáceos.

objetivos

Ao final desta aula, você deverá ser capaz de:

- Aprender as principais características morfológicas e fisiológicas de alguns representantes das classes Malacostraca e Maxillopoda do subfilo Crustacea.
- Conhecer as hipóteses atuais sobre a relação filogenética entre as classes do subfilo Crustacea.

Pré-requisitos

Aulas 1 a 26, especialmente as duas últimas.

Disciplina Introdução à Zoologia.

Noções básicas sobre Citologia e Histologia.

Noções básicas sobre diversidade e filogenia dos animais.

INTRODUÇÃO

Nas duas aulas anteriores (Aulas 25 e 26), nós estudamos aspectos da biologia e da morfologia geral dos crustáceos e, particularmente, das classes Remipedia, Cephalocarida e Branchiopoda. Nesta aula, continuaremos a estudar os crustáceos, abordando as duas maiores classes do subfilo: as classes Malacostraca e Maxillopoda.

CLASSE MALACOSTRACA

A classe Malacostraca é a maior do subfilo, com cerca de 40.200 espécies descritas (veja o **Gráfico 26.1**). Essa classe é composta por duas subclasses, quatro superordens e 15 ordens (veja o **Quadro 26.1**). Praticamente, todos os crustáceos mais conhecidos, como os camarões, as lagostas, os caranguejos, as tamburutacas, as cavaquinhas, por exemplo, pertencem a essa classe. Com tal diversidade, torna-se difícil fazer generalizações. Entretanto, todas as espécies possuem um arranjo corporal composto por 19 a 20 segmentos, sendo que cinco formam a cabeça, oito compõem o tórax e seis a sete formam o abdome.

A classe Malacostraca está dividida em dois grandes grupos (subclasses): Phyllocarida e Eumalacostraca. A subclasse Phyllocarida é formada pelos mais antigos crustáceos conhecidos e possui apenas um grupo atual (ordem Leptostraca) (veja o **Quadro 26.1**). A **Figura 26.2** ilustra duas espécies fósseis do Cambriano (*Canadaspis perfecta* e *Perspicaris* sp.) e uma do Siluriano (*Ceratiocaris* sp.). A subclasse Eumalacostraca reúne todos os outros crustáceos da classe. Apesar da extraordinária diversidade do grupo, todos os membros desta subclasse possuem, geralmente, uma carapaça bem desenvolvida e um abdome musculoso e longo.

Subclasse Phyllocarida

Os membros desta subclasse são pequenos crustáceos, exclusivamente marinhos, que medem entre 5 e 15mm de comprimento. Há, entretanto, uma espécie que pode atingir até 5cm de comprimento (*Nebaliopsis typica*), um gigante dentro do grupo.

Os filocáridos vivem tanto em regiões rasas (como a região de entremarés) como em ambientes mais profundos, de até 400m de profundidade. Muitas espécies habitam ambientes com baixa concentração de oxigênio, como as **FONTES HIDROTERMAIS** profundas, como é o caso de *Dablella caldariensis*, que é típica das fontes do Pacífico Leste e daquelas do Arquipélago de Galápagos, no Equador.



Retorne ao **Quadro 25.2** da Aula 25 para rever a comparação dos arranjos corporais entre as classes do subfilo Crustacea.

A estrutura corporal dos membros da classe Malacostraca também já foi abordada na Aula 25 (veja o **Quadro 25.3**).

FONTES HIDROTERMAIS

Regiões marinhas profundas, localizadas nas zonas de formação e destruição do assoalho oceânico, onde bactérias quimiossintetizantes fornecem energia para a produção de compostos orgânicos.

O arranjo corporal dos filocáridos é o mesmo dos outros membros da classe Malacostraca, exceto por possuírem sete pleópodes ao invés de seis, como os eumalacostracos. Esse arranjo deve ser o mais primitivo dentro da classe. Eles também se caracterizam por possuir filópodes torácicos homogêneos (sendo os quatro primeiros birremes e os três últimos unirremes), uma carapaça grande (que recobre o tórax e se projeta lateralmente), um rostro articulado na região cefálica, dois olhos compostos pedunculados, antenas unirremes e antênulas birremes, glândulas antenais e maxilares na fase adulta e por não possuírem maxilípedes (Figura 27.1).

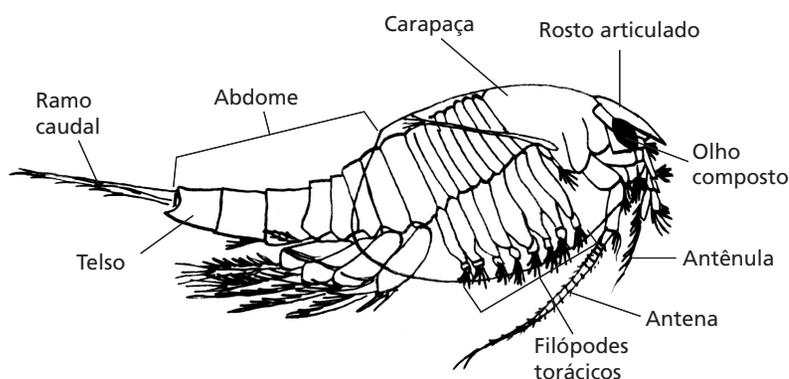


Figura 27.1: Características gerais de um filocárido típico (classe Malacostraca; subclasse Phyllocarida).

Subclasse Eumalacostraca

Devido à grande diversidade dentro do grupo, estudaremos algumas das ordens mais importantes compreendidas nesta subclasse.

Ordem Stomatopoda

Todas as 350 espécies atuais descritas pertencem à superordem Hoplocarida (veja o Quadro 26.1). Os estomatópodes são popularmente chamados tamburutacas. Caracterizam-se por possuir três pares de pereópodes (ou pernas ambulatórias), cinco pares de maxilípedes (sendo o segundo par modificado como pernas raptorais), um par de olhos compostos pedunculados, um rostro articulado, abdome grande, musculoso e muito comprido, telso em forma de placa denteada e brânquias abdominais (Figura 27.2). A maioria das espécies vive em águas tropicais e subtropicais rasas, sempre junto ao fundo do mar, na areia, em fundos pedregosos ou em cavidades rochosas. São crustáceos relativamente grandes, medindo entre 2 e 30cm de comprimento.

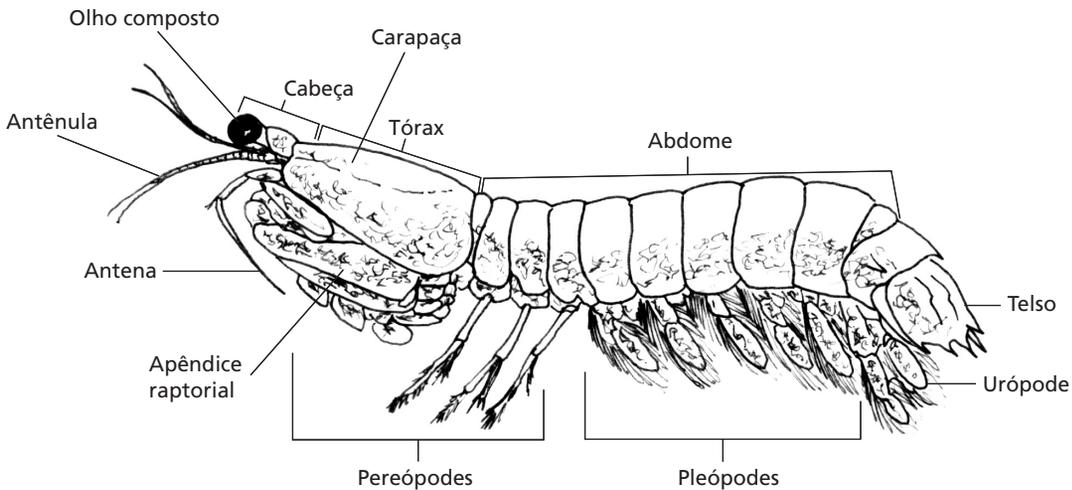


Figura 27.2: Anatomia externa de uma tamburutaca típica (classe Malacostraca, subclasse Eumalacostraca, superordem Hoplocarida, ordem Stomatopoda).

As tamburutacas são carnívoras e se alimentam de peixes, moluscos, cnidários e outros crustáceos. Utilizam o par de pernas raptorais para capturar suas presas. Essas pernas são queladas (possuem pinças na extremidade) e correspondem ao segundo par de maxilípedes.

As trocas gasosas ocorrem na região abdominal desses animais, onde estão as brânquias. Estas são expansões tubulares mais externas dos pleópodes (exopoditos) muito ramificadas e finais. Na classe Malacostraca, apenas as tamburutacas e os isópodes (ordem Isopoda) possuem brânquias abdominais, porém elas são estruturas bastante diferentes.

Como possuem uma carapaça curta e um abdome musculoso, as tamburutacas são capazes de realizar rápidas manobras dentro de suas tocas e túneis, flexionando o abdome sob a carapaça, mudando rapidamente o sentido do deslocamento em um pequeno espaço. Essa capacidade permite a fuga rápida em uma situação de perigo. A forte contração do abdome também é utilizada como defesa.

Ordem Euphasiacea

Essa ordem é composta por cerca de 90 espécies, todas marinhas e pelágicas. Como todos os representantes da superordem Eucarida (veja o **Quadro 26.1**), os eupasiáceos possuem cefalotórax e brânquias torácicas, porém se distinguem dos outros eucarídios por não apresentarem maxilípedes, por terem suas brânquias torácicas expostas (fora da carapaça) e por possuírem pereópodes birremes, com exopoditos e cerdas alimentares (**Figura 27.3**).

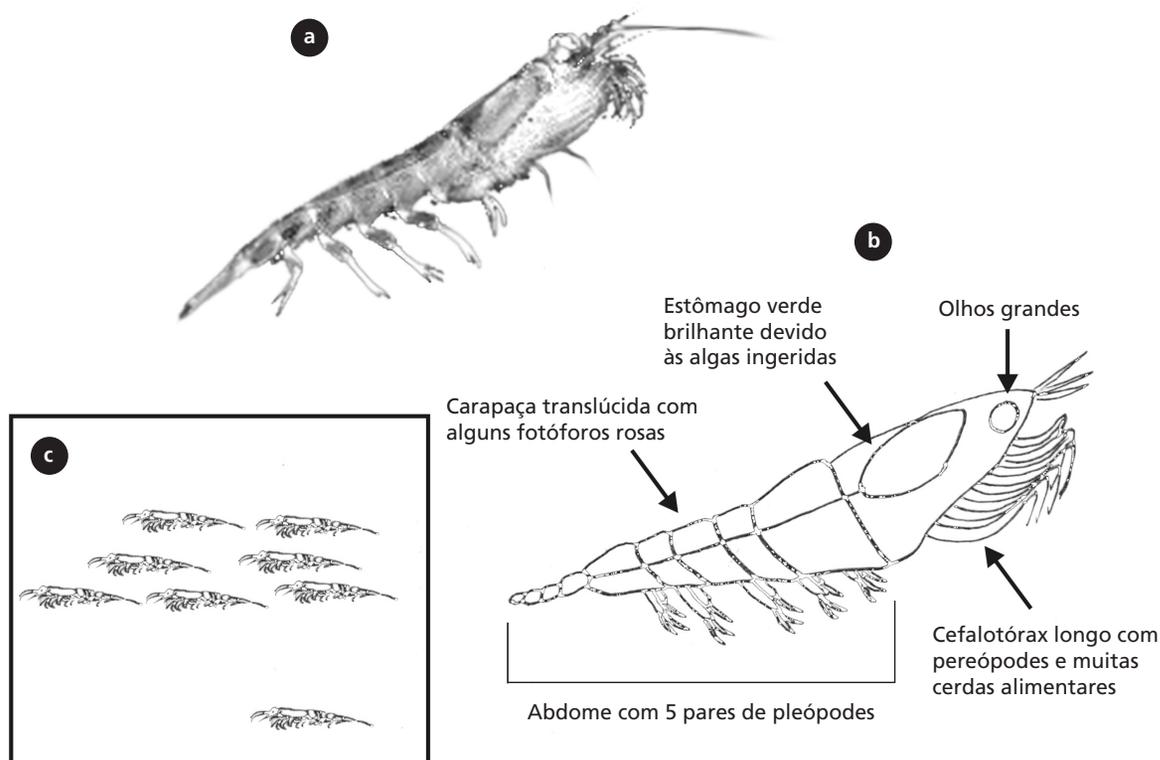


Figura 27.3: Anatomia externa de um eufasiáceo antártico (*Euphasia superba*), conhecido como krill: (a) exemplar em movimento; (b) esquema com a identificação das partes corporais; (c) comportamento gregário de natação.

Os eufasiáceos, conhecidos também como *krill*, se assemelham aos camarões pela forma do corpo, porém, são menores (a maioria mede de 3 a 6cm de comprimento, mas há espécies que atingem 15cm). Muitas espécies têm órgãos bioluminescentes espalhados pelo corpo, chamados fotóforos (Figura 27.3.b).

A maioria das espécies é gregária e ocorre em enormes aglomerações, especialmente nas regiões polares. A espécie antártica *Euphasia superba* (Figura 27.3) pode alcançar uma densidade de 1.000 indivíduos por metro cúbico, ocupando uma área de 45 metros quadrados. Nas regiões polares, os eufasiáceos são a principal fonte de alimento de baleias, lulas e peixes.

Ordem Decapoda

As espécies da ordem Decapoda estão entre os eumalacostracas mais populares. Nesta ordem estão todos os tipos de caranguejos, siris, lagostas, camarões, ermitões, tatuís e pitús (Figura 27.4). Há cerca de 18.000 espécies atuais descritas que habitam todos os ambientes aquáticos (em todas as profundidades) e algumas são capazes de passar boa parte da vida em ambientes terrestres. Muitas espécies são bentônicas (ou seja,

vivem junto ao fundo), outras são pelágicas. Estas são suspensívoras (ou seja, alimentam-se de partículas orgânicas suspensas na coluna d'água), enquanto as bentônicas podem ser, além de suspensívoras, predadoras, herbívoras, onívoras ou podem se alimentar de animais mortos.

Os decápodes têm três pares de maxilípedes e cinco pares de pernas ambulatórias (ou pereópodes), dos quais o primeiro par (e também o segundo, em algumas espécies) possui uma pinça (quela) na extremidade, como já foi estudado na Aula 25. O nome Decapoda (do grego, *déka* = dez + *podo* = pé) refere-se às 10 pernas ambulatórias das espécies dessa ordem. Os decápodes são muito importantes ecologicamente e economicamente, pois muitas espécies são utilizadas como alimento pelos seres humanos.

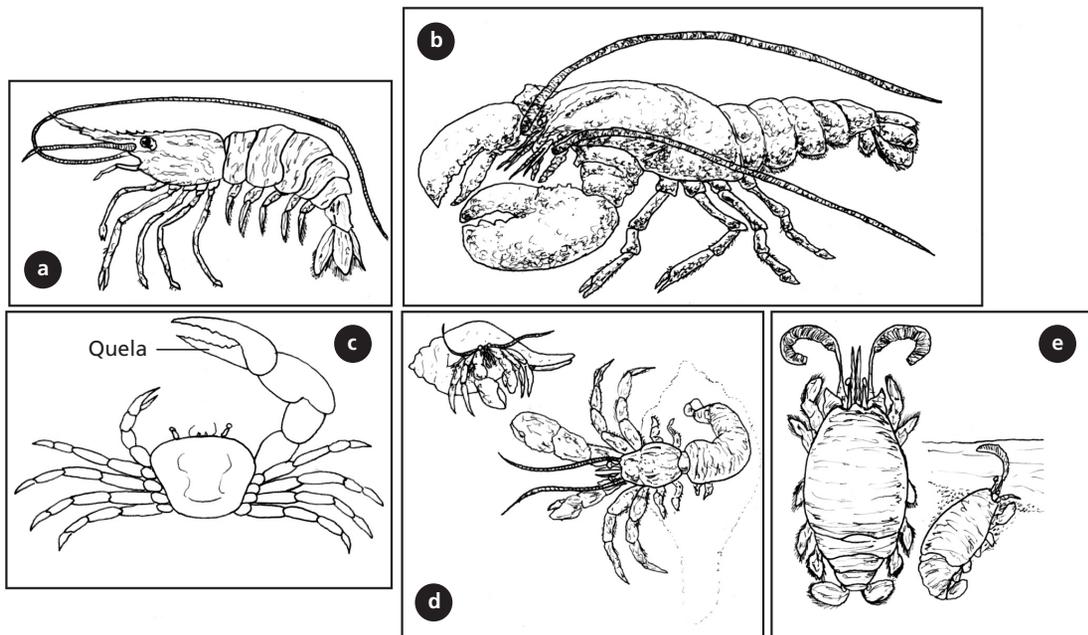


Figura 27.4: Exemplos de diferentes grupos da ordem Decapoda: (a) camarão; (b) lagosta; (c) caranguejo (*Uca*); (d) ermitão ou paguro; (e) tatuí.

Os caranguejos, embora sejam próximos das lagostas, diferem destas por possuir um cefalotórax maior e um abdome reduzido, que se dobra sob a carapaça. A **Figura 27.5** ilustra quatro exemplos de caranguejos de famílias diferentes em seus ambientes. Observe a diversidade existente entre eles quanto à forma da carapaça e das quelas. Note também que é fácil distinguir os siris (família Portunidae) dos outros caranguejos, pois o último par de pernas é achatado, adaptado à natação,

o que não ocorre nas outras famílias (Figura 27.5). Os caranguejos do manguezal (gênero *Uca*) também são muito peculiares. Os machos desenvolvem uma grande e desproporcional quela (Figura 27.4.c), que ficam movendo para cima e para baixo com frequência após a maré baixar. Por apresentarem esse comportamento, são conhecidos como “chama maré”.

Os caranguejos formam a infra-ordem Brachyura, enquanto os ermitões (ou paguros), os tatuís, entre outros (Figura 27.4), formam a infra-ordem Anomura. Os paguros necessitam viver dentro de uma concha vazia de algum molusco gastrópode, pois seus abdômes são mais macios, ou seja, não são protegidos pelo mesmo exoesqueleto endurecido do cefalotórax (Figura 27.4).

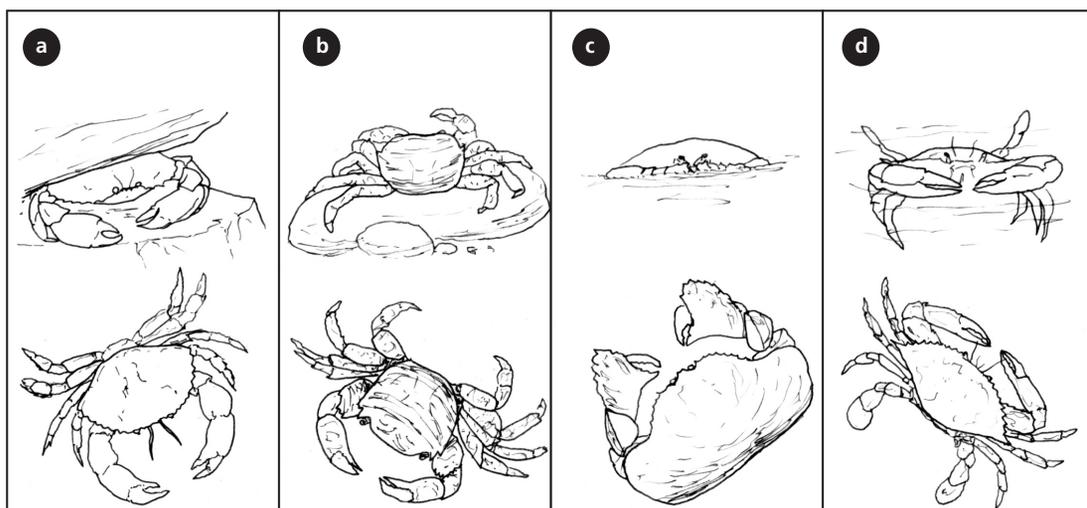


Figura 27.5: Alguns tipos diferentes de caranguejos (infra-ordem Brachyura) e seus ambientes: (a) família Xanthidae (fundos rochosos, sob pedras); (b) família Grapsidae (região de entremarés, sobre pedras); (c) família Calappidae (fundos arenosos, enterrado); (d) família Portunidae (fundos arenosos ou rochosos, enterrados ou entre pedras).

Ordem Isopoda

Os isópodes formam um dos poucos grupos de crustáceos que melhor se adaptaram aos habitats terrestres (além dos ambientes aquáticos) e são os únicos crustáceos verdadeiramente terrestres. Há cerca de 10.000 espécies descritas de isópodes, que variam no comprimento entre 0,5 e 500mm. As espécies bentônicas marinhas (do gênero *Bathynomus*, família Cirolanidae), que ocorrem em grandes profundidades, são as maiores conhecidas. Os isópodes estão presentes em quase todos os ambientes e alguns grupos são exclusivamente parasitas (como as espécies da subordem Epicaridae) ou parcialmente parasitas (como aquelas da subordem Flabellifera).

Os isópodes são, geralmente, achatados no sentido dorso-ventral, não possuem carapaça, têm olhos compostos sésseis (não-pedunculados) e os maxilípedes formam o primeiro par de apêndices torácicos. Os sete apêndices torácicos (pereópodes) restantes são semelhantes, não possuem exopodito (unirremes) e podem ser ambulatórios, preensores ou adaptados para a natação. Os apêndices abdominais (pleópodes) são birremes e bem desenvolvidos, funcionam como brânquias nas espécies aquáticas e como sacos aéreos (chamados pseudotraquéias) nas espécies terrestres, e são todos similares, excetuando-se os urópodes (Figura 27.6). Por essa uniformidade entre os apêndices, o grupo é chamado Isopoda (do grego, *iso* = igual + *podo* = pé).

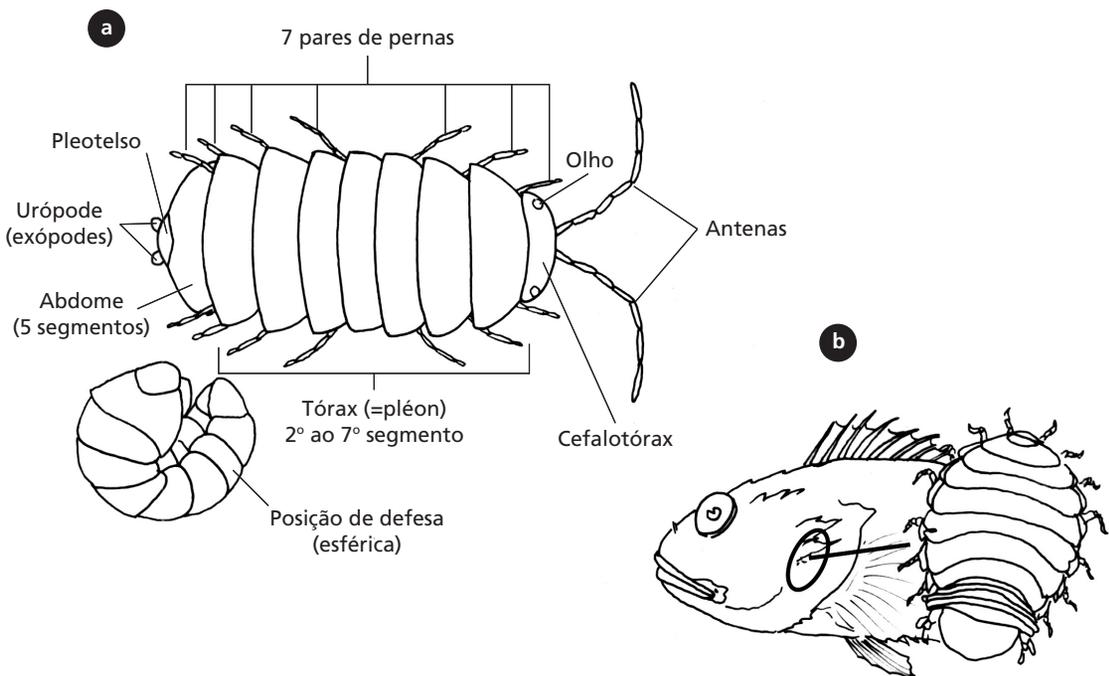


Figura 27.6: Exemplos de isópodes: (a) esquema de um isópode terrestre (tatuzeiro de jardim); (b) isópode marinho parasita de peixes.

A alimentação dos isópodes é bastante diversa. Muitos são onívoros ou herbívoros, mas também há espécies predadoras e detritívoras. As espécies parasitas são muito modificadas, pois apresentam apêndices preensores para se fixarem ao hospedeiro. Muitas parasitam peixes ou outros crustáceos, sugando seus fluidos corporais. As espécies herbívoras e com mandíbulas raspadoras são as mais primitivas dentro da ordem, enquanto aquelas predadoras e com mandíbulas capazes de fiação e perfuração (parasitas) surgiram posteriormente na evolução do grupo.

Ordem Amphipoda

Os anfípodes possuem muitas características morfológicas comuns aos isópodes, e, por isso, são considerados evolutivamente próximos. No passado, muitos cientistas os classificaram como um único grupo (Acarida), mas os trabalhos mais recentes indicam que essas similaridades surgiram independentemente no curso da evolução dos grupos, ou seja, são **PARALELISMOS** ou **CONVERGÊNCIAS** evolutivas.

Como os isópodes, os anfípodes não possuem carapaça, apresentam um par de maxilípedes e têm um par de olhos sésseis compostos. Entretanto, ao contrário dos isópodes, são achatados lateralmente e suas brânquias estão localizadas no tórax, como a maioria dos outros eumalacostracos. Além disso, seus apêndices torácicos (pereópodes) e abdominais (pleópodes) diferem na forma e na função e, por isso, podem ser divididos em dois ou mais grupos. Por exemplo, um grupo de pleópodes pode estar adaptado para a natação, enquanto um outro grupo está adaptado para saltar. Geralmente, os dois primeiros pares de pereópodes são modificados como quelas ou subquelas (**Figura 27.7**).

PARALELISMOS E CONVERGÊNCIAS

Retorne à Aula 4 do Módulo 1 da disciplina Introdução à Zoologia, caso ainda tenha dúvidas sobre os conceitos de paralelismo e convergência.

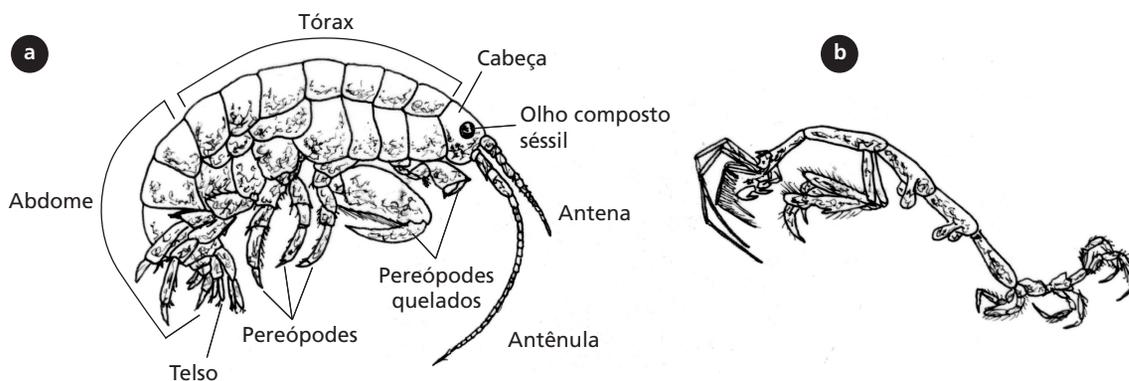


Figura 27.7: Exemplos de anfípodes: (a) “pulga-do-mar” (família Gammaridae); (b) anfípode da família Caprellidae (*Caprella*) muito modificado, adaptado para se fixar sobre outros organismos, como algas e hidróides.

Há cerca de 8.000 espécies descritas de anfípodes, variando entre 1mm e 25cm (como os anfípodes bentônicos gigantes encontrados em grandes profundidades ou grupos planctônicos que têm mais de 10cm de comprimento). A principal subordem é chamada Gammaridae, com espécies presentes em ambientes semi-terrestres (como folhedos úmidos de florestas) ou nas areias de praias, acima da linha da maré (supralitoral). Essas espécies que ocorrem em praias arenosas são conhecidas como pulgas-do-mar, pois utilizam seus pleópodes para saltar.

Há espécies características de cavernas, outras são pelágicas (vivem em camadas de águas profundas), porém, a maioria é formada por espécies marinhas bentônicas e muitas estão associadas a outros invertebrados ou às algas.

CLASSE MAXILLOPODA

A classe Maxillopoda é formada por pequenos crustáceos, excetuando-se as cracas (subclasse Thecostraca, infraclasse Cirripedia). A classificação tradicional considerava cada grupo como classes diferentes. Atualmente, os especialistas reconhecem evidências de que esses grupos descendem de um ancestral comum e, portanto, formam um grupo monofilético. Entretanto, ainda há controvérsias sobre a classificação do grupo Ostracoda. Muitos reconhecem esse grupo como uma subclasse da classe Maxillopoda, outros o classificam como uma outra classe. Adotaremos a classificação que considera os Ostracoda como uma subclasse de Maxillopoda (veja o **Quadro 26.1**).

Há cerca de 26.000 espécies descritas, que se caracterizam por possuir cinco segmentos cefálicos, seis torácicos e quatro abdominais (além do telso), mas várias espécies apresentam reduções nesse padrão corporal. Não há apêndices típicos no abdome, e os olhos nauplianos, quando presentes, possuem uma estrutura única (células-tapete) e são chamados **olhos maxilopodianos**.

O pequeno tamanho corporal, as reduções no número de pernas, os olhos nauplianos, a especialização mínima dos apêndices, entre outras características, levaram os cientistas a levantar a hipótese de que os maxilópodes se assemelham às pós-larvas (formas iniciais do desenvolvimento) que atingiram a maturidade sexual antes de adquirirem todos os caracteres típicos da fase adulta. Este processo é chamado **neotenia** e os especialistas acreditam que ele exerceu um importante papel na origem e evolução da classe Maxillopoda.

Subclasse Thecostraca

Esta subclasse é formada, principalmente, pela infraclasse Cirripedia (que inclui as cracas) e dois outros grupos menores: infraclasses Ascothoracica (com 125 espécies parasitas) e Facetotecta (animais muito pequenos, com um único gênero descrito, do qual se conhecem apenas as fases larvais de náuplio e *cypris* e, por isso, são chamados larvas Y).

Entre as características que sustentam a formação do grupo, estão as estruturas cuticulares quimiossensoriais (chamadas órgãos em cunha) e uma fase larval terminal que possui antenas preensoras que auxiliam na fixação ao substrato onde o adulto (sésil) irá se desenvolver (larvas *cypris*). As análises filogenéticas baseadas em dados moleculares também indicam que o grupo é monofilético.

Cerca de 1.285 espécies de cirripédios são conhecidas e as cracas (infraordem Thoracica) formam a maioria delas (Figura 27.8).

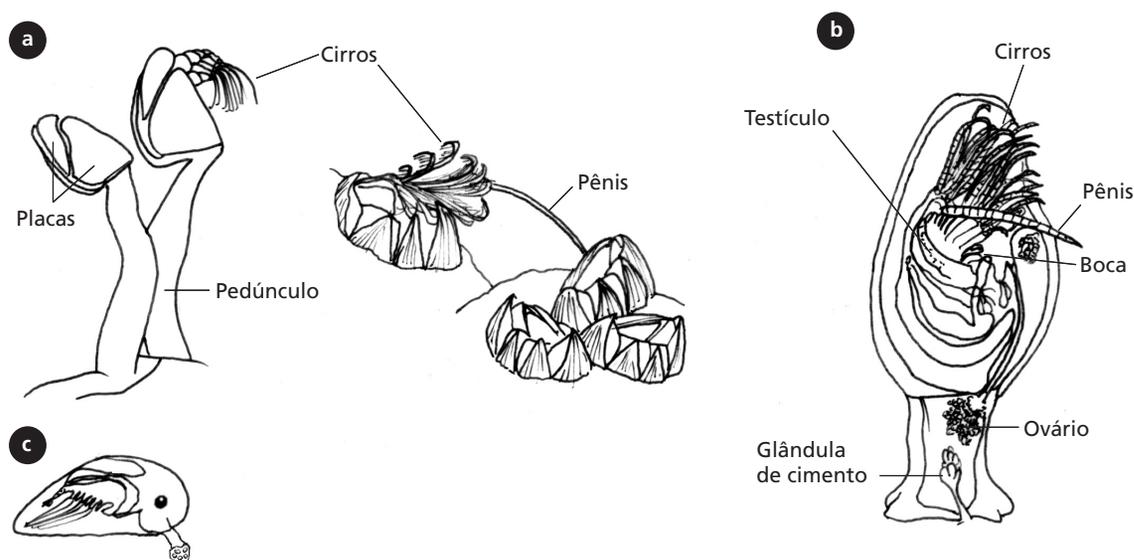


Figura 27.8: Exemplos de Cirripedia (classe Maxillopoda, subclasse Thoracica, infraclasse Cirripedia): (a) cracas pedunculadas e não-pedunculadas; (b) anatomia interna de um cirripédio; (c) larva *cypris*.

