

AGNATHA ATUAIS E CHONDRICHTHYES **2** TÓPICO

Eleonora Trajano

2.1 Agnatha atuais: filogenia

2.2 Agnatha atuais: morfologia, funcionamento e biologia

Myxiniformes

Petromyzontiformes

2.3 Origem e diversificação dos Craniata: os primeiros Gnathostomata (peixes com maxilas)

2.4 Chondrichthyes

2.5 Chondrichthyes atuais: caracterização morfológica, funcionamento e diversidade

2.5.1 Elasmobranchii

2.5.2 Holocephali

2.1 Agnatha atuais: filogenia

Feiticeiras, ou peixes-bruxa, Ordem Myxiniiformes [note que todos os nomes de Ordens em peixes, e também nas aves, têm a terminação “-formes”], e lampreias, Ordem Petromyzontiformes, possuem corpo alongado, sem placas nem escamas dérmicas e com esqueleto totalmente cartilaginoso. As feiticeiras são peixes exclusivamente marinhos, que se alimentam de invertebrados de corpo mole e também de tecidos moles de vertebrados. As lampreias adultas são ectoparasitas de grandes vertebrados marinhos e se reproduzem na água doce; na maioria das espécies, os adultos vivem no ambiente marinho, mas em algumas eles permanecem na água doce.

Devido a essas semelhanças externas, lampreias e feiticeiras eram agrupadas no táxon Cyclostomata (*cyclo* = circular; *stoma* = boca). O registro fóssil desse grupo é muito restrito, consistindo de dois gêneros de lampreias e uma feiticeira do Carbonífero.

O monofiletismo de Cyclostomata é questionado por vários autores e o nome tem sido usado apenas como coletivo para tratar desses dois grupos de organismos. Muitos pesquisadores consideram Myxiniiformes o grupo basal de todos os Craniata pela ausência de elementos vertebrais, de sistema da linha lateral e de mecanismos de osmorregulação. Já a posição de Petromyzontiformes é ainda controversa. Alguns autores os colocam como grupo irmão dos demais vertebrados (**Figura 2.1**) – neste caso, os Cyclostomata seriam um grupo parafilético. Dentro desta hipótese, a ausência de mineralização do esqueleto das lampreias pode ser um caráter plesiomórfico.

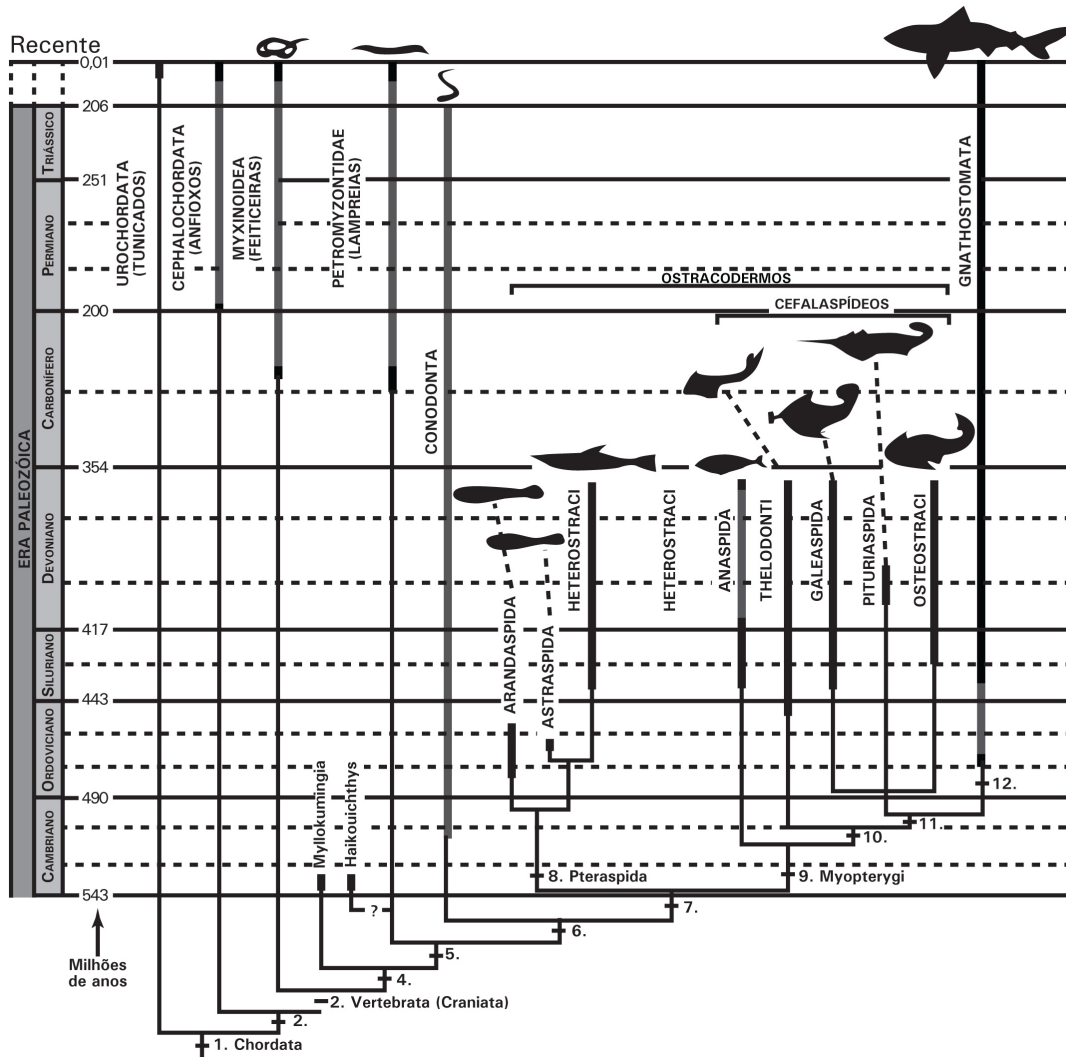


Figura 2.1: Distribuição dos representantes dos grupos de Agnatha ao longo do tempo geológico, com uma proposta de relações filogenéticas entre eles. / Fonte: Cepa; baseado em Pough *et al.*, 2008

Outros autores, no entanto, propõem uma relação próxima entre Petromyzontiformes e ostracodermes Anaspida com base, entre outros, na forma fusiforme destes últimos, boca anterior, olhos laterodorsais e uma abertura cefálica dorsal, provavelmente do saco naso-hipofisário (que não é preservado nos fósseis), e aberturas das bolsas branquiais formando uma diagonal na lateral do corpo.

Atualmente, pode-se considerar a relação entre feiticeiras, lampreias e demais vertebrados como não resolvida e muitas propostas estão em discussão, conforme resumido na **Figura 2.2**.

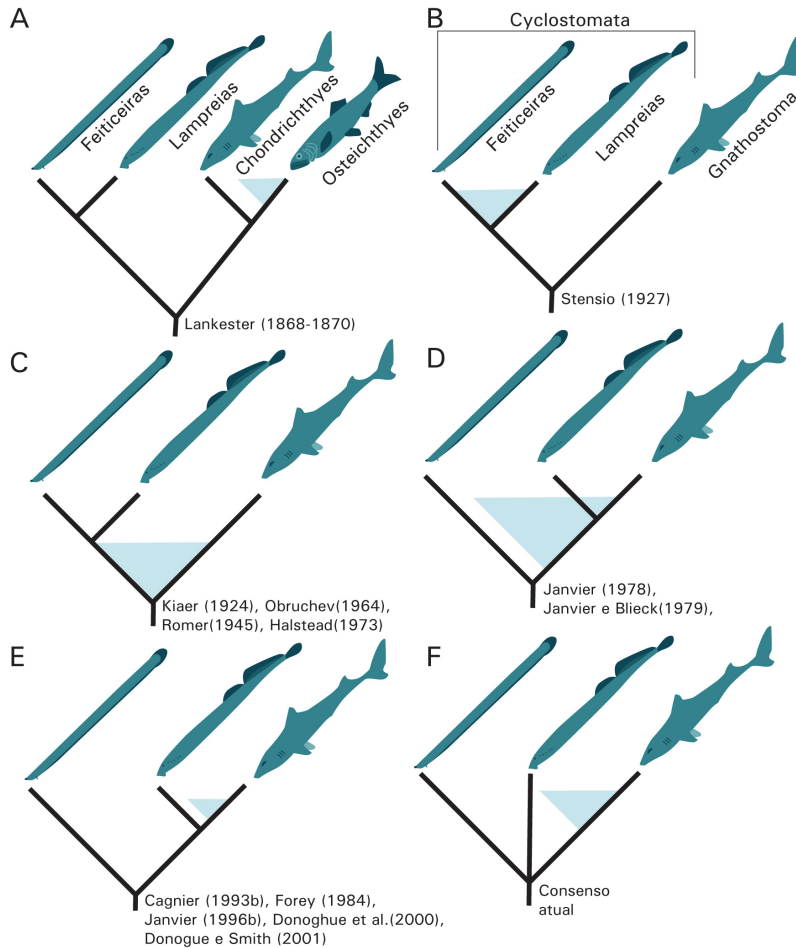


Figura 2.2: Resumo das filogenias já propostas para as relações entre feiticeiras, lampreias e gnathostomados, trazendo todas as possibilidades de parentesco entre os três táxons, exceto a de grupo-irmão de feiticeiras + gnathostomados (esta possibilidade nunca foi aceita). / Fonte: Cepa; baseado em Janvier, 2007



Realize a **Atividade online 1.**

2.2 Agnatha atuais: morfologia, funcionamento e biologia

Os Agnatha atuais são restritos às regiões temperadas e frias dos hemisférios norte e sul e subtropical do México. As características compartilhadas por lampreias e feiticeiras incluem:

- Boca circular com dentes córneos;
- Ausência total de ossificação: a pele é desprovida de placas ou escamas (grande produção de muco) e o esqueleto é membranoso ou cartilagenoso;
- Fendas faríngeas dilatadas, em forma de câmaras saculiformes (bolsas faríngeas), abrindo-se tanto para a luz da faringe como para o exterior por meio de pequenas aberturas circulares – os poros faríngeos (**Figura 2.3**).

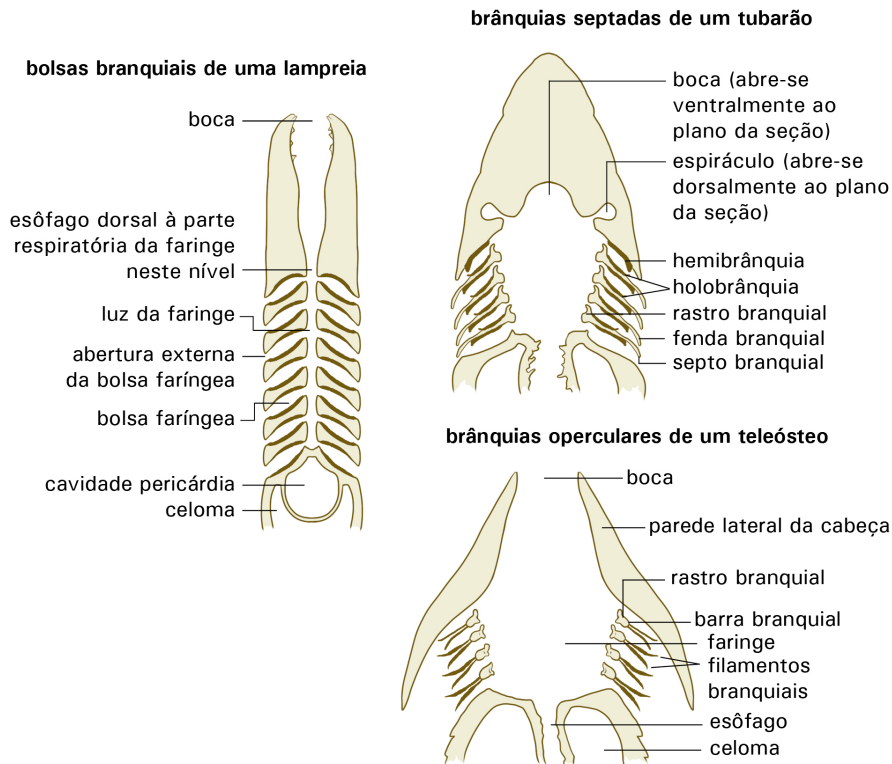


Figura 2.3: Tipos de brânquias nos peixes, mostradas em seções frontais da cabeça e faringe de uma lampreia, um tubarão e um teleosteo. / Fonte Cepa; baseado em Hildebrand, 1974.

