

OSTEICHTHYES: ACTINOPTERYGII **3** TÓPICO

Eleonora Trajano

3.1 Introdução aos peixes ósseos

3.2 Evolução dos Osteichthyes

3.3 Osteichthyes atuais: caracterização e diversidade dos Actinopterygii

3.3.1 Cladistia

3.3.2 Chondrostei

3.3.3 Holostei

3.3.4 Teleostei

3.4 Osteichthyes: Anatomia e funcionamento

3.1 Introdução aos peixes ósseos

O período Devoniano é marcado pela proliferação de peixes e, por isso, é conhecido como a era dos peixes. Nesse período, surgiu o ancestral comum de um grupo monofilético formado pelos **Acanthodi** + **Osteichthyes**, estes últimos constituindo a linhagem mais rica em espécies atuais entre os Vertebrados.

Os fósseis mais antigos conhecidos desse grande grupo monofilético datam do Siluriano inferior e são de peixes Acanthodi, que possuem espinhos desenvolvidos na frente de todas as nadadeiras (*acanthos* = espinhos), exceto a caudal, muitos apresentando, ainda, espinhos de posição ventrolateral entre as nadadeiras peitorais e pélvicas (**Figura 3.1**). Sua relação de grupo irmão dos Osteichthyes é justificada, principalmente, pelo mecanismo único de abertura da boca e pela presença de opérculo ósseo recobrendo as brânquias.

Os primeiros fósseis conhecidos de Osteichthyes datam do final do Siluriano, mas o grupo permaneceu com poucas espécies até o Devoniano, quando especializações motoras e alimentares permitiram sua alta diversificação em duas grandes linhagens: os Actinopterygii (*actinos* = espinhos ou raios) e os Sarcopterygii (*sarcos* = carnosas; *pterygium* = nadadeira). Destes últimos surgiram linhagens com patas, que conquistaram definitivamente o ambiente terrestre, dando origem aos Tetrapoda (tratados em tópicos à parte).

As apomorfias que definem os Osteichthyes são principalmente as especializações da linha lateral, presença de ossos dérmicos, semelhanças nas estruturas do opérculo e da cintura escapular, estrutura das nadadeiras e a presença, ao menos nas formas atuais, de um divertículo esofágico com funções respiratórias ou de controle da flutuação - a bexiga natatória (ver **Quadro 3.1 - Pulmão ou bexiga nadatória?** - no fim do tópico).

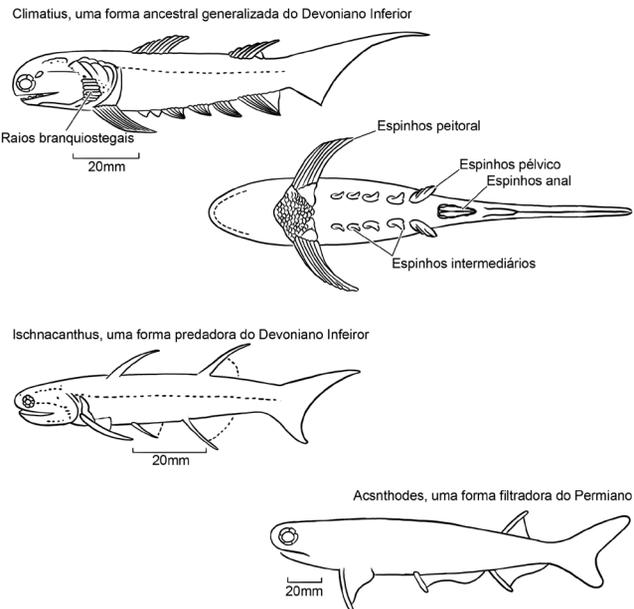


Figura 3.1: Formas de Acanthodi. / Fonte: modificado de Pough *et al.*, 2008; elaborado por USP/Univesp

As formas basais de Sarcopterygii apresentavam entre 20 cm e 70 cm de comprimento, duas nadadeiras dorsais, nadadeira caudal heterocerca, nadadeiras pares ditas “carnosas”, recobertas por escamas e com um eixo central ósseo, onde se inserem músculos (**Figura 3.2** – a musculatura das nadadeiras raiadas, pouco desenvolvida, é restrita à sua base) e de onde partem raios dérmicos – é importante compreender bem a estrutura desse tipo de nadadeiras, pois foi delas que se originaram as patas dos tetrápodes. Os músculos maxilares eram maciços e determinavam as dimensões do crânio e as estruturas associadas, separando este grupo dos Actinopterygii. As espessas escamas dos Sarcopterygii apresentam uma camada externa às ósseas de um material semelhante à dentina e exclusivo do grupo – a **cosmina**. Os Sarcopterygii diversificaram-se bastante no Paleozoico (**Figura 3.3**), com várias famílias conhecidas que, por fim, foram suplantados pelo Actinopterygii.

Fósseis completos de Actinopterygii só foram encontrados no Devoniano médio a superior. Eles são caracterizados pelas nadadeiras sustentadas internamente por raios dérmicos, que se articulam diretamente com elementos basais e, portanto, com bases longas e estreitas, não carnosas.

Os primeiros actinopterígeos (**Figura 3.3**) eram menores que os sarcopterígeos (em geral, com não mais que 25 cm de comprimento), apresentando uma única nadadeira dorsal, nadadeira caudal heterocerca, olhos grandes (bem maiores que nos Sarcopterygii) e focinho curto (em oposição ao focinho longo dos sarcopterígeos). O arco hioide aumentou a sustentação das maxilas, ocorrendo uma intensa proliferação de ossos dérmicos, especialmente nos ossos faciais.

O corpo dos primeiros actinopterígeos era recoberto por escamas grossas como as dos sarcopterígeos, mas diferentes quanto à composição – eram tipicamente recobertas por uma grossa camada de esmalte de estrutura característica – a **ganóina** (daí o nome escamas ganoides – ver Tópico 2 – “Agnatha atuais e Chondrichthyes”: **Quadro 2.1 – A pele dos peixes**). A sustentação das nadadeiras era feita por arranjos de raios ósseos muito próximos entre si. Os Actinopterygii diversificaram-se muito a partir do Permiano.

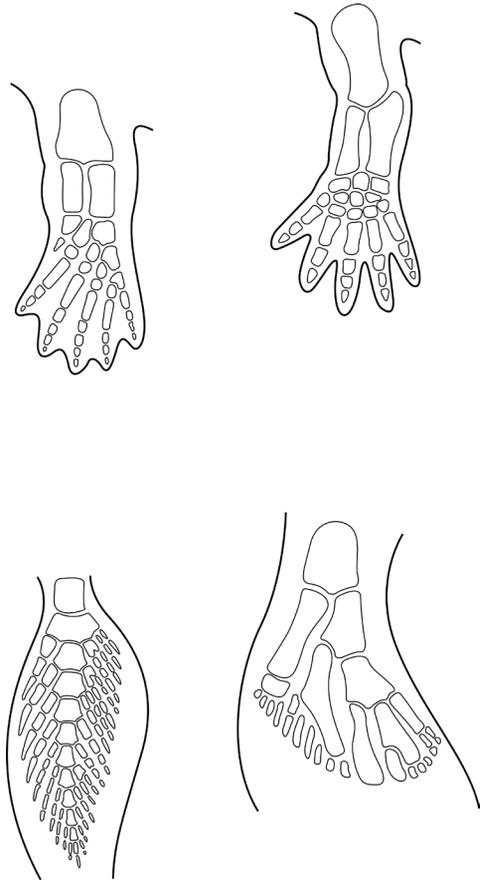


Figura 3.2: Representação da filogenia dos apêndices peitorais de Sarcopterygii e Tetrapoda. / Fonte: modificado de HILDEBRAND, 1974; elaborado por USP/Univesp

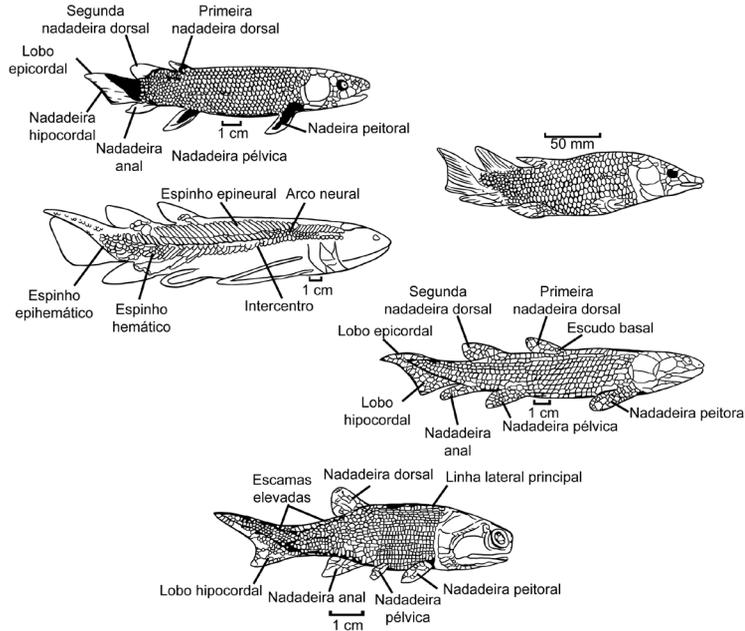


Figura 3.3: Primeiros Actinopterygii. / Fonte: modificado de ROUGH *et al.*, 2008; elaborado por USP/Univesp

3.2 Evolução dos Osteichthyes

Ao longo do seu processo de diversificação, os Osteichthyes apresentaram importantes especializações para locomoção e alimentação, o que aumentou a sua capacidade predatória. Dessas inovações, surgem no Permiano os chamados Neopterygii, monofiléticos, caracterizados pelo mecanismo especial de abertura da boca. Os primeiros Neopterygii aparecem no registro fóssil do Permiano e foram dominantes durante a Era Mesozoica. Neste grupo, observa-se

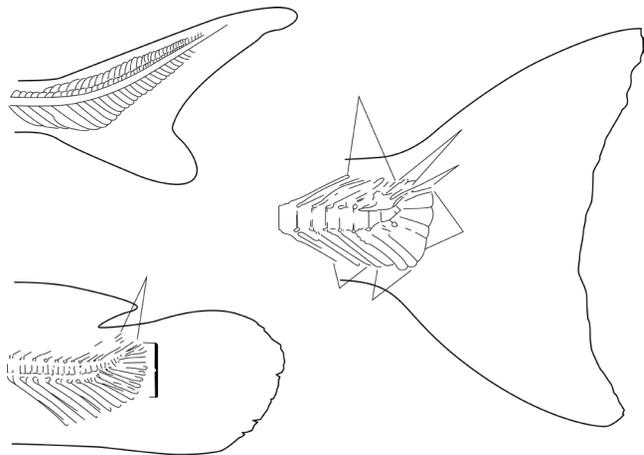


Figura 3.4: Tipos de nadadeiras caudais em Actinopterygii. / Fonte: modificado de HILDEBRAND, 1974; elaborado por USP/Univesp

uma tendência ao encurtamento do lobo dorsal da nadadeira caudal, que exhibe a condição de heterocerca abreviada (Figura 3.4), e também à diminuição na espessura das escamas, o que

diminui o peso dos animais, contribuindo para o aumento na eficiência locomotora (mas em detrimento da proteção oferecida por uma armadura dérmica).