Subclasse Copepoda

Há cerca de 12.000 espécies descritas de copépodes. A maioria mede entre 0,5 e 10mm de comprimento, mas algumas espécies ultrapassam 1,5cm e certas espécies parasitas alcançam 25cm. Os copépodes não apresentam carapaça, mas têm um escudo cefálico bem desenvolvido, um olho simples mediano (olho maxilopodiano, quando presente), seis segmentos torácicos (o primeiro sempre fundido com a cabeça), cinco segmentos abdominais (incluindo o telso), não possuem apêndices abdominais, têm quatro a cinco apêndices torácicos natatórios, possuem as antênulas (unirremes) geralmente mais longas que as antenas (unirremes ou birremes) e ramos caudais bem desenvolvidos (Figura 27.9).

A maioria dos copépodes (espécies não-parasitas e aquelas mais comuns) pertence às ordens Calanoida, Harpacticoida e Cyclopoida (veja o **Quadro 26.1**). Essas espécies de vida livre (não-parasitas) têm um papel ecológico muito importante, pois dominam os ambientes aquáticos como consumidores primários (herbívoros) e representam as maiores proporções da biomassa total em muitos ambientes, como é o caso das espécies do gênero *Calanus*. Esses copépodes são a principal dieta de vários peixes de importância econômica, como as sardinhas, por exemplo.

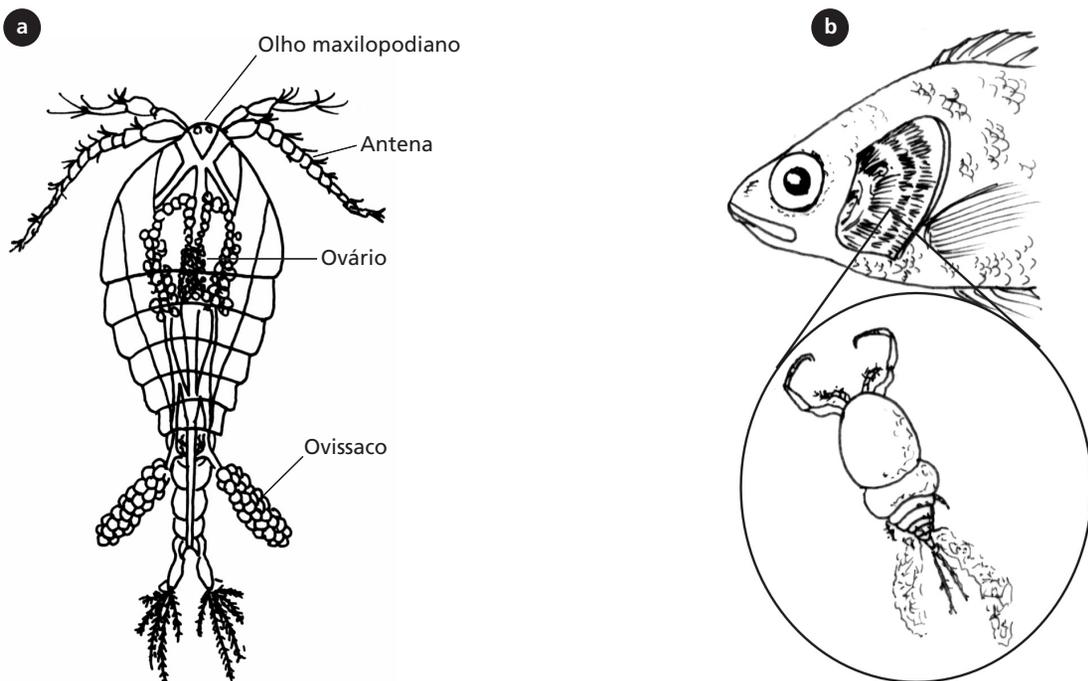


Figura 27.9: Exemplos de copépodes: (a) espécie de vida livre; (b) espécie parasita.

Há vários tipos de copépodes parasitas. Eles são comuns em peixes marinhos e podem estar adaptados ao parasitismo externo (ectoparasitas) ou interno (endoparasitas). A **Figura 27.9** ilustra um copépode parasitando as brânquias de um peixe. Observe que o parasita possui modificações morfológicas para se fixar no corpo do hospedeiro, onde poderá passar todo o seu ciclo de vida.

Subclasse Ostracoda

As espécies da subclasse Ostracoda possuem uma carapaça em forma de duas valvas, semelhante àquela dos crustáceos bivalves (classe Branchiopoda, ordem Diplostraca), entretanto, sem as linhas concêntricas de crescimento que estão presentes nas valvas destes últimos.

A maioria dos ostracodídeos é bem pequena (entre 0,1 e 2mm, mas há espécies que atingem 32mm) e há cerca de 13.000 espécies atuais descritas. Os primeiros registros fósseis datam do Ordoviciano Inferior (cerca de 510 milhões de anos atrás, como está ilustrado na **Figura 26.2**), e estima-se que mais de 10.000 espécies fósseis já foram descritas.

Os ostracodídeos possuem os segmentos do tronco muito fusionados e o número de apêndices torácicos (1 a 3) é o menor entre todos os crustáceos (**Figura 27.10**). A carapaça bivalve é articulada dorsalmente e envolve todo o corpo (incluindo a cabeça). Muitas espécies apresentam um olho simples mediano (olho maxilopodiano), mas há aquelas com olhos compostos, em pequenos pedúnculos.

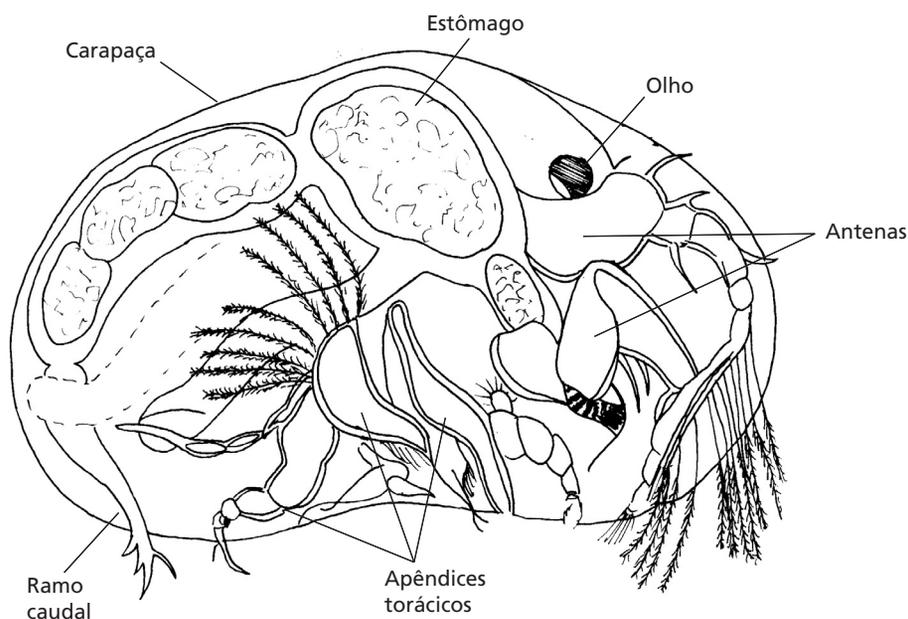


Figura 27.10: Anatomia interna de uma espécie da subclasse Ostracoda.

A locomoção e a alimentação são realizadas, principalmente, pelos apêndices da cabeça (antenas). Os hábitos alimentares são diversos, pois há espécies herbívoras, detritívoras, predadoras e parasitas. São abundantes em todos os ambientes aquáticos do mundo e ocorrem até 7.000m de profundidade nos oceanos. Algumas espécies habitam a zona de supralitoral (acima da linha da maré) de praias arenosas, musgos e húmus (produto da decomposição de restos de vegetais). Dois grupos principais (classificados aqui como superordens) são reconhecidos dentre os Ostracoda: Myodocopa e Podocopa.

RELAÇÕES FILOGÊNICAS ENTRE AS CLASSES DE CRUSTÁCEOS

As relações de parentesco entre os crustáceos têm sido muito estudadas. Apesar disso, algumas questões importantes ainda estão sem respostas, como por exemplo: a) qual seria a classe mais primitiva? b) o grupo Ostracoda seria uma classe ou uma subclasse dentro de Maxillopoda? c) qual a relação entre os membros da ordem Decapoda? d) a que grupo pertencem os misteriosos crustáceos chamados “larvas y” (Facetotecta)?

Como vimos na Aula 26 (**Figuras 26.1 e 26.2**), os crustáceos surgiram há muito tempo (há, pelo menos, cerca de 540 milhões de anos, no Cambriano). Os registros fósseis mais antigos revelaram que muitas características presentes nos crustáceos atuais já existiam nos espécimes do Cambriano, como olhos compostos, o corpo dividido em cabeça e tronco, uma carapaça (ou um escudo cefálico), pelo menos quatro apêndices na parte anterior (cabeça) e o estágio larval de náuplio (com as primeiras antenas ambulatórias). Os crustáceos, portanto, são os artrópodes mais antigos de que se tem notícia.

O grande problema para se estabelecer uma única hipótese confiável para a relação de parentesco entre os crustáceos é o fato de que muitas características morfológicas estão presentes e ausentes dentro de vários grupos diferentes. Isso significa admitir que, provavelmente, elas surgiram e desapareceram independentemente dentro dos diversos grupos, o que dificulta as análises filogenéticas e representa homoplasias, ou seja, casos de paralelismos ou convergências evolutivas. Por exemplo, se considerarmos a hipótese de que a classe Remipedia é a mais primitiva, estaremos admitindo que a “perda” dos filópodes torácicos ocorreu várias vezes ao longo da evolução do grupo (em Remipedia, Eumalacostraca, em alguns Branchiopoda e na maioria dos Maxillopoda). Os maxilípedes também são um bom exemplo, pois ocorrem nos Malacostraca, mas estão ausentes em outros grupos dessa classe, como Phyllocarida e Euphasiacea.

Há duas hipóteses principais sobre a evolução dos crustáceos. A mais tradicional considera que os apêndices foliáceos (filópodes) são caracteres primitivos e, portanto, aqueles grupos que se caracterizam por possuí-los (como os Branchiopoda e Cephalocarida) seriam os mais antigos. Esta hipótese foi a mais aceita até 1981, antes de a classe Remipedia ser proposta (após a descrição das primeiras espécies). Com a descoberta desse novo grupo, outra hipótese de parentesco foi se tornando mais aceita entre os carcinólogos. A segunda hipótese considera a classe Remipedia como a mais ancestral. Alguns especialistas reconhecem como ainda mais primitivo o arranjo corporal dos remipédios (com um escudo cefálico, tronco uniformemente segmentado, apêndices distribuídos lateralmente em cada segmento, cordão nervoso duplo ventral, além dos cecos digestivos em cada segmento). Como vimos na Aula 26 (**Quadro 26.2**), os remipédios também apresentam características reconhecidas como derivadas (como maxilípedes achatados e apêndices birremes) e outras exclusivas do grupo (como os apêndices dispostos lateralmente e as mandíbulas internas) e isto ainda confunde as análises filogenéticas.

As **Figuras 27.11** e **27.12** ilustram o posicionamento das classes de crustáceos segundo cada uma dessas hipóteses. Atualmente, há uma tendência mais forte para admitir que a classe Remipedia é a mais primitiva, mas a questão ainda permanece em aberto. As análises de dados moleculares não contribuíram efetivamente para elucidar a questão. O caminho mais promissor parece ser o dos estudos relativos aos genes de desenvolvimento, chamados *HOX* (especialmente um grupo de genes conhecidos como *Distal-less*). Estes estudos indicam que tanto os apêndices foliáceos (filópodes) quanto aqueles mais estreitos (estenópodes) possuem a mesma origem embriológica e, portanto, são homólogos. Os estudos ainda sugerem que uma simples mudança genética pode resultar em diferenças expressivas na morfologia dos adultos. Assim, torna-se razoável admitir o aparecimento independente de apêndices estreitos (não-filópodes) em diferentes grupos e ocasiões na evolução dos crustáceos.

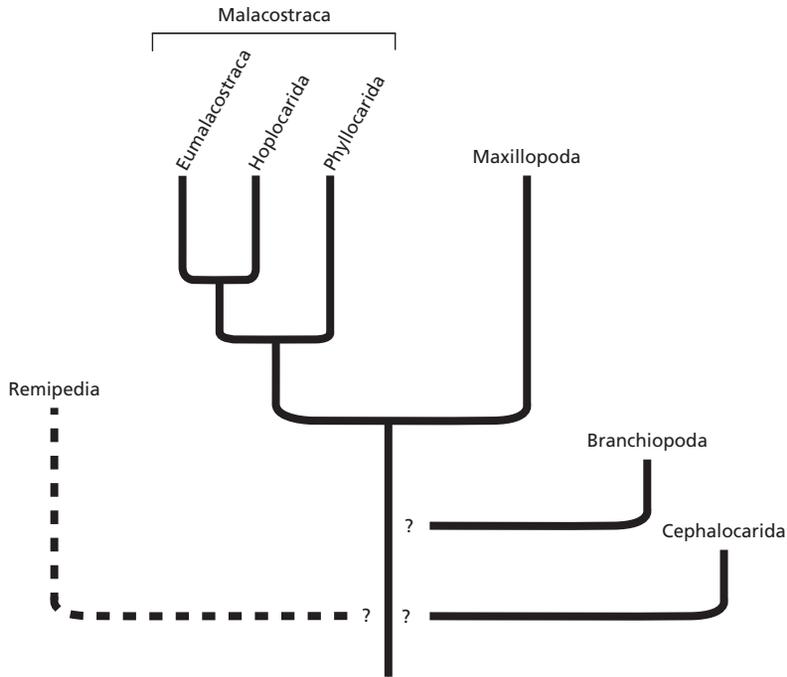


Figura 27.11: Árvore evolutiva representando a hipótese mais tradicional sobre as relações de parentesco entre os crustáceos. Ela considera como grupos mais primitivos as classes Cephalocarida e Branchiopoda. O posicionamento da classe Remipedia (linha tracejada) é o mais duvidoso.

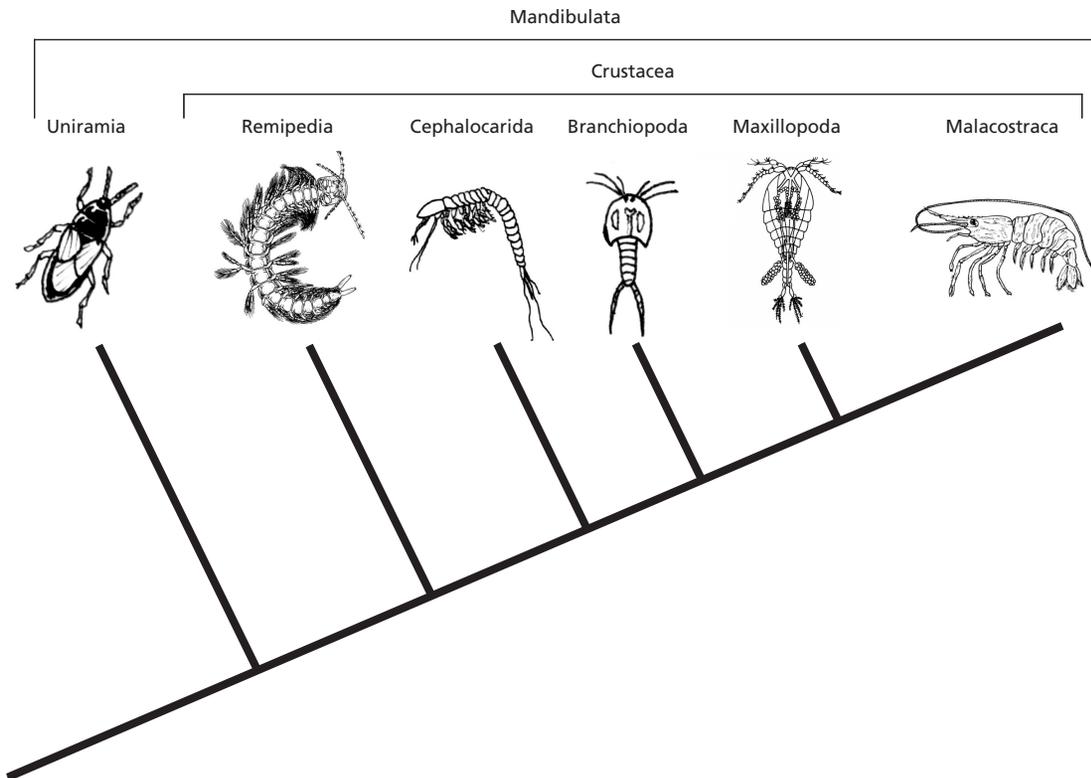


Figura 27.12: Hipótese atual sobre as relações filogenéticas entre os crustáceos. Nesta hipótese, admite-se a classe Remipedia como a mais primitiva. Note que o grupo externo é o Uniramia, que forma junto com Crustacea o grupo Mandibulata.

RESUMO

Nesta aula, você estudou algumas importantes características da morfologia e da fisiologia dos representantes das classes Malacostraca e Maxillopoda, além das hipóteses levantadas sobre as relações filogenéticas dentro do subfilo Crustacea.

Os membros da classe Malacostraca formam a grande maioria dos crustáceos atuais. Nessa classe estão incluídos os crustáceos utilizados como alimento pelos seres humanos e, por isso, os mais populares, como os camarões, as lagostas, os caranguejos, os siris, as tamburutacas e os tatuís. Diante de tanta diversidade, é difícil caracterizar essa classe. Entretanto, podemos generalizar seguindo o arranjo corporal típico de um malacostraca, com 19 a 20 segmentos, sendo cinco cefálicos, oito torácicos e seis ou sete abdominais. A classe é dividida em duas subclasses, Phyllocarida e Eumalacostraca, sendo esta última a mais diversa e numerosa.

A classe Maxillopoda é a segunda maior dentre os crustáceos. Ela é composta por crustáceos de pequenas dimensões (excetuando-se as cracas). Em geral, as espécies dessa classe se caracterizam por possuir cinco segmentos cefálicos, seis torácicos e quatro abdominais (além do telso), mas várias espécies apresentam reduções nesse padrão corporal. Não há apêndices típicos no abdome e os olhos, quando presentes, possuem uma estrutura única (células-tapete) e são chamados olhos maxilopodianos. A presença de caracteres reconhecidos como típicos da fase inicial de desenvolvimento (de pós-larva) em adultos, sugere que o processo de neotenia tenha ocorrido ao longo da evolução da classe. Ainda há controvérsias a respeito do posicionamento dos Ostracoda dentro da classe Maxillopoda. A subclasse Copepoda é a mais importante dentro do grupo, seguida pela subclasse Thecostraca (dentro da qual se encontra a infraclasse Cirripedia).

As relações filogenéticas entre as classes de Crustacea ainda são controvertidas. Há duas hipóteses a respeito do grau de parentesco entre elas. Uma delas considera os Cephalocarida e Branchiopoda como os mais primitivos. A outra hipótese, mais aceita atualmente, considera a classe Remipedia como a mais ancestral.

EXERCÍCIOS

1. A seguir, você encontrará uma chave dicotômica feita para os representantes da classe Malacostraca. Você deve identificar cada um dos GRUPOS dessa chave, de acordo com as características listadas. Caso tenha dúvidas sobre como funciona uma chave dicotômica, retorne à Aula 13 do Módulo 2 do nosso curso. Apenas as subclasses abordadas nesta aula foram consideradas. Retorne ao texto da aula sempre que necessário.

- a.1) Arranjo corporal com 5 segmentos cefálicos,
6 torácicos e 4 abdominais classe Maxillopoda.
- a.2) Arranjo corporal com 5 segmentos cefálicos,
8 torácicos e 6 a 7 abdominais (classe Malacostraca) b.
- b.1) Com 7 apêndices abdominais, filópodes
torácicos homogêneos e sem maxilípedes GRUPO 1.
- b.2) Com 6 apêndices abdominais c.
- c.1) Com brânquias abdominais GRUPO 2.
- c.2) Com brânquias torácicas d.
- d.1) Sem maxilípedes, com brânquias torácicas expostas GRUPO 3.
- d.2) Com maxilípedes e.
- e.1) Com carapaça e 5 pares de pereópodes GRUPO 4.
- e.2) Sem carapaça e com mais de 5 pares de pereópodes f.
- f.1) Com 7 pares de pereópodes similares GRUPO 5.
- f.2) Com pereópodes heterogêneos GRUPO 6.

2. Por que ainda é relativamente difícil estabelecer uma única hipótese para as relações filogenéticas entre os crustáceos?

3. Apesar das controvérsias, qual é a hipótese mais aceita atualmente para as relações de parentesco entre os crustáceos?

4. Por que os especialistas levantam a hipótese de que um processo de neotenia tenha ocorrido ao longo da evolução dos maxilópodes?

AUTO-AVALIAÇÃO

É importante que você tenha compreendido as principais características morfológicas e fisiológicas dos membros das classes Malacostraca e Maxillopoda. Você está preparado para avançar para a Aula 28 se compreendeu bem essas características e respondeu corretamente às questões propostas nos exercícios.

INFORMAÇÕES SOBRE A PRÓXIMA AULA

Na próxima aula, nós começaremos o estudo do filo Mollusca. Você será apresentado às principais características morfológicas e fisiológicas dos moluscos e estudará também importantes aspectos da morfologia e biologia das classes Aplacophora, Monoplacophora e Polyplacophora.

Ao final desta aula, você deverá ser capaz de:

- Aprender as principais características morfológicas e fisiológicas dos membros do filo Mollusca.
- Conhecer as particularidades morfológicas e fisiológicas dos representantes das classes Aplacophora, Monoplacophora e Polyplacophora.

Pré-requisitos

Aulas 1 a 27.

Disciplina Introdução à Zoologia.

Noções básicas sobre Citologia e Histologia.

Noções básicas sobre diversidade e filogenia dos animais.

INTRODUÇÃO

Nas aulas anteriores (Aulas 17 a 27), você conheceu várias características de representantes dos filos Arthropoda, Onychophora e Tardigrada. Nesta aula, estudaremos as características morfológicas e fisiológicas gerais do filo Mollusca, além de aprendermos importantes características de representantes das classes Aplacophora, Monoplacophora e Polyplacophora. Esses nomes parecem muito estranhos, mas você verá como será fácil relacioná-los com as características desses animais e, assim, entender seus significados.

O FILO MOLLUSCA

O filo Mollusca (do latim, *molluscus* = mole, macio) é formado por animais bem conhecidos de todos nós. Você, certamente, já ouviu falar em caramujos, lesmas, caracóis, mariscos, ostras, mexilhões, lulas e polvos. Todos esses animais, além de outros menos comuns, formam o filo Mollusca.

Os moluscos estão presentes na história das civilizações desde os tempos antigos, e ainda fazem parte da cultura de vários povos atuais que os utilizam como adorno, alimento, ferramentas e até como instrumentos musicais. A presença dos moluscos está bem documentada nos textos egípcios antigos (**HIERÓGLIFOS**), em moedas e em sítios arqueológicos, especialmente nos **SAMBAQUIS** do litoral brasileiro. É fascinante saber que as tintas utilizadas no passado para a escrita na Grécia antiga ou em Roma foram feitas com pigmentos retirados de moluscos. Essas evidências demonstram o conhecimento sobre esses animais e sua importância na vida de povos antigos e atuais.

Há cerca de 93.000 espécies de moluscos atuais descritas e aproximadamente 70.000 espécies fósseis conhecidas. Estima-se, entretanto, que o número de espécies atuais cresça em 50%, pois ainda existem muitas outras a serem descritas, especialmente aquelas de ambientes pouco estudados.

Os moluscos mais familiares pertencem a três classes: a classe Gastropoda (caramujos, lesmas e caracóis), a classe Bivalvia (mariscos, ostras e mexilhões) e a classe Cephalopoda (lulas e polvos). Há ainda outras quatro classes menos conhecidas do público em geral e, por isso, sem nomes populares: a classe Aplacophora, a classe Monoplacophora, a classe Polyplacophora e a classe Scaphopoda. A maioria das espécies do filo é marinha, porém alguns grupos se adaptaram ao ambiente de água

HIERÓGLIFO

Representação de idéias por meio de sinais (ideogramas) que significam objetos e formam uma escrita, como aquela utilizada pelos egípcios.

SAMBAQUIS

(proveniente do Tupi, *Tamba* = conchas + *ki* = amontoado).

Antigos depósitos costeiros ou em lagoas e rios do litoral, formados de montões de conchas, restos de cozinha e de esqueletos amontoados por povos pescadores e coletores que habitaram o litoral brasileiro por volta de 6.500 anos atrás. Há vários sambaquis no litoral dos estados do sul, sudeste e nordeste do Brasil.

doce (como bivalves e gastrópodes) e apenas algumas espécies da classe Gastropoda são terrestres. A Figura 28.1 ilustra alguns representantes de cada classe do filo Mollusca e o Gráfico 28.1 demonstra a diversidade relativa entre as classes atuais.

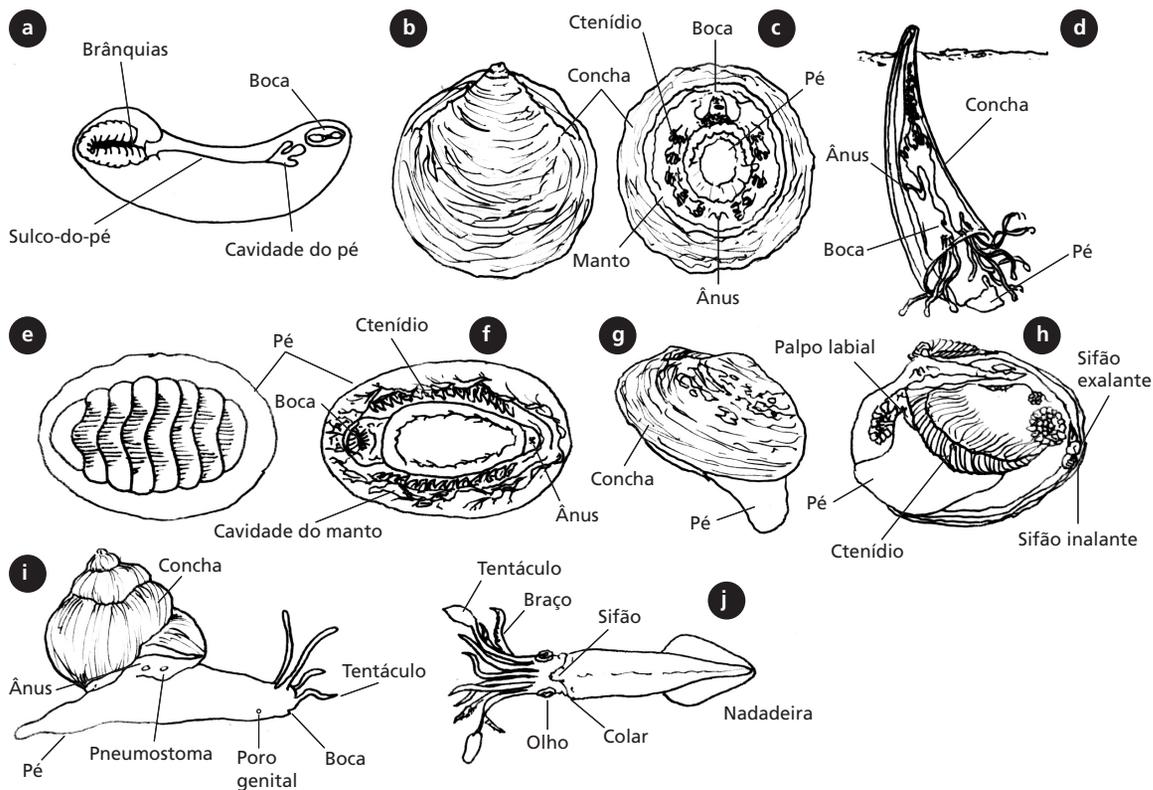


Figura 28.1: Diversidade de classes de moluscos: (a) Aplacophora; (b), (c) Monoplacophora; (d) Scaphopoda; (e), (f) Polyplacophora; (g), (h) Bivalvia; (i) Gastropoda; (j) Cephalopoda.

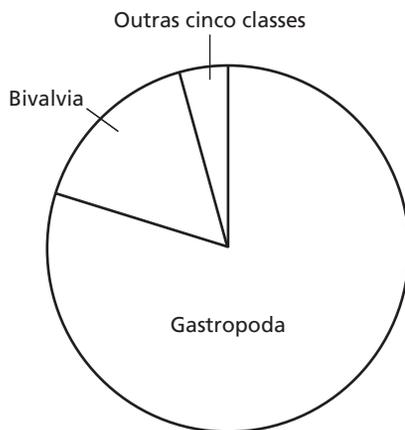


Gráfico 28.1: Diversidade relativa entre as classes de Mollusca. As cinco classes não denominadas são: Aplacophora, Monoplacophora, Polyplacophora, Scaphopoda e Cephalopoda.

O registro fóssil dos moluscos data do Cambriano Inferior (cerca de 570 milhões de anos atrás) e apenas uma das sete classes atuais (a classe Aplacophora) não deixou qualquer registro fóssil de que se tenha notícia até o momento. É fácil compreender essa ausência no registro fóssil quando se sabe que os representantes da classe Aplacophora não possuem conchas. Sem qualquer estrutura rígida semelhante às conchas dos outros moluscos, a fossilização dos aplacóforos tornou-se praticamente impossível. A **Figura 28.2** ilustra a diversidade dos moluscos ao longo do tempo geológico (desde o Cambriano Inferior até o presente). Note a presença de uma outra classe chamada Rostroconchia que foi extinta há 225 milhões de anos. Esses animais foram reconhecidos como uma nova classe em 1976 e se assemelhavam aos bivalves (classe Bivalvia).

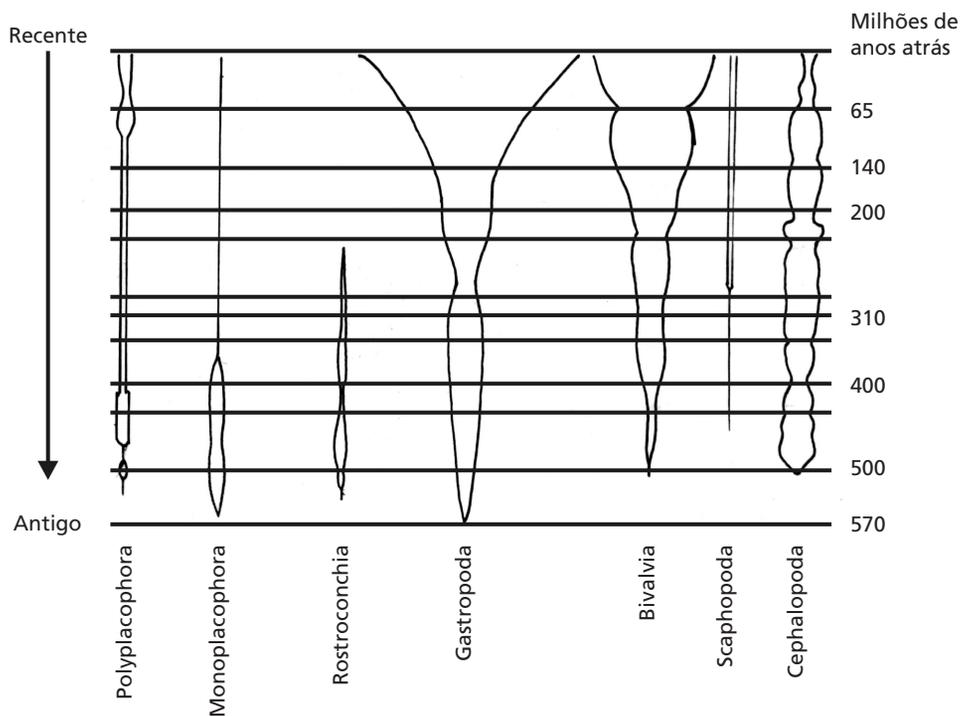


Figura 28.2: Diversidade dos moluscos no tempo geológico.

Arranjo corporal básico e funções vitais

Se você pensar em um caramujo, um marisco, uma lula e um polvo, dificilmente encontrará muitas semelhanças entre eles para agrupá-los em um único filo. De fato, os moluscos formam um dos grupos animais que possuem a maior diversidade de formas. Além dessa variação morfológica, o tamanho também pode variar entre poucos milímetros (como em alguns bivalves e gastrópodes) e 20 metros (como é o caso das lulas gigantes do gênero *Architeuthis*).