- Órgão olfativo ímpar, porém, com inervação dupla;
- Ouvido interno com, no máximo, dois canais semicirculares;
- Gônada ímpar.

Myxiniformes

Há aproximadamente 15 espécies viventes de Mixiniformes, todas exclusivamente marinhas, atingindo até um metro de comprimento. Vivem no interior de galerias individuais, com abertura em forma de vulcão, na plataforma continental das regiões de águas frias, sempre associadas ao fundo, em profundidades de dezenas a centenas de metros.

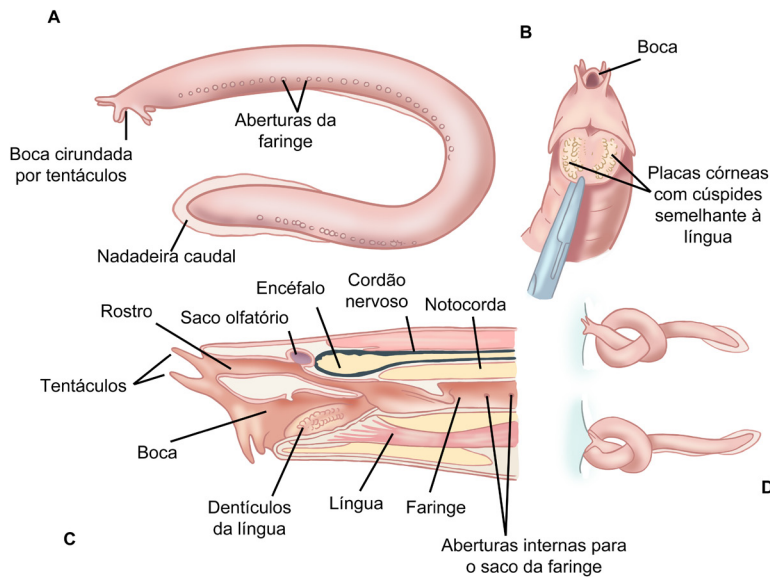


Figura 2.4: Myxiniformes: **a.** aspecto geral do corpo; **b.** detalhe da boca; **c.** detalhe da região anterior, em corte sagital, e **d.** posição assumida no momento do ataque a presas. / Fonte Cepa; baseado em Fonte: Hickman *et al.*, 2004.

Esse grupo apresenta nadadeiras dorsal e anal reduzidas ou ausentes (**Figura 2.4A**), uma única abertura nasal, abrindo-se anteriormente, com um conduto nasofaríngeo comunicando-se com a faringe, e três pares de tentáculos circundando essa abertura e a boca (**Figura 2.4C**). Esses tentáculos são sustentados internamente por cartilagens que os mantêm eretos e onde se inserem músculos, que permitem sua movimentação. No interior da boca, duas placas córneas multicuspidadas dispostas lateralmente formam uma estrutura semelhante à língua, que pode ser protraída e retraída (**Figura 2.4B**), em um movimento de pinça, que permite a apreensão do alimento. As feiticeiras alimentam-se de invertebrados como poliquetos, moluscos e artrópodes de corpo mole, e de peixes moribundos ou mortos. Quando se alimenta de presas maiores, as feiticeiras fincam suas placas córneas em regiões do corpo da presa, enrolam-se sobre si mesmas em um nó que se propaga da região caudal para a anterior, fornecendo um apoio para que a presa seja dilacerada (**Figura 2.4D**).

As feiticeiras têm até quinze pares de câmaras branquiais em forma de bolsas, que se comunicam com as aberturas branquiais por ductos individuais, separados (**Figura 2.5B'**), ou por um ducto comum (**Figura 2.5B**).

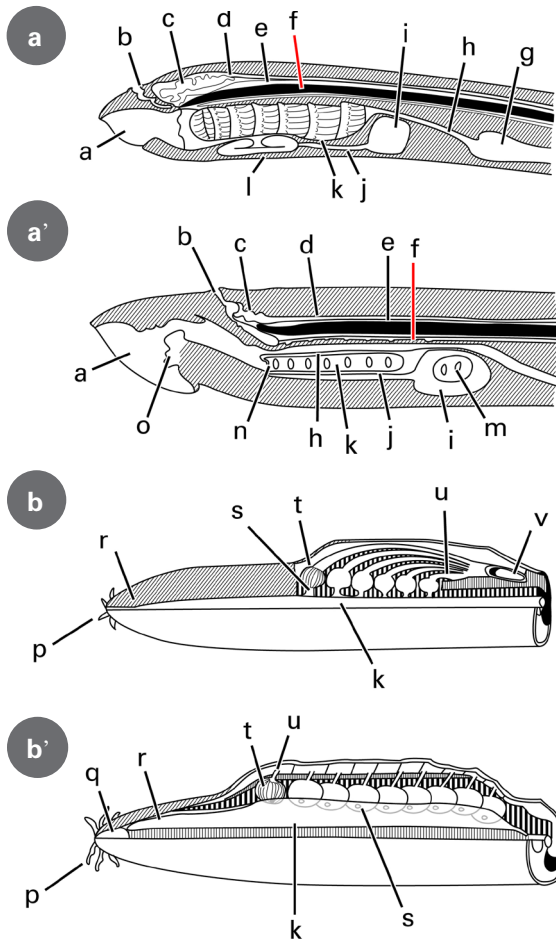


Figura 2.5: Região da faringe, mostrando bolsas branquiais, em uma larva (amocete) e um adulto de lampreia (**a, a'**; cortes parasagittais), e adultos de feiticeiras (**b, b'**; vistas dorsais, com a metade direita do corpo rebatida), mostrando as bolsas branquiais. Note a separação entre a região braquial (ventral) e o intestino (dorsal) na lampreia adulta, e os diferentes grupos de feiticeiras, respectivamente com bolsas braquiais abrindo-se externamente de forma separada (**b'**) ou por um poro comum (**b**). Em destaque **a e a'**: **a.** capuz oral; **b.** abertura nasal; **c.** encéfalo; **d.** cordão nervoso; **e.** notocorda; **f.** aorta dorsal; **g.** início do intestino espiral; **h.** esôfago; **i.** pericárdio; **j.** aorta ventral; **k.** intestino branquial; **l.** endóstilo; **m.** coração; **n.** tentáculo do véu; **o.** denticulos córneos; **p.** tentáculo; **q.** abertura bucal; **r.** intestino faríngeo; **s.** aberturas internas para ductos branquiais; **t.** bolsa branquial; **u.** canal branquial externo; **v.** abertura branquial externa. Em destaque **b e b'**: **a.** capuz oral; **b.** abertura nasal; **c.** encéfalo; **d.** cordão nervoso; **e.** notocorda; **f.** aorta dorsal; **g.** início do intestino espiral; **h.** esôfago; **i.** pericárdio; **j.** aorta ventral; **k.** intestino branquial; **l.** endóstilo; **m.** coração; **n.** tentáculo do véu; **o.** denticulos córneos; **p.** tentáculo; **q.** abertura bucal; **r.** intestino faríngeo; **s.** aberturas internas para ductos branquiais; **t.** bolsa branquial; **u.** canal branquial externo; **v.** abertura branquial externa. / Fonte: Cepa; baseado em Ziswiler, 1978

O encéfalo das feiticeiras é protegido por um crânio rudimentar, formado por cartilagens e recoberto por tecido membranoso (**Figura 2.6A**). Não há qualquer elemento vertebral (a notocorda é persistente nos adultos – **Figura 2.6A**). As feiticeiras têm rins primitivos e cada ouvido interno possui um único canal semicircular, embora estudos tenham mostrado que, neurologicamente, são estruturas sensoriais duplas, como nas lampreias, que se teriam fundido. Não possuem sistema da linha lateral. Um interessante mecanismo de defesa está associado às glândulas mucosas, que ocorrem ao longo da parede lateral do corpo e liberam muco e

filamentos proteicos que, ao entrarem em contato com a água, se enrijecem e se entrelaçam, formando uma espessa rede de muco que reveste o corpo do animal. Passado o perigo, o animal perfura esse invólucro e o abandona. Além do coração de três câmaras (seio venoso, átrio e ventrículo – feiteiras não têm cone arterioso), possuem corações acessórios na cauda, sangue com concentração osmótica semelhante à da água do mar e sistema imune sem respostas características de vertebrados.

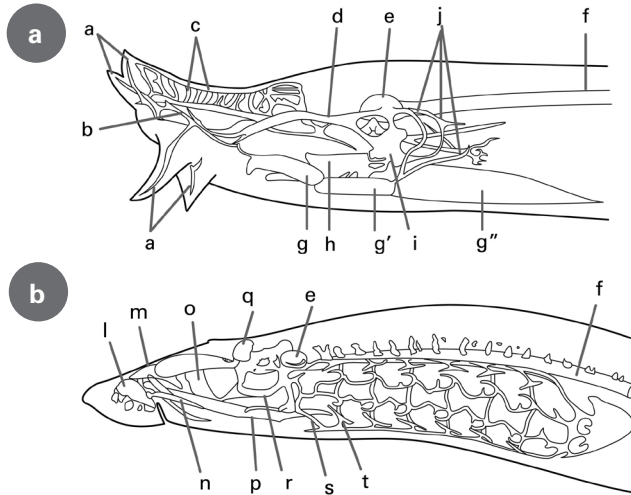


Figura 2.6: Crânio em feiteiras (a) e lampreias (b), formado por um conjunto de cartilagens que, respectivamente, protegem o encéfalo (incluindo cápsulas de proteção ao órgão nasal, ouvidos e olhos), dão sustentação às bolsas braquiais e aos tentáculos das feiteiras, e onde se inserem músculos para movimentação da boca e língua. Em destaque **a**, cartilagem tentacular; **b**, cartilagem subnasal; **c**, cápsula nasal; **d**, fibra longitudinal; **e**, cápsula auditiva; **f**, notocorda; **g** e **g''**, porção anterior, mediana e posterior do esqueleto da língua; **h**, placa dentária; **i**, placa extravelar; **j**, arcos branquiais; **k**, cartilagem dentária; **l**, cartilagem anelar; **m**, cartilagem dorsal; **n**, estilete; **o**, cartilagem lateral; **p**, cartilagem claviforme; **q**, cápsula nasal; **r**, anel subocular; **s**, arco pré-branquial; **t**, arco branquial. / Fonte: Cepa ; baseado em Ziswiler, 1978

Pouco se sabe sobre os mecanismos reprodutivos desses animais; entretanto, considera-se que, ao menos, algumas espécies sejam hermafroditas. São ovíparas, com ovos variando de um a três centímetros, recobertos por uma membrana córnea resistente, de onde se projetam filamentos, que prendem os ovos entre si e ao substrato. O desenvolvimento é direto (Figura 2.7), o que dificulta a observação de vários caracteres de Chordata e de Craniata, os quais aparecem nas larvas das lampreias.