No fim do Triássico, surgiram neopterígeos com novas especializações locomotoras e alimentares – os **Teleostei**, grupo que constitui a maior irradiação dentro dos vertebrados. Ao que tudo indica, os teleósteos originaram-se no mar, mas logo se irradiaram para as águas doces. Ao final do Cretáceo, com 200 a 300 famílias diferenciadas, este grupo já tinha suplantado os demais neopterígeos (conhecidos coletivamente como holósteos).

Os Teleostei, atualmente o grupo dominante de peixes em termos de número de espécies e nichos, são prontamente reconhecidos pelas seguintes características externas:

1. Escamas finas e flexíveis, compostas unicamente por osso lamelar (portanto, as demais camadas foram perdidas), denominadas escamas elasmoides (ver Tópico 2 – “Agnatha atuais e Chondrichthyes”: **Quadro 2.1 - A pele dos peixes**), que podem ser do tipo cicloide (lisa) ou ctenoide (com pequenos espinhos na borda voltada para trás) – **Figura 3.15**. Essas escamas, recobertas pela epiderme, ficam imbricadas, recobrando parcialmente umas às outras (**Figura 3.14**), de modo a conferir grande mobilidade ao corpo – é importante lembrar que as escamas de peixes, que não são homólogas às escamas dos répteis, são basicamente estruturas de origem dérmica, com contribuição das camadas mais profundas da epiderme quando há formação de esmalte, ficando assim imersas na derme e recobertas por epiderme (no caso das escamas placoides dos elasmobrânquios, a cúspide da escama rompe a epiderme, mas sua base está imersa na derme – ver Tópico 2 – “Agnatha atuais e Chondrichthyes”). Em vários grupos de teleósteos, as escamas foram perdidas total (bagres) ou parcialmente (vários grupos); por outro lado, em alguns grupos especializados, elas podem desenvolver-se muito, formando placas que recobrem o corpo quase totalmente (cascudos) ou parcialmente.
2. Nadadeira **caudal homocerca**, externamente simétrica (**Figura 3.4**). Neste tipo de nadadeira, os elementos das últimas vértebras são muito reduzidos, não penetrando no lobo dorsal. Nos teleósteos atuais, ocorre uma movimentação entre os ossos do crânio, com os ossos pré-maxilares articulando-se livremente com os maxilares, e estes com o crânio (**Figura 3.5**). Para a abertura da maxila, o crânio é elevado e a mandíbula é abaixada. As maxilas dispostas geometricamente possibilitam ainda seu movimento para frente. O aparato hioide dá suporte à cavidade bucal, de maneira que, quando é puxado para trás pela musculatura da garganta, empurra as paredes laterais para fora, aumentando a cavidade bucal e, conseqüentemente, a sucção.

Dentro dos teleósteos, observam-se as seguintes tendências evolutivas relacionadas à alimentação e locomoção:

- a. Aumento na capacidade de projeção da boca para frente, aumentando o volume da cavidade oral de modo a aumentar seu poder de sucção, método pelo qual a maioria dos peixes apreende seu alimento. Para isso, o osso maxilar tende a perder os dentes, posicionando-se mais lateralmente na abertura oral e unindo-se mais frouxamente ao resto da maxila superior.
- b. Deslocamento das nadadeiras pélvicas para frente, de modo a se posicionar abaixo, ou mesmo à frente, das peitorais, o que proporciona melhor coordenação entre as nadadeiras pares.

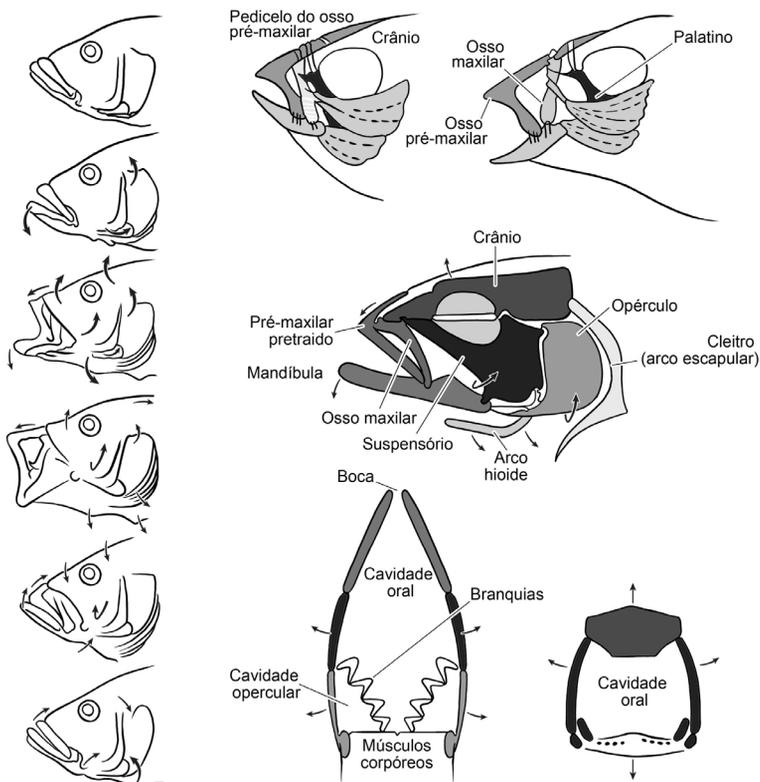


Figura 3.5. / Fonte: modificado de Pough *et al.*, 2008; elaborado por USP/Univesp

O resultado das duas tendências acima está bem nítido nos Acanthomorpha (teleósteos com espinhos nas nadadeiras ímpares - ver abaixo), que incluem a maioria dos peixes marinhos.

3.3 Osteichthyes atuais: caracterização e diversidade dos Actinopterygii

As poucas formas sobreviventes dos grupos basais de actinoptérgios (ver Tópico 2 “Agnatha atuais e Chondrichthyes”: **Figura 2.14**) são peixes especializados (assim como ocorre, por exemplo, entre os Agnatha), pertencentes a dois grupos: os **Cladistia** (Polypteriformes) e os **Chondrostei** (inclusive esturjões e peixes-espátula) (**Figura 3.6**). Esses peixes têm esqueleto cartilaginoso (ou seja, os precursores embrionários cartilagosos do esqueleto não são substituídos por ossos nos adultos, que retêm a notocorda), ao lado de características plesiomórficas, como caudal heterocerca, espiráculo persistente no adulto, escamas ganóides (modificadas nos esturjões e perdidas nos peixes-espátula) e válvula espiral no intestino, homóloga à das lampreias e condrícties). Obs: os Sarcopterygii serão tratados no próximo tópico.

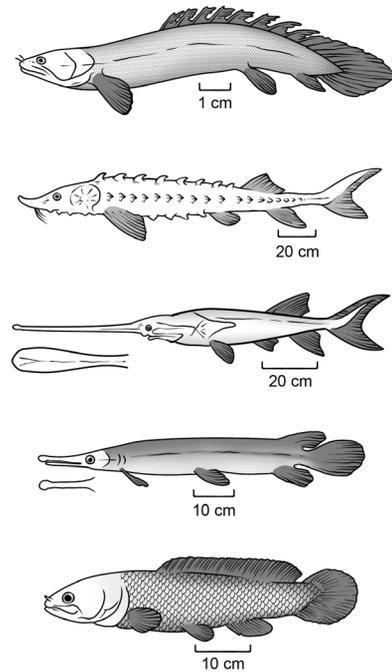


Figura 3.6 / Fonte: modificado de POUGH *et al.*, 2008; elaborado por USP/Univesp

3.3.1 Cladistia

Os Polypteriformes, pequeno grupo de peixes carnívoros de água doce da Região Etiópica conhecidos por “bichirs”, são considerados o grupo mais basal dos Actinopterygii atuais. As nadadeiras pares com bases expandidas, onde penetram músculos, se parecem com as nadadeiras lobadas do Sarcopterygii, de modo que, por muito tempo, os Polypteriformes foram incluídos nesse grupo. No entanto, estudos morfológicos detalhados mostraram que a estrutura interna dessas nadadeiras é bem distinta, de modo que a semelhança externa com as dos Sarcopterygii é resultado de convergência (**Figura 3.7**). Outras sinapomorfias com Actinopterygii incluem escamas tipicamente ganóides. Por outro lado, os Polypteriformes têm vários caracteres plesiomórficos

para Actinopterygii, tais como a presença de espiráculo e de válvula espiral no intestino (ver Tópico 2 “Agnatha atuais e Chondrichthyes” - **Figura 2.18**). A característica apomórfica mais evidente nos Polypteriformes é a nadadeira dorsal alongada e subdividida (**Figura 3.6**).

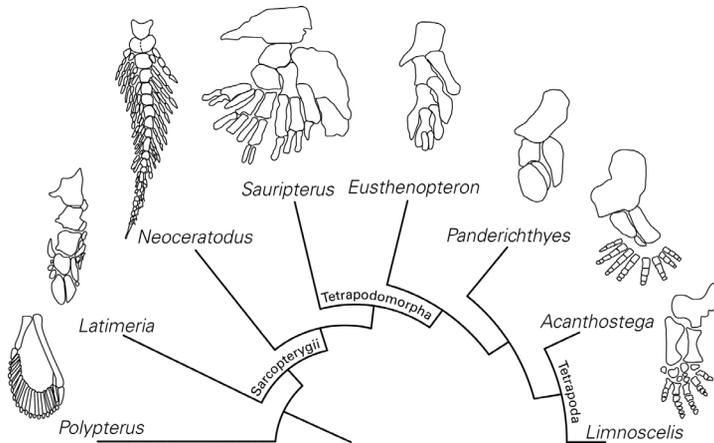


Figura 3.7: Esqueleto das nadadeiras pares de peixes sarcopterígeos e tetrápodes, mostrando a convergência com Polypteriformes / Fonte: modificado de LARSSON, 2007; elaborado por USP/Univesp

3.3.2 Chondrostei

Os Chondrostei atuais formam um grupo monofilético, com duas famílias: Acipenseridae (esturjões e aparentados) e Polyodontidae (peixe-espátula) (**Figura 3.6**), altamente especializados (como só acontece com sobreviventes de grupos basais, antigos), de grande porte (algumas espécies atingiriam mais de 6 metros de comprimento e duas toneladas de peso, como a “beluga” do Mar Cáspio – embora o nome popular seja o mesmo, trata-se de um esturjão, e não da baleia beluga, que é um mamífero – e certos peixes-espátula) e de aparência bizarra. O esqueleto interno é cartilagenoso, como nos Chondrichthyes (condição derivada para os Actinopterygii primitivos); assim, a coluna vertebral não é ossificada, mas vários elementos das vértebras estão presentes em cada segmento. A nadadeira caudal é heterocerca (estado primitivo de caráter) e o espiráculo é persistente. Não têm esqueleto dérmico, sendo assim desprovidos de escamas, com exceção das cinco fileiras de grandes placas ao longo do corpo presentes na maioria das espécies de esturjões.