Apesar de toda essa variação na forma e no tamanho, há algumas características morfológicas e embrionárias comuns a todos os moluscos. Dessa maneira, é possível relacioná-los com base nessa relativa uniformidade e considerar o filo como um grupo natural, ou seja, monofilético. **Que características seriam estas?**

O arranjo corporal de todos os moluscos segue um padrão básico, com três regiões distintas: a cabeça, o pé e a massa visceral central (**Figura 28.3**). Os moluscos são animais protostomados, com simetria bilateral e celoma verdadeiro. A cavidade celômica, entretanto, está bastante reduzida e aparece apenas ao redor do coração (cavidade pericárdia), das gônadas, de partes dos nefrídios (órgãos excretores) e, em alguns casos, ao redor de partes do intestino (celoma perivisceral). A principal cavidade corporal é a hemocele, que é composta por vários espaços (seios) que formam o sistema circulatório aberto.

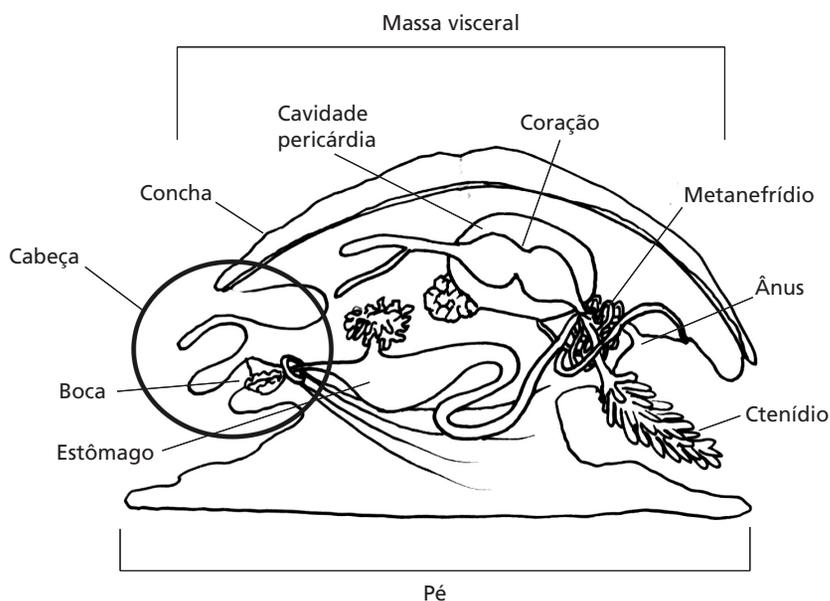


Figura 28.3: Esquema corporal do ancestral hipotético dos moluscos, dividido em três partes principais: cabeça, pé e massa visceral.

Em muitas espécies, a cabeça dos moluscos possui várias estruturas sensoriais, como olhos, estruturas de equilíbrio (estatocistos) e tentáculos. Seu corpo é recoberto por uma grossa camada de tecidos (com cutícula, epiderme e musculaturas) e, na sua porção junto à concha, há uma camada especializada chamada **manto**. Esse revestimento exerce um importante papel na organização do corpo dos moluscos, pois tem a capacidade de produzir um rígido esqueleto calcário que forma uma sólida concha (que pode ser externa em muitas espécies ou interna em outras).

O manto desses animais também pode produzir pequenas escamas, placas ou espículas (também chamadas escleritos) que ficam envolvidas pela massa corporal (como é o caso nos aplacóforos). Geralmente, o corpo dos moluscos possui um grande pé na região ventral, composto por uma forte musculatura.

Entre a massa visceral e a concha, há um importante espaço chamado **cavidade do manto** (ou cavidade palial). Essa cavidade é revestida pelo manto, que contém aglomerações de um epitélio sensorial (supostamente olfativo, chamado **osfrádio**), e possui no seu interior as brânquias (também chamadas ctenídios) e as aberturas do intestino (o ânus) e dos sistemas reprodutor (os gonóporos) e excretor (os nefridióporos). Nos moluscos aquáticos, a água circula por dentro dessa cavidade, passando pelas brânquias (renovando a obtenção de oxigênio), pelos poros excretores, pelo ânus (eliminando os retos metabólicos e alimentares), e pelos osfrádios (permitindo a percepção do ambiente).

O trato digestivo dos moluscos é completo, ou seja, possui duas aberturas, uma em cada extremidade, a boca e o ânus. Geralmente, o tubo digestivo possui especializações em determinadas partes. Por exemplo, na região anterior (região bucal), há uma estrutura em forma de língua, com muitos dentes, que é utilizada na alimentação. Essa estrutura é chamada **rádula** e está presente apenas nos moluscos. Ela é utilizada para raspar e transportar os alimentos. Na maioria das classes ocorre uma estrutura afilada e cristalina (**estilete cristalino**) que auxilia na trituração dos alimentos, funcionando como um pilão.

O sistema circulatório de todos os moluscos (exceto os cefalópodes) é aberto, ou seja, o sangue circula por vasos ou espaços cujas extremidades desembocam em uma cavidade corporal (a hemocele) ou em espaços entre os tecidos.

O sistema excretor dos moluscos é formado por um ou mais pares de **METANEFRÍDIOS**, dos quais os nefróstomas se abrem, geralmente, na cavidade que aloja o coração (cavidade pericárdia). Os poliquetas (filo Annelida) também possuem metanefrídios, como já estudamos na Aula 14.

Em geral, o sistema nervoso dos moluscos possui o seguinte arranjo: um gânglio cerebral dorsal (na região anterior), um anel nervoso que circunda o tubo digestivo, dois pares de cordões nervosos longitudinais que se conectam transversalmente por projeções nervosas (se assemelhando a uma escada) e vários gânglios pareados com diferentes graus de fusão. Os crustáceos mais primitivos também possuem esse arranjo do sistema nervoso em forma de escada, como vimos na Aula 25.

METANEFRÍDIOS

Tipo de nefrídio composto por uma estrutura em forma de funil, que se abre no celoma (pelo nefróstoma) e por um tubo que se abre no exterior do corpo (pelo nefridióporo). Retorne à Aula 14 do nosso curso para relembrar as características de um metanefrídio.



Retorne à Aula 25 do nosso curso para lembrar o arranjo do sistema nervoso em forma de escada, presente nos crustáceos primitivos.

Como são protostomados, os moluscos possuem todas as características embrionárias que estão geralmente associadas a esse padrão de desenvolvimento, ou seja, possuem uma clivagem espiral determinada e um celoma esquizocélico. Os moluscos desenvolvem uma larva do tipo trocófora (como aquela dos anelídeos), com um ou dois estágios de desenvolvimento. Em um desses estágios, forma-se uma larva típica do filo, chamada **véliger**.

A transformação (metamorfose) direta de uma larva trocófora em um juvenil, como ocorre nos quítons (classe Polyplacophora), é reconhecida como uma característica primitiva dentro do filo. Já a presença do estágio larvar véliger antes da formação do juvenil, como acontece nos gastrópodes e bivalves, é considerada uma característica derivada, ou seja, que surgiu posteriormente na evolução do grupo. Em muitas espécies, a larva trocófora ocorre ainda dentro do ovo e a véliger surge após a eclosão como uma larva nadadora. Nos cefalópodes, nos gastrópodes de água doce e em algumas espécies de gastrópodes marinhos e bivalves de água doce, não há qualquer estágio larvar, ou seja, o juvenil se desenvolve diretamente do ovo (desenvolvimento direto). A maioria dos moluscos é dióica (isto é, tem indivíduos machos e fêmeas) e algumas espécies são hermafroditas (ou seja, ambos os sexos em um indivíduo).



Se necessário, retorne à Aula 2 do nosso curso para rever os padrões de desenvolvimento embrionário dos animais celomados.

A parede corporal dos moluscos

A parede do corpo dos moluscos está composta, basicamente, por três camadas: a cutícula, a epiderme e a musculatura (**Figura 28.4**).

A cutícula é a camada mais externa. Ela é formada por aminoácidos e proteínas que têm uma constituição rígida (ou esclerotizada). A **conquina** é uma dessas proteínas, e está presente em praticamente todas as espécies. Uma outra proteína rígida, a quitina, comum no exoesqueleto dos artrópodes, está presente apenas em uma minoria dos moluscos (em alguns moluscos aplacóforos: classe Aplacophora, subclasse Caudofoveata).

A epiderme é a porção intermediária da parede corporal. Ela é composta por uma única camada de células cúbicas, cilíndricas ou em forma de colunas. Essas células são ciliadas na maior parte do corpo e estão dispostas uma ao lado da outra, sem deixar espaços (**Figura 28.4**).

Também há células glandulares na epiderme, que produzem, além da cutícula, outras substâncias (Figura 28.4).

As funções de muitas dessas células glandulares (e das substâncias que produzem) ainda são desconhecidas. Sabe-se, entretanto, que as células produtoras de muco estão localizadas principalmente na face ventral do corpo, enquanto aquelas produtoras de concha localizam-se no manto. Existem células glandulares que se encontram logo abaixo da epiderme e se prolongam até a cutícula. Essas células são chamadas glândulas subepidérmicas (Figura 28.4). Há também células sensoriais na epiderme, que atuam como receptoras de estímulos externos. Entre a epiderme e a camada de musculatura (mais interna) existe uma membrana basal ou, em algumas espécies, uma derme.

A musculatura é a porção mais interna da parede corporal dos moluscos. Ela é formada por três camadas distintas de músculos lisos: a musculatura circular, a musculatura diagonal (ou oblíqua) e a musculatura longitudinal (Figura 28.4). A musculatura circular é a mais externa, seguida pela musculatura diagonal (intermediária) e, mais internamente, pela musculatura longitudinal. A musculatura diagonal, geralmente, possui duas camadas de fibras musculares dispostas em sentidos opostos (Figura 28.4). O arranjo das camadas musculares varia entre as classes.

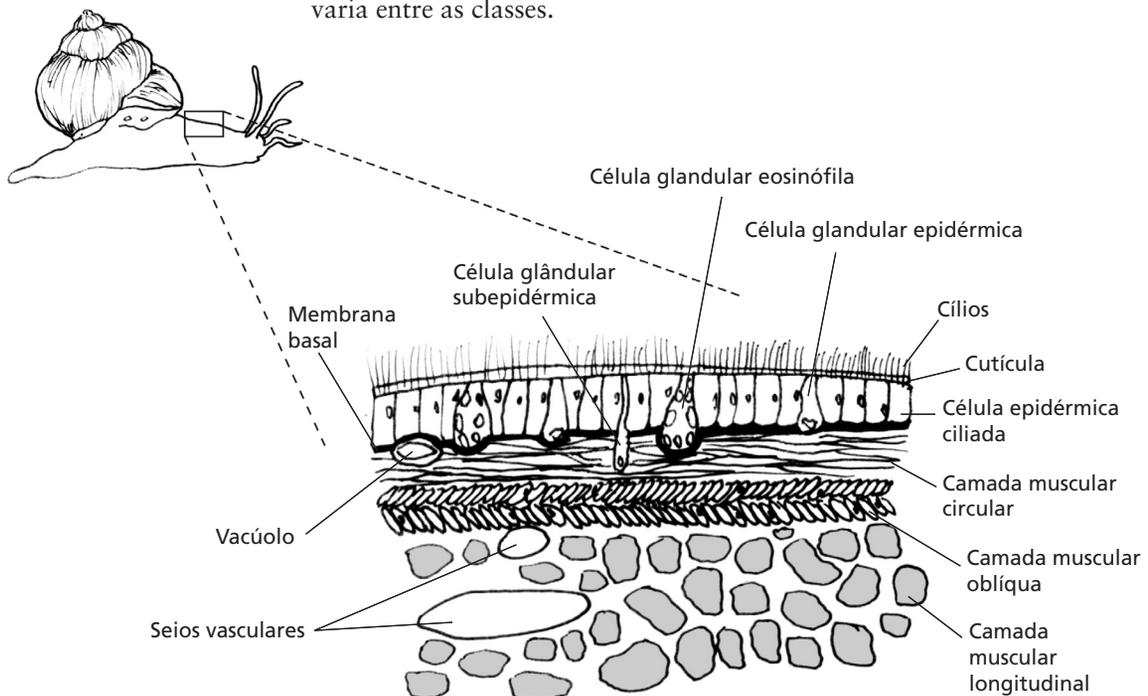


Figura 28.4: Esquema da parede corporal dos moluscos.

Cavidade do manto

Já estudamos nesta aula que a cavidade do manto (ou cavidade palial) é formada pelo espaço existente entre a concha e a massa visceral. Esse espaço é revestido pelo manto, que é a porção especializada da parede corporal que secreta a concha. Nessa cavidade, encontram-se as brânquias (ctenídios) e as saídas dos sistemas reprodutor, excretor e digestivo. Portanto, várias funções vitais dos moluscos estão associadas a essa cavidade, pois é nela que ocorre a respiração (trocas gasosas), a alimentação (no caso das espécies filtradoras) e a liberação de células reprodutivas (os gametas) e de dejetos metabólicos e digestivos.

As variações no posicionamento, no tamanho e nas funções da cavidade do manto são determinantes no sucesso adaptativo dos moluscos, ou seja, na capacidade de explorar uma variedade de habitats e estilos de vida.

Basicamente, uma corrente de água é movida para dentro da cavidade do manto para promover as trocas gasosas nos ctenídios, trazer alimentos (que ficam retidos nos ctenídios das espécies filtradoras) e levar os dejetos metabólicos (provenientes dos nefrídios) e os restos alimentares (provenientes do ânus). Essa corrente de água é criada pelo batimento de cílios situados no manto. No caso dos cefalópodes, a entrada e saída de água é promovida pela contração muscular, o que possibilita uma circulação mais intensa e rápida. A expulsão de água da cavidade palial de polvos e lulas é utilizada para o rápido deslocamento desses animais. Podemos dizer que esses animais nadam por uma **propulsão a jato**. Essa é mais uma função importante da cavidade do manto, ou seja, a rápida locomoção dos cefalópodes.

De uma forma geral, a corrente de água que passa pela cavidade palial tem um sentido de entrada (fluxo inalante) e outro de saída (fluxo exalante). O fluxo inalante (de entrada), geralmente, é ventral e o exalante (de saída) é dorsal em relação às bases das brânquias. É importante notar que o ânus e as aberturas dos nefrídios e das gônadas estão situados na corrente exalante. Assim, tanto os dejetos quanto os gametas são liberados para fora da cavidade do manto, ou seja, para o ambiente. Caso contrário, poderiam ficar retidos nas brânquias, prejudicando as trocas gasosas e outras funções vitais (**Figura 28.5**).

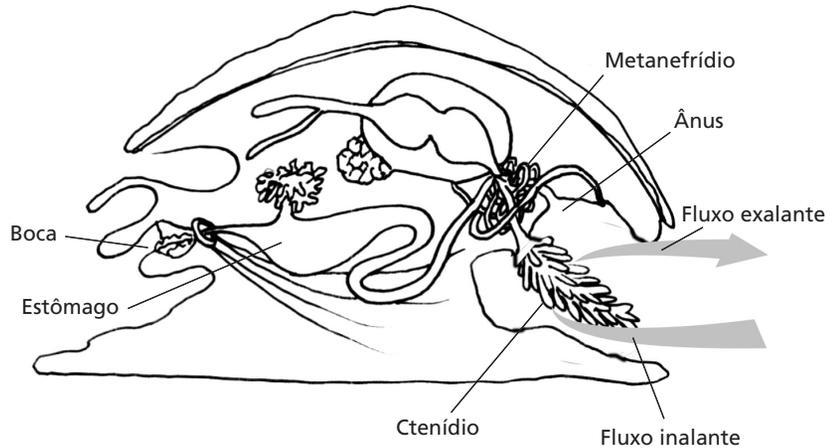


Figura 28.5: Esquema de circulação da água na cavidade do manto de um molusco.

Nos polioplacóforos (classe Polyplacophora, também conhecidos como quítons), a cavidade palial percorre longitudinalmente os dois lados do animal, formando dois sulcos ao longo do corpo, próximos ao pé. A água entra pela região anterior e pelas laterais, passa pelos ctenídios (localizados na região mediana do corpo) e, em seguida, pelos gonóporos e nefridióporos, até sair pela região posterior onde o ânus se localiza (Figura 28.6).

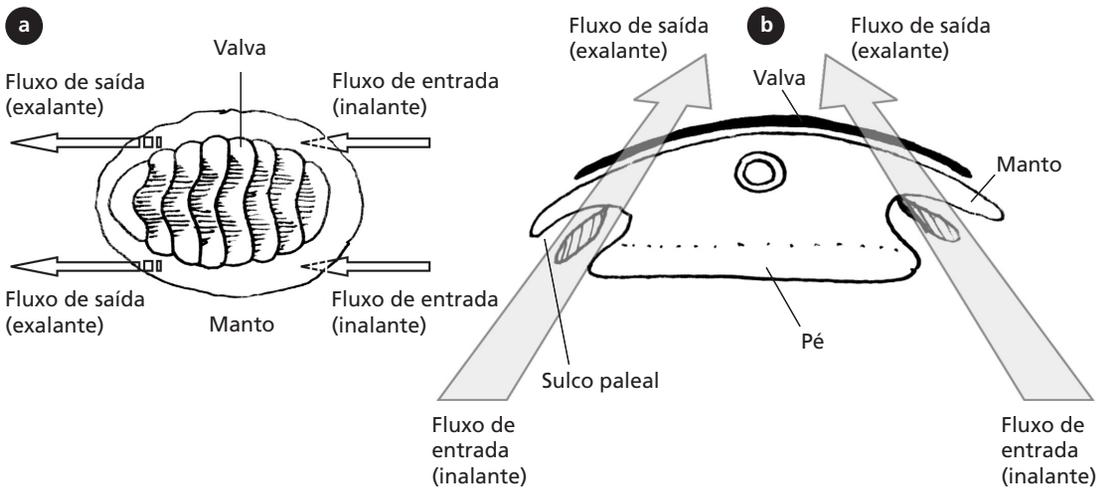


Figura 28.6: Fluxo de água pelo sulco paleal de um quíton (Polyplacophora): (a) vista dorsal; (b) corte transversal.

Os gastrópodes (classe Gastropoda) possuem uma única cavidade palial que se origina na porção posterior do corpo. Ao longo do desenvolvimento, o animal sofre uma **torção** que resulta na mudança de posicionamento dessa cavidade e dos órgãos ligados a ela. A cavidade do manto passa a ocupar uma posição anterior, após a torção (**Figura 28.7**). O processo da torção tem grande importância na evolução dos gastrópodes e há variações no posicionamento e regressão de órgãos ligados à cavidade do manto (chamados **complexos paliais**), como você verá na Aula 29. Nos gastrópodes, a água entra ventralmente na cavidade do manto e passa através dos ctenídeos. O fluxo já está na porção dorsal da cavidade quando passa pelos gonóporos, nefridióporos e, por fim, pelo ânus, carregando os gametas e dejetos para fora do corpo.

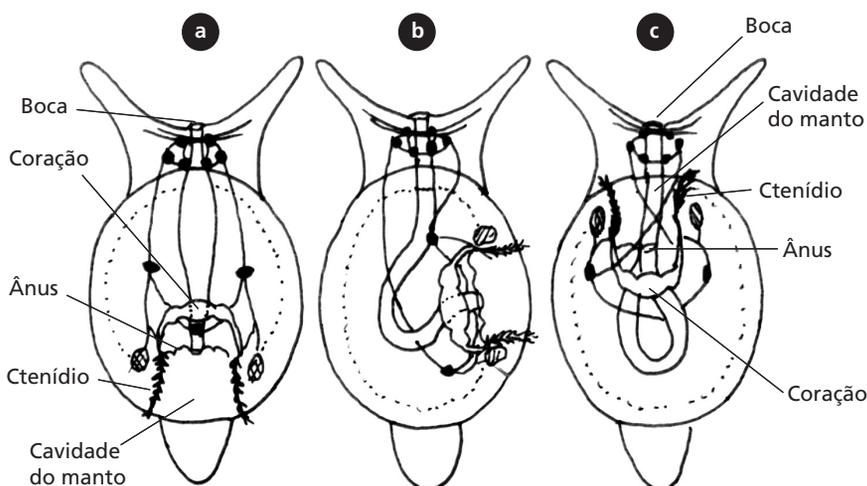


Figura 28.7: Torção nos gastrópodes, ilustrando a mudança no posicionamento da cavidade do manto, da posição posterior (a) para a posição anterior (c).

Os bivalves (classe Bivalvia) possuem um par de cavidades paliais, situadas em cada lado do pé e da massa visceral. Há duas conchas laterais (valvas) que recobrem o corpo. O manto se localiza logo abaixo das valvas, revestindo as cavidades. Os ctenídeos são grandes e especializados para reter as partículas da coluna d'água (alimentos), que são conduzidas para a boca. O manto também redobra-se para formar dois sifões, um inalante e outro exalante, que promovem o fluxo da água e sua passagem pelos ctenídeos, gonóporos, nefridióporos e ânus, antes de sair para o ambiente.

A cavidade do manto dos escafópodes (classe Scaphopoda) é alongada, seguindo o formato cônico da concha. Não há ctenídeos nesses animais e, portanto, as trocas gasosas ocorrem através do manto. A água entra por uma pequena abertura da concha e, depois de percorrer a cavidade palial, sai pelo mesmo local. Como nas outras classes, o ânus, nefrídios e gônadas se abrem na cavidade do manto.

Na maioria dos cefalópodes (classe Cephalopoda) atuais (exceto nas quatro espécies do gênero *Nautilus*), o manto não está recoberto por uma concha. Nas lulas e nos polvos, a concha é interna, reduzida e rudimentar ou ausente. Nessas espécies, o manto está livre para se estender quando a cavidade palial se enche de água, aumentando o seu volume. Isso ocorre devido à musculatura circular e longitudinal presentes nessa região. Quando essas fibras musculares se contraem, o animal expulsa vigorosamente a água por um sifão estreito. A água sai da cavidade do manto como um jato, o que promove a sua locomoção, como já estudamos. No interior dessa cavidade, estão os ctenídeos, localizam-se o ânus, os gonóporos e os nefridióporos, como nos outros moluscos.

A concha dos moluscos

A concha é produzida pela porção externa do manto e é composta, basicamente, por cristais de carbonato de cálcio envolvidos por uma rede de proteínas. Os cristais podem ser de **ARAGONITA** ou **CALCITA**, e as proteínas variam consideravelmente, mas a conchina está geralmente presente. A variação nas quantidades relativas de cristais de carbonato de cálcio e proteínas determina o quanto a concha será mais ou menos flexível e quebrável, ou seja, determina o grau de flexibilidade e desagregação da concha.

Estruturalmente, a concha possui sempre três camadas: o **periostraco** (mais externo), a **camada prismática** (mais espessa e intermediária) e a **camada nacarada** (mais interna) (**Figura 28.8**). O periostraco é composto por um tipo de conchina (proteína) semelhante àquela presente na cutícula. Essa é a porção mais orgânica da concha, enquanto as outras duas são mais mineralizadas (calcárias). A conchina também está presente nessas duas camadas, pois exerce a função de manter unidos os cristais de carbonato de cálcio (aragonita e calcita). A camada nacarada é aquela que possui a menor quantidade relativa de proteínas.

ARAGONITA E CALCITA

Cristais minerais de composição semelhante (carbonato de cálcio), mas com arranjos moleculares diferentes.

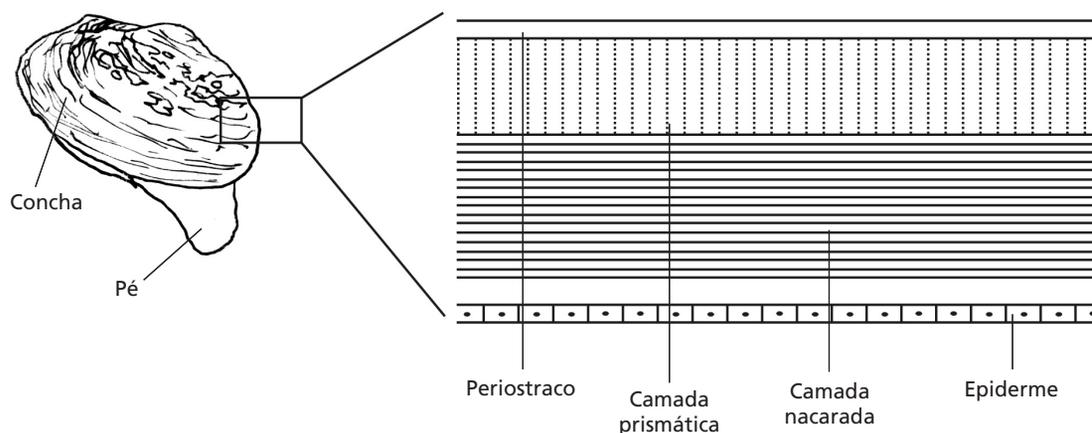


Figura 28.8: Estrutura da concha dos moluscos, exemplificada pela concha de um bivalve.

Quando um corpo estranho penetra entre o manto e a concha, o animal é capaz de produzir uma camada nacarada em volta da partícula invasora (que pode ser um animal ou um objeto), isolando-a completamente. Há certos poliquetas perfurantes (do gênero *Polydora*) que se alojam nas conchas dos mexilhões. À medida que esses animais se aproximam do manto, o bivalve aumenta a produção das camadas mineralizadas da concha naquele local, formando nódulos nacarados.



A entrada de qualquer partícula ou organismo entre a concha e o manto ocorre muito casualmente. Quando isso ocorre, o recobrimento que envolve a partícula forma um glóbulo duro, brilhante e nacarado, que conhecemos como **pérola** (Figura 28.9). Se uma pequena pedra (ou grão de areia) é introduzida propositalmente entre a concha e o manto, o processo de formação de pérolas será induzido, pois os moluscos produzem continuamente essas camadas da concha. Os pescadores introduzem cuidadosamente qualquer partícula no manto de moluscos (geralmente, bivalves) e os criam durante anos até que uma ou mais pérolas sejam produzidas. Essas pérolas devem ser polidas para obterem o valor de pedras preciosas.

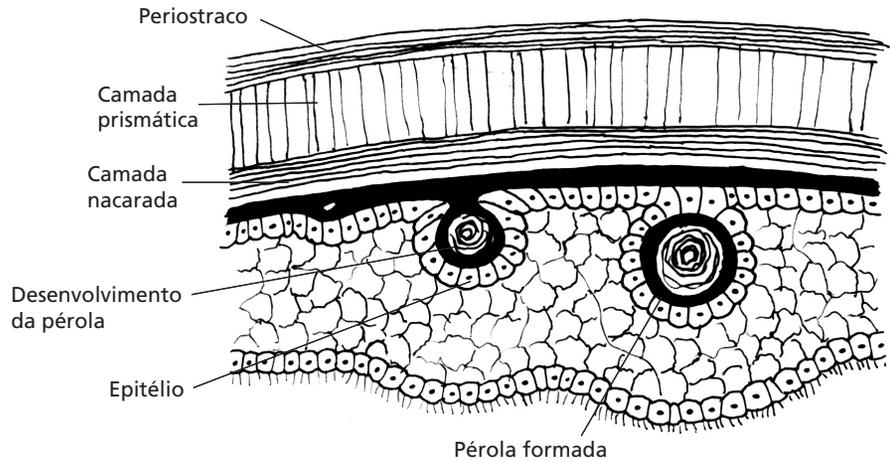


Figura 28.9: Formação de pérola pelo manto de um molusco.

A CLASSE APLACOPHORA (DO GREGO, A = NEGAÇÃO + PLACO = PLACA + PHORA = AQUELE QUE POSSUI)

A classe Aplacophora (que em grego significa sem sustentar concha) é formada por moluscos exclusivamente marinhos, de corpo alongado, cilíndrico (vermiforme) e de pequenas dimensões (alcançam, no máximo, poucos centímetros de comprimento). Esses animais habitam, principalmente, grandes profundidades (Figura 28.10).

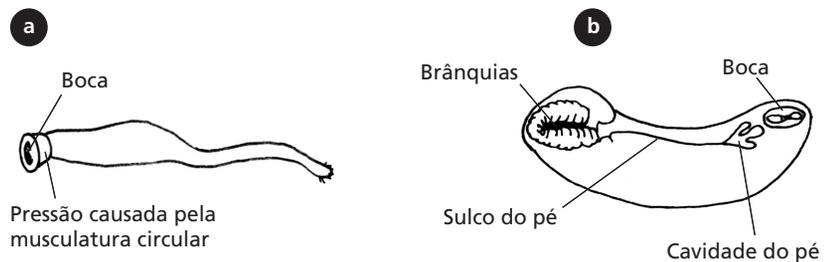


Figura 28.10: Exemplos de aplacóforos: (a) *Chaetoderma* (subclasse Caudofoveata); (b) *Neomenia* (subclasse Solenogastres).

O corpo dos aplacóforos possui escamas ou espículas calcárias envolvidas na cutícula externa. Essas estruturas calcárias são produzidas por células presentes na epiderme. A cavidade do manto é rudimentar e eles não possuem olhos, tentáculos, estatocistos, estiletos cristalinos e nefrídios.

A ausência de concha dificultou a fossilização desses animais e, conseqüentemente, o acúmulo de conhecimentos sobre a evolução do grupo. Inicialmente, acreditava-se que os aplacóforos e os quátons (poliplacóforos) formavam uma classe, que foi denominada Amphineura. Na década de 1950, esse grupo foi separado em duas classes diferentes (Aplacophora e Polyplacophora). A confusão permaneceu por algum tempo dentro do grupo dos aplacóforos, especialmente em relação às duas subclasses Caudofoveata e Solenogastres. Alguns autores consideravam Caudofoveata e Aplacophora (formada, então, apenas pelos Solenogastres) como duas classes distintas. Atualmente, os grupos Caudofoveata e Solenogastres são considerados subclasses da classe Aplacophora, que formam um grupo natural (ou seja, monofilético). Esta é a classificação que iremos considerar no nosso curso.

Há cerca de 120 espécies de Caudofoveata conhecidas. Esses animais possuem o corpo vermiforme, de pequenas dimensões (entre 4 e 140mm), recoberto por escamas calcárias, com uma cabeça reduzida e sem nefrídios (Figura 28.10). Possuem rádula, brânquias (ctenídios) e os sexos são separados (ou seja, são dióicos). Vivem enterrados em fundos lamosos e alimentam-se de microorganismos e detritos. Essas características são consideradas as mais primitivas entre os moluscos atuais e, por isso, aproximam o grupo ao **ANCESTRAL (HIPOTÉTICO)** comum dos moluscos.

São conhecidas cerca de 250 espécies de Solenogastres. Esses animais se assemelham bastante aos Caudofoveata, pois também têm o corpo vermiforme, coberto de escamas ou espículas calcárias, com a cabeça reduzida, e não possuem nefrídios. Entretanto, a maioria não possui ctenídios e rádula, e todas as espécies conhecidas são hermafroditas e carnívoras (alimentam-se de outros animais, como cnidários). O pé dos solenogastros é formado por um sulco raso na região ventral mediana, chamado sulco pedal (Figura 28.10). Além disso, esses animais têm vida livre e não se enterram. Geralmente, são encontrados sobre cnidários, freqüentemente se alimentando destes.

**ANCESTRAL
HIPOTÉTICO**

Aquele animal do qual, em hipótese, descendem outros.

A CLASSE MONOPLACOPHORA (DO GREGO, *MÓNOS* = ÚNICO + *PLACO* = PLACA + *PHORA* = AQUELE QUE POSSUI)

Até 1952, a classe Monoplacophora (que em grego significa com uma concha única) era conhecida apenas por registros fósseis da era Paleozóica. A Expedição Galathea, promovida pelos holandeses em 1952, coletou os primeiros exemplares vivos, denominados *Neopilina galathea*, a cerca de 2.000m de profundidade próximo ao litoral da Costa Rica. Atualmente, há cerca de 25 espécies descritas, pertencentes a seis gêneros (*Neopilina*, *Laevipilina*, *Micropilina*, *Monoplacophorus*, *Vema* e *Rokopella*). Todas as espécies foram coletadas em grandes profundidades (no mínimo, a 2.000m).

Além de possuírem uma única concha, os monoplacóforos também se distinguem dos outros moluscos por possuírem alguns pares de órgãos repetidos em série. Esse arranjo seriado também aparece, em menor extensão, nos quítons (classe Polyplacophora). Por exemplo, os monoplacóforos possuem uma cavidade do manto rasa situada ao redor do pé (ventral), formando um sulco lateral. Nessa cavidade, encontram-se três a seis pares de ctenídios. Internamente, há também outros órgãos repetidos, como dois pares de gônadas, três a sete pares de metanefrídios e dois pares de átrios no coração. Os monoplacóforos possuem uma cabeça pequena sem olhos e com tentáculos em torno da boca, um sistema nervoso com cordões laterais e transversais (como uma escada), um sistema digestivo linear com rádula, estilete cristalino, estômago e ânus (Figura 28.11).