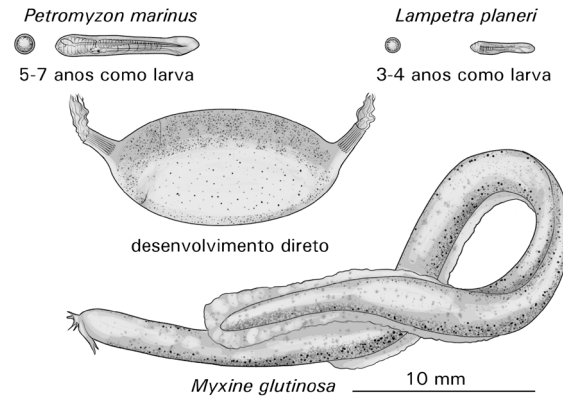


Figura 2.7: Comparação entre ovos e larvas de lampreias, *P. marinus*, anádroma, e *L. planeri*, de água doce (desenvolvimento indireto) e ovo e juvenil de feiteira, *M. glutinosa* (desenvolvimento direto). / Fonte: Cepa; baseado em Balon, 1990

Petromyzontiformes

São conhecidas cerca de 40 espécies atuais de lampreias, a maioria marinha na fase adulta, migrando, porém, para a água doce para reprodução (organismos anádromos), onde passam toda a sua fase larval, chamada amocete (**Figuras 2.5A e 2.8A**); algumas espécies são totalmente dulciaquícolas. Os adultos das diferentes espécies atingem de 25 cm a 1 m de comprimento e apresentam uma ou duas nadadeiras dorsais e uma nadadeira anal, ambas bem desenvolvidas (**Figura 2.8B**). Visite [Wikipedia](#) e [Hipernews](#).

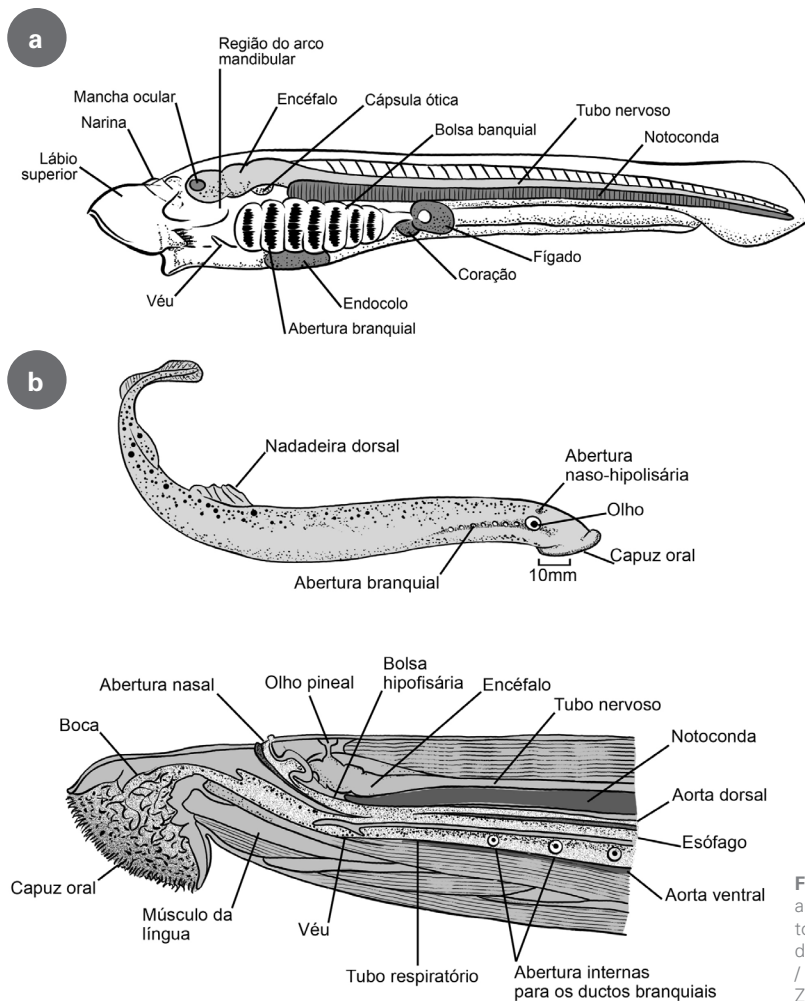
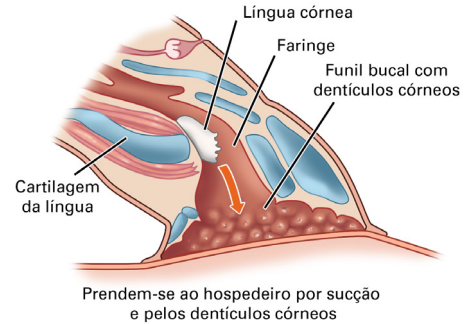


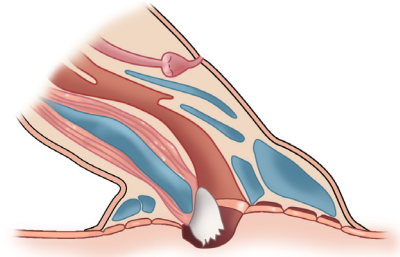
Figura 2.8: Lampreia: **A.** larva amocete; **B. superior:** aspecto geral do corpo; **inferior:** detalhe da região anterior. / Fonte: Cepa; baseado em Ziswiler, 1978

A larva amocete é micrófaga, com a faringe atuando na captura e seleção de partículas, retidas por grandes quantidades de muco secretado pelo endóstilo, homólogo à estrutura de mesmo nome dos protocordados, e que dá origem à tireoide dos demais vertebrados. O adulto é ectoparasita de outros vertebrados, principalmente peixes ósseos, mas há registros de ataques a tartarugas, golfinhos e baleias. As lampreias prendem-se ao corpo do hospedeiro por sucção e por ação dos denticulos córneos, usando uma estrutura muscular semelhante (mas não homóloga) à língua para raspar e sugar fluidos do hospedeiro (**Figura 2.9**). Uma glândula oral secreta uma substância anticoagulante poderosa. Assim como as feiticeiras, as lampreias não tem estômago (aparentemente, o estômago, dilatação do tubo digestivo para armazenamento temporário de itens alimentares grandes, só aparece nos gnatostomados).

O crânio é cartilaginoso e as vértebras aparecem como elementos em forma de sela posicionados sobre a medula espinal (**Figura 2.6B**). Todas as lampreias têm sete pares de bolsas branquiais, que se abrem em sete aberturas externas separadas de cada lado do corpo, logo atrás da cabeça (**Figura 2.8B**) – nas larvas, a faringe com as bolsas branquiais abre-se no intestino, mas, durante a metamorfose, essa conexão é perdida. Assim, a região faríngea nos adultos passa a ter função exclusivamente respiratória: termina em fundo cego e a água entra e sai pelos poros das bolsas branquiais, aparecendo uma nova comunicação da boca com o intestino através de um longo esôfago dorsal (**Figura 2.5A'**). Desse modo, as lampreias, fixas ao hospedeiro, podem se alimentar continuamente e continuar respirando. Esses animais apresentam uma única abertura nasal na região dorsal anterior da cabeça, que continua em tubo de fundo cego (**Figura 2.8B**). Os olhos são desenvolvidos e há dois canais semicirculares em cada ouvido interno, para percepção de aceleração da cabeça. Uma peculiaridade das lampreias é os nervos que saem da medula nervosa possuírem suas raízes ventral e dorsal separadas entre si, diferentemente dos gnatostomados, onde essas raízes são fundidas.



Prendem-se ao hospedeiro por sucção e pelos denticulos córneos



A língua é protraída para raspar e sugar fluidos do hospedeiro

Figura 2.9: Mecanismo de fixação das lampreias ao hospedeiro. / Fonte Cepa

As fêmeas produzem centenas de ovos com poucos milímetros de diâmetro e sem um revestimento resistente como nas feiticieras. As gônadas não possuem dutos para liberação de gametas diretamente no meio externo; ela ocorre inicialmente na cavidade celomática, de onde são liberados, por contrações do corpo, pelos poros genitais.

A desova das lampreias constitui um evento dramático na vida desses animais. A **Figura 2.10** ilustra o ciclo de vida de uma lampreia. Tudo começa com a migração dos adultos, quando os animais reprodutivamente maduros deixam o ambiente marinho e sobem os rios contra a correnteza, atingindo as cabeceiras, onde a água é límpida, bem

oxigenada e o fundo é de cascalho; normalmente, cada indivíduo volta ao riacho onde nasceu. Os machos chegam primeiro e começam a preparar os ninhos, que são depressões no fundo protegidas por pedregulhos (**Figura 2.9**). O macho se aproxima então de uma fêmea e ambos se fixam a uma rocha do ninho e agitam violentamente os seus corpos, o que amplia o ninho. O casal usa o resto de sua energia para a liberação dos gametas no ninho, com

o macho enrolando-se em volta da fêmea para fertilizar os óvulos. Por fim, o casal morre por exaustão, a fêmea imediatamente após a postura e o macho cerca de dois dias depois.

As larvas eclodem duas semanas depois e diferem tanto dos adultos que foram descritas como um gênero diferente, *Ammocoetes* (daí o nome popular da larva dos Petromyzontiformes). Após 7 a 10 dias, as larvas com 6 mm a 10 mm, corpo róseo vermiforme com um amplo capuz oral e olhos recobertos por pele, são levadas pela correnteza rio abaixo até regiões calmas, onde se enterram e se alimentam por filtração durante 3 a 7 anos. Quando atingem cerca de 10 cm, no meio do verão, sofrem metamorfose com o fechamento ventral do capuz oral, dando origem à boca circular dos adultos, separação dos sistemas respiratório e digestivo, desenvolvimento dos olhos e mudança de cor do corpo para cinza prateado. A migração rio abaixo só ocorre na primavera seguinte e a fase adulta dura até dois anos, ou seja, a fase larval é mais longa que a adulta.