Os esturjões são peixes carnívoros, de hábito tipicamente bentônico, achatados dorsoventralmente e com boca ventral relativamente pequena, em geral alimentando-se de presas não muito grandes. Compreendem aproximadamente 25 espécies, que vivem em águas temperadas

e subtropicais do Hemisfério Norte, tanto em rios quanto em águas marinhas costeiras. A maioria das espécies é anádroma, i.e., sobem cursos de água doce para reprodução (similarmente a lampreias e salmões), mas algumas são totalmente dulcícolas. Estão entre os peixes mais visados pela pesca esportiva, mas sua importância econômica deve-se principalmente à exploração dos ovos, que constituem o caviar mais apreciado.

Apenas duas espécies de peixes-espátula (*paddle-fishes*) sobrevivem: uma na China e outra nos EUA. São peixes planctófagos (como os tubarões-baleias, raias-manta e teleósteos como sardinhas), ativos na coluna d'água de grandes rios ricos em plâncton, como o Yang-Tze (China), onde nadam com a boca bem aberta, de modo que os prolongamentos dos arcos viscerais para o interior da faringe (rastros), formando uma espécie de cesta, retêm pequenos organismos – esse é o mecanismo básico de filtração em peixes. Como o nome indica, apresentam como sinapomorfia mais evidente o focinho (ou rostro – termo para focinhos proeminentes, como nos elasmobrânquios) extremamente longo e achatado, chegando a corresponder a 1/3 do tamanho total do corpo, onde se concentram eletrorreceptores, análogos às ampolas de Lorenzini dos elasmobrânquios (ver Tópico 2 “Agnatha atuais e Chondrichthyes” – **Figura 2.21**), que detectam concentrações das minúsculas presas vivas que constituem o plâncton. Atingem 3 metros de comprimento (há registros históricos de até 7 m), e sua aparência geral lembra a de tubarões.

Os peixes-espátula e os esturjões estão altamente ameaçados não só pela exploração do caviar, mas, e principalmente, pela destruição do habitat, já que grandes rios por todo o mundo estão ameaçados, especialmente, por projetos de construção de hidrelétricas.

3.3.3 Holostei

Os Holostei vivos (**Figura 3.6**) compreendem uma espécie da Amiidae, *Amia calva* (“bowfin”), de águas doces temperadas da América do Norte, e sete espécies de Lepisosteidae (“gars”), em águas doces, estuarinas, ocasionalmente entrando no mar da América do Norte, Central e Caribe. São grandes predadores, que se alimentam pelo método de tocaia (senta-espera). Adaptações evidentes para piscivoria compreendem o rostro alongado e cheio de dentes pontiagudos dos “gars”, que se assemelham assim a jacarés (daí o nome da espécie de maior porte, “alligator gar”). A bexiga natatória dos holósteos atuais é altamente vascularizada e mantém a ligação com a faringe (condição primitiva para Actinopterygii, mas não homóloga ao pulmão dos Sarcopterygii – ver **Quadro 3.1 - pulmão ou bexiga nadatória?**), permitindo

a respiração aérea complementar em condições hipóxicas, como ocorre em épocas de seca, e sobretudo em águas estagnadas e quentes, onde esses peixes são capazes de sobreviver.

As sete espécies de Lepisosteidae tem 1 a 3 metros de comprimento, corpo alongado coberto por escamas espessas imbricadas, semelhantes às dos Actinopterygii do Paleozoico e Mesozoico. *A. calva* atinge 1 m de comprimento, caracterizando-se por uma nadadeira dorsal muito longa, e não apresenta um rostro alongado como os “gars”; as escamas são mais finas que as destes, a nadadeira caudal é mais encurtada e modificações na maxila permitem movimentos de sucção. Segundo ictiólogos nas décadas de 1960–1970, essas e outras características osteológicas aproximariam os Amiiformes dos teleósteos, de modo que os holósteos vêm sendo considerados como um grupo parafilético. No entanto, um estudo muito detalhado publicado recentemente, em 2010, traz novas evidências, bastante robustas, do monofiletismo deste grupo, recuperando-o como grupo válido na classificação filogenética dos Actinopterygii. A **Figura 3.8** traz as duas filogenias propostas e os autores que as defendem.

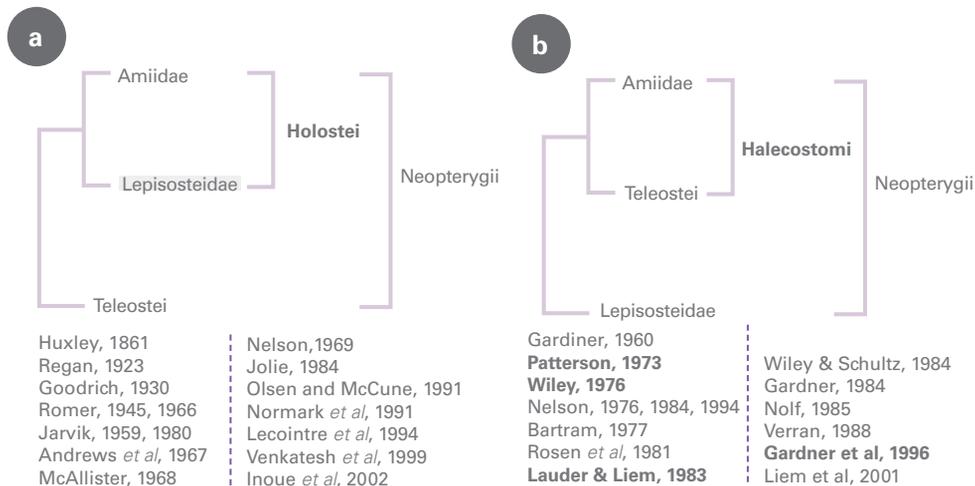


Figura 3.8: Propostas de filogenias de Neopterygii. **A.** Holostei como grupo monofilético; **B.** Holostei como grupo parafilético. / Fonte: modificado de GRANDE, 2012.; elaborado por USP/Univesp.

3.3.4 Teleostei

Apresentamos, a seguir, uma brevíssima pincelada, bastante simplificada, sobre a imensa diversidade dos Teleostei, tanto taxonômica (estima-se em cerca de 25.000 o número de espécies atuais, em oposição, p. ex., às 10.500 aves e 5.500 mamíferos) quanto morfológica e ecológica. Os teleósteos são encontrados em águas salgadas, salobras e águas doces do Equador às regiões

polares (adaptações anticongelamento), de pequenos riachos de cabeceira e águas temporárias (adaptações para sobrevivência à seca, formas de resistência) ao fundo de grandes rios como o Amazonas, Nilo, Congo e Mekong, e regiões marinhas batiais (abaixo de 1.000 m de profundidade), em águas altamente correntosas (adaptações contra o arrastamento) e paradas, inclusive com atividade temporária fora da água.

As dietas e correspondentes táticas alimentares também são altamente diversificadas, compreendendo quase toda a gama observada dos tetrápodes (apenas a pastagem de gramíneas e a nectarivoria/polinivoria não são observadas aqui, por motivos óbvios) da carnivoria generalizada, oportunista, à especialização para predação de invertebrados (invertivoria), de peixes (piscivoria) e mesmo dietas altamente especializadas, como a lepidofagia (alimentação de escamas) de peixes como muitas piranhas (daí teria derivado o hábito de arrancar pedaços da carne das presas, observado nas espécies maiores), a hematofagia dos pequenos bagres candirus, na bacia Amazônica, e a planctofagia, em peixes filtradores como sardinhas e manjubas; da onivoria, como em peixes de recifes de coral, que arrancam porções desses recifes e contêm uma variedade de invertebrados e algas, a diferentes graus de especialização, como a raspagem de perfiton (camada de algas e outros organismos que recobrem rochas), como nos cascudos, e até mesmo a frugivoria, como observado nas piraputangas (Characiformes – ver abaixo), que comem regularmente frutos que caem na água de riachos de áreas como Pantanal e arredores. Estratégias alimentares dos carnívoros vão da perseguição mais ativa, como em atuns e dourados, à caça por espreita (= tocaia, senta-espere), como em moreias, peixes-pedra e traíras; da alimentação na coluna d'água à captura, por um lado, de itens na superfície (guarus, aruanãs) ou até fora da água (peixe-arqueiro) e, por outro, de itens enterrados no fundo, obtidos pelo hábito fossador.

Os modos reprodutivos são igualmente variados. O mais frequente é a fecundação externa, seguida ou não de cuidado parental, mas há casos de viviparidade, dos quais os mais conhecidos são os lebetes e os guarus. Em geral, são dioicos, mas há casos de hermafroditismo e até de troca de sexo ao longo da vida.

Atualmente, são reconhecidas cerca de 60 Ordens e 480 famílias de teleósteos (os números exatos variam de acordo com os arranjos taxonômicos, que podem mudar à luz de novos estudos). Apresentamos, a seguir, os grupos que incluem a maioria das espécies, inclusive as mais familiares.

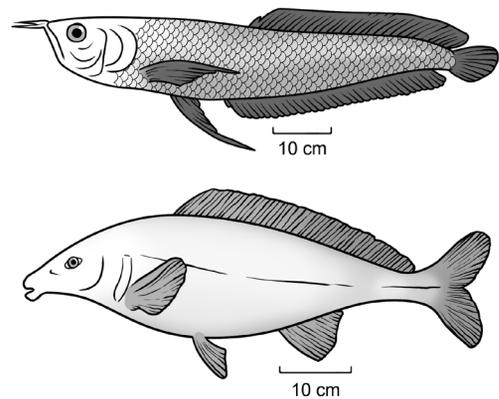


Figura 3.9 / Fonte: modificado de POUGH *et al.*, 2008; elaborado por USP/Univesp

O grupo mais basal de Teleostei são os **Osteoglossomorpha** (Figura 3.9) restritos às águas doces tropicais, que compreendem peixes como os pirarucus e aruanãs da bacia amazônica, agrupados por características osteológicas da boca (p. ex., presença de uma formação óssea desenvolvida na região da língua) e respectivos mecanismos alimentares exclusivos. Trata-se de peixes predadores, sendo o nosso pirarucu (gênero *Arapaima*) um caçador de tocaia no fundo, um dos maiores peixes de água doce do mundo, atingindo até 4,5 m de comprimento; já os aruanãs são especializados para a caça na superfície, apresentando o corpo achatado lateralmente e a boca fortemente inclinada para cima. Neste grupo, também estão incluídos peixes elétricos africanos – os peixes-elefante (Mormyridae), que se comunicam e localizam as presas através de sinais elétricos.