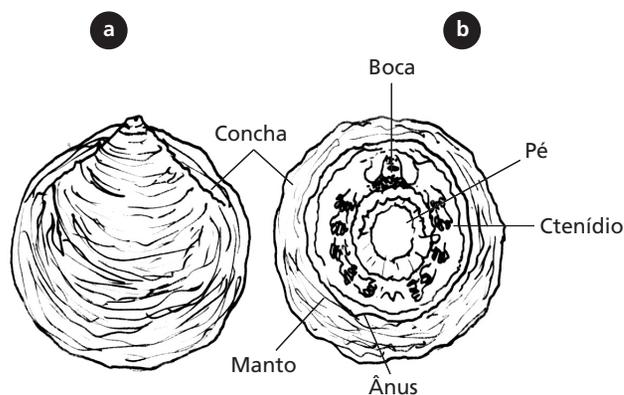


Figura 28.11: Exemplo de um monoplacóforo (classe Monoplacophora): (a) vista dorsal; (b) vista ventral.

A CLASSE POLYPLACOPHORA (DO GREGO, *POLY* = MUITOS + *PLACO* = PLACA + *PHORA* = AQUELE QUE POSSUI)

Os quítons ou polioplacóforos possuem um corpo alongado e achatado dorso-ventralmente, coberto por sete a oito placas calcárias (valvas) que se sobrepõem na porção dorsal, na qual há uma camada articulada (Figura 28.12).

O manto forma um grosso cinturão que rodeia todo o corpo e pode cobrir parcialmente ou totalmente as valvas. Geralmente, a epiderme desse cinturão possui espinhos, escamas ou fragmentos calcários ou quitinosos. A cavidade do manto se forma como um sulco ao redor do corpo, como nos monoplacóforos. Essa cavidade sustenta de seis a mais de 80 pares de ctenídios bipectinados (ou seja, com duas ramificações) (Figura 28.12). Os quítons possuem um par de metanefrídios que se abrem na cavidade do manto, como já estudamos anteriormente. Quando o animal está aderido ao substrato, o sulco formado pela cavidade do manto torna-se fechado como um tubo (sifão) e os batimentos dos cílios dos ctenídios promovem uma corrente d'água que entra anteriormente (fluxo inalante) e sai posteriormente (fluxo exalante). Dessa forma, ocorre a troca gasosa através dos ctenídios e o fluxo d'água carrega para fora do corpo os dejetos metabólicos, os gametas e as fezes.

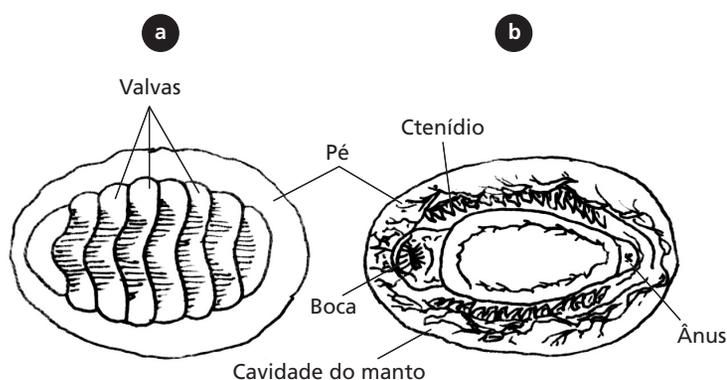


Figura 28.12: Exemplo de um quíton (subclasse Polyplacophora): (a) vista dorsal; (b) vista ventral.

Os quítons possuem um trato digestivo completo e linear com boca, rádula, estômago, intestino e ânus (**Figura 28.12**). A maioria se alimenta de algas, e apenas poucas espécies são carnívoras. Apesar disso, esses animais não possuem estilete cristalino que, por atuar como um pilão, auxiliaria na quebra da celulose das algas. **Como explicar essa aparente contradição?** Os quítons possuem glândulas especializadas na produção de amilases (enzimas capazes de quebrar polissacarídeos, ou seja, longas moléculas de açúcar, como a celulose). Essas glândulas, chamadas **glândulas de açúcar**, lançam suas enzimas para dentro do estômago, onde ocorre a digestão.

O sistema nervoso dos quítons é simples, sem gânglios, exceto na região da boca. Ele está arranjado como uma escada, com cordões laterais e várias conexões transversais. Esses animais não possuem estatocistos, tentáculos e olhos na cabeça, ou seja, o sistema sensorial é rudimentar. Entretanto, há um órgão chamado **esteta** (do grego, *aisthetés* = que percebe pelos sentidos), derivado do manto e muito abundante que se estende através de orifícios nas valvas. Os estetas funcionam como fotorreceptores, mas também parecem estar associados à secreção de periostraco.

Os quítons são dióicos e desenvolvem uma larva trocófora que sofre metamorfose para formar diretamente o juvenil, ou seja, não ocorre o estágio de larva véliger entre os polioplacóforos. Há cerca de 1.000 espécies de quítons descritas, que se distribuem desde regiões rasas até grandes profundidades.

RESUMO

Os moluscos formam um dos maiores e mais diversos filios de animais. Apesar da grande variedade de tamanhos e formas, o corpo dos moluscos pode ser dividido em três partes: cabeça, pé e massa visceral.

Os moluscos são animais celomados e protostomados. A cavidade celômica está limitada à área em torno do coração, das gônadas, de partes dos nefrídios (órgãos excretórios) e, em alguns casos, ao redor de partes do intestino (celoma perivisceral).

A hemocele é a maior cavidade do corpo. Como são protostomados, possuem todas as características embrionárias associadas a esse padrão de desenvolvimento, como: clivagem espiral determinada e celoma esquizocélico.

O manto e a sua cavidade são importantes características dos moluscos. O manto produz a concha e reveste uma parte da massa visceral que forma a sua cavidade. Nela estão as brânquias e as aberturas das gônadas, dos nefrídios e do intestino (o ânus).

O pé desses animais é um órgão locomotor ventral formado por fortes musculaturas, geralmente em forma de sola. A massa visceral contém vários órgãos e sistemas vitais e a cabeça apresenta órgãos sensoriais (como olhos, estatocistos e tentáculos) nos moluscos mais complexos.

O sistema digestivo é completo, com boca, estômago, intestino e ânus. A rádula (estrutura exclusiva dos moluscos) é utilizada para raspar o substrato e obter o alimento. Está presente em todos os grupos, exceto nos bivalves e aplacóforos da subclasse Solenogastres.

O sistema excretor é formado, geralmente, por pares de nefrídios. O sistema circulatório é aberto com um coração e seios, exceto nos cefalópodes que possuem um sistema fechado.

O sistema nervoso é, geralmente, complexo, formado por dois cordões nervosos interligados por projeções transversais, arranjados como uma escada. A larva primitiva dos moluscos é a trocófora e os grupos mais derivados possuem um estágio de larva exclusivo, chamado véliger. A maioria dos moluscos é dióica, mas o hermafroditismo também pode ocorrer.

A classe Aplacophora é caracterizada pela ausência de concha. Seus representantes têm um corpo vermiforme, coberto por espículas ou escamas calcárias. A classe é formada por duas subclasses: Caudofoveata e Solenogastres.

A classe Monoplacophora se caracteriza por possuir uma única concha achatada e vários órgãos seriados, como ctenídios, gônadas e metanefrídios.

A classe Polyplacophora é a única que possui de sete a oito valvas semi-articuladas. Também possuem uma série de seis a mais de 80 ctenídios arranjados em série na cavidade do manto que rodeia o corpo.

EXERCÍCIOS

1. Você está no laboratório de Zoologia e recebe três animais para identificar. Você sabe que os três são moluscos, mas as únicas informações confiáveis que possui estão relacionadas a algumas características desses animais. No quadro a seguir, estão listadas essas características de cada animal. Diga a qual grupo (classe ou subclasse) cada um deles pertence e justifique a sua resposta.

	Animal A	Animal B	Animal C
Características	Sistema circulatório fechado, concha interna, cavidade do manto musculosa e flexível.	Corpo vermiforme coberto por espículas calcárias (sem concha). Não possui rádula.	Corpo cônico, com cavidade do manto alongada e sem ctenídios.

2. Que características dos moluscos os distinguem de outros filós?
3. Como podemos dividir o corpo de um molusco?
4. Como se formam as pérolas?
5. Apesar de serem quase todos herbívoros, os quítons não possuem estilete cristalino. Que importante estrutura permite a digestão eficiente das algas ingeridas? Justifique.

AUTO-AVALIAÇÃO

É importante que você tenha compreendido as características morfológicas e fisiológicas gerais dos membros do filo Mollusca e, particularmente, dos representantes das classes Aplacophora, Monoplacophora e Polyplacophora. Você está preparado para avançar para a Aula 29 se compreendeu bem essas características e respondeu corretamente às questões propostas nos exercícios.

INFORMAÇÕES SOBRE A PRÓXIMA AULA

Na próxima aula, nós continuaremos o estudo do filo Mollusca. Você será apresentado às principais características morfológicas e biológicas dos membros da classe Gastropoda.

Ao final desta aula, você deverá ser capaz de:

- Conhecer as características morfológicas dos representantes da classe Gastropoda.
- Distinguir as subclasses de gastrópodes: Prosobranchia, Opisthobranchia e Pulmonata, assim como algumas das principais ordens.
- Discutir alguns aspectos relativos à morfologia e evolução dos gastrópodes e seus subgrupos.

Pré-requisitos

Aulas 1 a 28, especialmente a última.

Disciplina Introdução à Zoologia.

Noções básicas sobre Citologia e Histologia.

INTRODUÇÃO

Na aula anterior, você estudou as características gerais dos moluscos, animais protostomados, esquizocelomados, que apresentam um tegumento úmido devido à presença de numerosas glândulas de muco, que possuem um tipo característico de brânquia, chamado ctenídio, e um corpo dividido em três regiões distintas: (1) região bucal ou cabeça (onde estão as concentrações nervosas e a maioria dos órgãos dos sentidos e a rádula), (2) um pé muscular (às vezes adaptado para natação) e (3) a massa visceral dorsal (onde estão os órgãos de digestão, reprodução e excreção), envolvida pelo manto e protegida pela concha.

Você também estudou que o filo Mollusca é dividido em sete classes: Aplacophora, Monoplacophora, Polyplacophora, Scaphopoda, Gastropoda, Bivalvia e Cephalopoda.

A classe Gastropoda (do grego, *gaster*, *gastros* = ventre, área ventral + *podos* = pé) é a mais numerosa e a mais diversificada dentre os moluscos e nela são conhecidas, aproximadamente, 15.000 espécies fósseis e mais de 40.000 espécies viventes, estas últimas representando cerca de 80% de todos os moluscos atuais. Nessa classe estão incluídos aqueles moluscos que possuem uma concha única e espiralada, como os caramujos e caracóis, embora esta concha possa ser reduzida, interna ou ausente, como nas lesmas e nudibrânquios.

Os gastrópodes podem ser marinhos, de água doce ou terrestres e, tipicamente, locomovem-se muito lentamente. Apresentam hábitos alimentares bastante variados, assim como também apresentam aspectos bionômicos, morfológicos e evolutivos bastante interessantes. Algumas espécies são de importância médico-sanitária e outras de importância agrícola.

Nesta aula, todos esses aspectos que envolvem a classe Gastropoda, bem como sua diversidade, serão alvos dos nossos estudos.

Assim como vimos em crustáceos (Aulas 25 e 26), os gastrópodes fornecerão um bom exemplo para vocês relacionarem, mais uma vez, modificações bem-sucedidas com aumento de diversidade e sucesso evolutivo!

A CLASSE GASTROPODA

Características gerais

Os gastrópodes são moluscos assimétricos (**Figura 29.1**), que apresentam as seguintes características:

- cabeça anterior bem desenvolvida, com estatocistos, um a dois pares de tentáculos cefálicos e um par de olhos (na base ou na extremidade de um dos pares de tentáculos, denominado tentáculo ótico; olhos reduzidos ou ausentes em alguns grupos);
- pé longo e ventral, que pode estar modificado para nadar ou escavar em alguns grupos;
- concha única e torcida em espiral, dentro da qual o corpo pode ser retraído, ou a concha pode ser reduzida ou ausente;
- maioria com uma rádula raspadora complexa e com um estilete cristalino;
- excreção por um ou dois nefrídios;
- manto formando uma cavidade palial na qual se localizam os osfrádios, glândulas hipobranquiais e um a dois ctenídios, que podem ser substituídos por um “pulmão”;
- torção de 90° a 180° da massa visceral e do manto, de forma que a cavidade do manto ou palial se abre anteriormente sobre a cabeça, e o intestino e o sistema nervoso se apresentem torcidos.

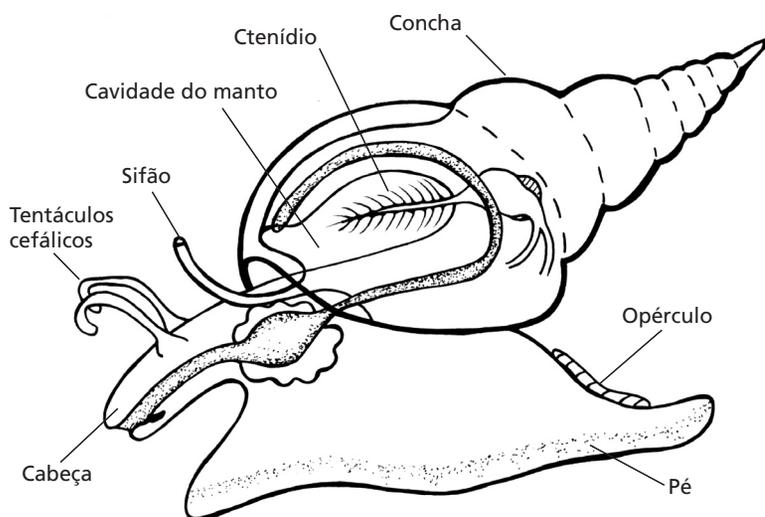


Figura 29.1: Aspecto geral do corpo de um gastrópode.

A concha dos gastrópodes

Podem ser observados os mais diversos tipos de conchas entre os gastrópodes, em relação à forma, às esculturações e ao tamanho. Existem conchas microscópicas e outras maiores que 70cm.

A forma típica é de uma concha cônica e espiralada em torno de um eixo central ou **columela** (Figura 29.2). Cada volta ou **espira** é demarcada por linhas ou **suturas**. A maior espira é aquela na qual o corpo fica abrigado e nela se localiza a **abertura da concha**, por onde o pé e a cabeça se retraem. A espira maior e a abertura podem se mostrar alongadas formando um **canal sifonal** para abrigar um **sifão**, quando presente. Na extremidade oposta à abertura observam-se as primeiras e menores espiras que formam o **ápice da concha**, remanescente da concha da larva ou **protoconcha**, e geralmente se diferenciam das demais espiras pela cor ou pela esculturação.

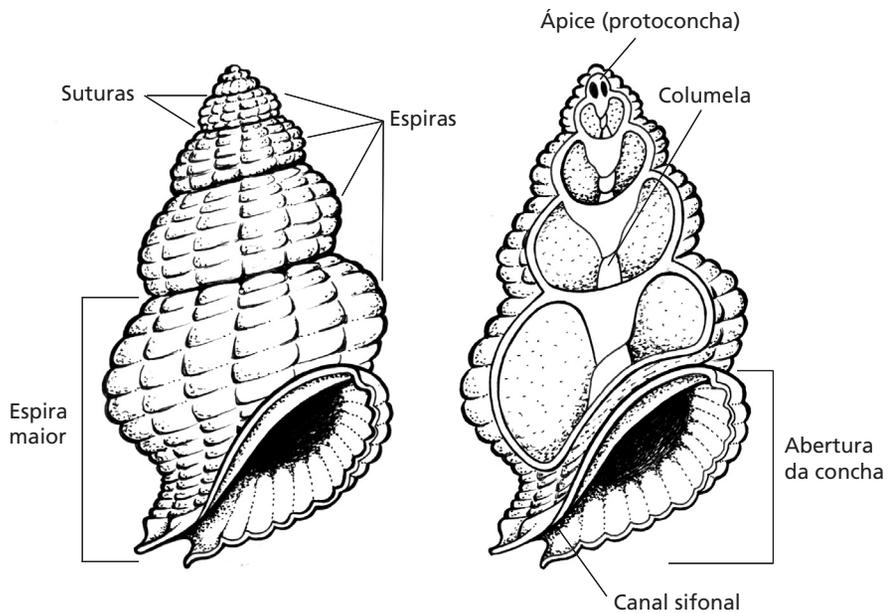


Figura 29.2: Estrutura da concha de um gastrópode.

DEXTRÓGIRO

Que se volta ou que gira para a direita.

SINISTRÓGIRO OU LEVÓGIRO

Que se volta ou que gira para a esquerda, no sentido contrário aos ponteiros do relógio.

A maioria das espécies de gastrópodes apresenta concha que se espiralou para o lado direito, isto é, a abertura da concha se localiza do lado direito da columela e as espiras são denominadas **DEXTRÓGIRAS**, enquanto outras são **SINISTRÓGIRAS OU LEVÓGIRAS** (abertura do lado esquerdo da columela). Algumas espécies apresentam um disco córneo na superfície dorsal do pé, chamado **opérculo**, que serve para fechar a abertura quando o animal se retrai para dentro da concha, proporcionando-lhe maior segurança (Figura 29.1).

Alguns gastrópodes primitivos (arqueogastrópodes) apresentam a concha na forma de um cone baixo, quase **PATELIFORME**, com pouca ou nenhuma espiral visível, como nas espécies de *Fissurella*, cujas conchas lembram a forma de um pequeno vulcão (Figura 29.3).

PATELIFORME

Diz-se de algum objeto ou estrutura que tem forma de prato.

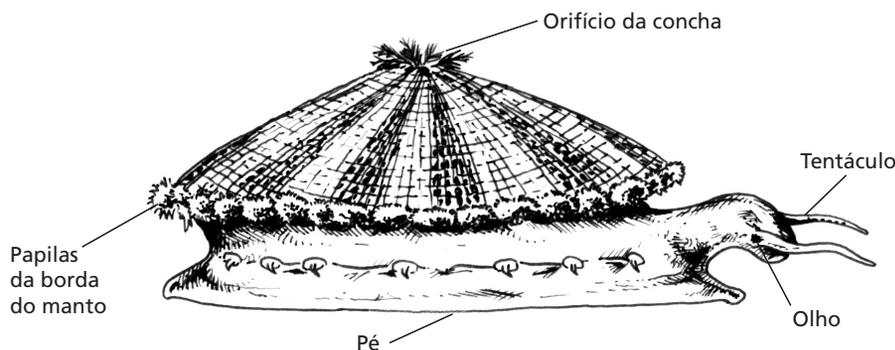


Figura 29.3: *Fissurella*, um arqueogastrópode da subclasse Prosobranchia, com uma concha não espiralada. Nota-se, na parte superior da concha, um orifício por onde se expõem as papilas da borda do manto e por onde passa a corrente exalante.

A torção do corpo

Todos os gastrópodes sofrem torção da massa visceral durante seu desenvolvimento e essa sinapomorfia do grupo foi, sem dúvida, o evento mais marcante na diferenciação dessa classe durante a evolução dos moluscos.

A torção ocorre ainda na fase larval, durante o último estágio da larva *véliger*, e representa a rotação de 180°, no sentido anti-horário, da massa visceral e do manto-concha com relação à cabeça e ao pé. As estruturas e órgãos viscerais que ficavam do lado esquerdo da larva passam a ficar no lado direito do adulto (Figura 29.4). Essa torção não possui relação com o enrolamento em espiral da concha, mas o estudo de registros fósseis indica que, possivelmente, esses dois fatos coevoluíram.

Após a torção, a cavidade do manto e o ânus passam a se posicionar acima e um pouco atrás da cabeça. O trato digestivo passa a ter a forma de "U" e os cordões nervosos longitudinais, após se conectarem com o gânglio visceral, passam a formar a figura de um "8". Evolutivamente falando, a torção nesta fase foi bastante vantajosa, pois a larva passou a retraindo primeiro a cabeça e o véu para dentro da cavidade do manto, proporcionando-lhe mais segurança com relação aos predadores. Observe na Figura 29.4 que a larva, antes da torção, retraía primeiro o pé e depois a cabeça, ficando esta muito vulnerável na abertura da concha.

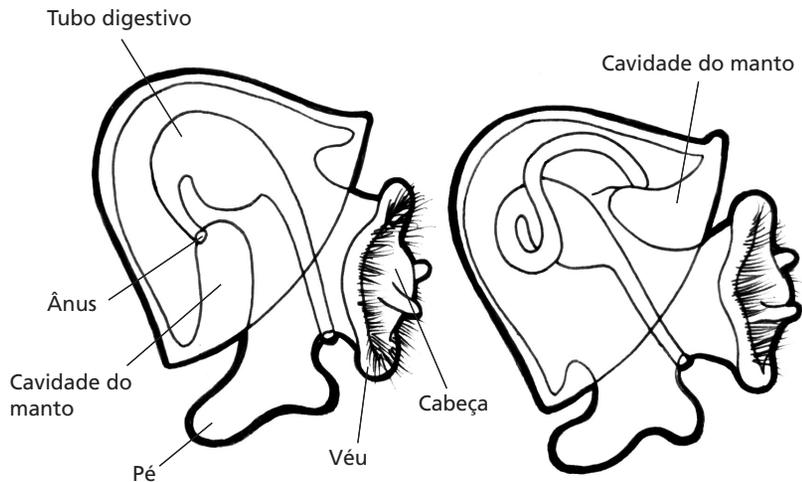


Figura 29.4: Uma larva véliger, antes e depois da torção, em vista lateral.

Quando pensamos no adulto, vemos que a torção foi também vantajosa para essa fase, já que a água que entra na corrente inalante da cavidade do manto vem da frente do gastrópode e é, portanto, uma água não agitada, com menos impurezas (Figura 29.5).

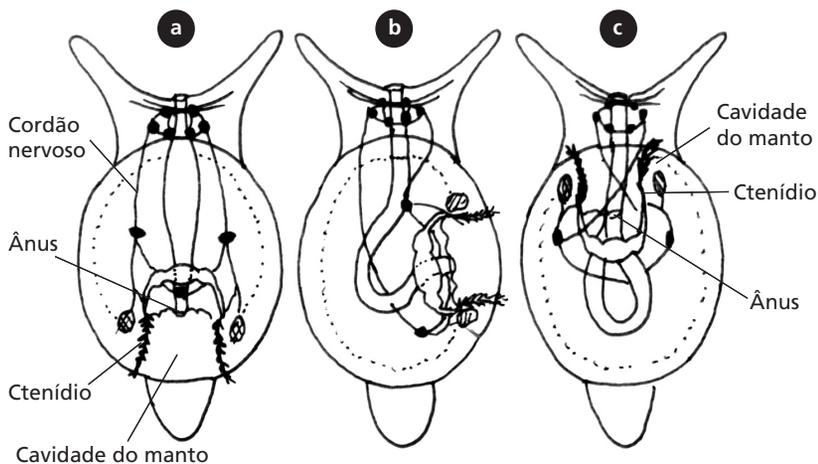


Figura 29.5: Variação da posição da cavidade do manto em gastrópodes adultos conforme a torção. (a) Um adulto hipotético pré-torção; (b) um estágio intermediário de torção, como pode ser visto em alguns gastrópodes (cerca de 90°); (c) um estágio de torção total (cerca de 180°). Nota-se o trato digestivo em "U" e o sistema nervoso cruzado.

Pensando bem, uma vez que o ânus e os nefridióporos se localizam na cavidade do manto, não seria anti-higiênico jogar os materiais excretados sobre a cabeça? Com toda a certeza! Entretanto, a “evolução” encontra solução para tudo e aquilo que ela não soluciona, se extingue!

Assim, uma das soluções foi o surgimento de fendas e orifícios na concha, na direção do fluxo exalante da cavidade do manto, de forma que a água passa primeiramente nos ctenídios, depois pelo gonóporo, nefridióporo e ânus e, posteriormente, é lançada para fora, longe da cabeça e de seus órgãos dos sentidos através desses orifícios. Isso pode ser visto em alguns gastrópodes mais primitivos, como a *Fissurella*, mostrado na **Figura 29.3**, cuja concha possui um orifício superior, ou nos famosos *Haliotis* ou abalones, que possuem uma série de orifícios ao longo da parte dorsal da concha (**Figura 29.6**).

Outra solução surgida em algumas espécies foi o desenvolvimento de um longo sifão inalante, formado por uma dobra do manto, que capta água limpa de uma área longe da cabeça, ou seja, longe de onde os dejetos são despejados (**Figura 29.1**).

Enquanto muitos prosobrânquios (veja classificação no próximo subitem) retêm a torção total, outros gastrópodes sofreram vários graus de **distorção**, perda de ctenídio e outras modificações. O processo de distorção conduz a cavidade do manto e alguns órgãos paliais de volta para cerca de 90° do lado direito, e, em alguns poucos casos, há volta total da cavidade para a parte de trás do animal. Provavelmente, a pressão da distorção, juntamente com a presença de uma concha assimétrica que permite maior crescimento do corpo do lado esquerdo, levou a reduções e perdas de estruturas do lado direito.

A torção da massa visceral também possibilitou alcançar um ponto de equilíbrio na sustentação de uma concha assimétrica e mais pesada que o próprio animal, permitindo que esse organismo a sustentasse mais facilmente durante a locomoção.

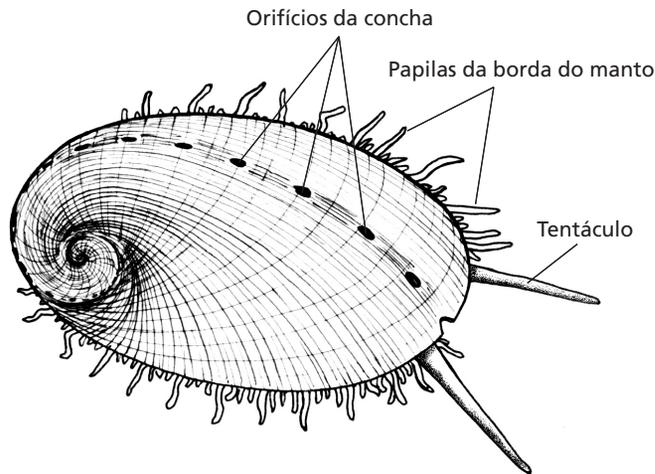


Figura 29.6: Uma espécie de *Haliotis*, abalone, mostrando os orifícios da concha por onde sai a corrente exalante.

Classificação

A classificação dos gastrópodes tem sido bastante discutida e modificada desde os tempos de Cuvier. As propostas de Milne-Edwards (1848) e de Spengel (1881) têm sido as mais adotadas pelos malacologistas modernos. O primeiro baseou sua classificação nos órgãos respiratórios e reconheceu três subclasses: Prosobranchia, Opisthobranchia e Pulmonata. Spengel, por sua vez, baseou sua proposta no sistema nervoso e dividiu os gastrópodes em Streptoneura e Euthyneura, sendo Streptoneura equivalente a Prosobranchia e Euthyneura correspondendo a Opisthobranchia mais Pulmonata.

Em 1997, Ponder e Lindberg propuseram dividir os gastrópodes em duas subclasses: Eogastropoda e Orthogastropoda, com base em uma análise filogenética com utilização de dados morfológicos. Em 1998, Winnepenninckx, Steiner, Backeljau e De Wachter discutiram a filogenia dos gastrópodes com base em dados moleculares. Entretanto, até o momento, não há consenso a respeito de uma classificação para o grupo que melhor reflita sua evolução, e muita discussão ainda tem sido dedicada a esse assunto. Assim, adotaremos aqui a classificação tradicional, da forma apresentada por Brusca e Brusca (2003).

Subclasse Prosobranchia

- Concha geralmente espiralada, mas também pode ser cônica ou levemente tubular.
- Cavidade palial anterior ou perto da cabeça, com osfrádios, nefridióporos, ctenídios e ânus.
- Cabeça com olhos nas bases dos tentáculos.
- Pé com sola plana e com opérculo calcário ou córneo para fechar a abertura da concha.
- Rádula variável ou ausente.

Os prosobrânquios formam a maior subclasse de gastrópodes. A maioria das espécies é marinha, mas também são conhecidas muitas formas de água doce e algumas poucas terrestres.

São divididos em três ordens:

- **Archaeogastropoda** (os mais primitivos, concha com camada nacarada, algumas com orifícios ou fissuras, um a dois ctenídios **BIPECTINADOS**, cavidade do manto sem sifão, dois nefrídios, geralmente dióicos);
- **Mesogastropoda** (concha não nacarada e abertura sem canal sifonal, geralmente há opérculo córneo, sifão em geral ausente, um ctenídio **MONOPECTINADO**, um nefrídio, dióicos);
- **Neogastropoda** (concha não nacarada e abertura com canal sifonal, opérculo córneo, sifão presente, um ctenídio monopectinado, um nefrídio, dióicos).

Subclasse Opisthobranchia

- Concha reduzida, interna ou ausente.
- Cabeça com um ou dois pares de tentáculos e/ou rinóforos.
- Distorção das vísceras e do sistema nervoso.
- Cavidade do manto do lado direito ou posterior.
- Um nefrídio e um ctenídio em geral.
- Monóicos (hermafroditas).

Os opistobrânquios incluem muitas formas marinhas. O corpo da maioria dos representantes desse grupo mostra evidências de distorção. Em muitas espécies de opistobrânquios faltam a concha, a cavidade palial e as brânquias, sendo a respiração feita diretamente através do tegumento, que pode possuir numerosas projeções e dobras para aumentar a superfície onde ocorrem as trocas gasosas.

CTENÍDIOS MONOPECTINADOS E BIPECTINADOS

Diz-se que o ctenídio é monopectinado quando há filamentos apenas de um dos lados do eixo central (como um pente) e bipectinado quando há filamentos de ambos os lados do eixo central.

Essa subclasse é dividida em diversas ordens e existem ainda muitas controvérsias entre os pesquisadores sobre sua condição monofilética.

Uma das ordens mais conhecidas de opistobrânquios é **Nudibranchia**, cujos representantes são conhecidos como lesmas-do-mar. Esses organismos são geralmente muito coloridos, não apresentam concha nem ctenídios. Conseqüentemente, sua respiração é tegumentar ou feita por brânquias secundárias ou pseudobrânquias, como os **ceratos** (expansões do tegumento) ou **plumas branquiais** (possivelmente homólogas aos ctenídios). A parte anterior do corpo possui um par de tentáculos (chamados **rinóforos**) que são estruturas quimiossensoriais (Figura 29.7).

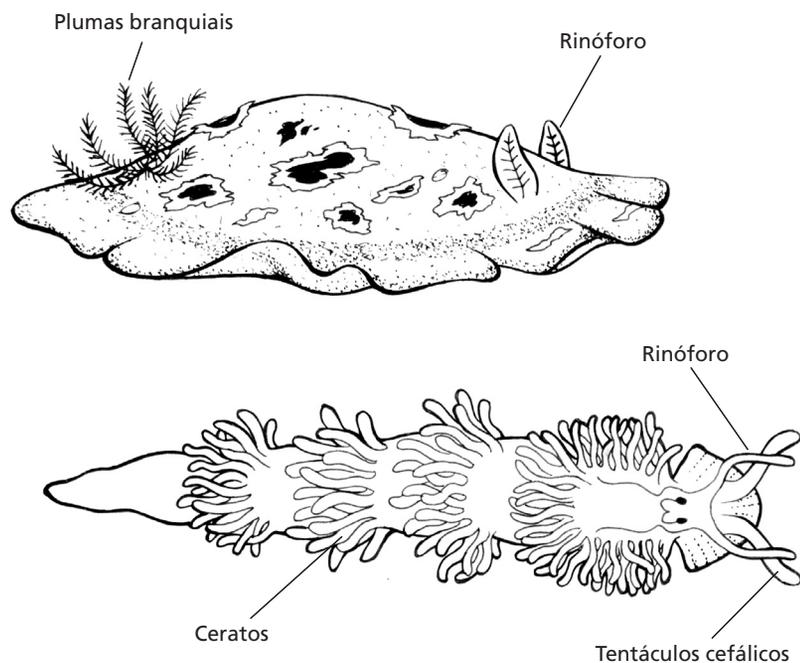


Figura 29.7: Aspecto geral de dois gastrópodes nudibrânquios.

Subclasse Pulmonata

- Concha em espiral ou ausente.
- Um ou dois pares de tentáculos.
- Cavidade do manto anterior e fechada, com revestimento vascular, funcionando como um “pulmão”.
- Ctenídios ausentes.
- Um nefrídio.
- Monóicos (hermafroditas).

Os pulmonados são as lesmas terrestres e os caramujos terrestres e de água doce, embora existam algumas poucas espécies marinhas. O nome da subclasse refere-se ao fato de a cavidade do manto se tornar vascularizada, capaz de retirar o oxigênio do ar, como um pulmão. As bordas da cavidade do manto se dobram, tornando essa cavidade totalmente fechada, exceto por uma pequena abertura do lado direito, chamada **pneumóstomo**, por onde o ar entra e sai (Figura 29.8).