Algumas espécies de lampreias têm um ciclo de vida simplificado, que não inclui a fase marinha – os adultos permanecem na água doce, descendo, porém, para grandes corpos d'água (rios e lagos), onde existem as presas adequadas. Nos grandes lagos norte-americanos, a conexão

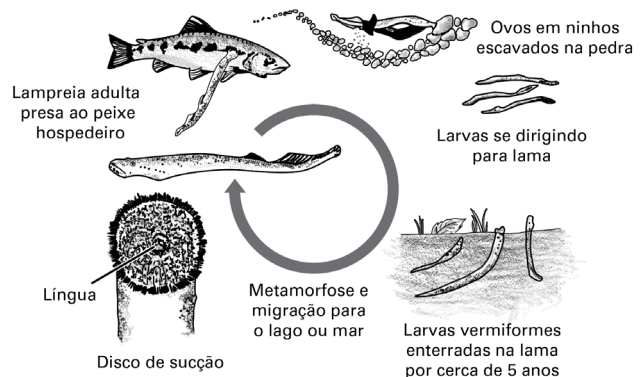


Figura 2.10: Ciclo de vida das lampreias. / Fonte: Cepa; baseado em Moyle & Cech, 1996.

artificial através de canais feitos pelo homem, entre lagos naturalmente com lampreias (onde a presença desses parasitas fazia parte do equilíbrio natural do ecossistema) e lagos sem lampreias, causou sérios problemas ambientais, pois a invasão pelas lampreias de novos habitats colocou em risco a fauna nativa destes, a qual inclui espécies de peixes de importância econômica. Conseqüentemente, há décadas, as lampreias vêm sendo objeto de controle através de venenos (lampricidas), mas sua eliminação total é praticamente impossível – como, aliás, a de toda espécie aquática introduzida em qualquer ambiente. Este é um exemplo ilustrativo dos problemas causados pela introdução de espécies não nativas da região, que constitui atualmente a segunda maior ameaça à biodiversidade, suplantada apenas pela destruição do habitat.

2.3 Origem e diversificação dos Craniata: os primeiros Gnathostomata (peixes com maxilas)

Os primeiros fósseis de vertebrados com maxilas e nadadeiras pares aparecem no registro do Siluriano (**Figura 2.11**; ver também o tópico sobre **Origem, evolução e filogenia de Chordata e Craniata**), mostrando que esses organismos coexistiram com os principais grupos de Agnatha.

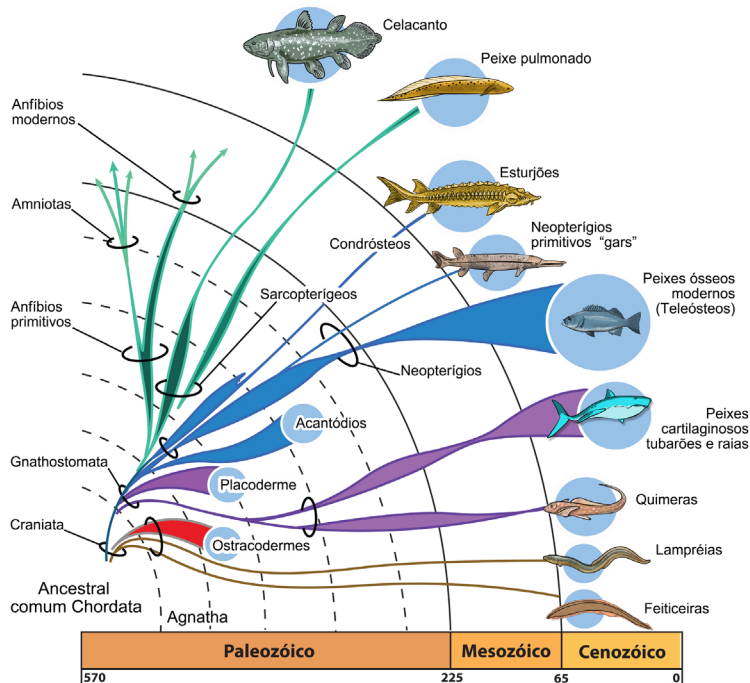


Figura 2.11: Hipótese de relações de parentesco entre os grandes grupos de peixes, mostrando a riqueza de espécies ao longo do tempo (largura dos ramos). / Fonte: Cepa; baseado em Hickman *et al.*, 2004.

Na história evolutiva dos Vertebrata, o surgimento das maxilas, barras esqueléticas que margeiam a abertura bucal (**Figura 2.3**), significou uma revolução no seu modo de vida, levando a uma importante mudança de comportamento por permitir a apreensão firme e manipulação de objetos e alimentos. Com isso, houve a passagem da microfagia (alimentação de itens pequenos) dos peixes Agnatha para a macrofagia, que começou com a predação de outros animais relativamente grandes. Daí o aparecimento do estômago como uma região do tubo digestivo especializada para recepção temporária e início da digestão de itens volumosos. Com o desenvolvimento da dentição associada às maxilas, essa capacidade tornou-se ainda mais elaborada, com a possibilidade de quebra do tamanho e maceração dos itens alimentares. Consequentemente, houve um aumento na capacidade de exploração de diferentes recursos alimentares por esses organismos, que, ao longo do tempo, incluiu também a herbivoria (alimentação predominantemente de itens vegetais).

É geralmente aceito que as maxilas se originaram a partir de um par anterior de arcos faríngeos viscerais (estruturas esqueléticas pareadas de sustentação da parede entre as aberturas da faringe), que se modificou no sentido do aumento de tamanho e diminuição do ângulo (**Figura 2.12**), dando sustentação à abertura bucal. Além disso, para dar apoio às maxilas, que passam a fazer movimentos poderosos, o segundo arco visceral remanescente também se modificou, passando a ser chamado de arco hioide – o segmento esquelético superior do arco hioide, o hiomandibular, tem um papel especial na suspensão das maxilas, ou seja, na sua ligação com o crânio, já que, na grande maioria dos peixes, as maxilas não são fundidas ao crânio, no qual se apóiam através de ligamentos. Nos tetrápodes, onde a maxila superior se funde ao crânio, dando uma sustentação mais firme, o hiomandibular dá origem à columela, ossículo do ouvido médio [a mudança de função de estruturas que ficam “liberadas” de sua função original é relativamente comum] – isto será tratado em mais detalhes no tópico sobre “Os amniota. Répteis”. Com o desenvolvimento de maxilas e do arco hioide, a abertura entre esses arcos faríngeos ficou reduzida a uma pequena abertura circular, chamada **espiráculo**, perdida na maioria dos gnatostomados atuais.

A presença de nadadeiras pares (**Figura 2.12**) também se configura em outro evento evolutivo decisivo no sucesso dos vertebrados, contribuindo significativamente para uma natação ativa equilibrada, com movimentos laterais, ascendentes e descendentes eficientes na coluna d’água – exceto em formas especializadas de natação, em peixes a propulsão em si é efetuada basicamente por ondulações do terço posterior do corpo, com a contribuição principal da nadadeira caudal, sendo as nadadeiras ímpares importantes para a estabilidade no plano vertical e as pares, para o equilíbrio na coluna d’água e direcionamento fino dos movimentos. O

aparecimento de nadadeiras pares móveis foi fundamental para a exploração de novos recursos alimentares, permitindo o movimento em direções definidas, assim como ajustes rápidos nas direções conforme o alvo alimentar se move.

A filogenia indica que a nadadeira caudal dos primeiros gnathostomados era heterocerca, i.e., com a coluna vertebral entrando no lobo dorsal. Esse tipo de caudal foi retido nos Chondrichthyes e nos Osteichthyes basais.

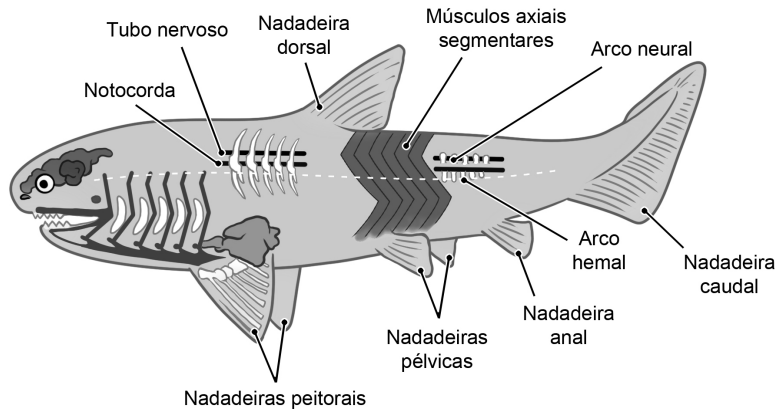


Figura 2.12: Esquema de um Gnathostomata generalizado, mostrando as maxilas, originadas do primeiro arco faríngeo, as nadadeiras pares e a caudal heterocerca. / Fonte Cepa; baseado em Pough *et al.* 2008).

Os **Gnathostomata** irradiaram-se evolutivamente durante o Devoniano, conhecido como a Era dos Peixes (**Figuras 2.11 e 2.13**). A maior diversidade pertence aos **Placodermi** (*placo* = placa), peixes com armadura dérmica como os ostracodermes, os quais se extinguíram ao final dessa era. Surgem ainda os primeiros **Chondrichthyes** (peixes cartilagosos, atualmente incluindo os **Elasmobranchii** (tubarões e raias) e os **Holocephali** (quimeras), assim como os primeiros Osteichthyes (peixes ósseos), de onde se originaram os tetrápodes.

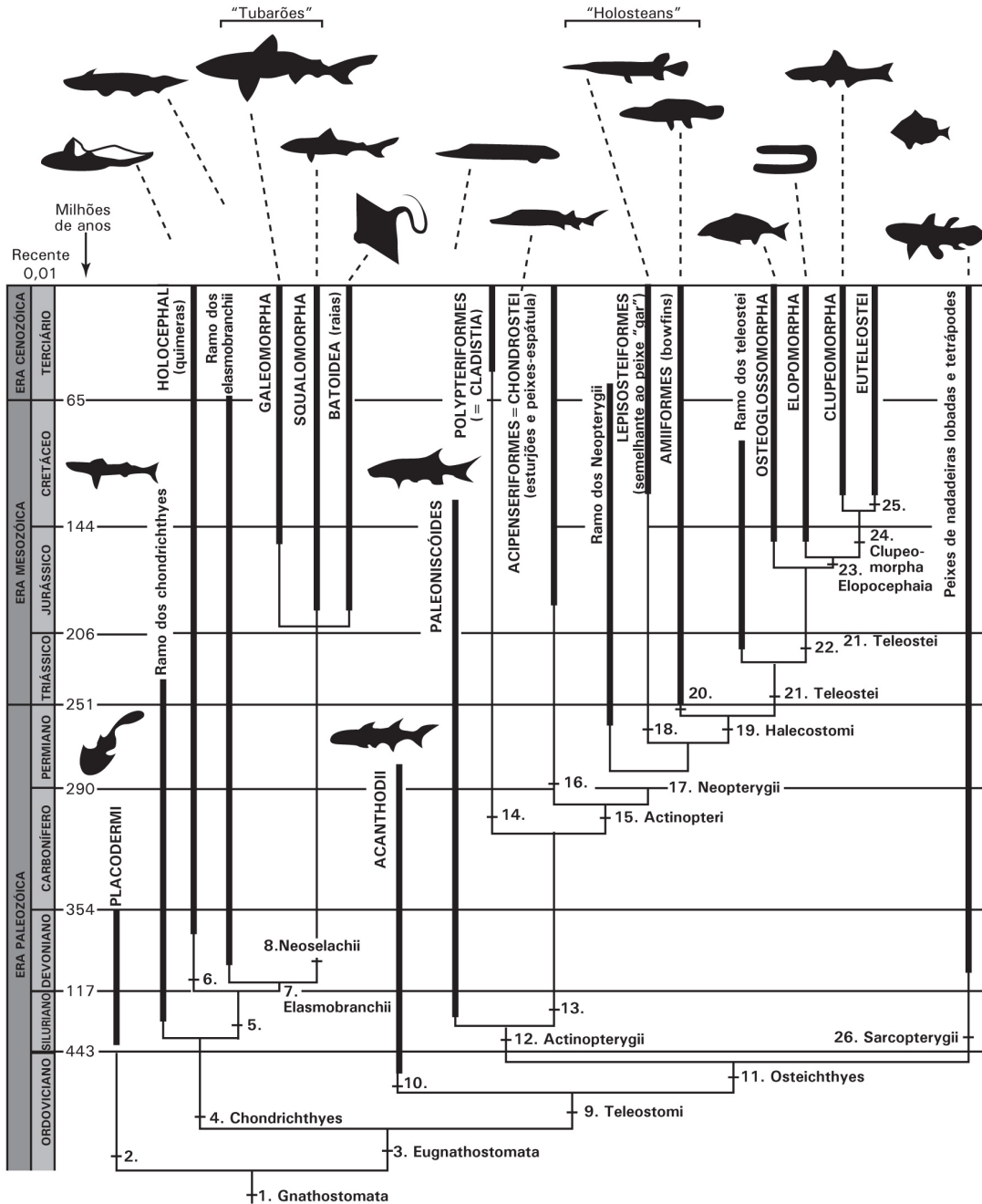


Figura 2.13: Relações filogenéticas entre os primeiros grupos de Gnathostomata. / Fonte: Cepa; baseado em Pough *et al.*, 2008.