Os **Elopomorpha** (Figura 3.10), grupo basal seguinte na filogenia, possuem larvas plancônicas características, que vivem na superfície do mar aberto ao sabor das correntes, enquanto os adultos estão restritos às regiões litorâneas mais rasas. Os representantes mais conhecidos deste grupo são as moreias e as enguias marinhas, mas existem espécies de água doce. Uma delas, *Anguilla rostrata*, tem os adultos vivendo em rios e lagos de água doce e descendo para o mar na época da reprodução, ou seja, são catádromas: os ovos e as larvas permanecem em mar aberto até atingirem regiões costeiras e sofrerem metamorfose, com as pequenas enguias entrando pelas drenagens de água doce novamente. Também estão incluídos aqui os tarpões.

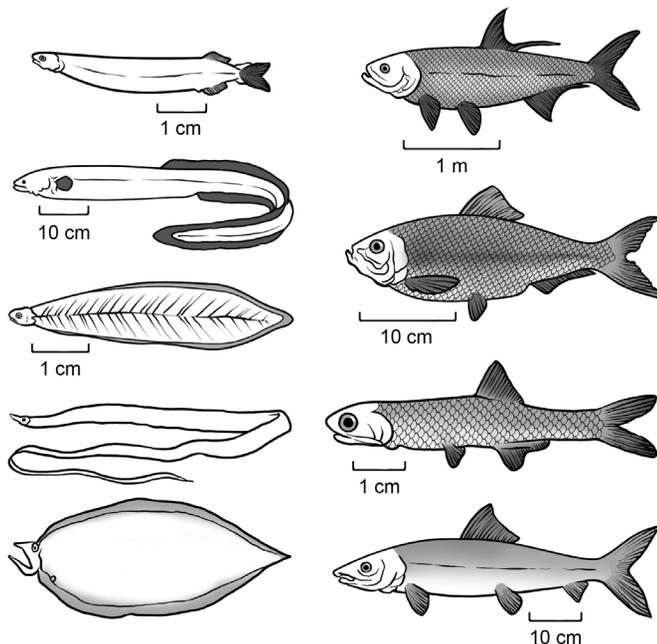


Figura 3.10 / Fonte: modificado de PUGH *et al.*, 2008; elaborado por USP/Univesp

Os **Clupeomorpha** (Figura 3.10) são definidos, principalmente, por adaptações especiais do sistema auditivo, apresentando expansões da bexiga natatória que transmitem ondas sonoras amplificadas nesta para o ouvido interno, ou seja, têm uma excelente audição (os peixes escutam!). Este grupo inclui sardinhas, enchovas, arenques e manjubas, peixes em geral pequenos que formam cardumes – a visão e a audição desenvolvidas são importantes nesse comportamento –, alimentando-se por filtração de pequenos itens na coluna d’água, os quais são retidos nos longos rastros dos arcos braquiais (Figura 3.11). São predominantemente marinhos, mas há algumas espécies de água doce. A coloração tipicamente prateada torna-os pouco visíveis na coluna d’água. As grandes populações, contribuindo significativamente para a biomassa de peixes marinhos, conferem grande importância econômica, mas a superexploração está ameaçando esses animais em todo o mundo.

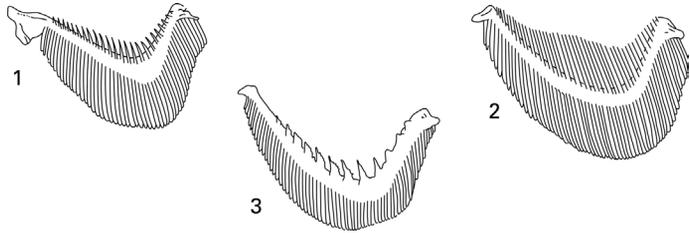


Figura 3.11: Arcos braquiais de peixes ósseos removidos, mostrando os filamentos branquiais (para baixo nas figuras) e os rastros, que são projeções do arco visceral, esquelético, voltadas para o interior da faringe do peixe vivo. Observe a diferença no número e comprimento dos rastros, longos, numerosos e flexíveis, formando uma cesta filtradora nas espécies planctófagas (1 e 2) e curtos e rígidos na carnívora (3), protegendo a região dos filamentos contra partículas grosseiras que entrem na faringe. / Fonte: modificado de MOYLE & CECI (1996); elaborado por USP/Univesp

Os **Ostariophysi** (Figura 3.12), atualmente considerados grupo irmão dos Clupeomorpha, dominam o ambiente de água doce de todo o mundo. Possuem um caráter exclusivo – o aparelho de Weber, constituído por uma série de pequenos elementos ósseos, derivados de elementos vertebrais e articulados por ligamentos, os quais, à semelhança das expansões da bexiga natatória dos Clupeocephala, transmitem ondas sonoras amplificadas na bexiga natatória para o ouvido interno (*ostar* = pequeno osso; *physa* = bexiga) (Figura 3.13). Essa especialização, análoga (mas não homóloga) ao tímpano dos tetrápodes, permite um aperfeiçoamento na audição desses animais que detecte uma ampla gama de frequências sonoras em relação aos outros peixes. Os Ostariophysi compreendem quatro ordens principais: **Cypriniformes** (carpas, barbos, peixinhos-dourados), no Velho Mundo; **Characiformes** (traíra, lambaris, piabas, pacus, piranhas, corimbatás, traíras), o equivalente ecológico dos primeiros na Região Neotropical, mas ocorrendo também na África; **Siluriformes** (bagres em geral, mandi, surubim, pintado, cascudos), peixes cosmopolitas desprovidos de escamas, com duas famílias marinhas (retorno secundário ao ambiente marinho); e **Gymnotiformes** (peixes-elétricos neotropicais: poraquê, ituí, sarapós). A maioria dos Cypriniformes e Characiformes tem

atividade diurna, olhos relativamente desenvolvidos e escamas lisas, tipicamente cicloides; Characiformes são prontamente reconhecidos pela nadadeira adiposa, uma nadadeira ímpar sem raios de sustentação, geralmente de base estreita, localizada após a dorsal. Os Siluriformes, por sua vez, são em geral crepusculares a noturnos, predominantemente quimiorientados, com barbilhões alongados (os “bigodes”, termo bastante inadequado), com muitos receptores gustativos e táteis. Finalmente, os Gymnotiformes são, em geral, animais noturnos e/ou de águas turvas, que se orientam através de eletrorrecepção.

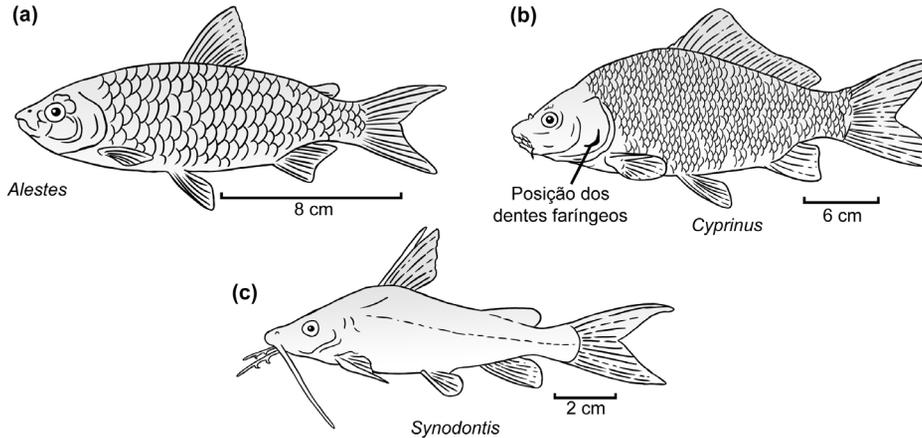


Figura 3.12: Ostariophysi – a. Characiformes; b. Cypriniformes; c. Siluriformes. / Fonte: modificado de PUGH *et al.*, 2008; elaborado por USP/Univesp

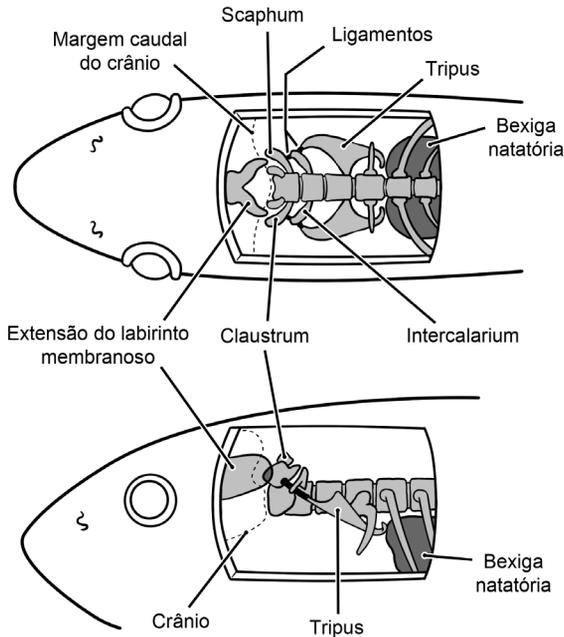


Figura 3.13: Aparelho de Weber, com vértebras modificadas ligadas à bexiga natatória. / Fonte: modificado de PUGH *et al.*, 2008; elaborado por USP/Univesp

Os **Protacanthopterygii** (Figura 3.14) incluem, entre outros, os salmões e trutas, de importância comercial, e os peixes-lanterna. Alguns representantes são, como a grande maioria das lampreias, anádromos, como é o caso do salmão (Figura 3.14A), enquanto outros, como as trutas, passam a vida toda em água doce. Assim como os Characiformes e Siluriformes, apresentam nadadeira adiposa.

Os **Acanthomorpha**, que incluem a maioria das espécies marinhas, caracterizam-se, principalmente, pela presença de espinhos nas nadadeiras (daí o nome do grupo, *acanthos* = espinhos; Figura 3.15), além da presença frequente de escamas ctenoides (são mais ásperas) e nadadeiras pélvicas de posição bem anterior.