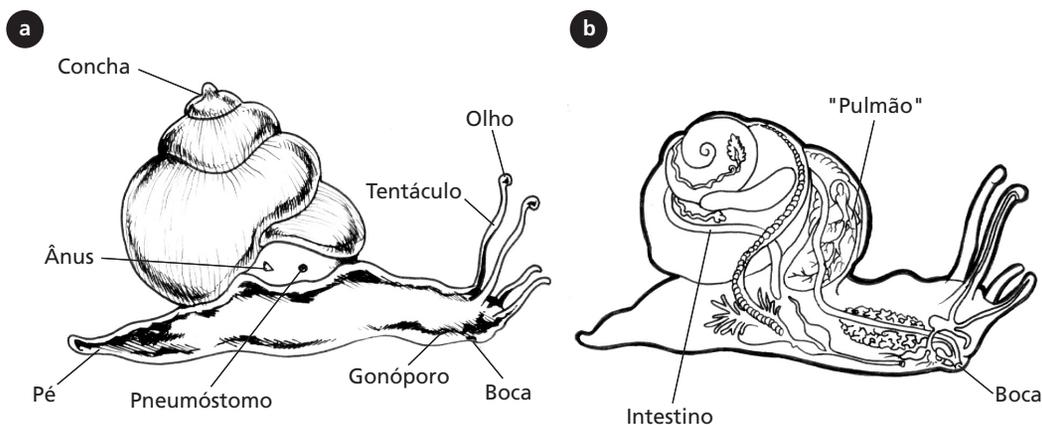


Figura 29.8: Aspecto geral (a) e estrutura interna (b) de um gastrópode pulmonado, mostrando a cavidade do manto modificada em pulmão.

A cabeça possui um ou dois pares de tentáculos, as lesmas e caramujos terrestres têm dois pares, enquanto as formas aquáticas têm apenas um par. O corpo apresenta distorção em vários graus e o sistema nervoso dos representantes desse grupo é altamente concentrado. Quanto à reprodução, são monóicos, e o desenvolvimento é direto, sem estágios larvais.

Três ordens têm sido reconhecidas dentro dessa subclasse:

- **Archaeopulmonata** – Pequeno grupo de pulmonados primitivos com concha em espiral, que vivem principalmente no litoral.
- **Basommatophora** – São os caramujos de água doce, com concha espiralada ou pateliforme, com um par de tentáculos sensoriais, em cuja base se localizam os olhos.
- **Stylommatophora** – Maior grupo de pulmonados, no qual se incluem os caracóis e as lesmas terrestres, que apresentam concha espiralada ou ausente, dois pares de tentáculos e olhos na extremidade do par posterior.

Fisiologia dos Gastropoda

A maioria dos gastrópodes é herbívora, utilizando sua rádula para raspar a matéria vegetal. Entretanto, os hábitos alimentares desses animais são bastante variados. Alguns se alimentam de plâncton e partículas em suspensão, outros são escavadores ou detritívoros, alguns são carnívoros etc. Apesar dessa variedade de hábitos, a maioria das espécies faz uso da rádula de alguma forma durante sua nutrição.

A respiração dos gastrópodes é realizada pelos ctenídios ou por um “pulmão” (cavidade palial), como você viu no item anterior. A maioria possui um único nefrídio, e os sistemas nervoso e circulatório são bem desenvolvidos.

Quanto à reprodução, a maioria dos gastrópodes prosobrânquios é dióica, cada sexo possuindo uma gônada única na massa visceral e o nefrídio direito tendo relação com o sistema reprodutor para saída de óvulos ou espermatozóides na corrente exalante da cavidade do manto. A fecundação desses animais é geralmente externa, mas alguns prosobrânquios apresentam fecundação interna e cópula, pois os machos possuem um pênis do lado direito do corpo e as fêmeas possuem órgãos para receber e armazenar o esperma.

Os pulmonados e opistobrânquios, por sua vez, são monóicos. Eles possuem uma gônada denominada **ovotestis** para produção tanto de óvulos como de espermatozóides. Podem possuir um conduto único e um gonóporo comum ou condutos separados: um para os próprios espermatozóides, levando-os até o pênis, outro para receber os espermatozóides provenientes do parceiro, indo até uma espermateca armazenadora e outro ainda para conduzir os ovos ao exterior, juntamente com secreções nutritivas e o muco protetor.

O desenvolvimento da maioria dos gastrópodes é indireto, com formação de uma larva natante e livre. Apenas os primitivos arqueogastropodes com fertilização externa passam por uma fase de larva trocófora antes do estágio de larva véliger (como você viu na Aula 28). Os demais gastrópodes suprimiram a fase de trocófora ou passam por ela muito rapidamente, pois a forma imatura predominante é a de larva véliger de vida planctônica. Nos pulmonados e em alguns neogastropodes marinhos, a fase de véliger foi suprimida e pequenos gastrópodes juvenis emergem diretamente dos ovos ou de uma cápsula de ovos, conforme o tipo de postura.

A importância dos gastrópodes para o homem

Os gastrópodes são importantes elementos em muitas cadeias alimentares, e frequentemente representam uma das principais fontes de alimento utilizadas pelos peixes. Podem ser muito úteis como indicadores da qualidade da água, como por exemplo: indicando a presença de poluição ou evidenciando derrames de ácidos nos cursos d'água.

A importância desses moluscos para o homem ainda é subestimada, tanto como alimento quanto como fornecedor de outras matérias-primas (por exemplo, a concha). Talvez sua maior importância para o homem resida no fato de algumas espécies servirem de hospedeiros intermediários para alguns parasitas importantes, tais como os do sangue e os do fígado. Você se lembra do *Schistosoma mansoni*, o trematódeo causador da esquistossomose, que estudamos na Aula 7? Releia aquela aula e verifique qual a atuação de um gastrópode no ciclo desse parasita.

RESUMO

Nesta aula, nós estudamos a morfologia, a classificação, a fisiologia e a importância dos gastrópodes para o homem. Aprendemos também as características morfológicas que distinguem as diferentes subclasses.

Sobre a morfologia, aprendemos as principais características da arquitetura corporal dos gastrópodes e da estrutura de sua concha espiralada. Verificamos que a torção da massa visceral e do manto-concha é talvez a característica mais marcante na evolução do grupo e discutimos como esses animais resolveram seus problemas de "higiene e saneamento" após a torção.

Quanto à classificação, vimos que três subclasses são reconhecidas: Opisthobranchia, Prosobranchia e Pulmonata. Cada uma dessas subclasses foi brevemente caracterizada e suas principais ordens foram comentadas.

Algumas características fisiológicas foram estudadas, especialmente relacionadas com a reprodução e o tipo de desenvolvimento. Da mesma forma, algumas informações sobre a importância do grupo para o homem também foram apresentadas.

EXERCÍCIOS

1. Caracterize, de forma generalizada, o corpo de um molusco da classe Gastropoda.
2. Descreva a estrutura da concha dos gastrópodes.
3. Os gastrópodes são os únicos moluscos que sofrem torção da massa visceral e do conjunto manto-concha. Relate sobre vantagens e desvantagens dessa torção para larvas e adultos.
4. Cite as subclasses de gastrópodes que são tradicionalmente reconhecidas e algumas características diferenciais.
5. Caracterize a estrutura e o funcionamento do “pulmão” dos gastrópodes da subclasse Pulmonata.

AUTO-AVALIAÇÃO

Você estará pronto para a próxima aula se tiver compreendido os seguintes aspectos abordados aqui: (1) características básicas da arquitetura corporal dos representantes da classe Gastropoda, bem como características específicas de suas subclasses: Prosobranchia, Opisthobranchia e Pulmonata; (2) aspectos biológicos e fisiológicos básicos dos gastrópodes; (3) evolução dos Gastropoda, principalmente em relação à torção da massa visceral e da cavidade do manto. Se você compreendeu bem esses tópicos e respondeu corretamente às questões propostas nos exercícios, você certamente está preparado para avançar para a Aula 30.

INFORMAÇÕES SOBRE A PRÓXIMA AULA

Na Aula 30, você irá conhecer as características morfológicas e fisiológicas básicas dos representantes das classes Bivalvia e Scaphopoda. A classe Bivalvia ou Pelecypoda é a segunda maior classe de moluscos e sobre ela estudaremos sua diversidade, as características que diferenciam suas subclasses e as hipóteses sobre a evolução do grupo.

Filo Mollusca III: Bivalvia e Scaphopoda

AULA

30

objetivo

Ao final desta aula, você deverá ser capaz de:

- Aprender as principais características morfológicas e fisiológicas dos representantes das classes Bivalvia e Scaphopoda.

Pré-requisitos

Aulas 1 a 29, especialmente as duas últimas.

Disciplina Introdução à Zoologia.

Noções básicas sobre Citologia e Histologia.

Noções básicas sobre diversidade e filogenia dos animais.

INTRODUÇÃO

Nas aulas anteriores (Aulas 28 e 29), estudamos várias características morfológicas e fisiológicas gerais do filo Mollusca, além de importantes características dos membros das classes Aplacophora, Monoplacophora, Polyplacophora e Gastropoda. Nesta aula, continuaremos o estudo do filo Mollusca, abordando as principais características morfológicas e fisiológicas dos representantes das classes Bivalvia e Scaphopoda.

A CLASSE BIVALVIA (OU PELECYPODA)

BIVALVIA
 (do latim, *bi* = duas + *valve* = metade simétrica, batente, concha).

PELECYPODA
 (do grego, *pélekys* = machado + *podos* = pé).

Os moluscos da classe **BIVALVIA**, também chamada **PELECYPODA**, formam o segundo grupo mais diverso e numeroso do filo Mollusca. Há cerca de 20.000 espécies descritas, a maioria marinha. Poucas habitam os ambientes de água doce e não há espécies terrestres.

A característica mais marcante desses animais é, sem dúvida, o arranjo corporal formado por duas peças (conchas), geralmente simétricas, que envolvem a massa visceral, o que explica a denominação da classe (**Figura 30.1.a**). Certamente, você já conhece alguns de seus representantes, como os mexilhões e as ostras. Porém, há uma grande diversidade de espécies, com formas e hábitos variados. Estas ocupam os ambientes aquáticos, especialmente os marinhos, de maneiras diferentes, enterrando-se no sedimento, fixando-se sobre rochas ou mesmo perfurando substratos consolidados (**Figura 30.2**).

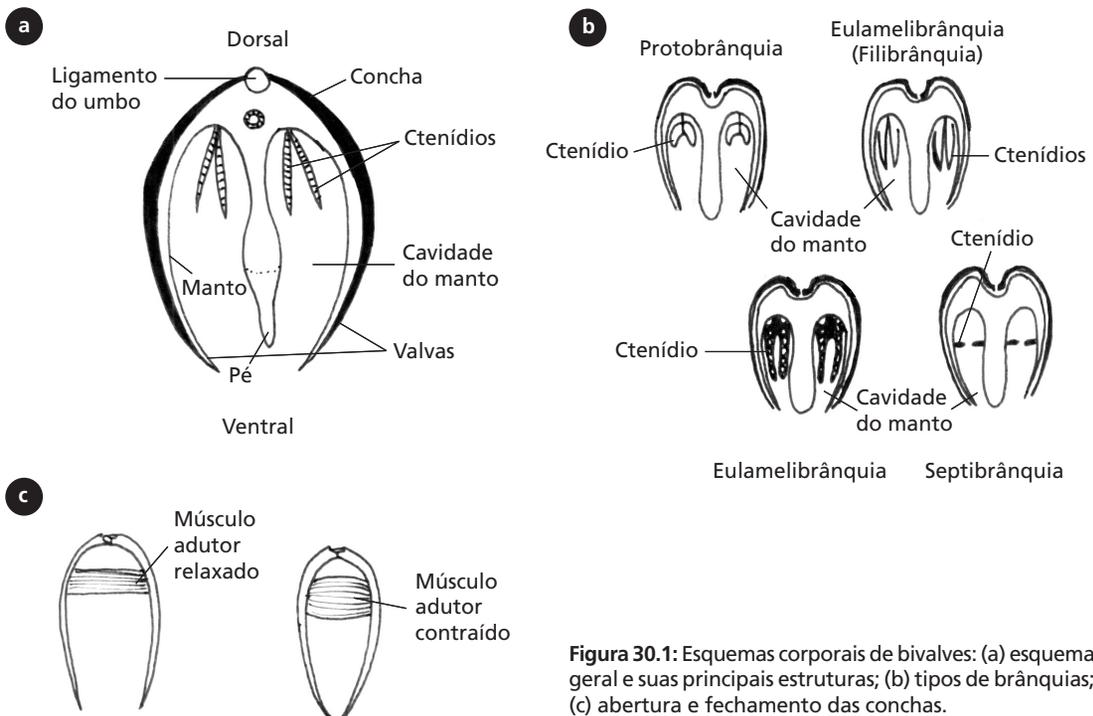


Figura 30.1: Esquemas corporais de bivalves: (a) esquema geral e suas principais estruturas; (b) tipos de brânquias; (c) abertura e fechamento das conchas.

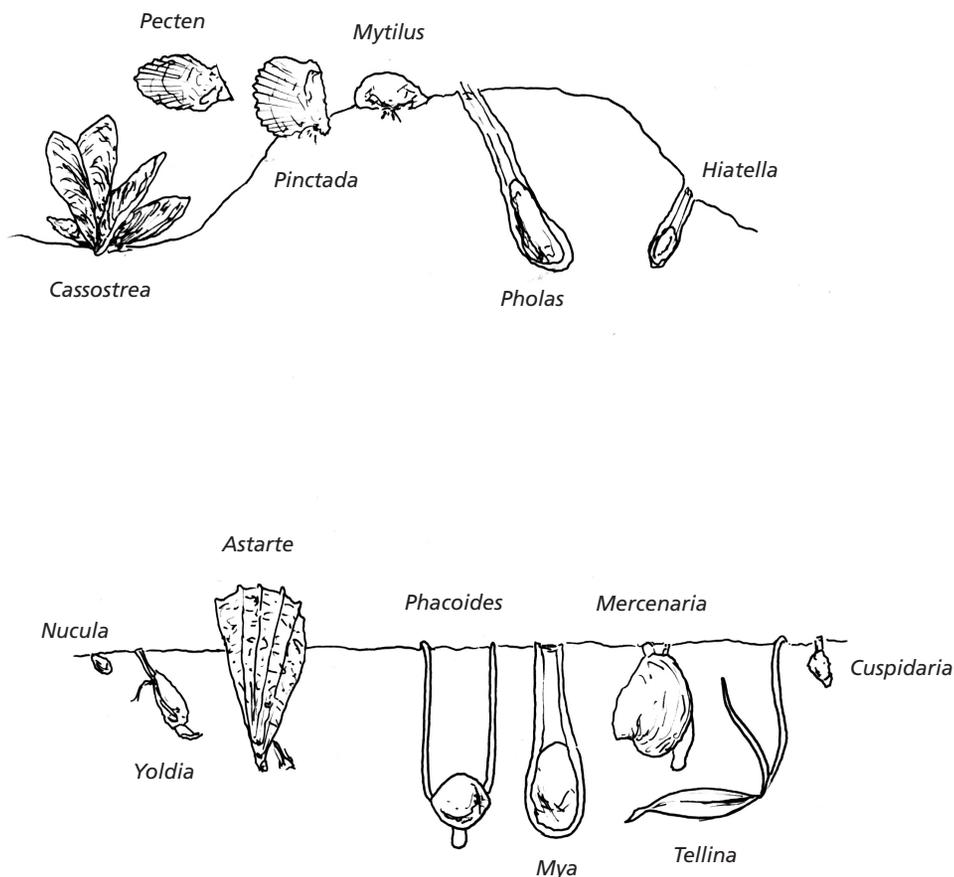


Figura 30.2: Diversidade de bivalves e suas diferentes formas de explorar o ambiente.

A classe Bivalvia é formada por três subclasses: Protobranchia, Lamellibranchia e Anomalodesmata. A subclasse Protobranchia (do grego, *prôtos* = primeiro, primitivo + *branchia* = brânquias) constitui o grupo mais primitivo da classe. Ela é composta por duas ordens (Nuculida e Solemyida). Os membros dessa subclasse se caracterizam por possuírem um par de ctenídios simples (não dobrados), que são formados por finas estruturas foliadas bipectinadas (ou seja, com duas ramificações), que permanecem suspensas na cavidade do manto. Esse tipo de ctenídio é considerado o mais primitivo dentre os bivalves, e é denominado protobrânquia (Figura 30.1.b).

CARRAPICHOS

Pequenos frutos que se dividem em articulações, com pequenos espinhos ou pêlos, os quais aderem facilmente à roupa do homem e ao pêlo dos animais. Comuns em várias famílias de plantas, como as leguminosas, as compostas, as gramíneas, as malváceas e as tiliáceas.

VELCRO

Fecho utilizado em roupas e calçados, formado por duas fitas que se aderem pela união dos ganchos de uma com as alças da outra.

As espécies da subclasse Lamelibranchia (do latim, *lamella* = lâmina muito delgada) possuem um par de ctenídios constituídos por estruturas finas e longas (filamentos) que se dobram para formar duas fileiras de lamelas, em um arranjo que lembra a letra "W". Esse tipo de ctenídio é conhecido como eulamelibrânquia (Figura 30.1.b). Um filamento pode se unir ao adjacente por meio de tufos ciliados que funcionam como os ganchos de CARRAPICHOS ou mesmo de VELCRO. Esse arranjo de filamentos caracteriza as espécies da superordem Filibranchia. Um outro tipo de união entre os filamentos dos ctenídios ocorre nas espécies da superordem Eulamelibranchia. Essa união é mais estabelecida, pois é formada por tecidos.

As espécies da subclasse Anomalodesmata (do grego, *anomal(os)* = irregular, inconstante + *desmós* = ligamento) possuem ctenídios modificados como um septo horizontal (septibrânquia) ou do tipo eulamelibrânquia (Figura 30.1.b). Essa subclasse é formada pela ordem Pholadomyoidea, com cerca de 12 famílias.

O registro fóssil mais antigo dos bivalves data do início do Cambriano (há 570 milhões de anos), representado por diminutos espécimes do gênero *Fordilla*. Curiosamente, não há registros de bivalves durante o Cambriano Médio ou Superior (até 510 milhões de anos atrás) e alguns paleontólogos não consideram o gênero *Fordilla* como um representante da classe Bivalvia. A diversidade dos bivalves acentuou-se apenas a partir do Ordoviciano (entre 510 e 440 milhões de anos atrás), e foi crescendo progressivamente até os dias atuais (retorne à Aula 28 e veja a Figura 28.2).

Arranjo corporal básico e funções vitais

Ao contrário dos gastrópodes, os bivalves não possuem cabeça, rádula ou olhos, e poucos possuem fotorreceptores. Como não existe a cefalização, alguns órgãos sensoriais (quando presentes) encontram-se espalhados pela massa visceral, freqüentemente na região da borda do manto (região labial). Quimiorreceptores podem ser encontrados nas bordas do sifão inalante de algumas espécies (Figura 30.3).

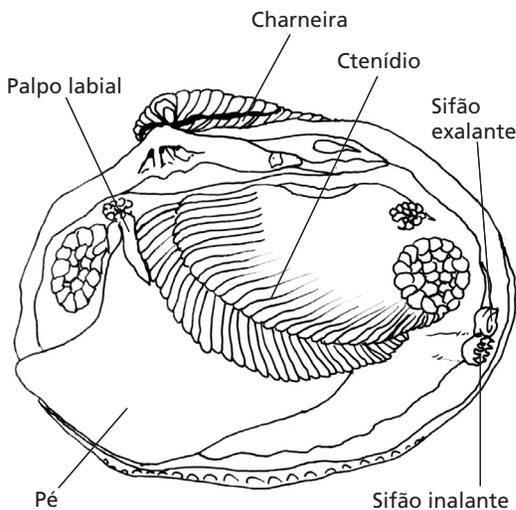


Figura 30.3: Anatomia interna de um bivalve.

As valvas dos bivalves são unidas por um ligamento na região dorsal do animal, que tende a mantê-las abertas. Os músculos adutores da concha desses animais são responsáveis pelo fechamento das valvas. Quando esses músculos estão relaxados, as valvas se abrem, e quando eles se contraem, as valvas se fecham (**Figura 30.1.c**).

A porção articulada da concha está localizada dorsalmente nos bivalves. Assim, podemos perceber que as valvas estão à direita e à esquerda do animal, e que estas se abrem ventralmente (**Figura 30.1.a**). A protuberância da concha na região do ligamento é chamada **umbo** (do latim, *umbone* = protuberância) e localiza-se na superfície dorsal do animal. O umbo é formado pelo primeiro material calcário depositado pelo bivalve para formar a concha. Como a concha é formada continuamente a partir da borda do manto, formam-se linhas concêntricas de deposição de material calcário à medida que o animal cresce. Essas linhas são chamadas **linhas de crescimento**, e são úteis para estimar a idade dos animais, principalmente daqueles de regiões temperadas onde ocorre a maior deposição de concha (maior crescimento) nas estações mais favoráveis (geralmente, durante o verão).

Conforme já estudamos na Aula 28, a cavidade do manto dos bivalves é ampla e se localiza em cada lado do pé e da massa visceral. O pé se projeta ventralmente na região anterior do animal, enquanto os sífios inalante e exalante, quando presentes, projetam-se na região dorsal (**Figuras 30.1 e 30.3**).

O pé exerce um importante papel na locomoção dos bivalves, atuando como alavanca, pois se *protrai* e se alarga (ancorando o animal), antes de deslocar o corpo para dentro do sedimento (ou seja, provocando o enterramento) (**Figura 30.5**). Por ser um órgão musculoso e evidente, também inspirou os zoólogos na denominação da classe Pelecypoda (que, em grego, significa pé em forma de machado).

As trocas gasosas nos bivalves ocorrem tanto no manto quanto nos ctenídeos. As brânquias da maioria das espécies têm dupla função, a troca gasosa e a retenção de partículas alimentares. A água traz o oxigênio dissolvido e as partículas em suspensão. A água é impulsionada pelos cílios para dentro do sífio inalante. Ela penetra pelos poros branquiais e, através dos seios aquosos, alcança as cavidades suprabranquiais (acima dos ctenídeos) antes de sair pelo sífio exalante (**Figura 30.4**). As trocas gasosas ocorrem na região dos ctenídeos, que é fina e vascularizada.

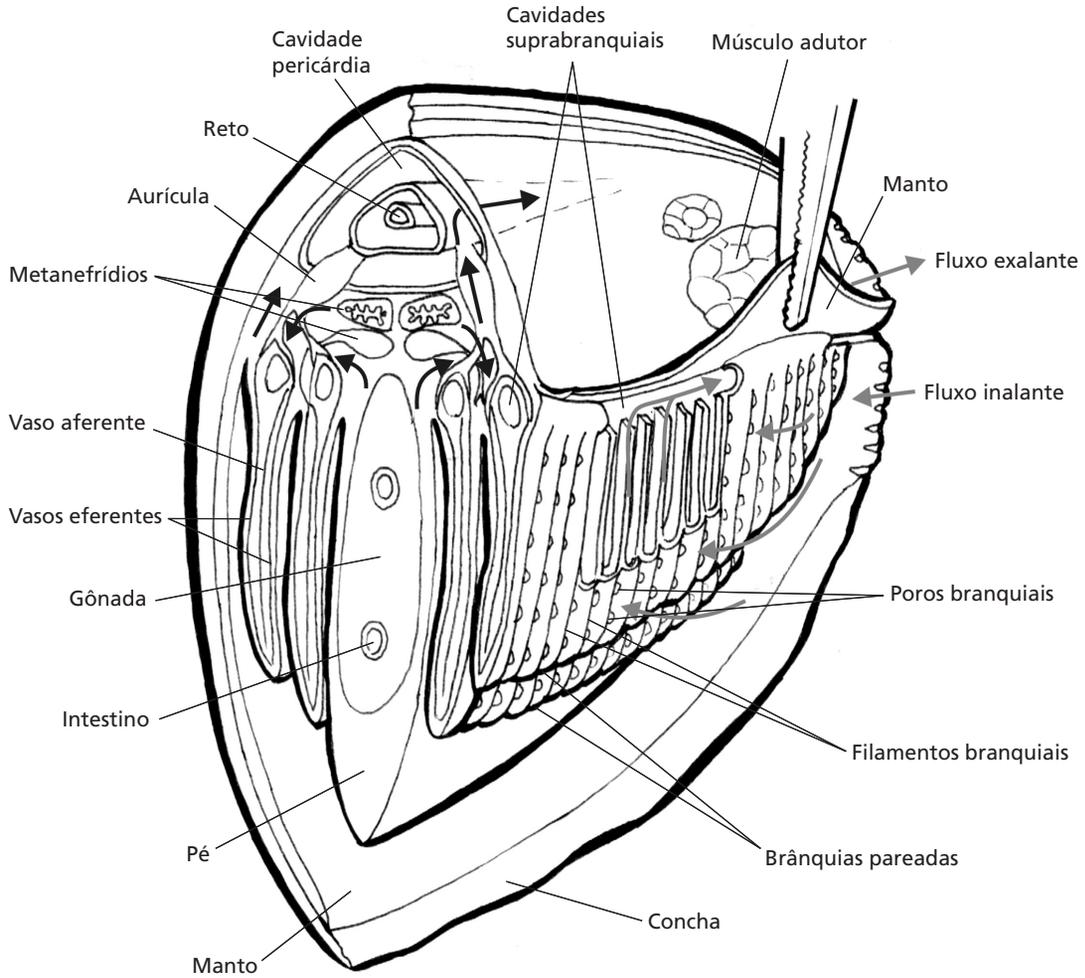


Figura 30.4: Anatomia interna de um bivalve. O fluxo de água está indicado por setas. A vascularização dos ctenídios está evidenciada.

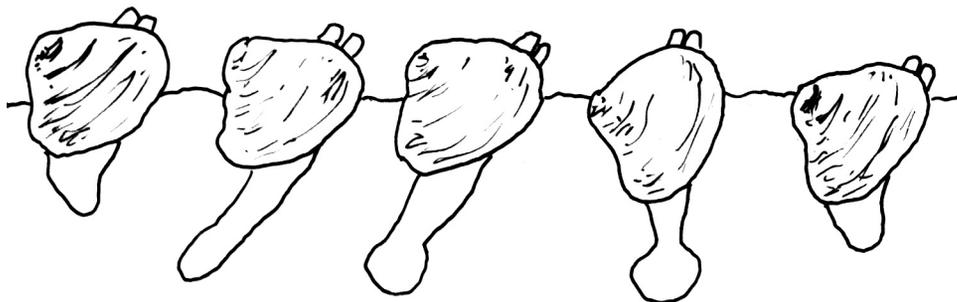


Figura 30.5: Sequência de movimentos ilustrando o processo de enterramento de um bivalve.

Nas espécies de bivalves filtradores, há células glandulares nos ctenídios e nos palpos labiais que produzem grande quantidade de muco. O muco retém as partículas contidas na água formando uma massa alimentar mucosa. Essa massa é conduzida por cílios pelos lados externos das brânquias (ctenídios) até os sulcos alimentares, localizados na sua borda inferior. As partículas maiores e mais pesadas se desprendem do sulco alimentar pela ação da gravidade. Assim, apenas aquelas de dimensões adequadas permanecem e são conduzidas até os palpos labiais. Estes possuem vários sulcos ciliados. A massa alimentar mucosa é, então, conduzida até a boca.

As espécies dos gêneros *Nucula* e *Yoldia* (subclasse Protobranchia) se alimentam de matéria orgânica depositada no sedimento. Essas espécies possuem uma probóscide longa, conectada aos palpos labiais. Ela é protraída para a superfície do sedimento para coletar partículas orgânicas (Figura 30.2). A alimentação nessas espécies também ocorre pela filtração da água pelos ctenídios.

As espécies dos gêneros *Bankia* e *Teredo*, entre outros, são perfurantes de madeira. Elas são bastante especializadas e possuem um corpo alongado (vermiforme), um par de reduzidas valvas na região anterior (que possuem denticulos para raspar a madeira) e um par de longos sifões (que garantem o fluxo de água pelos ctenídios). Essas espécies são bastante eficientes na destruição da madeira, que utilizam como alimento. Nesses animais, a celulose é digerida por bactérias simbiotes que produzem a enzima necessária (a celulase). Essas bactérias também fixam o nitrogênio, o que é fundamental para esses bivalves, pois ingerem basicamente carboidratos.

Na massa visceral estão o trato digestivo (boca, estômago, intestino e ânus), os metanefrídios, o coração (na cavidade pericárdia) e as gônadas (Figura 30.6).

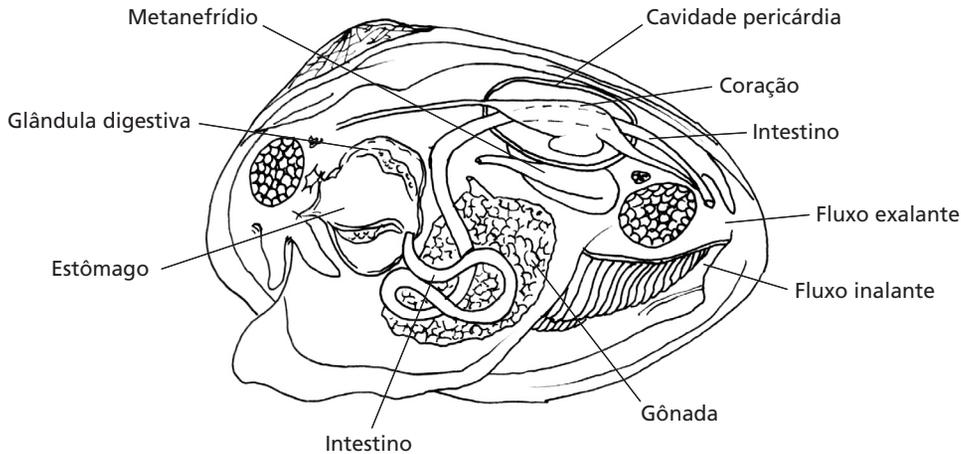


Figura 30.6: Anatomia interna de um bivalve, ilustrando o trato digestivo, o coração e a gônada.

No assoalho do estômago das espécies filtradoras, que são a maioria, há redobramentos ciliados que selecionam as partículas capturadas pelos ctenídios e direcionadas para boca pelos palpos labiais. No estômago, o estilete cristalino gira (movido pelos cílios do saco do estilete). Essa rotação ajuda a dissolver suas camadas superficiais, liberando enzimas digestivas (principalmente amilases) e enrolando a massa alimentar mucosa. As partículas alimentares são selecionadas e direcionadas para as glândulas digestivas (que se localizam ao redor do estômago) (Figura 30.6) ou são fagocitadas pelos AMEBÓCITOS.

AMEBÓCITOS

Células móveis, de forma variada, capazes de englobar (fagocitar) e digerir partículas.

O coração dos bivalves está localizado na cavidade pericárdia e possui duas aurículas e um ventrículo. Ele pulsa vagarosamente (cerca de 0,2 a 30 vezes por minuto), impulsionando o sangue pelo corpo. A circulação ocorre da seguinte forma: parte do sangue é oxigenada no manto e retorna ao ventrículo através da aurícula. Outra parte do sangue circula através de seios e chega por uma veia aos metanefrídios, onde ocorre a retirada dos restos metabólicos. Saindo dos metanefrídios, o sangue alcança os ctenídios, onde ocorre a troca gasosa (oxigenação), e retorna para as aurículas (Figuras 30.4 e 30.6).

O par de metanefrídios localiza-se perto do coração, na região ventral posterior (Figuras 30.4 e 30.6). A porção glandular se abre na cavidade pericárdia e a bexiga se conecta à cavidade suprabranquial.

O sistema nervoso dos bivalves é formado por três pares de gânglios muito separados e conectados por fibras nervosas. Como já comentamos, os órgãos dos sentidos estão pouco desenvolvidos nos bivalves, se comparados com aqueles dos gastrópodes e cefalópodes. Eles podem apresentar um par de estatocistos no pé, células tácteis e pigmentadas no manto e um par de osfrádios (de função desconhecida) na cavidade palial. Em espécies dos gêneros *Pecten*, *Chlamys* e *Lima* encontra-se uma fileira de pequenos olhos na borda do manto. Cada um deles tem uma córnea, uma lente, uma retina e uma camada pigmentada (Figura 30.7).

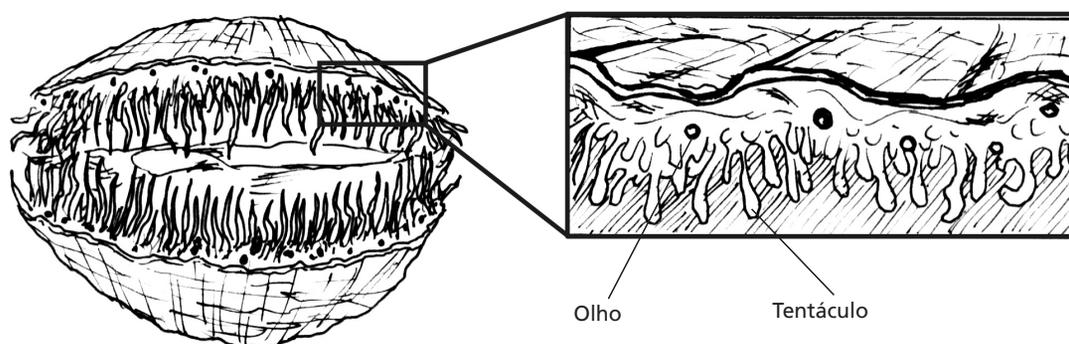


Figura 30.7: Olhos simples de um bivalve da família Pectinidae.