Entre as características que separam os placodermes (**Figura 2.14**) dos demais gnatostomados estão a posição dos músculos das maxilas, a presença de ossos dérmicos modificados, formando uma estrutura cortante margeando a boca, não passíveis de substituição, análogos, porém, não homólogos aos dentes dos demais gnatostomados, e o esqueleto das nadadeiras não homólogo ao dos demais grupos. Alguns placodermes atingiam 5-6 m de comprimento, sendo os maiores predadores do Devoniano.

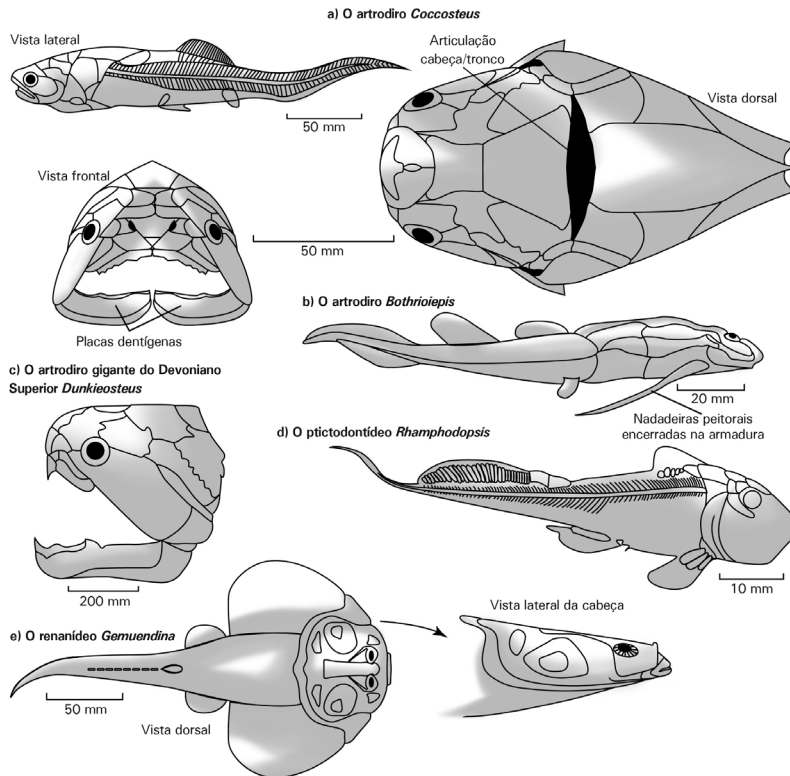


Figura 2.14: Diversidade dos Placodermes. / Fonte: Cepa; baseado em Pough *et al.* 2008).

2.4 Chondrichthyes

Os fósseis de Chondrichthyes mais antigos datam do Devoniano inferior e o grupo sobreviveu com sucesso até os dias atuais. Os Chondrichthyes são caracterizados por:

1. extrema redução da armadura dérmica, que não recobre o corpo do animal, estando restrita a algumas estruturas, como espinhos da nadadeira dorsal;

2. endoesqueleto basicamente cartilaginoso, frequentemente calcificado, mas nunca ossificado; o crânio é uma peça única, sem suturas, assim como as maxilas;
3. escamas do tipo placóide, exclusivas desse grupo (ver **Quadro 2.1**) – são escamas semelhantes a dentes pequeninos, formados por dentina e um tipo de esmalte (esmalte é um tecido altamente mineralizado, muito duro, de origem epidérmica, em oposição à dentina e osso, de origem mesodérmica), imersas no corpo do animal (a ponta da escama rompe a pele), conferindo uma textura áspera, de “lixa”. Os dentes desses animais são homólogos às suas escamas placóides que, na boca, se desenvolvem bastante, apoiando-se nas maxilas por ligamentos (e não com raízes em depressões das maxilas como nos mamíferos); no entanto, não são homólogos aos dentes dos Osteichthyes, representando evolução paralela a partir dos dentículos da armadura dos ostracodermes. Um problema é esses dentes, não estando bem fixos, serem perdidos por desgaste e queda. Esse problema foi superado pela capacidade de substituição, mecanismo também observado em alguns peixes ósseos: os dentes ficam dispostos em fileiras ao longo de uma espiral, de forma que, na linha externa das maxilas, estão as fileiras com dentes funcionais, enquanto internamente, recobertas pela mucosa bucal, estão as fileiras de dentes em desenvolvimento.
4. Presença de clássper nos machos (ver **Figura 2.22**), órgão de cópula pareado desenvolvido a partir dos raios mediais (voltados para a linha mediana ventral do corpo) das nadadeiras pélvicas. Portanto, a fecundação é interna, abrindo a possibilidade para oviparidade e viviparidade (ver abaixo) nesse grupo.

Os Chondrichthyes atuais estão divididos em dois grupos monofiléticos: os **Holocephali** (*holo* = todo; *cephali* = cabeça) que, como o nome diz, apresentam a cabeça sem fendas visíveis externamente, as quais são recobertas por um opérculo membranoso, abrindo-se lateralmente; e os **Elasmobranchii** (*elasma* = lamelares; *branchii* = brânquias), com de 5 a 7 pares de fendas branquiais, primitivamente laterais.

2.5 Chondrichthyes atuais: caracterização morfológica, funcionamento e diversidade

Os Chondrichthyes atuais incluem os **Elasmobranchii**, com cerca de 1.100 espécies em três subgrupos principais (Squalomorphii e Galeomorphii – tubarões e cações (**Figura 2.15**), e Batoidea – raias), e um número bem inferior de **Holocephali** (quimeras, com cerca de 40

espécies). Todos são predadores, utilizando de presas pelágicas de grande porte (peixes, tartarugas, mamíferos aquáticos) a presas pequenas, como invertebrados com exoesqueleto duro, que trituram com dentes achatados (caso das quimeras e maioria das raias), e mesmo plâncton (filtradores – tubarão-baleia, mantas).

2.5.1 Elasmobranchii

Os elasmobrânquios são peixes primariamente marinhos, com uma família sul-americana de raias exclusivamente de água doce e representantes dulciaquícolas de famílias marinhas no sudeste asiático. Ocasionalmente, tubarões aventuram-se na água doce, penetrando por muitos quilômetros em rios como o Amazonas. Os termos tubarão e cação são basicamente sinônimos – popularmente, é costume referir-se aos de maior porte como tubarões e, aos de menor porte (inclusive juvenis dos maiores) como cações.

Os tubarões são, na maioria, pelágicos, com corpo fusiforme, mas algumas espécies de cações possuem o hábito bentônico, apresentando corpo achatado dorsoventralmente. Esse achatamento é geral para raias, primariamente animais de fundo, embora algumas tenham adquirido secundariamente adaptações para a vida pelágica (caso das jamantas).

As brânquias apresentam septos (**Figura 2.3**), de modo que as fendas faríngeas, em geral cinco (alguns tubarões têm sete), se abrem separadamente para o exterior. As raias formam um grupo monofilético altamente especializado para a vida bentônica – são bastante achatadas dorsoventralmente, as nadadeiras peitorais são muito

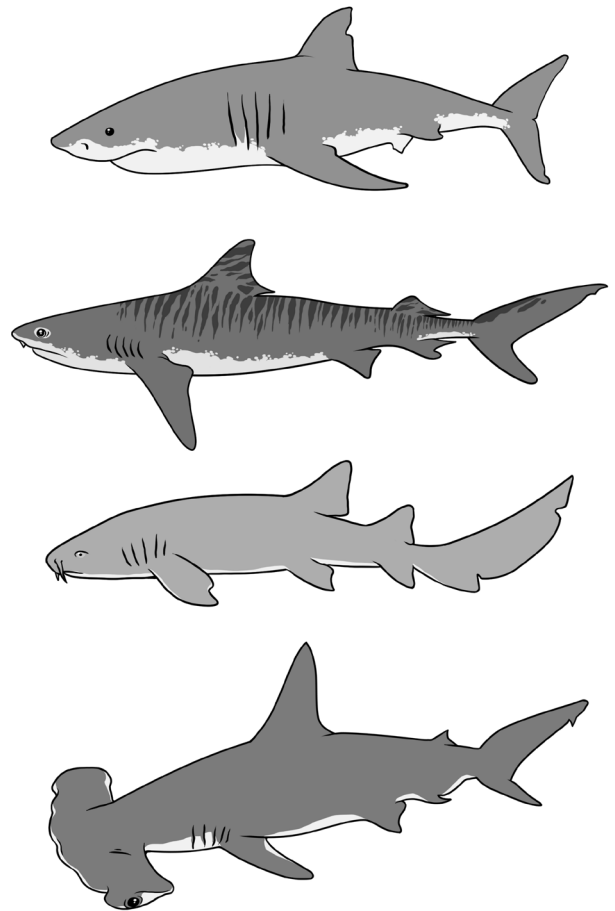


Figura 2.15: Alguns exemplos de tubarões viventes. / Fonte Cepa; baseado em Pough *et al.* 2008).

alargadas e fundem-se com a cabeça, de modo que as fendas branquiais (sempre cinco) se posicionam ventralmente (**Figura 2.25**). A entrada da água na faringe ocorre através do espiráculo bem desenvolvido, que aparece como um grande orifício atrás dos olhos.

As maxilas dos Elasmobranchii têm grande mobilidade, podendo ser projetadas para fora quando o animal abre a boca, gerando um grande volume bucal, apesar do focinho pontiagudo (**Figuras 2.16 e 2.17**). A isto se deve, em parte, seu sucesso como predadores de grandes organismos marinhos.