Figura 3.14: Representantes de Protacanthopterygii: **a** e **b**. Salmonidae (introduzidos no Brasil, e.g., trutas); **c**. Osmeridae; **d**. Argentinidae (ocorrem na costa brasileira). / Fonte: modificado de MOYLE & CECH, 1996; elaborado por USP/Univesp

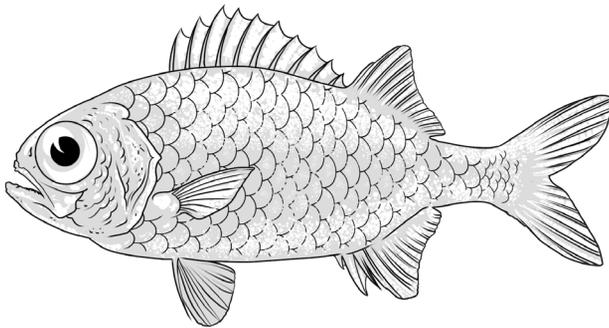
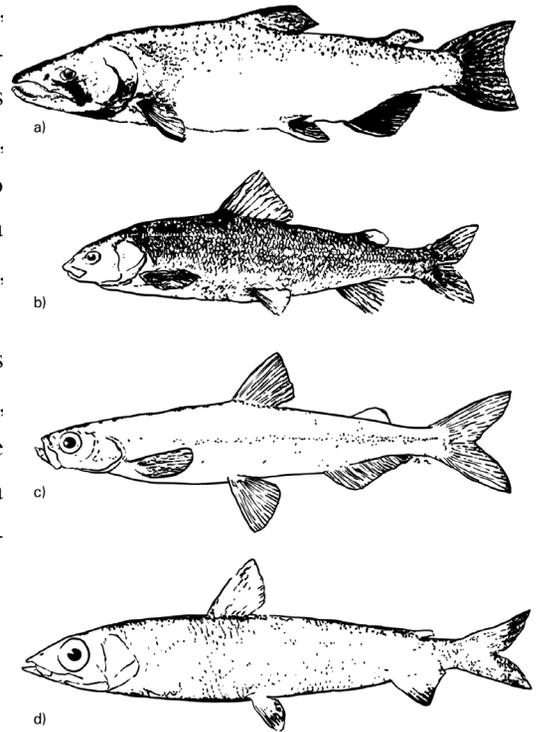


Figura 3.15: Exemplo de peixe Acanthomorpha, mostrando os espinhos, bem conspicuos na porção anterior da nadadeira dorsal. / Fonte: modificado de MOYLE & CECH, 1996; elaborado por USP/Univesp

Os Acanthomorpha incluem, entre muitos outros:

- **Paracanthopterygii** (Figura 3.16), caracterizados por mecanismos especiais de abertura da boca, onde a grande mobilidade das maxilas permite engolir grandes presas, são representados pelo bacalhau (o bacalhau “verdadeiro”, do gênero *Gadus*, é do Hemisfério Norte), merluza, abrótea e congro-rosa, e uma variedade de peixes de aparência bizarra,

geralmente crípticos (camuflados no ambiente) e com vários casos de bioluminescência, inclusive espécies bentônicas de águas relativamente rasas, como o mamangá-liso e o peixe-morcego, peixes com modificações de raios da nadadeira dorsal que servem como isca, como o diabo-marinho, e várias formas altamente especializadas da região batial.

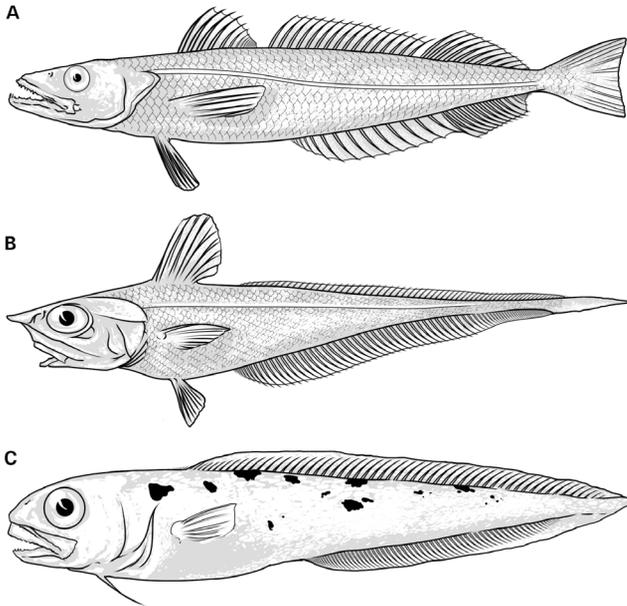


Figura 3.16: Representantes de Paracanthopterygii. **A.** Merlucciidae, merluza; **B.** Macrouridae (peixe de profundidade); **C.** Ophidiidae, no Brasil, inclui o chamado congro-rosa, diferente do congro, que é do grupo das moreias (Elopomorpha) / Fonte: modificado de MOYLE & CECIL, 1996; elaborado por USP/Univesp

- **Atherinomorpha** (Figura 3.7), em sua maioria peixes de meia-água e de superfície, incluem peixes-voadores, agulhas e peixes-rei, além de um importante grupo de águas doces e salobras de todo o mundo, os Cyprinodontiformes, que abrangem guarus, lebistes, “gupies”, “mollies”, “pupfishes” e “killifishes”. Trata-se de peixes pequenos (< 15 cm), altamente resistentes e versáteis, capazes de colonizar habitats extremos, tais como poças temporárias (peixes anuais), pequenos riachos de desertos e lagoas costeiras salobras. São predominantemente diurnos (olhos grandes), onívoros, com adaptações para catar itens na superfície da água (boca voltada para cima) – muitas espécies são importantes controladores das populações de mosquitos, alimentando-se das larvas. A fecundação interna é facilitada pela presença de órgão de cópula, o gonopódio (Figura 3.17A), que é uma modificação da nadadeira anal, e vários são vivíparos. Devido ao alto grau de endemismo em virtude dessas especializações, muitas espécies estão ameaçadas.

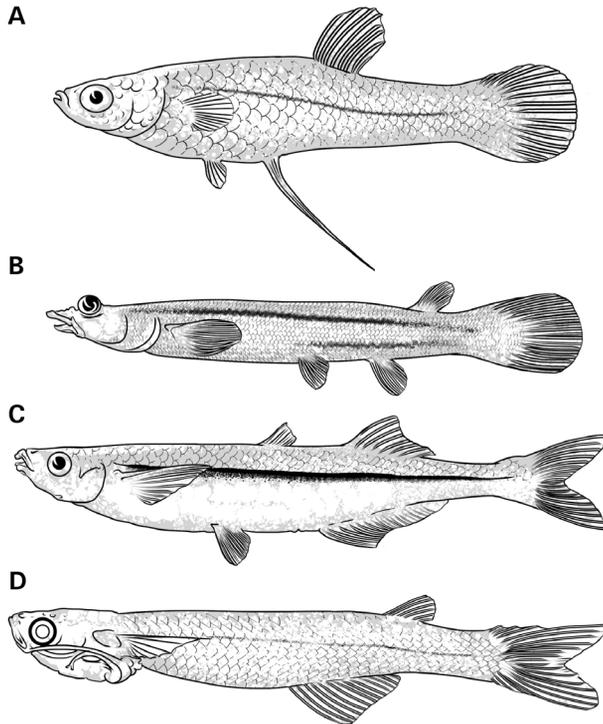


Figura 3.17. Representantes de Atherinomorpha. **A.** Poeciliidae, guaru; **B.** Anablepidae, tralhoto; **C.** Atherinidae, peixe-rei; **D.** Phallostethidae. / Fonte: modificado de MOYLE & CECI, 1996; elaborado por USP/Univesp

- Perciformes:** dentro dos Acanthomorpha, os Perciformes, com cerca de 150 famílias, abrangem a maior diversidade de peixes marinhos, tais como: badejos, garoupas e meros (Serranidae), predadores de águas costeiras que podem atingir grande porte (há registros de meros de 2,7 m e 375 kg), vivendo geralmente próximo ao fundo rochoso (tendem a entocar-se), sendo muitos hermafroditas, mas com fecundação cruzada, havendo casos de troca de sexo, ao longo da vida, de fêmeas para machos; pescadas e corvinas (Sciaenidae), tipicamente de águas costeiras, com algumas espécies de água doce, vivendo sobre fundos de areia e lama (muitos se reproduzem em estuários), de grande importância econômica; blênios e góbios (e.g., emborés), pequenos peixes bentônicos de águas rasas, comuns em poças de marés, usados regularmente como iscas para pesca de peixes maiores, o que ameaça muitas espécies; barracudas (Sphyraenidae), grandes predadores que vivem próximo à superfície, de olhos grandes e rostro alongado, com dentes pontiagudos; atuns, bonitos, cavalas e albacoras (Scombridae), predadores de médio a grande porte, excelentes nadadores, geralmente vivendo próximo à superfície, em águas costeiras ou

em alto mar, podendo formar cardumes; rêmoras, de hábitos foréticos, que se fixam a uma grande variedade de vertebrados marinhos através de um disco no topo da cabeça, alimentando-se de restos deixados pelo hospedeiro, de ectoparasitas deste, assim como de outros peixes e organismos plantônicos; e uma grande variedade de teleósteos associados a corais, tipicamente coloridos e conspícuos, tais como os peixes-palhaço, peixes-borboleta, peixes-papagaio e budiões, além dos chamados peixes-limpadores, que se alimentam de parasitas de outros peixes, instalando-se em estações de limpeza para onde se dirigem os peixes que precisam dessa limpeza. Os Perciformes incluem, ainda, os **Cichlidae**, importante grupo de águas doces tropicais e subtropicais de todo o mundo, que incluem os acarás e tucunarés sul-americanos e as tilápias e aparentados africanos – as centenas de espécies endêmicas dos grandes lagos africanos, como o Tanganica, Malawi e Vitória, são um exemplo bem conhecido de irradiação adaptativa –, fortemente territoriais, que se alimentam no fundo e apresentam comportamento elaborado de proteção à prole, alguns dentro da boca da fêmea. A exploração econômica para alimentação e como peixes ornamentais vem ameaçando muitas espécies.

- Podemos citar, ainda, os **Gasterosteiformes** (cavalos-marinhos), **Mugiliformes** (tainhas e paratis; incluídos por vários autores nos Perciformes), **Synbranchiformes** (de água doce; mussuns), **Scorpaeniformes** (“scorpionfishes”, mangangás, cabrinhas, voadores), **Tetraodontiformes** (baiacus, peixes-porco, também com dentes fortes que cortam e esmagam), **Pleuronectiformes** (linguados).



Agora é a sua vez...

Realize a **atividade online 1**

3.4 Osteichthyes: Anatomia e funcionamento

A **Figura 3.18** mostra diferentes tipos de escamas dos peixes ósseos – ganoides nos holósteos, e elasmoides, cicloides e ctenoides nos teleósteos, comparando-as com as placoides dos elasmobrânquios; ver também Tópico 2 - “Agnatha atuais e Chondrichthyes”: **Quadro 2.1 - A pele dos peixes**. As escamas elasmoides dos teleósteos são compostas por anéis concêntricos, representando

as fases de crescimento, podendo ser do tipo cicloide, com borda lisa (caráter plesiomórfico), ou ctenoides, com uma franja de projeções em forma de pequenos espinhos na borda posterior, conferindo uma textura mais rugosa (**Figura 3.19**).