Os bivalves são, em sua maioria, dióicos, e a fertilização é externa. Seus gametas são lançados na cavidade do manto e liberados para a coluna d'água através do sifão exalante. Depois disso, o embrião se desenvolve em uma larva trocófora, seguida pelo estágio véliger até se assentar como um juvenil. Nas espécies de água doce (da família Unionidae), a fertilização é interna e um outro estágio larval ocorre (a larva gloquídio), que representa um estágio especializado da véliger. Essa larva vive como um parasita temporário por várias semanas nas brânquias e partes externas de peixes. Após esse período, os juvenis se desprendem do hospedeiro e passam a ter uma vida livre (Figura 30.8). O estágio parasitário desses bivalves auxilia na dispersão dos juvenis, visto que a locomoção nessas espécies é limitada.

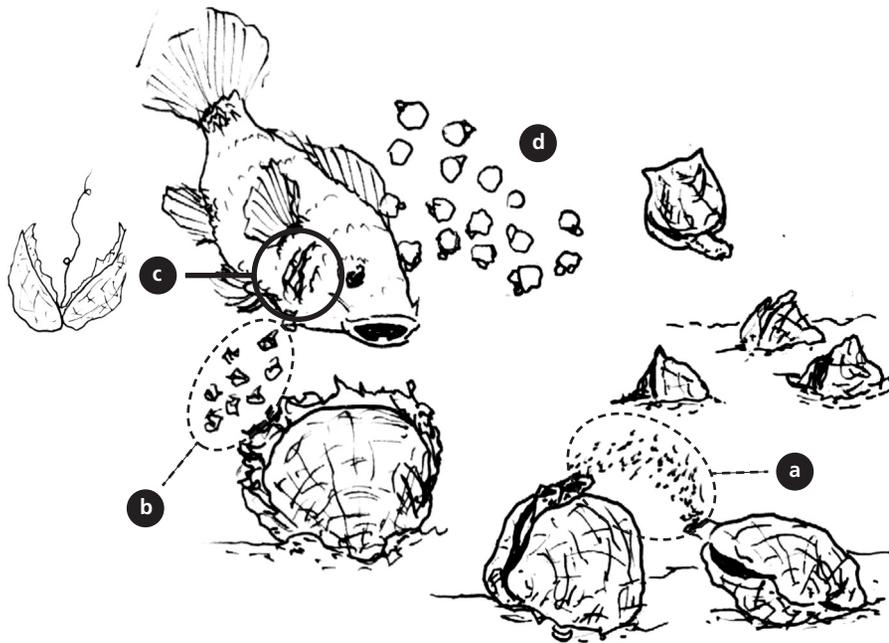


Figura 30.8: Ciclo de vida de um bivalve de água doce: (a) fertilização interna; (b) liberação da larva gloquídeo; (c) infestação nas brânquias de um peixe; (d) saída do hospedeiro e recrutamento no ambiente.

A CLASSE SCAPHOPODA (DO GREGO, *SCAPHO* = QUILHA, *BARCO* + *PODUS* = PÉ)

QUILHA

Estrutura que permite a estabilidade do navio. No caso dos escafópodes, o pé, em forma de quilha, ancora e desloca o animal no sedimento.

A classe Scaphopoda (que em grego significa pé em **QUILHA**) é formada por moluscos exclusivamente marinhos, de corpo alongado, cônico e de tamanho variado (entre 4mm e 25cm, sendo que muitas espécies estão entre 2,5 e 5cm de comprimento). Sua concha também é cônica e possui duas aberturas, uma em cada extremidade (**Figura 30.9**). Esses animais habitam tanto os ambientes rasos e também aqueles em grandes profundidades (cerca de 6.000m). O gênero *Dentalium* (que em latim significa dente) é comum no Oceano Atlântico.

O arranjo corporal dos escafópodes difere muito daquele arranjo típico dos moluscos, pois o manto se dobrou ao redor da massa visceral e se fundiu, formando um tubo. A cavidade do manto tornou-se alongada, seguindo o formato cônico da concha (**Figura 30.9**).

O pé se protraí pela abertura maior da concha e é utilizado para o enterramento do animal. No entanto, a pequena abertura (oposta) permanece sempre exposta à corrente superficial.

Conforme já estudamos na Aula 28, não há ctenídeos nesses animais e, portanto, as trocas gasosas ocorrem através do manto. A água entra pela pequena abertura da concha, conduzida pelo pé ou pelos cílios, e, depois de percorrer a cavidade palial, sai pelo mesmo local. Como nas outras classes, o ânus, nefrídios e gônadas se abrem na cavidade do manto (**Figura 30.9**).

Os escafópodes se alimentam, basicamente, de detritos presentes no sedimento. Estes são capturados pelos cílios do pé ou pelos longos tentáculos (chamados captáculos) cobertos de muco (**Figura 30.9**). Eles possuem uma rádula que conduz o alimento para uma câmara que funciona como uma moela.

Não há muitos órgãos sensoriais, como olhos, osfrádios ou tentáculos, como nas outras classes. Eles possuem uma cabeça rudimentar e não apresentam um coração. Os captáculos têm também uma função sensorial.

Os escafópodes são dióicos e desenvolvem uma larva trocófora. Há cerca de 900 espécies atuais descritas, divididas em oito famílias. O registro fóssil dos escafópodes é limitado, sendo os mais antigos encontrados em estratos de aproximadamente 450 milhões de anos atrás (Ordoviciano) (retorne à Aula 28 e veja a **Figura 28.2**).

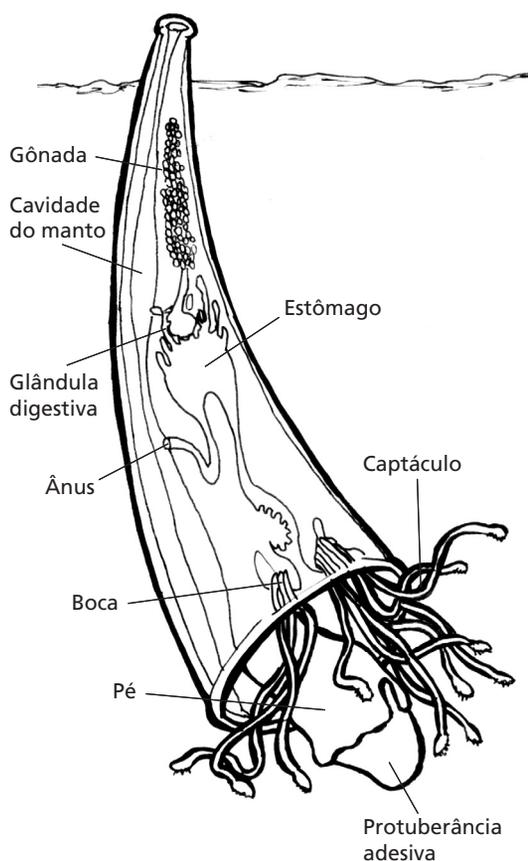


Figura 30.9: Um exemplar da classe Scaphopoda e suas estruturas internas.

RESUMO

Nesta aula, estudamos as principais características morfológicas e fisiológicas das espécies das classes Bivalvia e Scaphopoda.

Os bivalves são organismos aquáticos, sendo a grande maioria marinha. A característica mais marcante dos bivalves é seu arranjo corporal, composto por duas valvas externas (e articuladas entre si) que envolvem toda a massa visceral e o pé do animal. Possuem uma ampla cavidade do manto que aloja os finos filamentos branquiais, chamados ctenídios. Há três tipos básicos de ctenídios: a protobrânquia, a eulamelibrânquia e a septibrânquia. As brânquias exercem a dupla função de respiração e coleta de alimentos, pois a grande maioria das espécies é filtradora. Há também espécies que se alimentam de detritos e aquelas que perfuram madeiras e rochas.

A circulação dos bivalves é aberta, e o coração possui três cavidades que pulsam muito lentamente. O sistema nervoso é simples e não há muitos órgãos sensoriais desenvolvidos, como nos gastrópodes e cefalópodes. Não há cabeça, rádula e olhos. Geralmente, são dióicos e a fertilização ocorre externamente, onde se desenvolvem larvas do tipo trocófora e véliger. Nas espécies de água doce, a fertilização é interna, e a larva (gloquídio) tem uma fase parasitária, geralmente utilizando peixes como hospedeiros.

Os escafópodes possuem um arranjo corporal bastante peculiar, em que a cavidade corporal, a massa visceral e a concha assumem a forma cônica. Não há ctenídios nesses animais e as trocas gasosas ocorrem através do manto. Eles se alimentam de detritos e a rádula raspa o alimento e o conduz para a moela, onde será quebrado. Há poucos registros fósseis dos escafópodes, sendo o mais antigo datado de 450 milhões de anos atrás.

EXERCÍCIOS

1. Com base nas informações sobre a alimentação dos bivalves, como você pode justificar a ausência da rádula nas espécies dessa classe?
2. Como é o arranjo corporal de um bivalve?
3. Quais são as subclasses atuais dos bivalves e como podemos distingui-las?
4. Como é o arranjo corporal de um escafópode?
5. Como ocorre a respiração dos escafópodes, já que não possuem ctenídios?

AUTO-AVALIAÇÃO

É importante que você tenha compreendido as características morfológicas e fisiológicas gerais dos membros das classes Bivalvia e Scaphopoda. Você está preparado para avançar para a Aula 31 se compreendeu bem essas características e respondeu corretamente às questões propostas nos exercícios.

INFORMAÇÕES SOBRE A PRÓXIMA AULA

Na próxima aula, nós continuaremos o estudo do filo Mollusca. Você estudará as principais características morfológicas e biológicas dos membros da classe Cephalopoda, além de conhecer a principal hipótese sobre a relação filogenética entre as classes do filo Mollusca.

Ao final desta aula, você deverá ser capaz de:

- Conhecer as principais características morfológicas, fisiológicas e biológicas dos membros da classe Cephalopoda.

Pré-requisitos

Aulas 1 a 30, especialmente as três últimas.

Disciplina Introdução à Zoologia.

Noções básicas sobre Citologia e Histologia.

Noções básicas sobre diversidade e filogenia dos animais.

INTRODUÇÃO

Nesta aula, você será apresentado aos interessantes e curiosos moluscos da classe Cephalopoda. Esta classe inclui os familiares polvos e lulas, assim como as sibas (ou sépias) e os náutilos (**Figura 31.1**). Apesar de alguns cefalópodes, como os polvos, viverem sobre o fundo marinho, a maior parte dos membros da classe é adaptada para a natação. A cabeça dos cefalópodes se projeta em um círculo de braços ou tentáculos, os quais são homólogos à parte anterior do pé de outros moluscos (**Figura 31.1**).

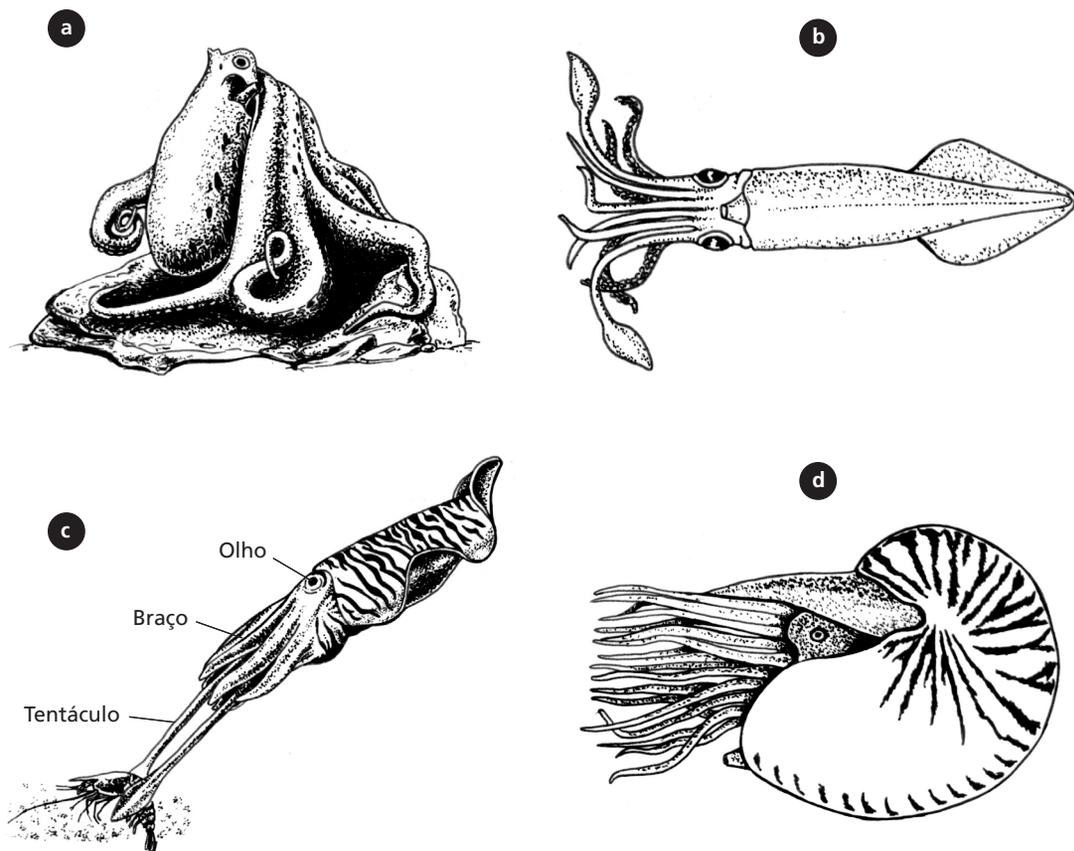


Figura 31.1: Diversidade na classe Cephalopoda (filo Mollusca). (a) Polvo (*Octopus*). (b) Lula (*Loligo*). (c) Siba (*Sepia*) agarrando um camarão com seus tentáculos. (d) *Nautilus*, único gênero atual da classe que apresenta concha externa.

Durante a evolução dos cefalópodes, o corpo se tornou bastante alongado ao longo do eixo dorsoventral (**Figura 31.2**). Este se transformou no eixo ântero-posterior funcional, uma mudança associada ao modo de locomoção dos cefalópodes. O círculo de braços e tentáculos está localizado, portanto, na parte anterior funcional do corpo, e a massa visceral, na porção posterior. A cavidade do manto, primitivamente posterior, tornou-se ventral.

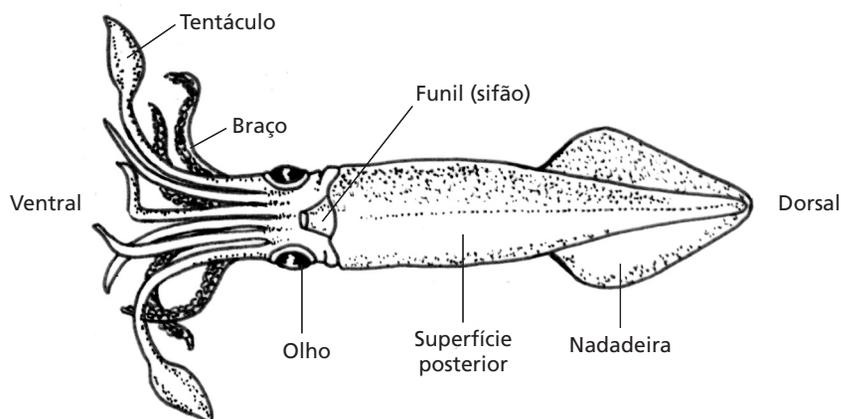


Figura 31.2: Aspectos da morfologia externa de um cefalópode. Observe que o eixo dorsoventral é bastante alongado e se transforma no eixo ântero-posterior funcional.

Dentre os cefalópodes, são encontrados os invertebrados de maior tamanho. Apesar de a maioria dos representantes da classe possuir de 6 até 70cm de comprimento, incluindo os braços e tentáculos, algumas espécies podem atingir proporções realmente gigantescas. Os maiores cefalópodes são as lulas gigantes, gênero *Architeuthis* (**Figura 31.3**), que podem possuir 20m de comprimento, incluindo os tentáculos! Estes, isoladamente, podem chegar a seis metros de comprimento. As lulas gigantes vivem em profundidades que variam de aproximadamente 300 até 600m. No Mar do Japão, mergulhadores relataram ter observado polvos gigantes cujos braços possuíam de 10 a 15m de comprimento, mas espécimes não foram coletados.



Figura 31.3: As lulas gigantes (gênero *Architeuthis*) podem chegar a 20m de comprimento. Observe os enormes tentáculos desses cefalópodes. Acredita-se que as baleias *Physeter macrocephalus* sejam predadoras das lulas gigantes, como mostrado nesta bela ilustração do Mar da Nova Zelândia (*Kaikoura Canyon*) publicada pela revista *National Geographic* (volume 193, número 6, junho de 1998, redesenhada).

Existem somente cerca de 600 espécies atuais de cefalópodes. Entretanto, a classe foi muito diversificada no passado (**Figura 31.4**). Mais de 7.500 formas fósseis são conhecidas. Os fósseis mais antigos de cefalópodes datam do Cambriano (primeiro Período da Era Paleozóica).

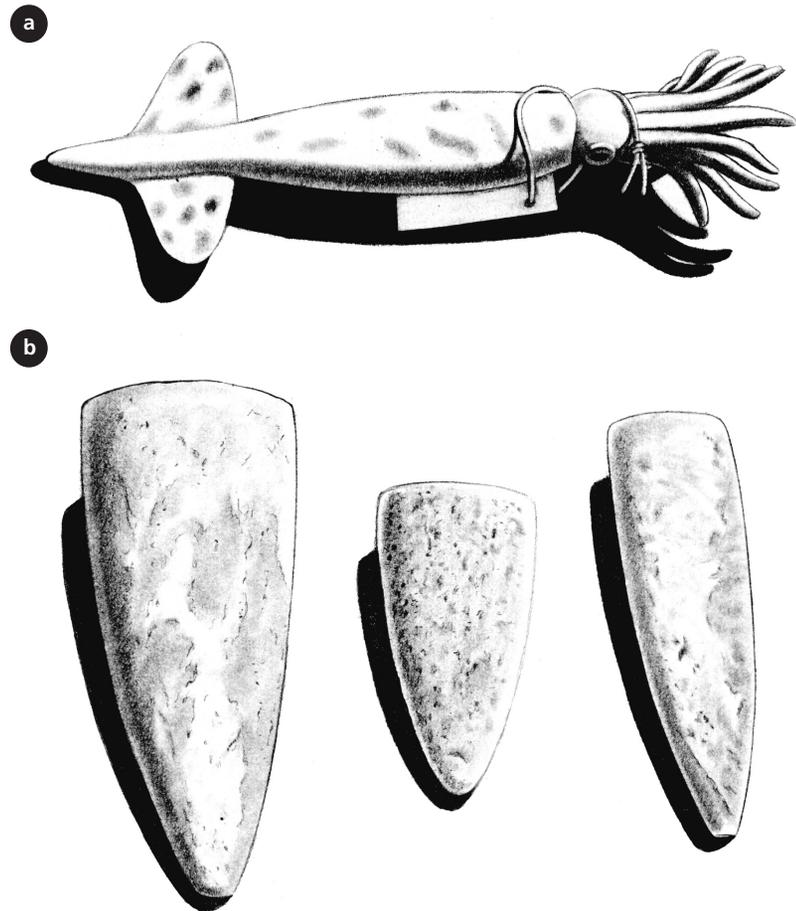


Figura 31.4: Os belemites são cefalópodes fósseis que apresentavam uma concha externa bem desenvolvida. (a) um modelo representando o possível aspecto do animal. (b) três conchas fósseis.

MORFOLOGIA E FISIOLOGIA DOS CEFALÓPODES

Concha

Somente as formas fósseis de cefalópodes e as quatro espécies atuais de *Nautilus* (Indo-Pacífico ocidental tropical) possuem uma concha externa completamente desenvolvida (**Figuras 31.1 e 31.4**). Nas lulas (*Loligo*) e nas sibas (*Sepia*), a concha é reduzida e interna (**Figura 31.5**), enquanto nos polvos (*Octopus*) ela é rudimentar ou não está presente.

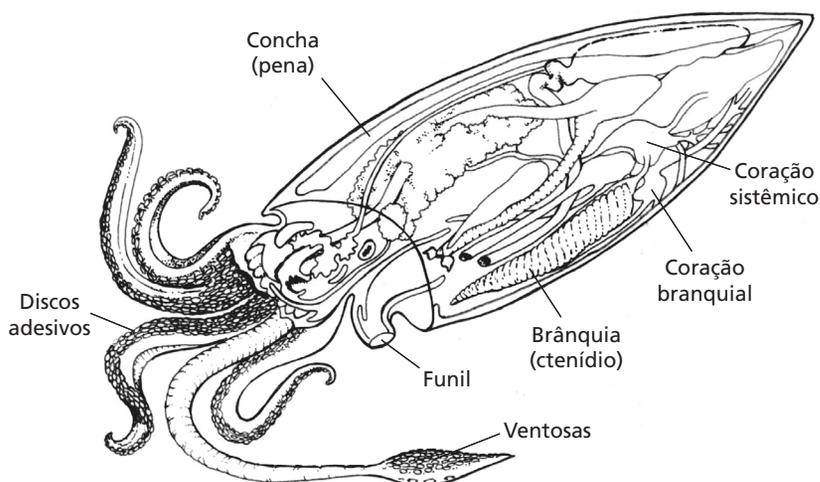


Figura 31.5: Aspectos da morfologia de um cefalópode coleóide. Observe a concha interna (pena).

A concha no gênero *Nautilus* é dividida por meio de **SEPTOS** transversais em câmaras internas (**Figura 31.6**). Somente a última câmara é ocupada pelo corpo do animal. À medida que o corpo cresce, ele se move periodicamente para frente, e a parte posterior do manto secreta um novo septo.

SEPTO

Formação anatômica divisória de tecidos, cavidades ou órgãos.

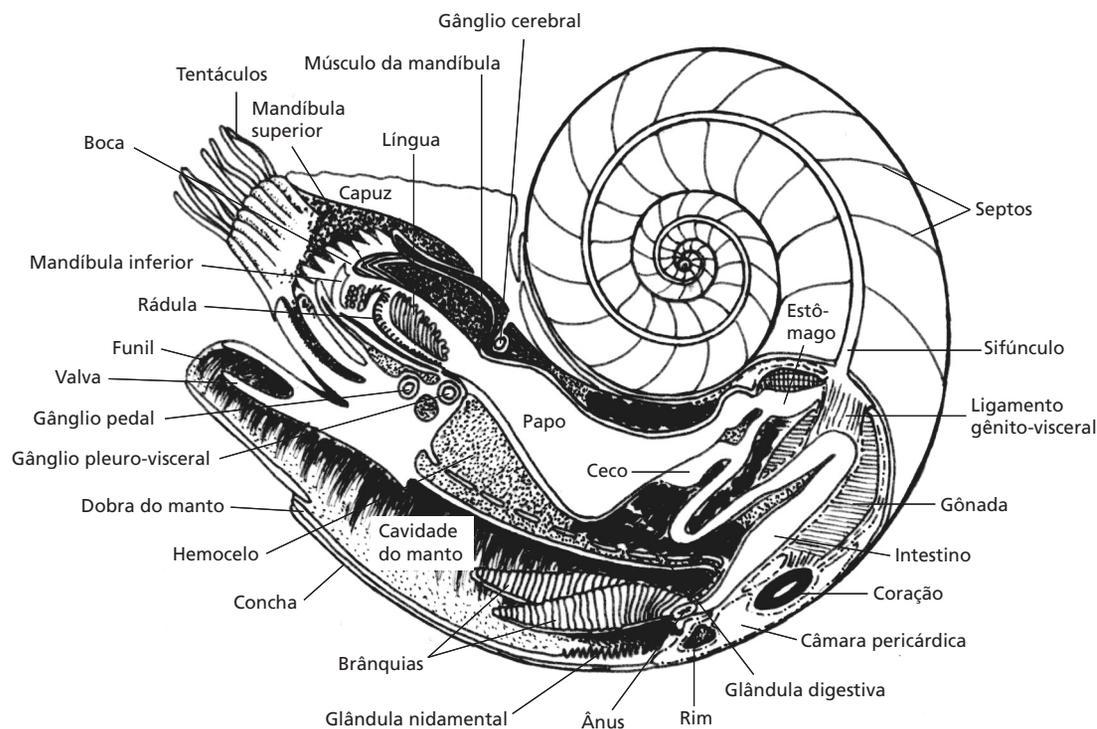


Figura 31.6: Aspectos da morfologia de um cefalópode nautilóide. Observe o sifúnculo e os septos da concha externa.

Cada septo da concha é perfurado na porção central, e através da abertura se estende um delgado tubo calcário que abriga um cordão de tecido (**sifúnculo**) proveniente da massa visceral (**Figura 31.6**). O sifúnculo secreta gás, através da parede porosa do tubo calcário, no interior das câmaras. O gás aumenta a capacidade de sustentação do animal na água, tornando assim, a natação mais eficiente.

O sistema atual de classificação dos cefalópodes separa as formas com concha completa em duas subclasses: os **Nautiloidea** (= Tetrabranchiata) e os **Ammonoidea**. Os primeiros se caracterizam pelas conchas retas ou enroladas e com **suturas** simples (as suturas são as junções entre os septos e a parede da concha); surgiram no período Cambriano e incluem apenas um gênero atual (*Nautilus*) (**Figura 31.1**). Os representantes da subclasse Ammonoidea, por sua vez, eram enrolados e possuíam septos e suturas complexos. Eles surgiram no Período Siluriano (Era Paleozóica) e desapareceram no final do Período Cretáceo (Era Mesozóica).

Exceto pelas quatro espécies de *Nautilus*, todos os cefalópodes atuais pertencem à subclasse **Coleoidea** (= Dibranchiata), na qual a concha é reduzida e interna (**Figura 31.5**), rudimentar ou ausente. Nas lulas, que constituem o maior grupo de cefalópodes recentes, a concha se reduziu a uma longa placa quitinosa achatada, chamada pena ou gládio. As sépias têm uma concha em forma de placa gredosa (calcária), com apenas alguns traços dos septos originais. Como você já sabe, nos polvos a concha é rudimentar ou desapareceu completamente.

Locomoção

A maior parte dos cefalópodes nada por meio de um sistema de “**propulsão a jato**”, no qual a água é expelida rapidamente da cavidade do manto. Esta contém tanto fibras musculares radiais quanto circulares.

Durante a fase inalante da circulação hídrica, as fibras circulares relaxam e os músculos radiais se contraem. Essa ação aumenta o volume da cavidade do manto. A água, então, entra rapidamente na parte lateral entre a margem anterior do manto e a margem posterior da cabeça.

Durante a fase exalante, a contração dos músculos circulares não só aumenta a pressão da água dentro da cavidade, como também fecha as bordas do manto firmemente ao redor da cabeça. Valvas fecham a cavidade ventralmente, de maneira que a água é forçada a sair pelo **canal tubular ventral** ou **funil** (pé modificado) (**Figuras 31.5 e 31.6**). A força da água saindo pelo funil, que possui grande mobilidade, é responsável pelo deslocamento do animal.

As lulas atingem as maiores velocidades de natação dentre os animais invertebrados, podendo chegar a 40km por hora. O corpo de uma lula típica é longo e afinado na parte posterior e possui um par de nadadeiras posteriores (**Figura 31.2**) utilizadas como estabilizadores, lemes ou mesmo para a propulsão em baixas velocidades.

Trocas gasosas

A circulação de água pela cavidade do manto não somente produz a força para a locomoção, como você já aprendeu, mas também fornece o oxigênio para as brânquias. Os nautilóides possuem quatro brânquias, mas os coleóides apresentam apenas duas (**Figuras 31.5 e 31.6**).

A superfície do filamento branquial se tornou maior nos cefalópodes por meio de dobramento, e os cílios estão ausentes. A perda dos cílios está relacionada ao fato de as correntes de água da cavidade do manto serem suficientes para levar para fora os sedimentos que se depositam sobre as brânquias. Existem cefalópodes nos quais as brânquias são vestigiais e as trocas gasosas se processam através da parede corporal.

Alimentação

Os cefalópodes são altamente adaptados para a **alimentação raptorial e dieta carnívora**. Esses moluscos, após avistarem sua presa (peixes, crustáceos ou outros cefalópodes, por exemplo) – pois seus olhos são altamente desenvolvidos –, capturam-na com seus tentáculos ou braços.

Nas lulas e sibas, a superfície interna de cada braço é achatada e revestida por discos adesivos pedunculados (**Figura 31.5**). A margem dos discos é geralmente rígida e denteada, e a superfície interna, por vezes, é armada com ganchos. Existem ventosas apenas nas terminações espatuladas dos tentáculos, que possuem grande mobilidade e são rapidamente deslocados para a captura de presas (**Figura 31.5**). Já nos octópodes, as estruturas adesivas são similares àquelas das lulas e sibas.

Entretanto, elas não são pedunculadas, e áreas rígidas e ganchos não estão presentes. No gênero *Nautilus*, não encontramos ventosas ou discos adesivos nos tentáculos.

A cavidade bucal dos cefalópodes apresenta um par de fortes **mandíbulas em forma de bico** (Figuras 31.6 e 31.7). Estas estruturas são utilizadas para morder e dilacerar os tecidos da presa, cujos pedaços são conduzidos pela **rádula** (que funciona de maneira similar a uma língua) para a cavidade bucal e, finalmente, engolidos. Nos coleóides, dois pares de **glândulas salivares** se abrem na cavidade bucal (Figura 31.7). As glândulas salivares posteriores de *Sepia* e dos octópodes secretam veneno e, pelo menos em *Octopus*, enzimas proteolíticas. O veneno, uma glicoproteína, penetra nos tecidos da presa através do ferimento causado pelas mandíbulas.

A estrutura geral do tubo digestivo de um cefalópode é apresentada na Figura 31.7.

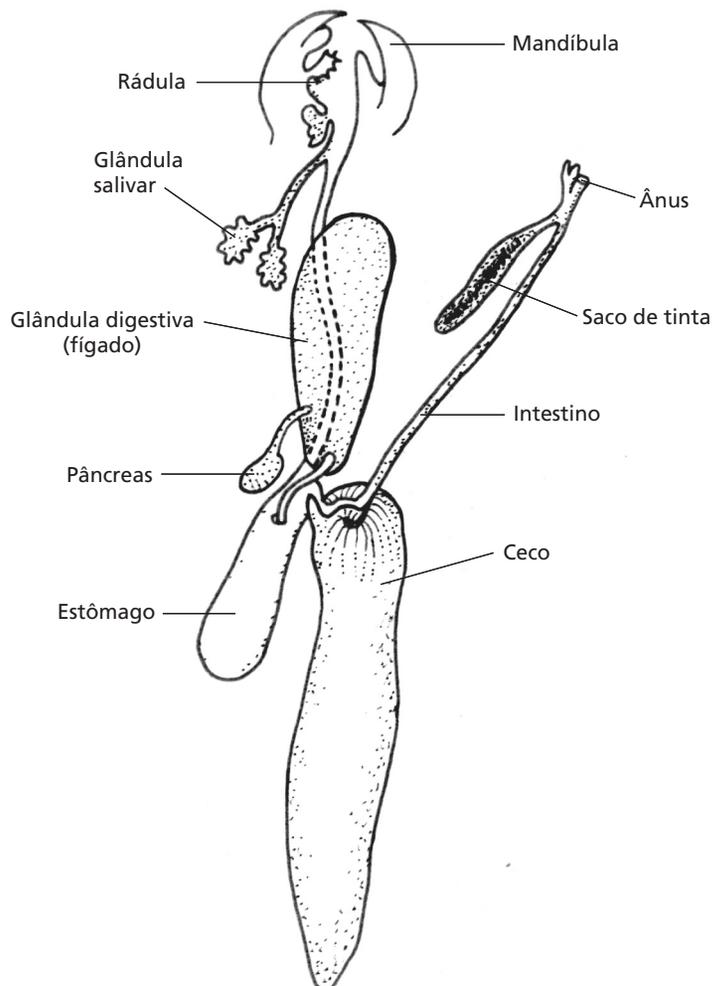


Figura 31.7: Anatomia do tubo digestivo de um cefalópode coleóide.

Excreção

Existem dois **nefrídios** nos coleóides e quatro no gênero *Nautilus* (Figura 31.6). A parte mais desenvolvida dos nefrídios dos cefalópodes é o grande saco renal. Cada saco se abre para a cavidade do manto através de um poro e se comunica com o pericárdio por meio do canal renopericardial. O saco renal recebe, através do canal renopericardial, o filtrado proveniente do pericárdio e secreções dos grandes apêndices renais. Estes são evaginações da parede da veia branquial que cruza o saco renal. A parede que separa o celoma pericardial do coração branquial contém podócitos, através dos quais um filtrado passa para o fluido pericardial. Um processo de reabsorção seletiva ocorre dentro da cavidade celomática, mesmo antes de o filtrado entrar nos sacos renais.