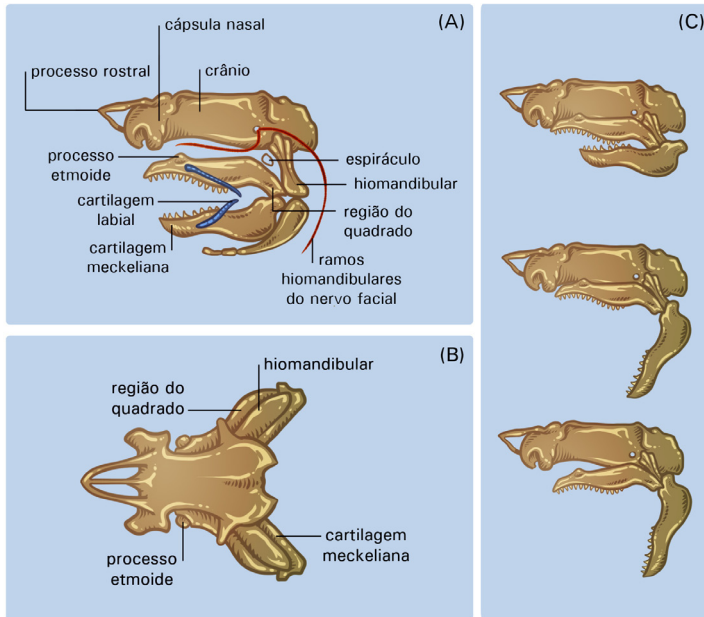


Figura 2.16: Articulação entre a maxila e o condrocrânio de tubarões vivos - **A.** vista lateral; **B.** vista dorsal; **C.** abertura da mandíbula e protusão da maxila superior. / Fonte: Cepa; baseado em Pough *et al.* 2008.

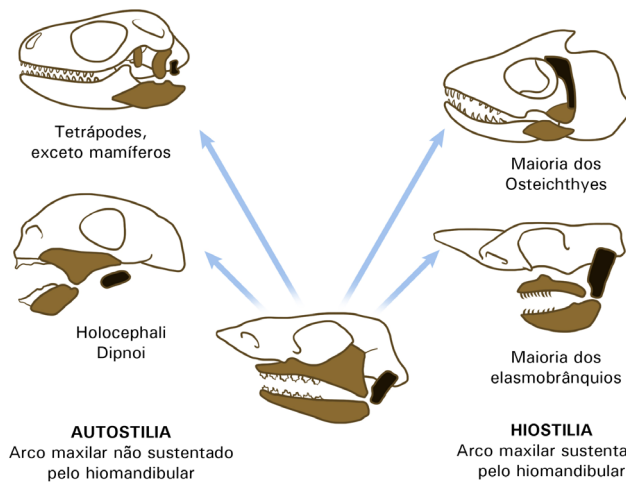


Figura 2.17 / Fonte Cepa; baseado em Hildebrand, 1974.

No momento da captura, os dentes da maxila superior são cravados na presa e o animal faz movimentos laterais vigorosos, resultando na retirada de grandes pedaços de carne da presa. Adaptações para aumento na eficiência digestiva incluem o aumento da superfície do intestino pela presença da válvula espiral, já presente em agnatos como lampreias, porém, mais desenvolvidas nos condrícties (**Figura 2.18**).

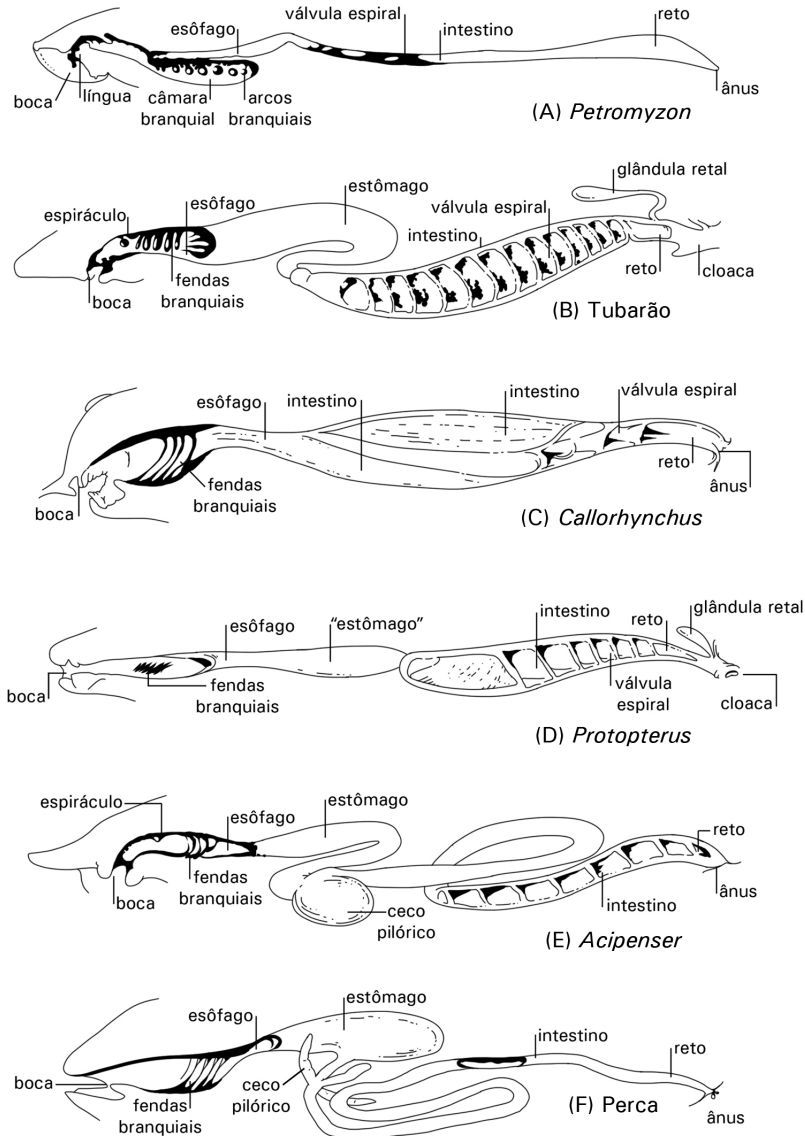
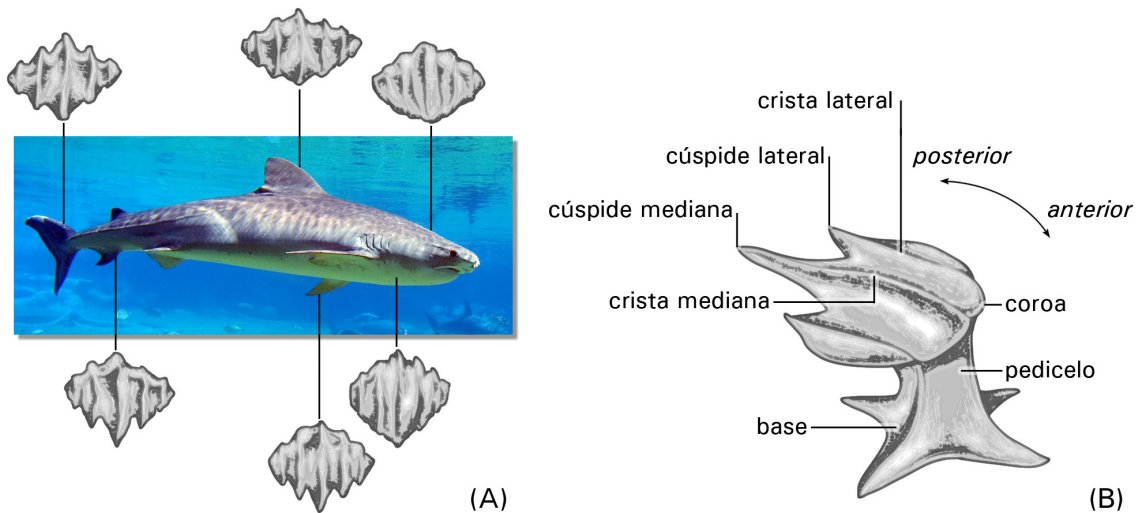


Figura 18 / Fonte: Cepa; baseado em Romer, 1981

As escamas dos Elasmobranchii são tipicamente placoides (**Figura 2.19**), estruturas semelhantes a dentes, pequenas, isoladas, com apenas uma projeção (cúspide) e uma polpa interna, acrescentadas conforme o animal cresce. A estrutura dessas escamas, com as cúspides achatadas e voltadas posteriormente (conferindo à pele uma textura de lixa), reduzem a turbulência da água durante a natação, aumentando assim a sua eficiência. As raias têm o corpo liso, em geral desprovido de escamas. Alguns grupos têm um espinho dorsal, frequentemente associado a glândulas de veneno para proteção.



○○○○

A Pele dos Peixes

A pele dos vertebrados é constituída por duas camadas: a epiderme pluriestratificada, i.e., com várias camadas de células epiteliais, justapostas, de origem ectodérmica, sobre a derme, tecido do tipo conjuntivo originado principalmente da mesoderme, com grande quantidade de substância intercelular, em geral frouxo, mas que pode ser reforçado pela concentração de fibras como o colágeno. A característica mais conspícua da pele dos peixes é a presença de escamas.

As escamas dos peixes gnatostomados atuais originaram-se das placas dérmicas (**Figuras 2.19 e 2.20**), por subdivisão destas e perda de camadas. Na linhagem dos Chondrichthyes, as camadas ósseas foram perdidas, originando as escamas **placoides**. Dentro dos Osteichthyes (tópico **Osteichthyes: Actinopterygii**), os Sarcopterygii apresentam um tipo especial de dentina – a cosmina,

caracterizada pela presença de canaliculos formando tufos, enquanto, nos Actinopterygii, a dentina foi perdida, só restando osso (em geral uma camada simples de osso lamelar) e um tipo especial de esmalte - a ganoína, formando inicialmente camadas muito espessas. Nos teleósteos, a ganoína foi perdida, dando origem a escamas laminares muito finas e flexíveis, do tipo **elasmóide**. É importante ressaltar que as escamas dos répteis são estruturas totalmente diferentes, não homólogas, originadas por espessamento das camadas externas da epiderme, fortemente queratinizadas.

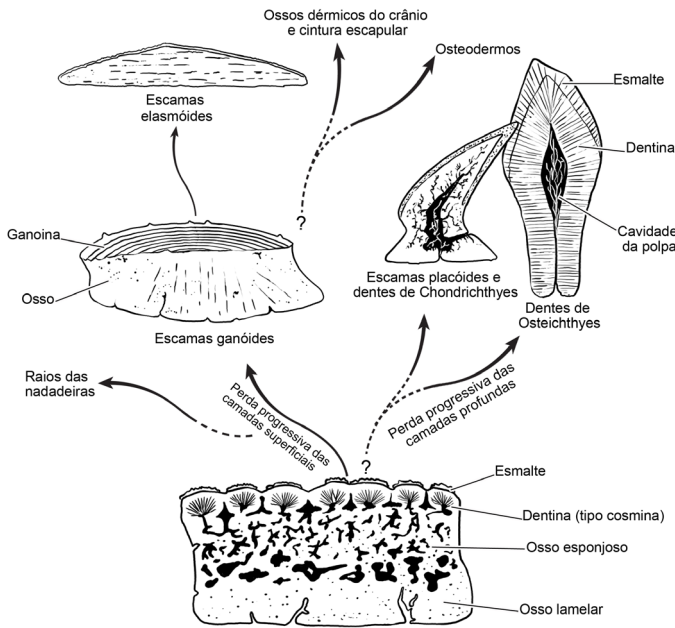


Figura 2.20: Estrutura e relações das escamas dérmicas em peixes. / Fonte: Cepa; baseado em Hildebrand, 1974

As glândulas da pele dos vertebrados são de origem ectodérmica, podendo aprofundar na derme (como é o caso das glândulas mucosas dos tetrápodes e das glândulas sudoríparas dos mamíferos). Nos peixes, as glândulas da pele são glândulas mucosas unicelulares, espalhadas na superfície do corpo, conferindo a textura lisa e escorregadia da maioria. Constituem exceções as glândulas mucosas superdesenvolvidas das feiticeiras, as glândulas salivares com substâncias anticoagulantes das lampreias e as glândulas de veneno na base dos espinhos de vários peixes como quimeras e os peixes-escorpiões, que são pluricelulares. As cores dos peixes são conferidas por células com pigmentos – os cromatóforos –, de origem da crista neural e que se localizam na derme. Os tipos principais de cromatóforos são: melanócitos, contendo melanina, pigmento preto que protege contra os efeitos nocivos das radiações solares (portanto, mais importantes em peixes de águas claras), além de participar dos padrões de cor, importantes para a

comunicação; eritróforos e xantóforos, com pigmentos carotenoides, que dão as cores amarelada, alaranjada e vermelha (junto com melanóforos, dão a cor marrom); iridóforos, contendo cristais de guanina, reflexivos, responsáveis pelo prateado característico de muitos peixes.