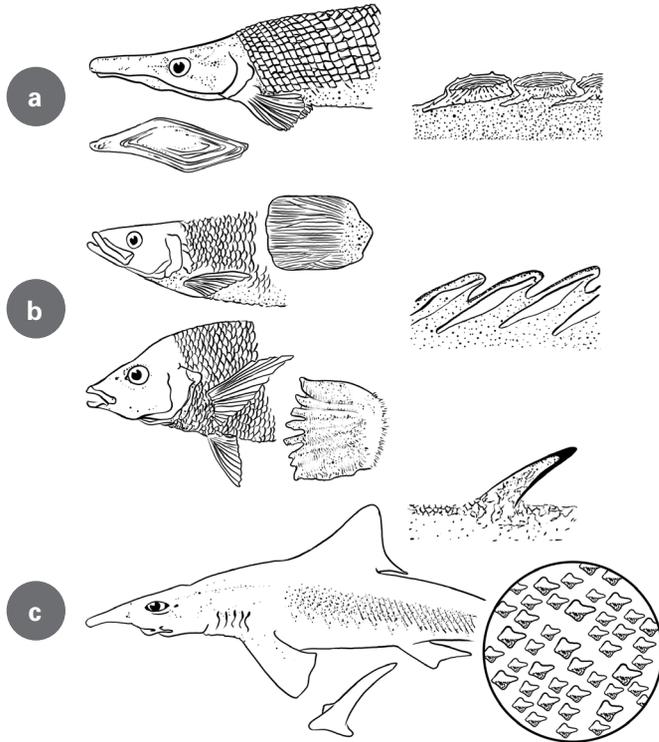


Figura 3.18: Tegumento e tipos de escamas nos peixes: **A.** Ganoide (e.g., *Lepisosteus*); **B.** Elasmoides, teleósteos; **C.** Placoides, elasmobrânquios. / Fonte: modificado de MOYLE & CECH, 1996; elaborado por USP/Univesp

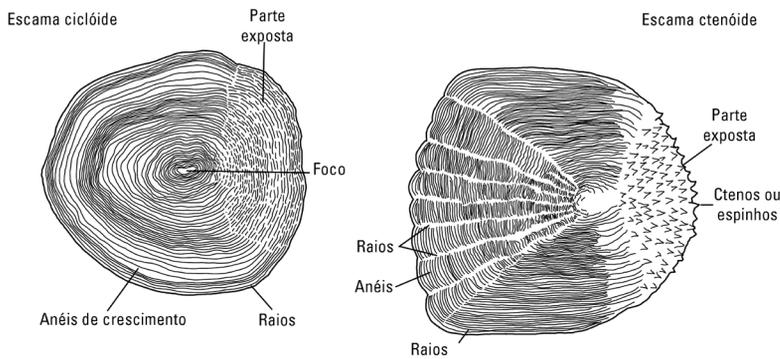


Figura 3.19: Escamas elasmoides de peixes ósseos. / Fonte: modificado de WALKER, W.F. & LIEM, K.F, 1994; elaborado por USP/Univesp

A coluna vertebral é ossificada, com centros desenvolvidos, substituindo a notocorda como principal suporte mecânico para o corpo. Há ainda espinhos neurais, costelas e ossos intermusculares, localizados entre os blocos musculares (miômeros) – são as “espinhas” dos peixes –, além de elementos ósseos de sustentação das nadadeiras ímpares (**Figura 3.20**). As nadadeiras pares e cinturas associadas, respectivamente, a peitoral (ou escapular) e a pélvica, formam o esqueleto apendicular. A cintura peitoral é ligada à cabeça, enquanto a cintura pélvica é uma pequena peça de forma triangular, onde se apoiam as nadadeiras pélvicas (também conhecidas como nadadeiras ventrais), não se ligando diretamente à coluna vertebral. A ligação da cintura escapular com o crânio (não há um pescoço, como nos tetrápodes) restringe os movimentos da cabeça, de modo que o peixe deve virar o corpo todo quando quer mudar a direção do olhar.

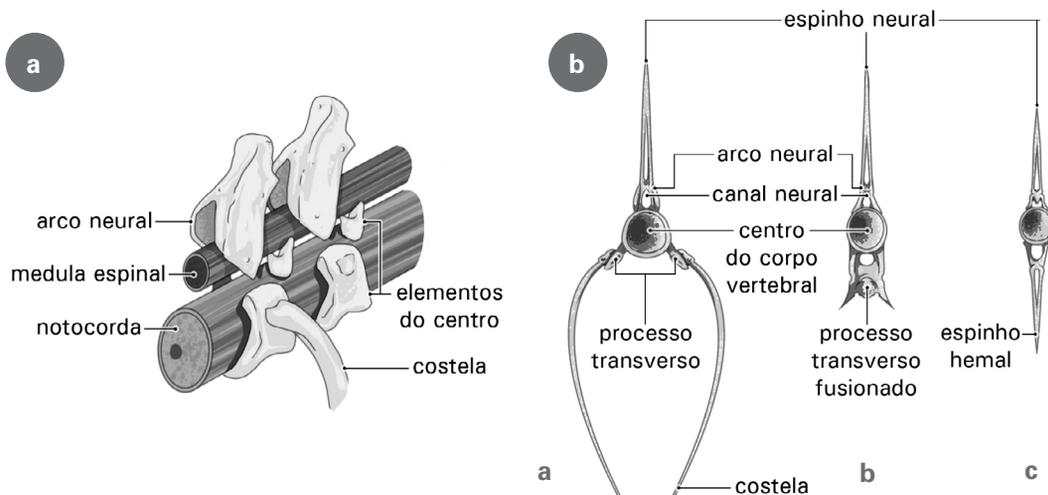


Figura 3.20: Elementos do esqueleto axial. **A:** Gnathostomado generalizado, mostrando elementos centrais e costela; **B:** (a) Vértebra do tronco; (b) primeira vértebra caudal; (c) típica vértebra caudal. / Fonte: Cepa; baseado em: **A** (esquerda): modificado de POUGH *et al.*, 2008; elaborado por USP/Univesp - **B** (direita): modificado de LAGLER, K.F., BARDACH, J.E., MILLER, R.R. & PASSINO, D.R.M., 1977; elaborado por USP/Univesp

O tubo digestivo (ver Tópico 2 “Agnatha atuais e Chondrichthyes” - **Figura 2.18**) é constituído por: abertura oral (= bucal) – cavidade orobrânquial (não há um limite anatômico nítido entre cavidade bucal e faringe) – esôfago curto (versus longo nos tetrápodes, pela presença de pescoço) – estômago em geral simples – intestino, sem distinção entre intestino delgado e grosso, como nos tetrápodes – cloaca (estado plesiomórfico de caráter, presente nos Dipnoi) ou ânus (em *Latimeria* e nos actinoptérgeos, onde a abertura urogenital é separada e posterior). A superfície de absorção e nutrientes é aumentada pela presença de válvula espiral (perdida nos teleósteos), de cecos pilóricos (nos actinoptérgeos) e/ou alongamento do intestino, mais longo nos herbívoros.

O estômago é comumente em forma de “J”, com uma região química (produção de enzimas digestivas) alargada e uma região pilórica estreita; alguns grupos perderam o estômago, como é o caso dos pulmonados e certos teleósteos, como os cascudos (é interessante notar que tal perda é observada também nas quimeras, que se alimentam continuamente). Os cecos pilóricos, que se formam na junção entre o estômago e o intestino, e se abrem no duodeno, são observados em número que varia de poucos a quase 200; nestes cecos, ocorre a digestão e absorção de alimentos.

As brânquias dos peixes são estruturas associadas às fendas branquiais, sustentadas por arcos faríngeos esqueléticos (ósseos ou cartilaginosos) – o conjunto recebe o nome de arcos braquiais, percorridos internamente pelos arcos aórticos (ver abaixo), de onde saem os capilares para os filamentos branquiais. Nestes, ocorre o processo de liberação de gás carbônico e entrada de oxigênio no sangue circundante nas brânquias (**Figura 3.21**). Nos peixes ósseos, as brânquiais são do tipo opercular, possivelmente originadas de um tipo septado por redução extrema dos septos (funcionalmente substituídos pelo opérculo).

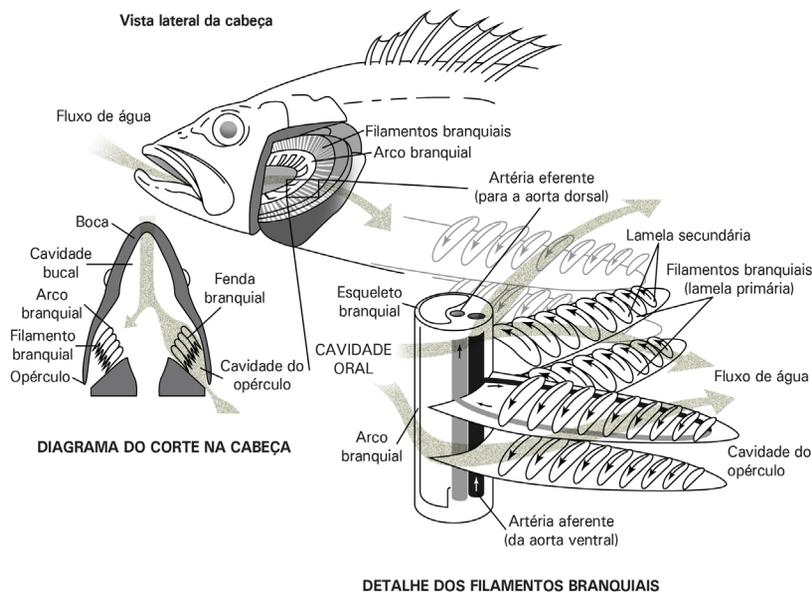


Figura 3.21 / Fonte: modificado de PUGH *et al.*, 2008; elaborado por USP/Univesp

A flutuabilidade nos Actinopterygii é conferida pela bexiga natatória (Ver destaque **Pulmão ou bexiga natarória**), situada entre o tubo digestivo e os rins (**Figura 3.22**)

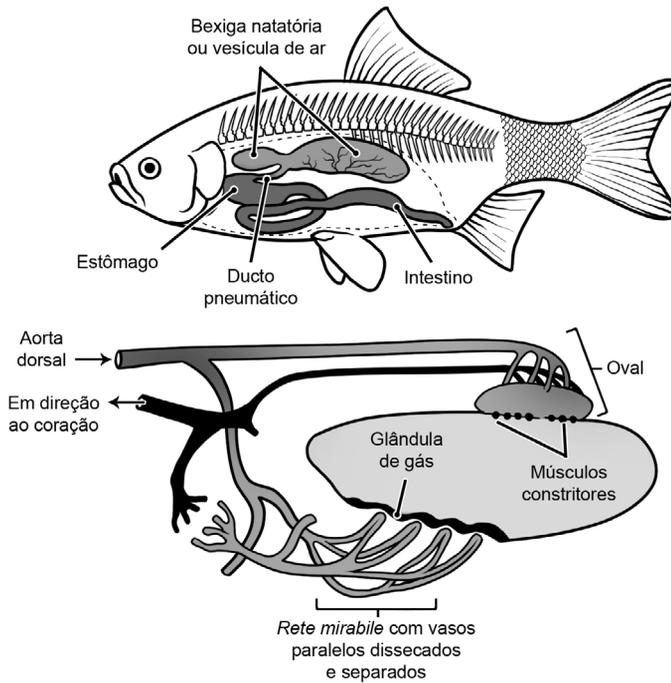


Figura 3.22: Bexiga natatória.
/ Fonte: modificado de Pough
et al., 2008; elaborado por
USP/Univesp

○○○○○

Pulmão ou bexiga natatória?