Circulação

O sistema circulatório dos cefalópodes é **fechado**. O extenso sistema de vasos é revestido por endotélio, uma condição também presente, de maneira independente, nos vertebrados. A rota do sangue no sistema de vasos é similar àquela observada em outros moluscos. Ao entrar em uma das brânquias, o sangue passa através de um coração muscular (Figura 31.5).

Podemos considerar que a estrutura e a fisiologia do sistema circulatório dos cefalópodes estão associadas às altas taxas metabólicas desses animais, que são muito mais elevadas que as de outros moluscos. A existência de capilares, artérias contráteis e corações branquiais aumenta a pressão sangüínea e a velocidade da circulação.

Dessa forma, a contração dos corações branquiais, que recebem sangue não-oxigenado de todas as partes do corpo, aumenta a pressão do sangue, enviando-o para os capilares das brânquias. As duas aurículas do coração sistêmico (Figura 31.5), por sua vez, recebem o sangue oxigenado das brânquias e o conduzem para o ventrículo médio. Este bombeia o sangue para o corpo através das aortas anterior e posterior e, subseqüentemente, por vasos menores. O sangue dos cefalópodes contém o pigmento respiratório hemocianina.

Sistema nervoso e órgãos sensoriais

O sistema nervoso (Figura 31.8) dos cefalópodes é altamente desenvolvido, uma característica associada à grande capacidade motora e ao fato de esses animais serem predadores. Os cefalópodes apresentam uma cefalização bastante marcante, pois todos os gânglios nervosos típicos dos moluscos estão concentrados e mais ou menos fusionados, formando um cérebro que circunda o esôfago e está abrigado em um crânio cartilaginoso.

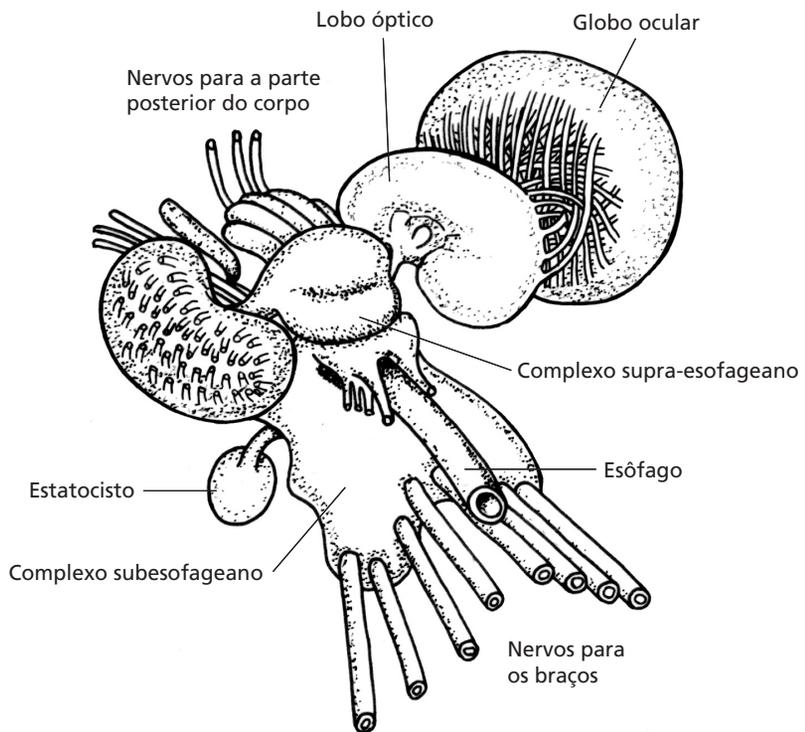


Figura 31.8: Região cerebral de um cefalópode. Observe os lobos ópticos bem desenvolvidos.

Os rápidos movimentos de fuga dos cefalópodes nadadores, como as lulas, resultam da presença de um sistema altamente organizado de fibras motoras gigantes, as quais determinam a ocorrência de contrações fortes e sincrônicas dos músculos circulares do manto.

Os olhos (Figura 31.9) dos cefalópodes coleóides são altamente desenvolvidos e bastante similares, em termos de estrutura, aos dos peixes. Neles, um compartimento esférico, que contém placas cartilaginosas, encaixa-se na órbita, que está associada ao envoltório do cérebro. A lente, sustentada por um músculo ciliar, é uma esfera rígida com comprimento focal fixo. Em frente à lente, situa-se a íris (diafragma), a qual controla

a quantidade de luz que penetra no olho através da pupila. A retina apresenta longos fotorreceptores direcionados para a fonte de luz. Portanto, o olho dos cefalópodes é do tipo direto, sendo diferente daquele dos vertebrados, que é indireto. Os fotorreceptores são conectados às células da retina, as quais enviam nervos para o gânglio óptico.

O olho dos coleóides possui a capacidade de formar imagens. A acomodação ocular (foco) se processa, assim como nos peixes, por meio de movimentos das lentes para frente e para trás. O olho desses animais pode se adaptar a variações na intensidade de luz por meio de modificações no tamanho da pupila e migração de pigmento na retina. As conexões ópticas, por sua vez, parecem ser especialmente adaptadas para a análise de projeções verticais e horizontais de objetos no campo visual. Estudos experimentais indicam que representantes do gênero *Octopus* podem discriminar pequenos objetos (0,5cm) a uma distância de um metro. Portanto, os olhos desses animais são altamente adaptados para a captura de presas.

Além dos olhos, outros órgãos sensoriais importantes dos cefalópodes são os **estatocistos** (Figura 31.8). Estas estruturas estão presentes nos nautilóides, mas são particularmente bem desenvolvidas nos coleóides. Os estatocistos percebem a orientação espacial estática do animal (isto é, a orientação do corpo em relação à força gravitacional). Eles também percebem mudanças na posição do corpo durante a locomoção.

Os osfrádios estão presentes apenas no gênero *Nautilus*. Células tácteis e quimiossensoriais localizam-se sobre os braços, sendo especialmente abundantes no epitélio das ventosas.

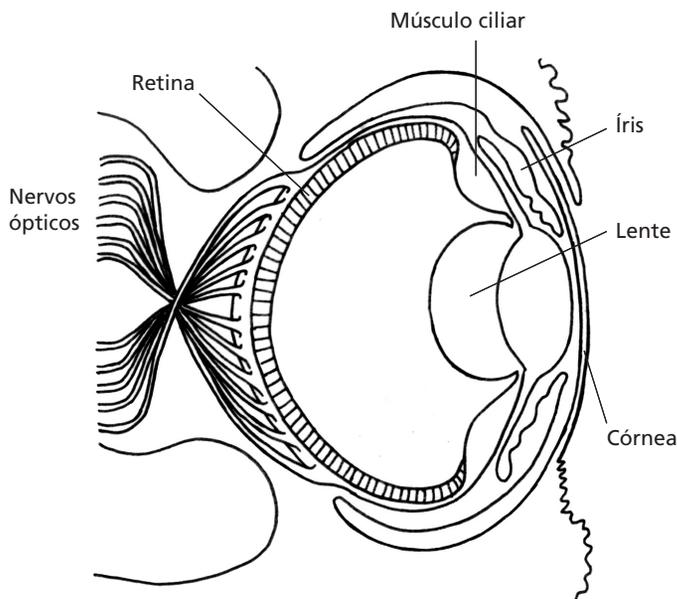


Figura 31.9: Anatomia do olho de um cefalópode coleóide.

Cromatóforos

Você já deve ter reparado em documentários na curiosa coloração de muitos dos cefalópodes. Isso ocorre devido à presença de células, chamadas **cromatóforos**, no tegumento. A expansão dessas células é causada pela ação de pequenos músculos ligados à sua periferia. Quando os músculos se contraem, os cromatóforos formam uma grande placa achatada, tornando o pigmento mais aparente. Em contrapartida, quando os músculos relaxam, o pigmento se concentra e se torna menos aparente.

As espécies de cefalópodes podem apresentar cromatóforos de cores variadas (amarelo, laranja, vermelho, azul e negro). Eles podem se distribuir no tegumento em grupos ou camadas, e o seu efeito é ampliado pelas camadas de **iridócitos**, ou células refletoras, que refletem a luz de maneira diferencial (**DIFRAÇÃO** da luz).

A coloração da pele em um determinado momento é, portanto, resultante (1) da luz passando pelos filtros dos cromatóforos, (2) dos cromatóforos específicos que estão expandidos e (3) dos filtros de iridócitos. Os cromatóforos são controlados pelo sistema nervoso e, possivelmente, por hormônios, e a visão constitui o principal estímulo inicial.

A espécie *Sepia officinalis* apresenta complexas mudanças de cor e pode simular as tonalidades da areia e rochas (**camuflagem**). Em muitas espécies, marcantes mudanças de cor ocorrem quando os indivíduos se sentem ameaçados (**comportamento deimático**). Um octópode pode apresentar uma elaborada demonstração defensiva, incluindo mudanças de cor que fluem sobre o corpo e grandes manchas em torno dos olhos. Mudanças de cor podem também estar associadas, em muitos cefalópodes, com o processo de corte.

Glândula de tinta

Nos cefalópodes, com exceção de *Nautilus* e de algumas espécies de águas profundas, um grande **saco de tinta** (ou reservatório) se abre no reto logo antes do ânus (**Figura 31.7**). Assim, uma glândula secreta um líquido castanho ou negro, o qual contém uma elevada concentração do pigmento melanina.

DIFRAÇÃO

(do latim, *diffringere* = quebrar em pedaços): fenômeno que ocorre quando uma onda caminhante é limitada, em seu avanço, por um objeto opaco que deixa passar apenas uma fração das frentes de onda, e que pode ser observado como uma propagação da onda para regiões além do objeto e situadas na sombra deste em relação à direção da onda incidente, ou como a propagação da onda em direções preferenciais, etc.

Quando o cefalópode se sente ameaçado, a tinta é liberada pelo ânus, formando uma “nuvem” que confunde o potencial predador. É possível também que a natureza alcalóide da tinta afete os predadores, especialmente os peixes, os quais podem sofrer o anestesiamento de seus órgãos quimiossensoriais.

Luminescência

Muitas lulas de águas profundas são **luminescentes**. Isso porque fotóforos (células luminescentes) podem se distribuir de diferentes maneiras sobre o corpo, incluindo os glóbulos oculares. Em alguns grupos, como *Sepioida*, por exemplo, a luminescência é causada pela presença de bactérias simbiotas. Entretanto, na maior parte dos casos, ela é intrínseca aos cefalópodes.

Reprodução

Os cefalópodes são dióicos e a gônada única se situa na parte posterior do corpo (Figura 31.6). A fertilização pode ocorrer tanto dentro quanto fora da cavidade do manto, e em ambos os casos um processo de cópula está presente. Para isso, um dos braços do macho é modificado em um órgão para a cópula, chamado **hectocótilo**, o qual transfere o **espermatóforo** para a fêmea.

Antes da cópula, um cefalópode macho realiza várias demonstrações cuja função é identificá-lo para a fêmea. No gênero *Sepia*, por exemplo, o macho apresenta um padrão de cor com faixas e estabelece uma ligação temporária com a fêmea, nadando sobre ela. A demonstração também é dirigida a machos intrusos, sendo que o competidor mais fraco geralmente desiste e parte.

Desenvolvimento

A **clivagem** é **meroblástica** e resulta na formação de um disco germinativo no pólo animal, local no qual irá se formar o embrião. As margens desse disco crescem em torno da massa de vitelo, resultando na formação de um saco vitelínico. Durante o desenvolvimento, o vitelo é gradualmente absorvido.

O **desenvolvimento** é **direto**, ou seja, as larvas trocófora e véliger (que você estudou na Aula 28) não estão presentes. Entretanto, os cefalópodes podem viver no plâncton durante algum tempo após a eclosão.

Filogenia

Dados morfológicos sugerem que as classes Cephalopoda e Gastropoda são grupos-irmãos. Uma hipótese descrevendo as relações filogenéticas entre as classes do filo Mollusca é apresentada na **Figura 31.10**, incluindo possíveis sinapomorfias dos grupos de classes.

As seguintes características são possíveis sinapomorfias da classe Cephalopoda: (1) expansão do celoma e fechamento do sistema circulatório; (2) concha septada; (3) sifúnculo; (4) mandíbulas em forma de bico; (5) pé modificado em braços/tentáculos e no funil (= sifão); (6) saco de tinta; (7) extenso fusionamento dos gânglios nervosos formando um cérebro.

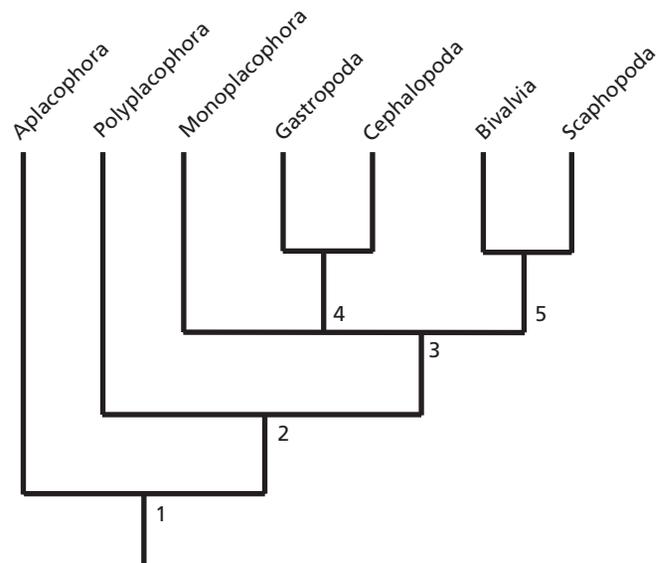


Figura 31.10: Hipótese filogenética descrevendo as relações entre as classes do filo Mollusca. As sinapomorfias dos grupos monofiléticos são as seguintes: (1) redução do celoma e desenvolvimento de um sistema hemocélico circulatório aberto; parede dorsal do corpo formando o manto; produção extracelular de espículas calcárias (e, por fim, da concha) pelas glândulas do manto; os músculos da parede ventral do corpo formam o pé (ou um precursor do pé); rádula; coração com câmaras, com átrios e ventrículo separados. (2) Concentração das glândulas difusas do manto em uma ou algumas glândulas distintas, as quais produzem uma concha sólida; desenvolvimento de uma sola no grande pé muscular ventral; aumento da complexidade do tubo digestivo, com grande massa de cecos digestivos; músculos retratores múltiplos do pé; membrana radular móvel. (3) Tentáculos pré-orais; perda dos espinhos calcários da parede do corpo; presença de uma única e bem definida região glandular da concha e concha larvar (protoconcha); concha formada por uma única peça (a condição dos bivalves é considerada derivada); concha formada por três camadas (perióstraco, prismática e nacarada); cavidade do manto com três dobras paralelas, cada uma especializada para funções específicas; estilo cristalino; estatocistos. (4) Visceras concentradas dorsalmente; enrolamento da concha; cabeça bem desenvolvida e individualizada; cavidade do manto restrita à região anal. (5) Redução da cabeça; descentralização do sistema nervoso; expansão da cavidade do manto, a qual passa, essencialmente, a envolver todo o corpo; modificação do pé para uma forma mais espatulada.

RESUMO

Nesta aula, você estudou aspectos da morfologia, biologia, fisiologia e filogenia dos representantes da classe Cephalopoda. Esta classe inclui somente 600 espécies atuais. Entretanto, mais de 7.500 formas fósseis são conhecidas. Apesar de alguns cefalópodes, como os polvos, viverem sobre o fundo marinho, a maior parte dos membros da classe é adaptada para a natação.

A cabeça dos cefalópodes se projeta em um círculo de tentáculos ou braços, os quais são homólogos à parte anterior do pé de outros moluscos. Durante a evolução do grupo, o corpo se tornou bastante alongado ao longo do eixo dorsoventral. Este se transformou no eixo ântero-posterior funcional, uma mudança associada ao eficiente modo de natação dos cefalópodes.

As seguintes características são possíveis sinapomorfias da classe: (1) expansão do celoma e fechamento do sistema circulatório; (2) concha septada; (3) sifúnculo; (4) mandíbulas em forma de bico; (5) pé modificado em braços/tentáculos e no funil (= sifão); (6) saco de tinta; (7) extenso fusão dos gânglios nervosos formando um cérebro.

EXERCÍCIOS

1. Descreva as principais diferenças morfológicas dos Cephalopoda em relação às demais classes do filo Mollusca. Cite cinco possíveis sinapomorfias da classe Cephalopoda.
2. Como se processa a locomoção (natação) nos cefalópodes?
3. Descreva a estrutura do olho de um cefalópode coleóide.
4. Qual é a relação existente entre o grande desenvolvimento do sistema nervoso e dos olhos e o tipo de alimentação dos cefalópodes?

AUTO-AVALIAÇÃO

É importante que você tenha compreendido as principais características morfológicas, fisiológicas e biológicas dos membros da classe Cephalopoda. Se você compreendeu bem essas características e respondeu corretamente às questões dos exercícios avaliativos, certamente estará preparado para avançar para a Aula 32.

INFORMAÇÕES SOBRE A PRÓXIMA AULA

Na Aula 32, a última do nosso curso sobre os protostomados, será apresentada uma síntese das hipóteses atuais sobre a filogenia dos filos animais. Tanto os protostomados quanto os deuterostomados serão abordados na próxima aula.

Relações filogenéticas dos metazoários

AULA

32

objetivo

Ao final desta aula, você deverá ser capaz de:

- Conhecer as principais hipóteses sobre as relações filogenéticas entre os filos do reino Animalia (ou Metazoa).

Pré-requisitos

Aulas 1 a 31.

Disciplina Introdução à Zoologia.

Noções básicas sobre Citologia e Histologia.

Noções básicas sobre diversidade e filogenia dos animais.

INTRODUÇÃO

Durante o nosso curso, percorremos um longo e belo caminho que nos permitiu conhecer uma parcela considerável da diversidade animal. Uma grande quantidade de filos animais invertebrados, principalmente protostomados, foi abordada ao longo das aulas.

Agora, chegamos à última aula. Aqui, tentaremos lembrar, organizar, relacionar e contextualizar parte das diversas informações aprendidas sobre os filos. Para realizar essas tarefas, utilizaremos hipóteses sobre o relacionamento filogenético entre os filos como sistemas de referência, os quais permitem a percepção de propriedades gerais (homologias ou sinapomorfias) dos diversos grupos de animais. Imagine que, nesta aula, você caminhará sobre possíveis árvores filogenéticas dos metazoários e que, durante o trajeto, é possível parar e apreciar as hipóteses sobre homologias que agrupam os diferentes filos.

Um aspecto que deve ficar claro desde o início desta aula é o fato de que as relações filogenéticas entre os filos animais são ainda pouco conhecidas, existindo várias hipóteses conflitantes. Durante mais de 150 anos, foram realizadas pesquisas sobre a morfologia e o desenvolvimento dos animais. Tais pesquisas geraram informações que serviram de base para a proposição de muitas hipóteses filogenéticas (como, por exemplo, a árvore apresentada na **Figura 32.1**).

Muito mais recentemente, desde a década de 1990, tem sido publicada uma quantidade considerável de estudos sobre filogenia animal baseados em dados moleculares (o gene 18S do rDNA tem sido o mais comumente utilizado nessas análises). Veja, por exemplo, a hipótese filogenética apresentada na **Figura 32.2** (vale a pena, neste momento, fazer uma comparação cuidadosa entre as **Figuras 32.1** e **32.2**, pois elas serão freqüentemente citadas ao longo da aula).

Os estudos mais tradicionais (baseados na morfologia e no desenvolvimento) e aqueles mais recentes (que utilizam dados moleculares) resultam, em muitos casos, em hipóteses filogenéticas bastante discordantes, mas que apresentam também inúmeros pontos congruentes. Nesta aula, abordaremos os principais aspectos das hipóteses morfológicas, os quais serão comparados com os resultados dos estudos moleculares.

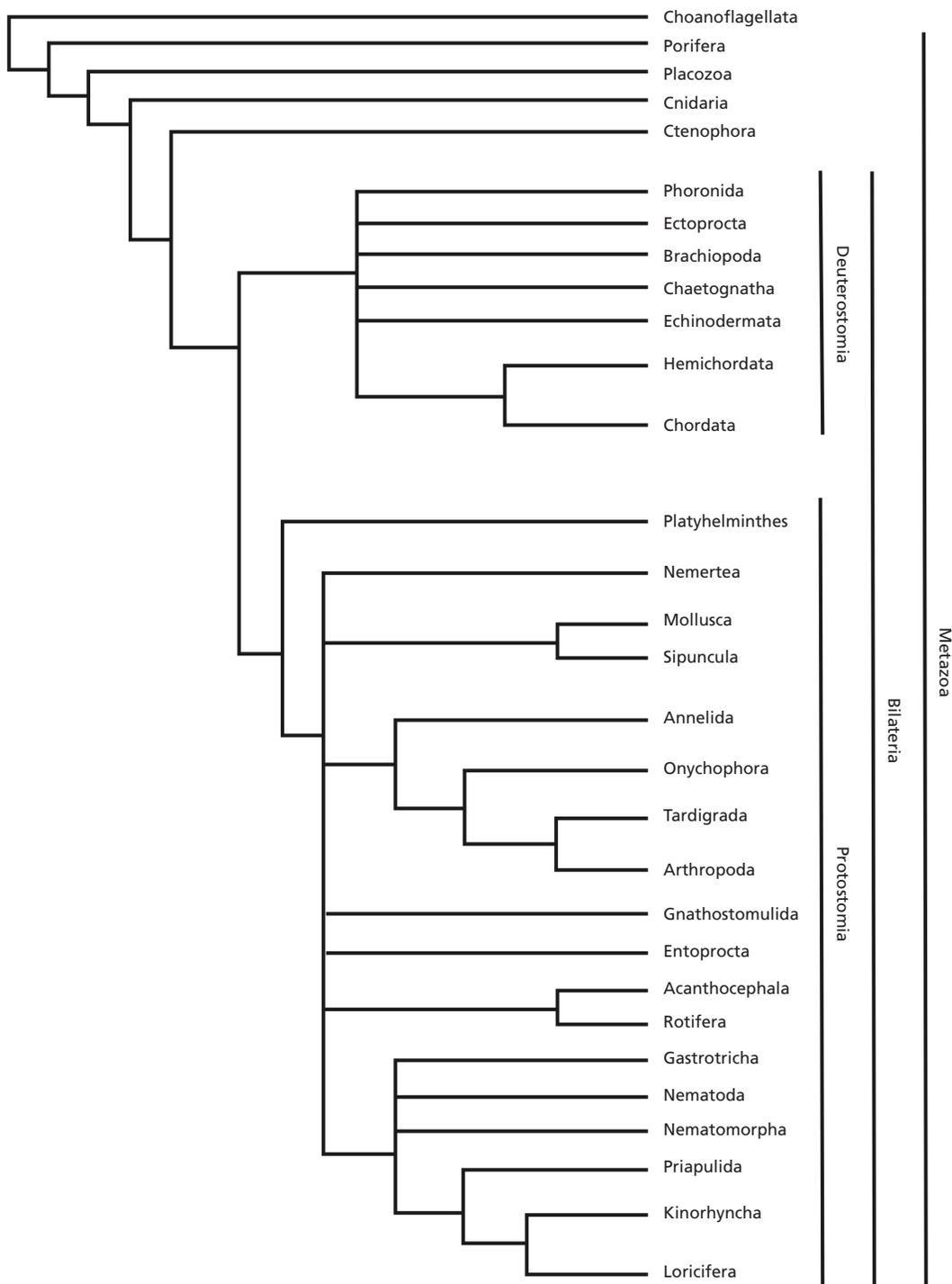


Figura 32.1: Uma hipótese sobre a filogenia dos Metazoa baseada em dados morfológicos e de desenvolvimento (modificada de Brusca & Brusca, 2003). Os Choanoflagellata aparecem como o grupo externo.

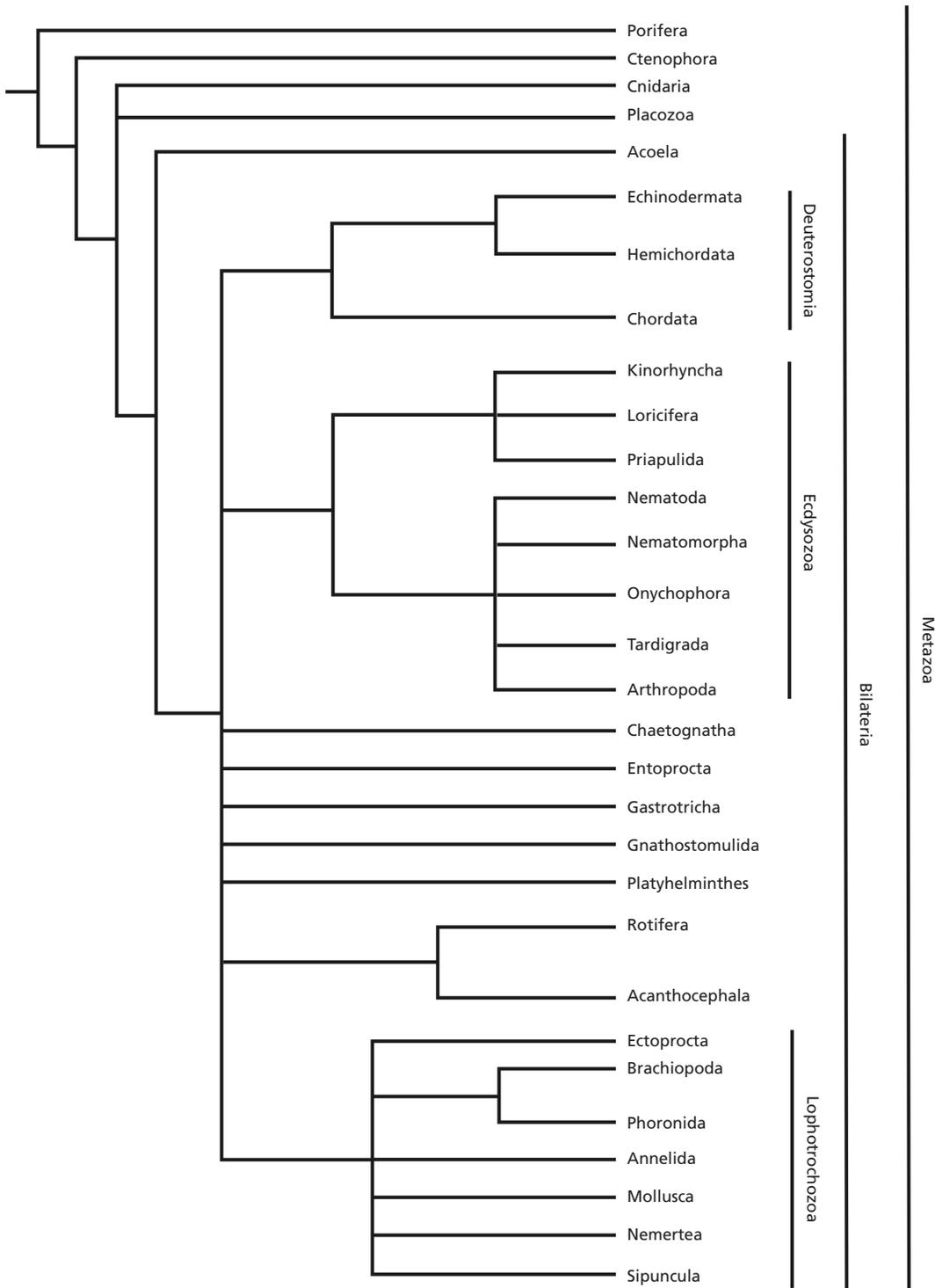


Figura 32.2: Uma hipótese sobre a filogenia dos Metazoa baseada em dados moleculares, 18S rDNA (modificada de Collins & Valentine, 2001).

Existe um aspecto marcante que, aparentemente, caracteriza a filogenia dos animais. Por um lado, os grupos individuais que formam o reino Animalia, grandes conjuntos chamados filós, são reconhecidos de maneira relativamente fácil. Por outro lado, o estabelecimento das relações filogenéticas entre os filós tem-se revelado como um desafio extremamente difícil para os sistematas.

Os filós foram inicialmente descritos no século XIX. Desde então, suas definições têm sido revisadas e refinadas, sendo determinado um plano corporal (**BAUPLAN**) exclusivo de cada um. De uma maneira geral, as espécies pertencentes a um dado filo compartilham um conjunto de características, as quais permitem o fácil reconhecimento do filo. Exemplos óbvios desses planos de construção característicos, abordados no nosso curso, são aqueles dos artrópodes (com o corpo segmentado, cutícula quitinosa e apêndices articulados) e dos moluscos (com rádula, manto e concha e pé ventral).

Em oposição à relativamente clara subdivisão dos animais em filós, as relações entre esses filós têm sido objeto de grandes controvérsias por décadas. A principal razão para a ocorrência de tais controvérsias é a aparente pequena quantidade de características homólogas compartilhadas pelos filós, o que dificulta o seu agrupamento em clados sucessivos, cada um definido por um conjunto de características derivadas ou sinapomorfias. Essas dificuldades se tornarão claras ao longo desta aula, pois você poderá constatar as grandes diferenças existentes entre as hipóteses geradas por dados morfológicos e moleculares.

Nesta última aula não são apresentados os já tradicionais exercícios avaliativos. Entretanto, sugerimos uma pequena tarefa para você realizar, que facilitará o aprendizado das hipóteses filogenéticas aqui discutidas: procure determinar e anotar, baseando-se tanto no texto da aula quanto nas **Figuras 32.1 e 32.2**, quais são as principais semelhanças e diferenças entre as hipóteses produzidas com base em dados morfológicos e moleculares.

BAUPLAN

(do alemão, *Bau* = construção, estrutura + *Plan* = plano). Conjunto de características (plesiomórficas e apomórficas) típicas de um filo ou qualquer outro grupo, as quais produzem um plano estrutural e funcional comum. Esse plano, de maneira geral, pode ser reconhecido em todos os representantes do filo, mesmo quando existem grandes variações entre as espécies. O plano de construção em um determinado filo resulta de processos embrionários específicos e determina tanto limites quanto potencialidades para a sua evolução, incluindo o modo de vida.

ORIGEM DOS METAZOA

Os metazoários, provavelmente, originaram-se de um ancestral protista. Existem hipóteses discordantes sobre qual seria o tipo de protozoário que originou os animais multicelulares. Entretanto, uma série de informações sugere que o protista ancestral foi uma forma flagelada colonial. Esse organismo pode ter tido uma forma esférica, era oco e apresentava um único flagelo/cílio por célula. Ele seria, portanto, similar ao estágio de celoblastula, que surge no início do desenvolvimento embrionário dos metazoários. Um ponto que favorece essa hipótese é o fato de que as células flageladas com colarinho dos Porífera (coanócitos) são, essencialmente, idênticas àquelas dos protistas flagelados conhecidos como coanoflagelados (Aula 3). Como você verá logo adiante, os Porífera talvez constituam a linhagem mais basal de metazoários.

Os dados moleculares também favorecem a hipótese de que os metazoários se originaram de um protista flagelado colonial, que talvez era similar a um coanoflagelado. Esses dados, assim como estudos paleontológicos, indicam que os Metazoa podem ter se originado entre 1 e 1,2 bilhão de anos atrás.

As seguintes características seriam sinapomorfias dos Metazoa: (1) multicelularidade, (2) desenvolvimento embrionário com clivagem do tipo radial, (3) presença de mecanismos de junção nas células dos tecidos epiteliais, (4) produção de espermatozóides e, talvez, (5) aparecimento do colágeno animal.

FILOGENIA DENTRO DOS METAZOA

As esponjas (filó Porífera), que você estudou na Aula 3, parecem constituir a linhagem mais basal do grupo dos Metazoa. Tanto as análises morfológicas quanto as moleculares sugerem a posição basal das esponjas (Figuras 32.1 e 32.2). Esses metazoários possuem apenas uns poucos tipos celulares, apresentam um elevado grau de independência e **TOTIPOTÊNCIA** celular, não têm tecidos verdadeiros, sistema nervoso sináptico ou membranas (lâminas) basais, características encontradas nos demais Metazoa.

CÉLULAS TOTIPOTENTES

Possuem grande capacidade de diferenciação. Podem produzir os diferentes tipos celulares presentes em um organismo.

O grupo-irmão dos Porifera, ou seja, todos os demais Metazoa, talvez seja definido pela perda das células coanoflageladas e aparecimento de raízes ciliares estriadas. O filo Placozoa (que possui uma única espécie, *Trichoplax adhaerens*), abordado na Aula 3, aparece na **Figura 32.1** como o primeiro grupo a se diferenciar após os Porifera. Não são conhecidas apomorfias claras dos placozoários, uma situação que sugere que animais similares a eles podem ter sido os ancestrais dos demais metazoários.