○○○○

Todo predador depende de mecanismos eficientes de detecção e apreensão das presas, e os elasmobrânquios destacam-se nesse sentido. Esses animais utilizam múltiplas modalidades sensoriais, inclusive visão, olfação, mecano e eletrorrecepção. A mecanorrecepção, i.e., percepção de estímulos mecânicos como movimentos na água, é feita através do sistema da linha lateral (presente nos peixes em geral e nos girinos de anfíbios), cuja unidade sensorial são os neuromastos (**Figura 2.21B**), presentes em canais ou depressões na região da cabeça e ao longo do corpo do animal (**Figura 2.21A**). Principalmente na região do focinho, muitos neuromastos modificam-se, dando origem às ampolas de Lorenzini (**Figura 2.21A**), constituídas por tubos preenchidos por muco, onde ocorrem estruturas sensoriais e neurônios, capazes de perceber estímulos elétricos emitidos pelo corpo da presa. Tais estímulos originam-se do funcionamento muscular de presas vivas que, assim, podem ser detectadas pelos elasmobrânquios, mesmo estando escondidas.

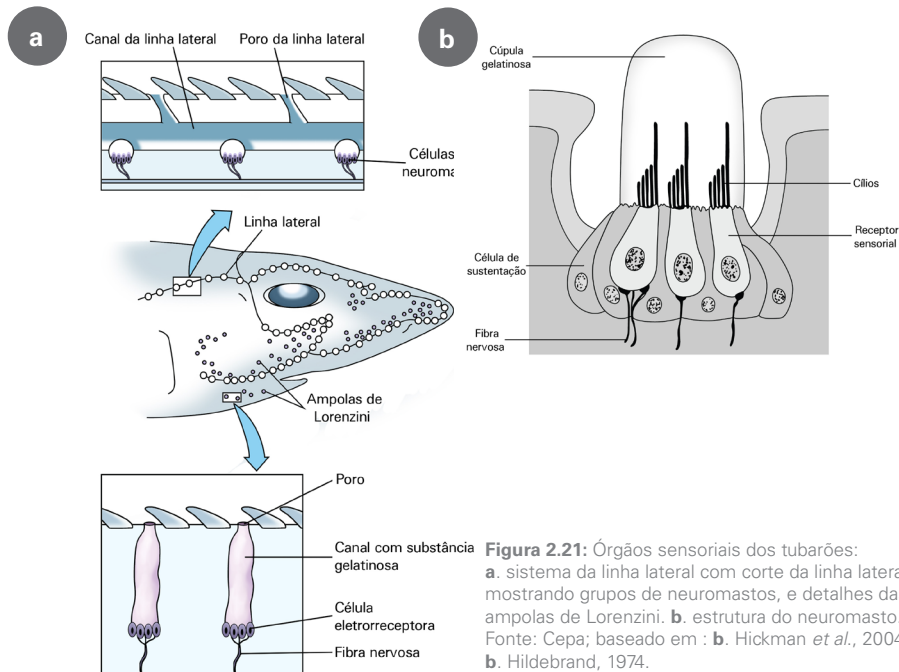


Figura 2.21: Órgãos sensoriais dos tubarões: **a.** sistema da linha lateral com corte da linha lateral mostrando grupos de neuromastos, e detalhes das ampolas de Lorenzini. **b.** estrutura do neuromasto. / Fonte: Cepa; baseado em: **b.** Hickman *et al.*, 2004; **b.** Hildebrand, 1974.

Os órgãos olfativos, com seus quimiorreceptores capazes de captar moléculas dissolvidas na água, também são bem desenvolvidos – os tubarões são bem conhecidos por sua capacidade de detectar traços de sangue à grande distância. A visão, também muito acurada, permite perceber intensidades luminosas invisíveis ao olho humano. A retina dos olhos dos cações é rica em bastonetes (células de visão noturna, que detectam luz em baixa intensidade) e em células com cristais de guanina, formando o *tapetum lucidum*, encontrado igualmente em outros vertebrados noturnos, como jacarés e felinos. O *tapetum lucidum* funciona como espelho, refletindo a luz na retina, aumentando seu aproveitamento na sensibilização dos bastonetes.

Esses mecanismos sensoriais eficientes parecem funcionar em uma sequência de eventos, de forma que o primeiro sinal detectado são os olfativos, ainda a uma certa distância da presa. Em seguida, as vibrações mecânicas são percebidas com muita eficiência e, já a uma distância menor, a visão é acionada. Os cações procuram reconhecer a presa, circulando-a e tocando-a com o focinho, antes do ataque efetivo.

Os condricties não têm bexiga natatória – vesícula derivada do tubo digestivo, cheia de gases, típica dos Osteichthyes e que auxilia na sua flutuação. Nos peixes cartilagosos, a diminuição do peso específico (densidade do corpo) dá-se pelo acúmulo de óleo (mais leve que a água) no fígado. Assim, não é verdade que os tubarões precisam nadar o tempo todo para não afundar. Não é verdade também que os tubarões nadam o tempo todo também por causa das trocas gasosas, pois não teriam mecanismos para ventilação das brânquias. Esses animais possuem mecanismos musculares de entrada ativa de água na boca e saída pelas fendas faríngeas, banhando as brânquias de modo a proporcionar as trocas gasosas. Por isso, observam-se elasmobrânquios parados no fundo, sem problemas para respirar.

Outra diferença em relação aos peixes ósseos diz respeito à osmorregulação, i.e., a capacidade de manutenção de concentração osmótica dos fluidos corporais. Com exceção das feiticeiras, os peixes são hiposmóticos (os fluidos corporais têm menor concentração) em relação à água do mar e hiperosmóticos (maior concentração) em relação à água doce. Nos Chondrichthyes, o controle osmótico é feito através da concentração de amônia no sangue e tecidos (daí o leve odor de urina da carne de cações e de raias).

Os mecanismos de reprodução, com estratégias de fecundação interna, são ainda fatores importantes no sucesso dos Elasmobranchii, compreendendo diversos modos reprodutivos, da oviparidade a várias modalidades de viviparidade. A presença de órgãos copuladores nos machos, os clásperes (**Figura 2.22**), com fendas que conduzem o esperma e estruturas (ganchos

e espinhos) que os prendem à cloaca da fêmea garantem o sucesso da fecundação interna. Na cópula (**Figura 2.23**), um dos cláspes é introduzido firmemente no interior da cloaca da fêmea. Na região anterior dos ovidutos da fêmea, ocorrem glândulas responsáveis pela produção da casca proteica que envolve o ovo fecundado. As cascas dos ovos são perfuradas, permitindo trocas com o meio, e apresentam estruturas para se prenderem uns aos outros e ao substrato durante o desenvolvimento do embrião nas formas ovíparas. Durante esse período (de 6 a 10 meses), o embrião alimenta-se do vitelo do ovo.

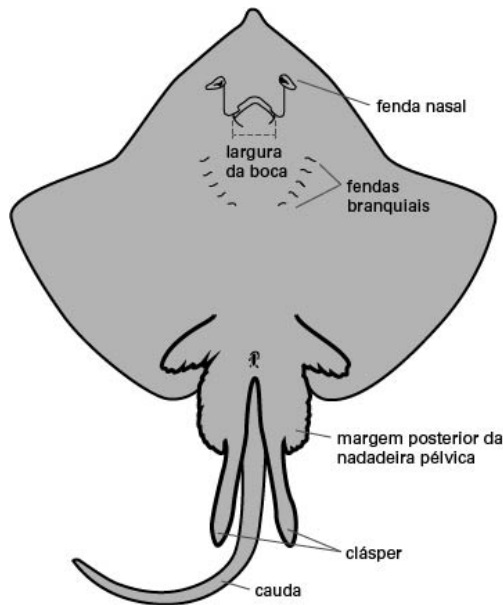


Figura 2.22: Raia macho em vista ventral mostrando o cláspes. / Fonte: Cepa; baseado em Figueiredo, 1977.

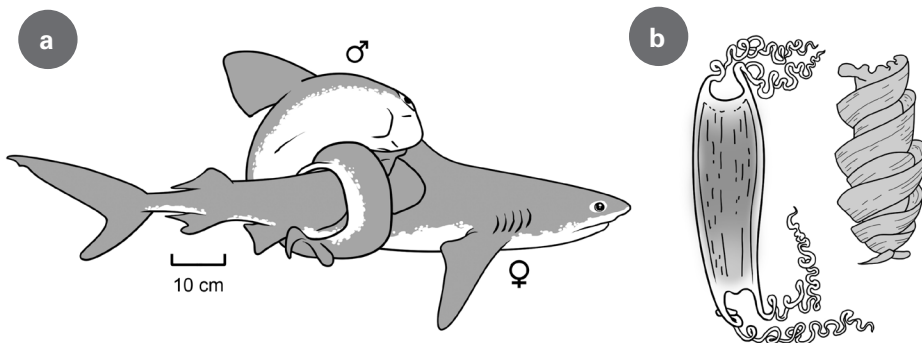


Figura 2.23. Reprodução em tubarões: a. cópula; b. tipos de ovos. / Fonte: Cepa; baseado em Pough *et al.*, 2008

Mais da metade dos elasmobrânquios, no entanto, são vivíparos (termo genérico referente ao nascimento de jovens, que se opõe à oviparidade – há quem só considere viviparidade os casos em que há formação de tecidos de troca de gases e nutrientes entre o organismo materno e os embriões), de várias modalidades:

1. Vitelínica (**Figura 2.24**), também chamada de ovoviviparidade, em que os ovos se desenvolvem no interior do corpo da fêmea, neste caso com cascas mais finas e menos elaboradas do que na condição ovípara; frequentemente, os jovens rompem a casca do ovo no interior do oviduto da fêmea e aí permanecem por um certo tempo, até nascerem;
2. Uterina (raias Myliobatiformes – ver abaixo), em que o “útero” (ovidutos desenvolvidos) secreta substâncias ricas em nutrientes, absorvidas pela pele ou intestino dos embriões em desenvolvimento;
3. Canibalística (grandes tubarões Lamniformes), em que os jovens eclodidos nos ovidutos se alimentam aí de ovos não fertilizados ou mesmo de outros embriões;
4. Placentária (apareceu várias vezes, independentemente, em tubarões Carcharhiniformes), em que uma estrutura semelhante à placenta dos mamíferos provê os embriões com nutrientes diretamente do sangue materno.