A presença de divertículo saculiforme da região ventral da faringe, altamente vascularizado e preenchido por ar – pulmão, por definição – é registrada em vários grupos de Osteichthyes, seja através da observação direta de exemplares vivos, seja por evidências indiretas em fósseis. O pulmão aparece em vários peixes Sarcopterygii, como os dipnoicos, e as linhagens que incluem os ancestrais dos tetrápodes, além das linhagens basais de Actinopterygii, como os Cladistia e Chondrostei atuais. A presença de pulmão possibilita a respiração aérea, complementando, ou até substituindo, a aquática, em situações de baixa concentração de oxigênio na água (p. ex., águas estagnadas, rasas e quentes). Os *Actinopterygii Neopterygii* (holósteos e teleósteos) também têm um divertículo da faringe preenchido por gases, mas a sua origem é da porção dorsal da faringe e a função principal é outra: auxiliar na flutuabilidade, diminuindo o peso específico do animal – trata-se da bexiga natatória, que pode ou não manter a ligação com a faringe.

Quando a ligação entre a bexiga natatória e a faringe é mantida, temos a condição fisóstoma (**Figura 3.23**), presente nos holósteos e teleósteos mais basais; quando essa condição é perdida

no adulto, temos os fisóclistos. No primeiro caso, a bexiga natatória é preenchida por ar engolido pela boca (como nos pulmões), enquanto, no segundo, são gases secretados a partir do sangue. Em alguns casos de fisóstomos, como nos holósteos e certos teleósteos de água doce, em situações de hipóxia, pode haver respiração aérea pela bexiga natatória.

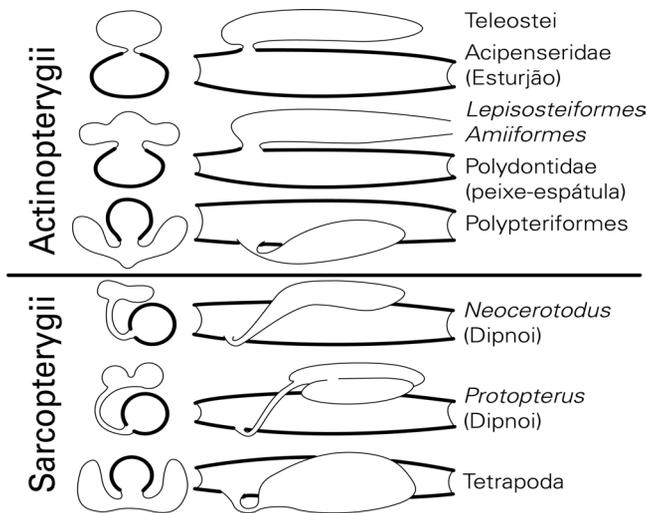


Figura 3.23: Divertículos da faringe em Osteichthyes. / Fonte: elaborado por USP/Univesp

Daí surge a seguinte questão: pulmão e bexiga natatória são homólogos, tendo se originado, do pulmão, a bexiga por uma migração da região de origem embrionária do divertículo da faringe, da ventral para dorsal? A grande dificuldade é não se conhecerem casos de estágios intermediários que indiquem que esse reposicionamento ocorreu durante a evolução dos Osteichthyes. Por outro lado, como a origem é a partir do mesmo tecido – faringe, portanto, revestidos por endoderme – e como essas estruturas nunca aparecem concomitantemente, a tendência é aceitar a homologia.

○○○○

A flutuabilidade de um objeto imerso é dada pela contraposição entre empuxo e gravidade, que são forças de sentidos opostos. A gravidade é função da massa do objeto e o empuxo, de seu volume. Assim, quanto menor a diferença entre a densidade total do objeto e a do meio circundante (água), maior a flutuabilidade e, quanto maior for esta, menor a energia gasta por um peixe para manter-se em uma dada profundidade.

Mecanismos de flutuabilidade em peixes envolvem a diminuição da densidade total do corpo pela incorporação de componentes de baixa densidade (gases, óleos) em diferentes órgãos. Como já apresentado no tópico anterior, os elasmobrânquios incorporam quantidades consideráveis de óleo no fígado, mais importante para as espécies essencialmente pelágicas. Alguns teleósteos marinhos de águas rasas também utilizam óleos para diminuir a densidade corpórea, incorporados principalmente nos ossos. O problema é os mecanismos como esse não permitirem ajustes rápidos às variações de pressão, temperatura e salinidade, que alteram a densidade do meio. Assim, os peixes ósseos desenvolveram um mecanismo mais rápido e eficiente para controle da flutuação, o qual envolve o uso do divertículo faríngeo, que apareceu inicialmente como órgão para respiração aérea (pulmão) nos Osteichthyes, como órgão para auxiliar na flutuação, passando então a se chamar bexiga natatória (dentro da hipótese mais aceita – ver **Quadro 3.1 - Pulmão ou bexiga natatória?**).

A bexiga natatória seria um dos fatores de sucesso dos peixes ósseos, sobretudo os teleósteos, onde 2/3 das espécies tem bexiga do tipo fisóclisto (a ligação com a faringe desaparece), ainda mais eficiente nesses ajustes. Peixes fisóstomos, que incluem os holósteos e os teleósteos basais, inflam a bexiga natatória engolindo ar da superfície, o que limita a sua profundidade, a maioria vivendo em águas pouco profundas. Para afundar, esses peixes desinflam a bexiga deixando o ar sair pela boca, em um comportamento reflexo desencadeado quando o peixe está muito “leve”, ou seja, pouco denso para a profundidade pretendida. Já os fisóclistos desenvolveram mecanismos especiais de difusão de gases entre a bexiga natatória e o sangue, baseados em áreas altamente vascularizadas na parede da bexiga: processos bioquímicos complexos levam à difusão de gases como CO_2 , O_2 , H_2 e N_2 do sangue para a luz da bexiga natatória, através da glândula de gás, o que aumenta a flutuabilidade; a composição de gases na bexiga natatória é diferente da do ar, e varia entre os grupos. Outra região da parede da bexiga natatória, igualmente vascularizada, é responsável pelo movimento inverso dos gases, desinflando a bexiga quando o peixe quer aprofundar-se. A bexiga natatória é inervada por ramos de nervos como o vago.

Observe que, nos peixes marinhos, a bexiga natatória ocupa 5% do volume do corpo, ao passo que, nos de água doce, cuja densidade é menor, ela ocupa 7%.

A maioria dos peixes tem um padrão de circulação simples, onde o sangue passa apenas uma vez pelo coração em cada circuito completo, indo do coração para as brânquias, depois para os tecidos sistêmicos e de volta para o coração (**Figura 3.24**). O coração dos peixes é formado por quatro câmaras contíguas:

1. o seio venoso, aonde chegam as veias cardinais (cavas dos tetrápodes) trazendo sangue venoso do corpo;
2. átrio único;
3. ventrículo, altamente muscular e principal responsável pela impulsão do sangue; e o
4. cone arterioso (ou bulbo, nos teleósteos), de onde o sangue sai para a aorta ventral, e desta para as ramificações (arcos aórticos) para as brânquias. O bulbo arterioso é, na realidade, um espessamento da base da aorta ventral nos teleósteos, que perderam o cone arterioso.

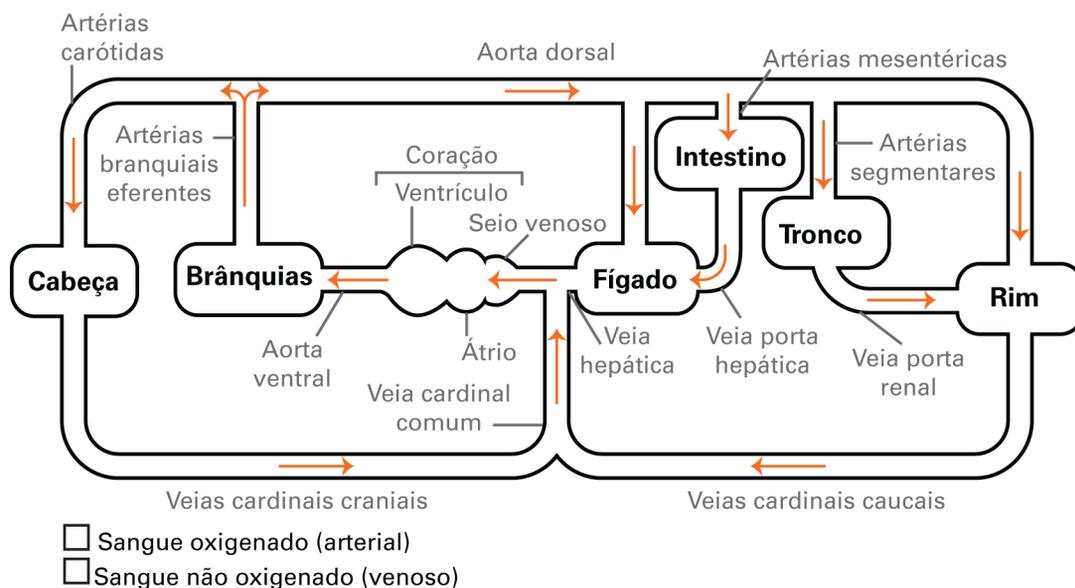


Figura 3.24 / Fonte: modificado de Pough *et al.*, 2008; elaborado por USP/Univesp

A Figura 3.25 traz um esquema da circulação através dos arcos aórticos, que irrigam as brânquias.