Após os Placozoa, muitas das características tipicamente associadas aos animais aparecem, como (1) desmossomas, (2) gônadas organizadas, (3) camadas germinativas (inicialmente ectoderma e endoderma), (4) sistema nervoso sináptico (inicialmente não-centralizado), (5) membrana basal, (6) miofibrilas estriadas e (7) simetria corporal (inicialmente radial). Em seguida, temos o surgimento das duas linhagens de filos radiais, Cnidaria e Ctenophora (Aulas 4 e 5). Talvez o segundo filo constitua o grupo-irmão dos animais bilaterais (**Figura 32.1**). Os Ctenophora e os Bilateria compartilham uma possível condição apomórfica: a presença do sistema acetilcolina/colinesterase na transmissão dos impulsos nervosos.

Antes de prosseguirmos com esta aula, é necessário observar que os zoólogos consideram a posição filogenética dos Mesozoa (classes Rhombozoa e Orthonectida), que você estudou na Aula 3, obscura e de difícil determinação. Por esse motivo, os Mesozoa não aparecem nas hipóteses filogenéticas apresentadas na **Figura 32.1** (dados morfológicos) e na **Figura 32.2** (dados moleculares). Existem autores que preferem tratar as classes Rhombozoa e Orthonectida como filos separados.

OS ANIMAIS BILATERAIS

Posteriormente ao surgimento da simetria radial, ocorreu a evolução da simetria bilateral (**Figura 32.1**, Bilateria), que se caracteriza pela presença de um eixo corporal ântero-posterior. Em associação ao aparecimento desse eixo, teve início o processo de individualização de uma região céfálica (cefalização), pois o sistema nervoso começou a se concentrar na extremidade anterior do corpo.

Como você aprendeu na Aula 1, o surgimento da simetria bilateral foi, provavelmente, um evento de grande importância na evolução do reino Animalia. Os animais bilaterais são capazes de se movimentar de maneira muito mais eficiente que os radiais. Tal fato pode ser constatado ao compararmos o rápido movimento de um peixe ou de um guepardo (filo Chordata) com a lenta movimentação de uma medusa (filo Cnidaria). A maior parte dos filos, incluindo aqueles com maior número de espécies, é de animais com simetria bilateral.

O grupo dos animais bilaterais inclui duas grandes linhagens (Figura 32.1), os protostomados e os deuterostomados (veja a Aula 2 para relembrar as diferenças entre essas linhagens, Figura 2.12). A terceira camada germinativa (mesoderma ou endomesoderma, pois ela se origina do endoderma) e a cavidade corporal (euceloma) surgiram possivelmente de maneira independente nessas duas linhagens. A hipótese do surgimento independente é favorecida pela observação de grandes diferenças entre os desenvolvimentos embrionários de protostomados e deuterostomados.

O ancestral comum dos protostomados e deuterostomados foi, provavelmente, um animal bilateral diploblástico que apresentava um sistema nervoso simples, composto por uma concentração anterior de gânglios e por cordões nervosos longitudinais. Tal ancestral, possivelmente, apresentava clivagem radial e um processo de gastrulação por invaginação (Aula 2), ambas condições simplesiomórficas.

PROTOSTOMADOS

As sinapomorfias que diferenciam a linhagem ancestral dos animais protostomados são as seguintes: (1) clivagem espiral, (2) mesoderma derivado da célula 4d durante a clivagem espiral, (3) sistema nervoso central concentrado ventralmente e (4) origem da boca a partir do blastóporo.

É possível que o filo Platyhelminthes (vermes achatados, abordados nas Aulas 6, 7 e 8) constitua a linhagem mais basal dos protostomados (Figura 32.1). Os platelmintos compartilham com os demais protostomados características marcantes do desenvolvimento embrionário (clivagem espiral e mesoderma derivado da célula 4d).

Entretanto, como você deve se lembrar, os platelmintes são animais acelomados. A suposta posição dos platelmintes como o grupo-irmão dos demais protostomados não esclarece se a condição acelomada é primitiva ou derivada. No primeiro caso, o ancestral de todos os protostomados seria um animal acelomado, e o celoma esquizocélico teria surgido (apomorfia) no grupo-irmão dos platelmintes (ou seja, o clado que inclui todos os demais protostomados). No segundo caso, o ancestral de todos os protostomados (incluindo os platelmintes) seria um organismo esquizocélico, e a condição acelomada teria surgido posteriormente (apomorfia).

O grupo-irmão dos platelmintes é, supostamente, definido pela ocorrência de esquizocelia e presença de uma larva trocófora. Esse grupo, sugerido pelos dados morfológicos, inclui os seguintes filos, abordados da Aula 8 até a 31 (**Figura 32.1**): Nemertea, Mollusca, Sipuncula, Annelida, Onychophora, Tardigrada, Arthropoda, Gnathostomulida, Entoprocta, Rotifera, Acanthocephala, Gastrotricha, Nematoda, Nematomorpha, Priapulida, Kinorhyncha e Loricifera. Como veremos mais adiante, os dados moleculares (**Figura 32.2**) não sugerem a existência desse grupo.

DEUTEROSTOMADOS

A linhagem ancestral dos deuterostomados pode ser distinguida pelas seguintes características: (1) mesoderma arquentérico e celoma enterocélico, (2) arquitetura corporal trimérica (celoma tripartido), (3) origem do ânus a partir do blastóporo (ou fechamento do blastóporo e aparecimento da boca e do ânus em outras regiões). A clivagem radial, característica de grupos mais basais de metazoários (por exemplo, Cnidaria), é retida nos deuterostomados (condição plesiomórfica).

O clado dos deuterostomados inclui os seguintes filos (**Figura 32.1**): Phoronida, Ectoprocta, Brachiopoda, Chaetognatha, Echinodermata, Hemichordata e Chordata. Você estudará esses filos na disciplina Diversidade Biológica dos Deuterostomados.

DADOS MOLECULARES

O campo de estudo da filogenia dos animais com base em dados moleculares está ainda em uma fase inicial, de expansão. Poucos são os genes dos animais cujas seqüências de nucleotídeos foram determinadas e apenas um pequeno número de espécies de cada filo foi estudada. Assim, os resultados das análises filogenéticas moleculares devem ser considerados preliminares e encarados com precaução. Como você já sabe, muitos desses resultados (**Figura 32.2**) contradizem as hipóteses tradicionalmente geradas pelos dados morfológicos (**Figura 31.1**).

As divergências filogenéticas que geraram a diferenciação dos filios animais são bastante antigas, datando do Pré-cambriano ou Cambriano. Os genes adequados para o estudo dessas divergências antigas devem apresentar uma taxa de evolução (ou de mutação) bastante lenta, de maneira que as suas seqüências conservem informações relevantes sobre o padrão de relacionamento dos filios. O gene 18S do DNA ribossomal (18S rDNA), que apresenta uma lenta taxa de evolução, tem sido o principal elemento utilizado no estudo das relações filogenéticas entre os filios animais. A seguir, os principais resultados das análises geradas com base no 18S rDNA serão apresentados, de maneira que será possível compará-los com aqueles das análises morfológicas, já abordados.

GRUPOS BASAIS

Alguns estudos baseados no 18S rDNA posicionam os filios diploblásticos (Porifera, Cnidaria, Ctenophora e Placozoa) em um grupo monofilético separado dos demais metazoários. Outras análises sugerem que os placozoários são relacionados aos cnidários ou que os poríferos não formam um grupo monofilético, considerando as esponjas calcárias (classe Calcarea) aliadas aos ctenóforos ou aos metazoários superiores. Existem também estudos que sugerem que os cnidários e placozoários são mais próximos dos animais bilaterais que os poríferos e ctenóforos (**Figura 32.2**).

Análises baseadas no 18S rDNA sugerem que os platelmintos são um grupo polifilético (**Figura 32.2**). Duas ordens de platelmintos, os Acoela e os Nemertodermatida, não seriam membros do filo em questão, mas constituiriam o grupo-irmão de todos os demais animais triploblásticos.

LOPHOTROCHOZOA

A maioria das análises baseadas no gene 18S rDNA sugere o posicionamento dos filós **lofoforados** (Ectoprocta, Brachiopoda e Phoronida) em um clado com alguns filós protostomados (Nemertea – Aula 8, Mollusca – Aula 28, Sipuncula – Aula 16 e Annelida – Aula 14) (**Figura 32.2**). Algumas análises baseadas nos **GENES HOX** e na ordem dos genes mitocondriais também sugerem a existência do grupo em questão, o qual é chamado Lophotrochozoa, um nome que faz referência à presença do **LOFÓFORO** e da larva trocófora. Entretanto, nem todos os membros do grupo possuem um lofóforo ou uma larva trocófora.

Algumas análises recentes do gene 18S rDNA também posicionam os filós Platyhelminthes (Aula 6) e Entoprocta (Aula 12) dentre os Lophotrochozoa. Análises de outros genes, da morfologia ou do desenvolvimento fornecem resultados conflitantes, favorecendo ou refutando a validade do grupo Lophotrochozoa.

ECDYSOZOA

A maior parte das análises do 18S rDNA sugere a existência de um clado que inclui os metazoários que sofrem muda da cutícula. Esse clado, chamado Ecdysozoa, é formado pelos filós Arthropoda, Tardigrada e Onychophora (Aula 17), Nematoda (Aula 10), Nematomorpha (Aula 12), Kinorhyncha (Aula 9), Priapulida e Loricifera (Aula 10) (**Figura 32.2**).

Além dos dados de DNA, a presença de uma cutícula, a perda dos cílios epidermais e a ocorrência de muda foram apontadas como características distintivas dos Ecdysozoa. Entretanto, a homologia dessas condições nos filós envolvidos é bastante duvidosa. Por exemplo, não existem estudos demonstrando que a muda da cutícula nos Nematomorpha, Kinorhyncha e Priapulida envolva a presença do hormônio ecdisona, que é característico da ecdise dos Arthropoda. Caso se demonstre que a muda nos três primeiros filós é mediada por esse hormônio, a idéia de que ela é homóloga àquela dos artrópodes seria favorecida. Você estudou a muda dos artrópodes na Aula 17.

GENES HOX

(do inglês, *homeobox* (*Hox*) genes). Genes reguladores que modulam outros conjuntos de genes do desenvolvimento e, ao realizarem essa tarefa, selecionam os caminhos de desenvolvimento que são seguidos pelas células em divisão do embrião. Esses genes codificam proteínas que são expressas em padrões complexos que determinam a geometria básica do organismo.

LOFÓFORO

Dobra circular ou em forma de ferradura da parede corporal mesossomal das espécies dos filós Ectoprocta, Brachiopoda e Phoronida. O lofóforo envolve a boca e possui numerosos tentáculos ciliados. É utilizado para a coleta de alimentos em suspensão na água.

Alguns estudos preliminares favorecem a validade do clado dos Ecdysozoa. Esses estudos se baseiam no gene 28S rDNA, no gene Hox, em genes mitocondriais e em uma seqüência (β -timosina) peculiar aos artrópodes e nematódeos. Entretanto, as características da maioria desses genes ainda não são conhecidas em muitos grupos de Metazoa. Além disso, existem alguns estudos do 18S rDNA que não corroboram a existência do clado Ecdysozoa.

RESUMO

Nesta aula, você estudou algumas hipóteses sobre a origem e a filogenia dos filos do reino Animalia. As hipóteses mais tradicionais, baseadas em dados morfológicos e do desenvolvimento embrionário, foram comparadas àquelas mais recentes, produzidas, principalmente, a partir do estudo do gene 18S rDNA.

AUTO-AVALIAÇÃO

É muito importante que você tenha compreendido quais são as principais diferenças entre as hipóteses sobre as relações filogenéticas entre os filos do reino Animalia geradas com base em informações morfológicas ou moleculares.

Bem, chegamos ao final do curso. Nós, professores, esperamos que ele tenha sido proveitoso para você. O estudo dos animais prosseguirá na disciplina Diversidade Biológica dos Deuterostomados, que abordará filos bastante interessantes, como os Echinodermata e Chordata, por exemplo. Antes de iniciar essa nova etapa, sugerimos a você reler todas as aulas deste curso. Se isso não for possível, concentre-se nas Aulas 1, 2 e 32, que abordam aspectos gerais da arquitetura, do desenvolvimento e da filogenia dos animais. Procure ler bastante sobre os animais. O livro de Ruppert e Barnes (a referência completa é dada adiante) é uma boa opção. Boa sorte nos estudos e tudo de bom!

Diversidade Biológica dos Protostomados

Gabiarito

1. O animal **A** pertence ao subfilo Uniramia, pois possui um par de mandíbulas, dois pares de maxilas e apenas um par de antenas (as mandíbulas e o par de antenas caracterizam este subfilo). O animal **B** pertence ao subfilo Crustacea, pois além de possuir um par de mandíbulas e dois pares de maxilas, possui dois pares de antenas (o que caracteriza este subfilo). O animal **C** pertence ao subfilo Chelicerata, pois não possui mandíbulas e maxilas, mas apresenta um par de quelíceras e outro de pedipalpos, que são características exclusivas dos quelicerados.
2. Porque são os artrópodes mais diversos e abundantes dos ambientes marinhos. Sua predominância nos oceanos é comparável ao sucesso adaptativo alcançado pelos insetos nos ambientes terrestres.
3. O celoma não é a maior cavidade interna do corpo dos artrópodes. O maior espaço interno no corpo dos crustáceos é a hemocele, como nos outros artrópodes. A hemocele é preenchida por hemolinfa, que é o sangue dos crustáceos e de todos os artrópodes. Em geral, a hemolinfa é incolor e possui células amebóides de dois tipos, pelo menos.
4. O sistema excretor dos crustáceos é composto por um par de estruturas tubulares situadas na base da antena ou da segunda maxila. Tais órgãos são chamados **glândulas antenais** ou **glândulas maxilares**, dependendo da localização de seus poros, na base da antena ou na base da maxila. Cada glândula antenal e maxilar é formada por um **saco terminal**, uma porção esponjosa (o **labirinto**), um **túbulo excretor** e uma **bexiga dorsal**. A hemolinfa entra no saco terminal impulsionada pela pressão hidrostática gerada pela hemocele. A reabsorção de substâncias (como sais, aminoácidos, glicose e água) ocorre quando a hemolinfa (chamada **filtrado**, após a reabsorção) passa pelo túbulo excretor e pela bexiga. A eliminação de compostos nitrogenados (principalmente a amônia) ocorre por difusão através de regiões corporais mais finas, como as brânquias. As glândulas antenais e maxilares atuam na regulação iônica e na composição osmótica da hemolinfa.

5. Apesar de a ecdise ser controlada por hormônios, o início do processo sempre ocorre a partir de um estímulo ambiental. Tais mudanças são percebidas pelo sistema nervoso central, que diminui a produção do **hormônio inibidor da muda**, produzido pelo **órgão X** (formado por um grupo de células neurosecretoras) que se localiza no cérebro. Em alguns decápodes, o órgão X se localiza no pedúnculo ocular. O hormônio inibidor da muda é lançado na hemolinfa pelas células nervosas (ainda no pedúnculo ocular) e sua diminuição causa a produção e liberação de um outro hormônio (o **hormônio promotor da muda**) pelos **órgãos Y**. Esses órgãos se localizam abaixo da epiderme, próximos da musculatura das mandíbulas. A ação do hormônio promotor da muda inicia o processo da ecdise. Quando esse processo é iniciado, ele prossegue automaticamente, não havendo mais qualquer interferência dos órgãos X ou Y.

Aula 26

1. O animal **A** pertence à classe Cephalocarida, pois não possui carapaça, olhos compostos e apêndices abdominais, o que o difere das outras classes do subfilo. O animal **B** pertence à classe Remipedia, pois apenas nessa classe as espécies possuem um corpo longo e uniformemente segmentado e apêndices dispostos lateralmente em cada segmento. O animal **C** pertence à classe Branchiopoda e à ordem Diplostraca, pois possui uma carapaça que envolve quase totalmente o corpo. Por essa característica e por não haver uma articulação entre as laterais da carapaça, o animal **C** deve ser um cladóceros.

2. Porque os crustáceos primitivos possuíam um pequeno tamanho e uma carapaça fina. Dessa forma, se desarticulavam durante o processo de fossilização, dificultando um bom registro da sua forma e uma boa preservação.

3. Os cladóceros e crustáceos bivalves estão classificados na classe Branchiopoda, ordem Diplostraca. Os dois grupos possuem uma carapaça evidente que os recobre e filópodes que atuam como brânquias. A carapaça dos cladóceros é uma peça única, sem articulação, que está fusionada ao tórax e que não envolve a cabeça e as antenas do animal. Ao contrário, a carapaça dos crustáceos bivalves possui duas partes (valvas) articuladas, e envolve todo o corpo do animal.

4. Os anostráceos caracterizam-se por possuir um ciclo de vida muito curto, no qual a fase adulta é alcançada rapidamente, devido ao crescimento acelerado. Na fase adulta, há a fecundação do óvulo que se desenvolve em um zigoto resistente (cisto), que pode sobreviver durante anos ou décadas, até que uma próxima estação chuvosa o umedeça adequadamente. O número de zigotos produzidos em cada cópula é bastante elevado, o que garante a colonização quando o ambiente se tornar adequado.

Aula 27

1. GRUPO 1 – Subclasse Phyllocarida; GRUPO 2 – Ordem Stomatopoda; GRUPO 3 – Ordem Euphasiacea; GRUPO 4 – Ordem Decapoda; GRUPO 5 – Ordem Isopoda; GRUPO 6 – Ordem Amphipoda.
2. O grande problema para se estabelecer uma única hipótese confiável para a relação de parentesco entre os crustáceos é o fato de que muitas características morfológicas estão presentes e ausentes dentro de vários grupos diferentes. Isto significa admitir que, provavelmente, elas surgiram e desapareceram independentemente dentro dos diversos grupos.
3. A hipótese mais aceita atualmente é aquela que sugere que o grupo mais primitivo dentre os crustáceos é a classe Remipedia.
4. O pequeno tamanho corporal, as reduções no número de pernas, os olhos nauplianos, a especialização mínima dos apêndices, entre outras características, levaram os cientistas a levantar a hipótese de que os maxilópodes se assemelham às pós-larvas (formas iniciais do desenvolvimento) que atingiram a maturidade sexual antes de adquirirem todos os caracteres típicos da fase adulta.

Aula 28

1. O animal A é um cefalópode (classe Cephalopoda), pois esses são os únicos moluscos com sistema circulatório fechado. O animal B é um aplacóforo (classe Aplacophora) da subclasse Solenogastres, pois são os únicos moluscos que não possuem concha nem rádula. O animal C é um escafópode (classe Scaphopoda), pois é o único grupo de moluscos com o corpo cônico e sem ctenídeos.
2. Os moluscos são animais protostomados de corpo mole, com simetria bilateral. Suas características exclusivas são a rádula (estrutura utilizada na obtenção do alimento), o estágio de larva véliger, o manto, a cavidade celômica reduzida e a hemocele desenvolvida, espículas calcárias ou concha produzidas por glândulas presentes no manto.
3. De uma forma geral, o corpo dos moluscos pode ser dividido em cabeça, pé e massa visceral.

4. As pérolas são formadas pela deposição contínua e concêntrica de uma camada mineralizada da concha (camada nacarada) que envolve qualquer corpo estranho que se localize entre o manto e a concha.

5. Os quátons possuem um par de glândulas de açúcar que produzem enzimas capazes de quebrar polissacarídeos como a celulose presente na parede celular das algas. Essas enzimas são lançadas no estômago e contribuem para a digestão química dos alimentos.

Aula 29

1. Os moluscos gastrópodes possuem uma cabeça anterior bem desenvolvida, com um a dois pares de tentáculos cefálicos e um par de olhos, um pé longo e ventral, uma concha única e torcida em espiral ou concha reduzida ou mesmo ausente. O manto forma uma cavidade palial onde se localizam os osfrádios, glândulas hipobranquiais e um a dois ctenídios, que podem ser substituídos por um "pulmão". Durante a fase larvar, ocorre torção de 90° a 180° da massa visceral e do manto, de forma que a cavidade do manto ou palial se posiciona anteriormente sobre a cabeça, e o intestino e o sistema nervoso se apresentam torcidos.

2. A forma típica da concha dos gastrópodes é uma concha cônica e espiralada em torno de um eixo central ou columela, com cada volta ou espira demarcada por linhas ou suturas. A maior espira é aquela na qual o corpo fica abrigado, e nela se localiza a abertura da concha, por onde o pé e a cabeça se retraem. A espira maior e a abertura podem se mostrar alongadas, formando um canal sifonal para abrigar um sifão, quando há. Na extremidade oposta à abertura observam-se as primeiras e menores espiras que formam o ápice da concha (remanescente da concha da larva ou protoconcha). A maioria das espécies apresenta concha espiralada para o lado direito, isto é, a abertura da concha se localiza do lado direito da columela e as espiras são denominadas dextrógiras, enquanto outras são sinestrógiras ou levógiras (abertura do lado esquerdo da columela).

3. A torção foi bastante vantajosa para a fase de larva, pois, antes da torção, esta retraía primeiro o pé e depois a cabeça, que ficava muito vulnerável na abertura da concha. Após a torção, a larva passa a retrair primeiro a cabeça e o véu para dentro da cavidade do manto, proporcionando-lhe mais segurança em relação aos predadores.

Quanto ao adulto, a torção pode ser considerada vantajosa quando pensamos que a água que entra na corrente inalante da cavidade do manto passou a vir da frente do animal e, portanto, uma água não agitada e com menos impurezas. Em contrapartida, podemos considerar a torção desvantajosa quando pensamos que, como o ânus e os nefridióporos se localizam na cavidade do manto, os materiais excretados passaram a ser jogados sobre a cabeça. Para resolver esse problema, diversas soluções podem ser observadas entre os gastrópodes, como desenvolvimento de sifão, aparecimento de aberturas e fendas nas conchas e até mesmo a distorção da cavidade do manto.

4. **Subclasse Prosobranchia** (concha geralmente espiralada, mas também cônica ou levemente tubular, cavidade palial anterior ou perto da cabeça, com osfrádios, nefridióporos, ctenídios e ânus, cabeça com olhos nas bases dos tentáculos, pé com opérculo calcário ou córneo).

Subclasse Opisthobranchia (concha reduzida, interna ou ausente, cabeça com um ou dois pares de tentáculos e/ou rinóforos, distorção das vísceras e do sistema nervoso, cavidade do manto do lado direito ou posterior, geralmente um nefrídio e um ctenídio).

Subclasse Pulmonata (concha espiralada ou ausente, um ou dois pares de tentáculos, cavidade do manto anterior e fechada, com revestimento vascular, funcionando como um “pulmão”, ctenídios ausentes, um nefrídio).

5. As bordas do manto dos gastrópodes pulmonados se dobram, transformando a cavidade do manto em uma cavidade fechada e vascularizada, capaz de retirar o oxigênio do ar, como um pulmão. Essa cavidade só não é totalmente fechada por causa da presença de uma pequena abertura do lado direito ou pneumóstomo, por onde o ar entra e sai.

Aula 30

1. A maioria dos bivalves se alimenta de partículas em suspensão ou de partículas depositadas nos sedimentos. Nos dois casos, as partículas são aderidas a um espesso muco que forma a massa mucosa alimentar. Essa massa é conduzida à boca e depois ao estômago onde é digerida. A ausência da rádula impede que os bivalves explorem alimentos maiores e mais duros. Essa limitação, no entanto, não foi suficiente para impedir o sucesso adaptativo do grupo. Mesmo as espécies perfurantes de madeira possuem bactérias simbióticas que garantem a digestão da celulose.

2. O corpo de um bivalve está envolvido por um par de conchas (valvas) conectadas por um ligamento na região dorsal, de forma que as valvas estão dispostas no lado direito e esquerdo do animal. Entre as conchas, há uma grande cavidade do manto que aloja os ctenídios. A massa visceral (que contém muitos órgãos e sistemas vitais) e o pé estão situados na porção mediana do corpo, entre as valvas.

3. A classe Bivalvia está dividida em três subclasses: Protobranchia, Lamellibranchia e Anomalodesmata. A subclasse Protobranchia é a mais primitiva e se caracteriza por possuir um ctenídeo simples (não dobrado) formado por finas estruturas foliares, bipectinadas (ou seja, com duas ramificações), que permanecem suspensas na cavidade do manto. A subclasse Lamellibranchia se caracteriza por possuir um ctenídeo composto por filamentos longos e finos que se dobram formando um "W". A subclasse Anomalodesmata possui ctenídios modificados como um septo horizontal (septobrânquia) ou do tipo eulamelibrânquia.

4. O arranjo corporal dos escafópodes difere de todos os outros moluscos. Esses animais têm um corpo cônico, e todas as estruturas e cavidades internas acompanham essa disposição. A concha (também cônica) possui duas aberturas nas extremidades. O manto se dobra, formando um tubo que recobre a massa visceral.

5. A ausência de ctenídios nos escafópodes limita as trocas gasosas à região do manto. O batimento de cílios e o movimento dos pés promovem um fluxo inalante pelo orifício menor da concha. A água entra na cavidade palial, banha o manto e sai do corpo pelo mesmo orifício.

Aula 31

1. A cabeça dos cefalópodes se projeta em um círculo de braços ou tentáculos, os quais são homólogos à parte anterior do pé de outros moluscos. Durante a evolução dos cefalópodes, o corpo se tornou bastante alongado ao longo do eixo dorsoventral. Este se transformou no eixo ântero-posterior funcional, uma mudança associada ao eficiente modo de locomoção dos cefalópodes. O círculo de braços e tentáculos está localizado, portanto, na parte anterior funcional do corpo, e a massa visceral, na porção posterior. A cavidade do manto, primitivamente posterior, tornou-se ventral.

As seguintes características são possíveis sinapomorfias da classe Cephalopoda: (1) expansão do celoma e fechamento do sistema circulatório; (2) concha septada; (3) sifúnculo; (4) mandíbulas em forma de bico; (5) pé modificado em braços/tentáculos e no funil (= sifão); (6) saco de tinta; (7) extenso fusão dos gânglios nervosos formando um cérebro.

2. A maior parte dos cefalópodes nada por meio de um sistema de “propulsão a jato”, no qual a água é expelida rapidamente da cavidade do manto. Esta contém tanto fibras musculares radiais quanto circulares. Durante a fase inalante da circulação hídrica, as fibras circulares relaxam e os músculos radiais se contraem. Essa ação aumenta o volume da cavidade do manto. A água, então, entra rapidamente na parte lateral entre a margem anterior do manto e a margem posterior da cabeça. Durante a fase exalante, a contração dos músculos circulares não só aumenta a pressão da água dentro da cavidade, como também fecha as bordas do manto firmemente ao redor da cabeça. Valvas fecham a cavidade ventralmente, de maneira que a água é forçada a sair pelo canal tubular ventral ou funil (pé modificado). A força da água saindo pelo funil, que possui grande mobilidade, é responsável pelo deslocamento do animal.

3. Os olhos dos coleóides são altamente desenvolvidos e bastante similares, em termos de estrutura, aqueles dos peixes. Um compartimento esférico, que contém placas cartilaginosas, encaixa-se na órbita, que está associada ao envoltório do cérebro. A lente, sustentada por um músculo ciliar, é uma esfera rígida com comprimento focal fixo. Em frente à lente, situa-se a íris (diafragma), a qual controla a quantidade de luz que penetra no olho através da pupila. A retina apresenta longos fotorreceptores direcionados para a fonte de luz. Portanto, o olho dos cefalópodes é do tipo direto, sendo diferente daquele dos vertebrados, que é indireto. Os fotorreceptores são conectados às células da retina, as quais enviam nervos para o gânglio óptico.

4. Os cefalópodes são animais predadores. Eles utilizam os olhos altamente desenvolvidos para detectar as presas (peixes, crustáceos ou outros cefalópodes, por exemplo) e se aproximar delas. A locomoção dos cefalópodes é mais rápida e eficiente que a de outros moluscos, o que facilita a captura das presas. Os braços e tentáculos são capazes de movimentos rápidos, precisos e complexos, sendo adaptados para segurar e manipular os animais capturados. Pode-se perceber que o grande desenvolvimento do sistema nervoso e dos olhos está, pelo menos em parte, associado ao fato de os cefalópodes serem predadores.

Diversidade Biológica dos Protostomados

Referências

Aula 25

- BRUSCA, R.C.; BRUSCA, G.J. *Invertebrates*. 2.ed. Sunderland: Sinauer, 2003. 936 p.
- HICKMAN JUNIOR, C.P.; ROBERTS, L.S.; LARSON, 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 26

- BRUSCA, R.C.; BRUSCA, G.J. *Invertebrates*. 2.ed. Sunderland: Sinauer, 2003. 936 p.
- HICKMAN JUNIOR, C.P.; ROBERTS, L.S.; LARSON, 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.
- MARTIN, J.W.; DAVIS, G.E. An updated classification of the recent Crustacea. *Natural History Museum of Los Angeles County, Science Series*, v. 39, p. 1-124, 2001.
- PECHENICK, J. A. *Biology of the invertebrates*. 4.ed. Boston: McGraw-Hill, 2000. 578 p.

Aula 27

- BRUSCA, R.C.; BRUSCA, G.J. *Invertebrates*. 2.ed. Sunderland: Sinauer, 2003. 936 p.
- HICKMAN JUNIOR, C.P.; ROBERTS, L.S.; LARSON, 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.
- MARTIN, J.W.; DAVIS, G.E. An updated classification of the recent Crustacea. *Natural History Museum of Los Angeles County, Science Series*, v. 39, p. 1-124, 2001.

- PECHENICK, J. A. *Biology of the invertebrates*. 4.ed. Boston: McGraw-Hill, 2000. 578 p.
- PEREIRA, R.C.; SOARES-GOMES, A. (Orgs.) *Biologia Marinha*. Rio de Janeiro: Interciência, 2002. 382 p.

Aula 28

- BRUSCA, R.C.; BRUSCA, G.J. *Invertebrates*. 2.ed. Sunderland: Sinauer, 2003. 936 p.
- HICKMAN JUNIOR, C.P.; ROBERTS, L.S.; LARSON, 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 29

- BARNES, R.D. *Zoologia dos invertebrados*. 4. ed. São Paulo: Roca, 1984. 1179 p.
- BRUSCA, R.C.; BRUSCA, G.J. *Invertebrates*. 2.ed. Sunderland: Sinauer, 2003. 936 p.
- HICKMAN JUNIOR, C.P.; ROBERTS, L.S.; LARSON, 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.
- PONDER, W.F.; LINDBERG, D.R. Towards a phylogeny of gastropod molluscs: an analysis using morphological characters. *Zoological Journal of the Linnean Society*, v. 119, p. 83-265, 1997.
- WINNEPENNINCKX, B.; STEINER, G.; BACKELJAU, T.; WACHTER, R. DE. Details of gastropod phylogeny inferred from 18S rRNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, v. 9, p. 55-63, 1998.

Aula 30

- BRUSCA, R.C.; BRUSCA, G.J. *Invertebrates*. 2.ed. Sunderland: Sinauer, 2003. 936 p.
- CLARKSON, E.N.K. *Invertebrate palaeontology and evolution*. 4.ed. London: Blackwell Science, 1998. 452 p.
- HICKMAN JUNIOR, C.P.; ROBERTS, L.S.; LARSON, 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 31

- ALLEN, T. B.; KRISTOF, E.; STENZEL, M. Deep mysteries of Kaikoura Canyon. *National Geographic*, v. 193, n. 6, p. 106-117, 1998.
- BARNES, R.D. *Zoologia dos invertebrados*. 4. ed. São Paulo: Roca, 1984. 1179 p.
- BARNES, R.D. *Invertebrate zoology*. 5.ed. Philadelphia: Saunders College Publishing, 1987. 893 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. 936 p.
- RUPPERT, E.E.; BARNES, R.D. *Zoologia dos invertebrados*. 6.ed. São Paulo: Roca, 1996. 1029 p.

- ADOUTTE, A.; BALAVOINE, G.; LARTILLOT, N.; DE ROSA, R. 1999. Animal evolution, the end of the intermediate taxa? *Trends in Genetics*, v. 15, n. 3, p. 104-108, 1999.
- BARNES, R.D. *Zoologia dos invertebrados*. 4. ed. São Paulo: Roca, 1984. 1179 p.
- BARNES, R.D. *Invertebrate zoology*. 5.ed. Philadelphia: Saunders College Publishing, 1987. 893 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. 936 p.
- COLLINS, A.G.; VALENTINE, J.W. Defining phyla: evolutionary pathways to metazoan body plans. *Evolution & Development*, v. 3, n. 6, p. 432-442, 2001.
- RUPPERT, E.E.; BARNES, R.D. *Zoologia dos invertebrados*. 6.ed. São Paulo: Roca, 1996. 1029 p.

ISBN 85-7648-032-8



9 788576 480327



UENF
Universidade Estadual
do Norte Fluminense



Universidade Federal Fluminense
UFF



SECRETARIA DE
CIÊNCIA E TECNOLOGIA

Ministério
da Educação