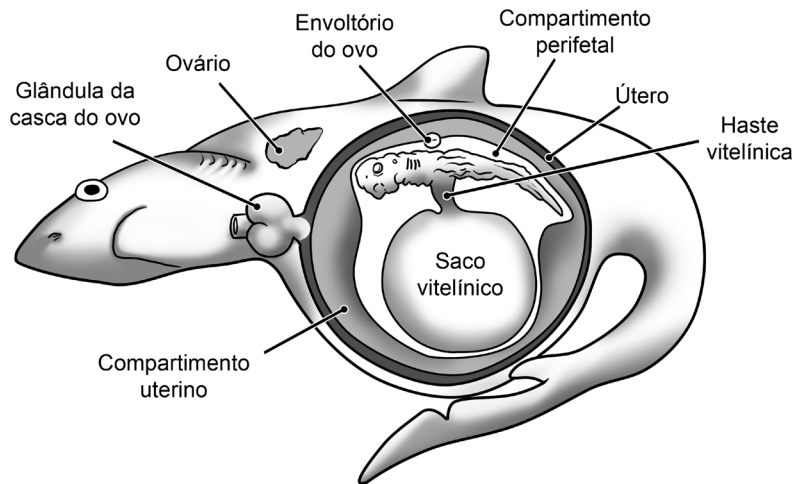


Figura 2.24: Viviparidade vitelínica em tubarões. / Fonte: Cepa; baseado em Hamlett, W.C. (ed), 1999.

Em termos de número de espécies, as raias são mais diversificadas que os cações. São caracterizadas pelo acentuado achatamento dorsoventral do corpo (**Figura 2.25**), em função da

especialização para a vida bentônica, e dentes fundidos formando placas planas, que permitem a durofagia (alimentam-se de organismos duros – invertebrados com conchas, ouriços do mar). Ondas musculares das nadadeiras peitorais expandidas promovem sua locomoção, que não depende mais dos movimentos laterais da nadadeira caudal, como na maioria dos peixes. As raias frequentemente se enterram no substrato, onde ficam praticamente invisíveis. No entanto, algumas adaptaram-se secundariamente à vida pelágica e ao hábito filtrador.

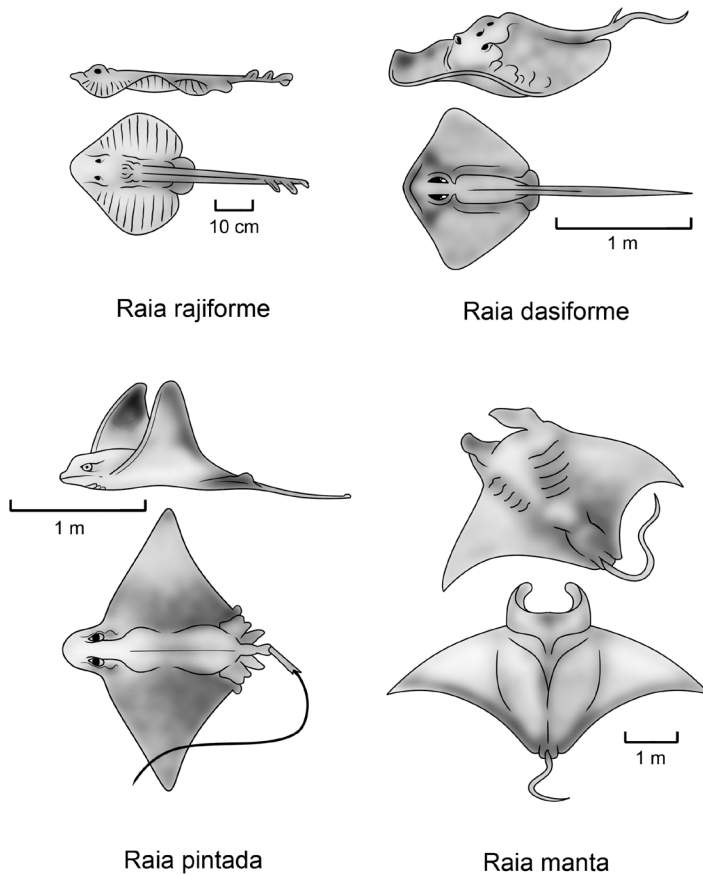


Figura 2.25: Alguns exemplos da diversidade nas raias. / Fonte: Cepa; baseado em Pough *et al.*, 2008.

Segue-se uma classificação dos Chondrichthyes, com os nomes populares de representantes de cada Ordem (em peixes, como em Aves, mas não nos demais grupos de tetrápodes, os nomes das Ordens terminam em – formes).

Classe Chondrichthyes

Subclasse Elasmobranchii

Galeomorphi

Ordem Heterodontiformes

Ordem Orectolobiformes (caçã-lixã, tubarã-baleia)

Ordem Lamniformes (caçã-raposa, tubarã-branco)

Ordem Carcharhiniformes (tintureira, tubarã-martelo)

Squalomorphii – marinhos

Ordem Hexanchiformes (caçã-bruxã)

Ordem Squaliformes (caçã-bagre)

Ordem Pristiophoriformes (peixe-serra)

Batoidea – predominantemente marinhos

Ordem Rhinobatiformes (raia-viola)

Ordem Rajiformes (raia-chita, raia-santa)

Ordem Pristiformes (peixe-serra)

Ordem Torpediniformes (raia-elétrica)

Ordem Myliobatiformes (raia-manteiga, jamanta)

Ordem Squatiniformes (caçã-anjo)

Subclasse Holocephali – marinhos (quimeras)

Hã consenso de que as raias formam um grupo monofilético, os Batoidea, mas suas relações com os tubarões ainda é motivo de controvérsia. Alguns autores consideram que tanto raias quanto tubarões formam grupos monofiléticos, irmãos dentro dos Elasmobranchii. Outros consideram pelo menos três grupos dentro de Elasmobranchii, como na classificação acima. Outros, ainda, defendem a ideia de que os Batoidea seriam um grupo especializado de tubarões Squalomorpha, irmão dos peixes-serra.

2.5.2 Holocephali

As quimeras (**Figura 2.26**), peixes cartilaginosos bentônicos, geralmente vivendo em grandes profundidades (desde 80 m, com registros chegando a mais de 900 m). São animais durófagos, alimentando-se de equinodermos, crustáceos e moluscos, graças às placas dentígeras fortes, que acompanham o crescimento do corpo por toda a vida.

Os Holocephali são peixes estranhos, daí seu nome popular – quimeras. São caracterizados pela presença de opérculo membranoso recobrendo as fendas branquiais, nadadeira caudal modificada em um filamento longo, primeira nadadeira dorsal alta, na frente da qual pode existir um espinho associado a glândulas de veneno. Locomovem-se por ondulações do corpo e da nadadeira caudal, sendo a estabilidade garantida pela nadadeira peitoral ampla e móvel. A boca é ventral, com um focinho móvel aparecido com uma probóscide.

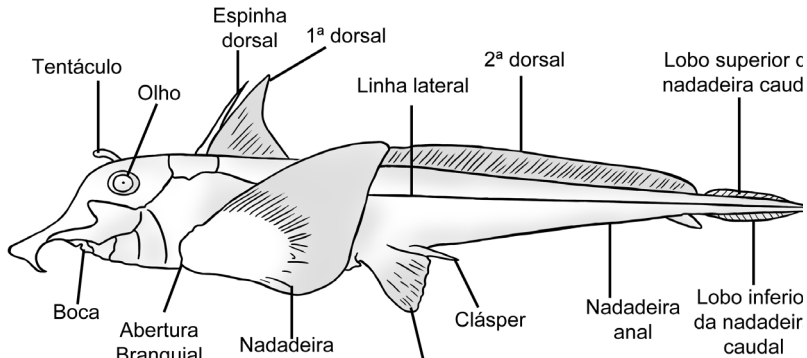


Figura 2.26: Aparência geral de um Holocephali. / Fonte: Cepa; baseado em Last, P.R. & Stevens, J.D. 1994.

O estômago é ausente (**Figura 2.18**), provavelmente uma regressão evolutiva relacionada à alimentação contínua devido ao baixo valor nutricional dos itens alimentares desses peixes (partes mineralizadas dos exoesqueletos não são aproveitadas). [Observe que hipóteses de regressão evolutiva de caracteres como esta não estão de modo algum baseadas em teorias de uso e desuso, no sentido Lamarckiano, de herança de caracteres adquiridos pelo indivíduo, mas enquadrando-se em teorias modernas de acúmulo de mutações neutras, quando pressões estabilizadoras para manutenção de estados de caráter cessam de existir devido à perda de função em transições evolutivas envolvendo a aquisição de novos nichos – no caso das quimeras, a transição da predação de grandes itens, como em tubarões, para a durofagia].

As quimeras são ovíparas e depositam seus grandes ovos, com cerca de 10 centímetros, em águas mais rasas, de onde nascem jovens idênticos aos adultos (desenvolvimento direto). Os machos apresentam um tubérculo espinhoso móvel na cabeça e apêndices retráteis na frente das nadadeiras pélvicas, com a provável função de segurar a fêmea durante o acasalamento.



Realize a **Atividade online 2**

Fechamento do Tópico

Neste tópico, tratamos a anatomia e a biologia dos grupos vivos de Agnatha, os Myxiniiformes (feiticeiras) e os Petromyzontiformes (lampreias), mostrando as dificuldades de reconstrução da sua história evolutiva e relações de parentesco com os demais Craniata. Iniciamos ainda a apresentação dos vertebrados Gnathostoma, abordando as adaptações decorrentes da presença de maxilas e nadadeiras pares, além de outras sinapomorfias do grupo, que levaram ao seu sucesso evolutivo. Conhecemos aqui as características morfofisiológicas dos peixes cartilaginosos (Chondrichthyes), sua biologia e diversidade.



Caso queira se aprofundar sobre qualquer assunto discutido nessa semana, participe do **Fórum de discussão temático**.

Referências Bibliográficas

- BRUSCA, R. C.; BRUSCA, G. J. 2007. **Invertebrados**. 2ª ed. Rio de Janeiro, Guanabara Koogan
- HICKMAN Jr., C.P.; ROBERTS, L.S. & LARSON, A. 2004. **Princípios integrados de Zoologia**. 11ª edição. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan.
- HILDEBRAND, M. 1995. **Análise da estrutura dos vertebrados**. São Paulo, Atheneu.
- HÖFLING, E.; OLIVEIRA, A. M. S.; RODRIGUES, M. T.; TRAJANO, E.; ROCHA, P. L. B. 1995. **Chordata: manual para um curso prático**. São Paulo, Edusp.
- JUNQUEIRA, L. C. V.; ZAGO, D. 1982. **Embriologia médica e comparada**. 3ª ed. Rio de Janeiro, Guanabara Koogan.
- KARDONG, K.V. 2011. **Vertebrados: anatomia comparada, função e evolução**. 5ª ed., São Paulo, Roca.
- MARGULIS, L. & SCHWARTZ, K.U. 2001. **Cinco reinos: um guia ilustrado dos filós da vida na Terra**. São Paulo, Guanabara Koogan.
- POUGH, J. H.; C.M. JANIS; J. B. Heiser 2008. **A vida dos vertebrados**. 4ª ed. São Paulo, Atheneu.
- ROMER, A. S.; PARSONS, T. S. 1985. **Anatomia comparada dos vertebrados**. São Paulo, Atheneu.
- RODRIGUES, S. A.; ROCHA, R. M.; LOTUFO, T. M. C. 1998. **Guia ilustrado para identificação das ascídias do Estado de São Paulo**. São Paulo, FAPESP.
- RUPPERT, E.E.; FOX, R.S. & BARNES, R.D. 2005. **Zoologia dos invertebrados: uma abordagem funcional-evolutiva**. 7ª edição. São Paulo, Roca.