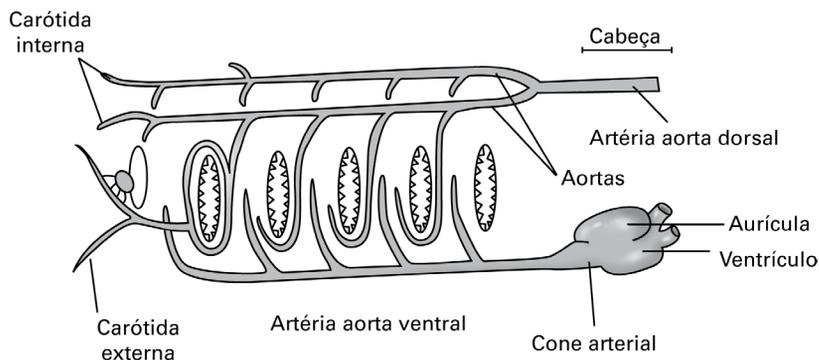


Figura 3.25: Esquema geral do aparelho circulatório de Actinopterygii. / Fonte: modificado de Pough *et al.*, 2008; elaborado por USP/Univesp

Com raras exceções (as feíteiras são isomóticas em relação à água do mar), os vertebrados são osmorreguladores, mantendo os níveis corpóreos osmóticos constantes, independentemente do ambiente, por meio de ajustes fisiológicos, que envolvem eliminar ou conservar água no corpo (**Figura 3.26**). Da mesma forma, os solutos também são eliminados ou absorvidos para manter a concentração dos fluidos corporais relativamente constante. Assim, as estruturas do sistema excretor estão envolvidas não só na excreção de compostos nitrogenados como também nos mecanismos de controle das concentrações de água e de solutos no corpo.

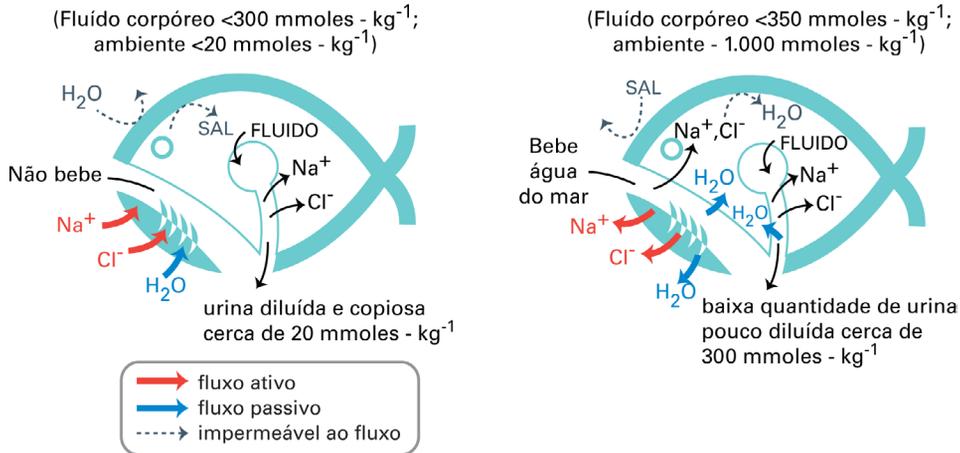
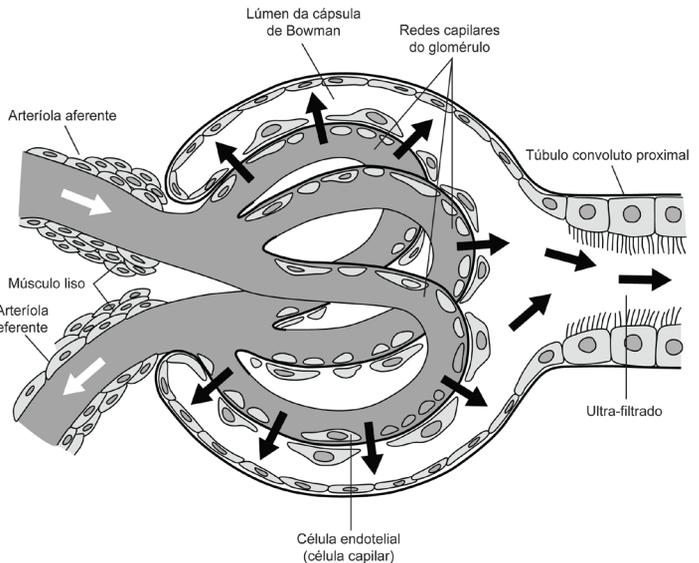


Figura 3.26 / Fonte: modificado de Rought *et al.*, 2008; elaborado por USP/Univesp

Os rins dos vertebrados são caracteristicamente do tipo glomerular, i.e., sua unidade é o glomérulo (**Figura 3.27**), altamente eficiente na filtração do sangue. Dependendo da disposição desses glomérulos no corpo, temos diferentes tipos de rim, classificados em pronefros, mesonefros e metanefros, conforme a posição e detalhes da estrutura e funcionamento (**Figura 3.28**).



Figura 3.27 / Fonte: Cepa; modificado de Rought *et al.*, 2008; elaborado por USP/Univesp (clique na imagem para visualizar a animação)



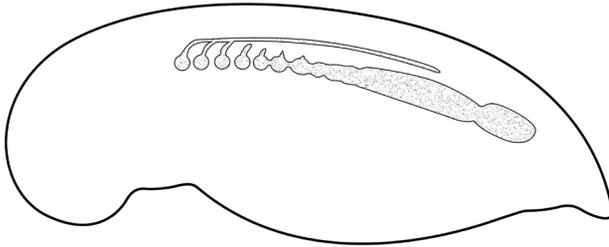


Figura 3.28: Origem embrionária dos diferentes elementos do sistema excretor dos vertebrados. / Fonte: modificado de HILDEBRAND, 1974; elaborado por USP/Univesp

Nas larvas de peixes, o pronefro se desenvolve e pode se tornar funcional por um tempo, sendo usualmente completado pelo mesonefro (**Figura 3.28**). O pronefro geralmente degenera nos adultos, sendo adicionados túbulos posteriormente, de modo a formar um rim alongado, de posição dorsal, logo abaixo da aorta dorsal e acima da bexiga natatória.

Os modos reprodutivos dos Actinopterygii são extremamente variados, sobretudo nos teleósteos. Na grande maioria, a fecundação é externa, com os gametas sendo lançados diretamente na água. A fecundação interna ocorre em algumas espécies, como os guarus e lebistes, que possuem órgão de cópula (ver acima), mas há casos de peixes com fecundação interna sem órgão copulador (semelhante ao que ocorre em Anura – Tópico 4, e na grande maioria das aves). As gônadas são alongadas, pares, localizadas ventralmente à bexiga natatória. Os ovários são alaranjados, com aspecto granuloso, enquanto os testículos apresentam uma cor esbranquiçada. Alguns peixes reproduzem-se uma única vez durante a vida (p. ex., os salmões, assim como as lampreias), mas a maioria se reproduz várias vezes, e as gônadas só se desenvolvem durante as épocas de reprodução, regredindo a seguir – ou seja, os adultos podem ou não apresentar gônadas desenvolvidas, dependendo da época.

Os actinopterígeos, de modo geral, são ovíparos. Os teleósteos marinhos, em geral, apresentam fecundação externa, põem ovos pequenos em grande número, transparentes e flutuantes, que permanecem na região pelágica durante todo o seu desenvolvimento. Da mesma forma, as larvas estão adaptadas à vida planctônica em mar aberto, onde podem crescer durante meses. Outras espécies prendem seus ovos em rochas, plantas ou no cascalho, em ninhos que variam em sua estrutura, onde podem ser cuidados pelos pais. O cuidado parental evoluiu diversas vezes em diferentes grupos, como os cascudos (Siluriformes) e os ciclídeos (Perciformes), podendo assumir diversas formas – em alguns casos, ovos e juvenis são protegidos dentro da boca de um dos pais; nos cascudos, é o macho que permanece no ninho, protegendo os ovos e oxigenando-os através de batimentos das nadadeiras. A viviparidade também apareceu independentemente

em grupos marinhos e nos de água doce. Observe que a fecundação interna é pré-requisito para a viviparidade, mas nem todos os peixes com esse tipo de fecundação são vivíparos; de fato, muitos são ovíparos, inclusive vários outros poecilídeos.

○○○○○

Crescimento contínuo versus determinado

O tipo de crescimento nos vertebrados está relacionado à presença de mecanismos de controle da temperatura corpórea. Peixes e anfíbios, em geral, são peçilotermos, i.e., a sua temperatura corpórea segue a ambiental, enquanto mamíferos e aves, ditos animais de sangue quente, são homeotermos endotérmicos, capazes de manter uma temperatura corpórea relativamente constante acima da temperatura ambiente, através da produção metabólica de calor (associada a mecanismos de conservação desse calor, p. ex., pelos, penas e panículo adiposo – futuramente abordados nos tópicos “Aves” e “Mamíferos”). Já os répteis podem, através de comportamentos de exposição seletiva ao calor, manter a sua temperatura acima da temperatura ambiente, o que prolonga o tempo de atividade ótima, mesmo quando as temperaturas externas caem – são os chamados homeotermos ectotérmicos. Existem ainda os heterotermos regionais, que podem manter regiões internas do corpo aquecidas por mecanismos endotérmicos, que seria o caso de grandes peixes predadores pelágicos, tais como alguns tubarões (inclusive o tubarão-branco) e teleosteos scombroídeos (atuns, cavalas, espadartes). Os vertebrados endotérmicos crescem até certa idade (crescimento determinado) próxima à maturidade sexual, quando as zonas de crescimento dos ossos longos se ossificam definitivamente – de fato, o crescimento determinado em vários dinossauros é evidência de endotermia nesses répteis. Já os não endotérmicos, sobretudo, crescem continuamente durante toda a vida, mas em taxas que diminuem progressivamente, ou seja, quanto mais jovem, mais rápido é o crescimento; já os velhos continuam a crescer, mas muito lentamente. Assim sendo, a maturidade sexual nesses animais é atingida em um tamanho inferior ao máximo a que o indivíduo pode chegar – em muitos peixes estudados, verificou-se que as primeiras fêmeas e machos com gônadas desenvolvidas têm cerca da metade do tamanho máximo registrado na espécie. O crescimento contínuo é muito afetado pela disponibilidade de alimento, ocorrendo geralmente em pulsos, com fases de crescimento acelerado quando há mais alimento, alternadas com fases de crescimento muito lento, ou até ausente – essas diferenças são, dentro do esperado, mais acentuadas em regiões de clima fortemente sazonal, como as zonas temperadas ou sujeitas a períodos de seca, onde teríamos um crescimento em pulsos.

○○○○○

Fechamento do Tópico

Neste tópico, vimos a grande diversificação dos peixes, que se constituíram, especialmente a partir do Devoniano, no grupo de maior diversidade de espécies, formas e adaptações. Vimos a importância da ossificação dando suporte às nadadeiras, assim como as especializações do aparelho maxilar, permitindo maior abertura da boca, com menor gasto de energia, e, conseqüentemente, a utilização de novos recursos alimentares. Tratamos, ainda que rapidamente, da diversidade dos peixes, que ficará mais evidente com a execução da atividade online 1.