

ORIGEM, EVOLUÇÃO E FILOGENIA DE CHORDATA E CRANIATA

1
TÓPICO

Eleonora Trajano

1.1 Introdução

1.2 Apresentação dos Chordata

1.3 Relações filogenéticas de Chordata com outros Deuterostomia

1.4 Filogenia de Chordata

1.5 Os grupos de Chordata

1.5.1 Urochordata: Caracterização morfológica, funcionamento e diversidade

Estudo da Classe Ascidiacea

Parede do corpo

Faringe e átrio

Alimentação

Circulação e excreção

Sistema nervoso e sensorial

Reprodução e desenvolvimento

1.5.2 Cephalochordata: Caracterização morfológica, funcionamento e diversidade

Forma do corpo

Sistema nervoso e sensorial

Notocorda e musculatura

Alimentação

Sistema circulatório e excreção

Reprodução e desenvolvimento

1.6 Introdução aos Craniata

1.7 Os primeiros Craniata: peixes sem maxilas (Agnatha)

1.1 Introdução

Neste tópico, será apresentado o Filo Chordata, com abordagem das relações filogenéticas entre os seus subfilos, os chamados protocordados e os vertebrados, considerando ainda a relação destes grupos com os demais deuterostômios. Nessa linha, serão tratados conceitos básicos de Sistemática Filogenética e Desenvolvimento Embrionário, fundamentais para a compreensão dos processos evolutivos envolvidos na diversificação do grupo.

Serão caracterizados os grupos de protocordados quanto a estruturas morfológicas, funcionamento e hábito, considerando ainda suas relações com outros organismos e o ambiente. Apresentaremos ainda o Subfilo Craniata, com suas características morfológicas, desenvolvimento embrionário e relações filogenéticas entre as Classes que o compõem. Serão tratados o desenvolvimento e a estrutura do crânio, assim como do encéfalo, característica que dá nome ao grupo.



Agora é com você...
Veja a [videoaula](#)

Objetivos

Espera-se que o aluno:

- o reconheça e caracterize os Chordata, “protocordados”, Craniata, Vertebrata e peixes Agnatha;
- entenda a origem e evolução desses grupos, suas relações de parentesco e as bases para as filogenias apresentadas;
- saiba a classificação apresentada;
- compreenda que Ciência é dinâmica, baseada em hipóteses e que o que se apresenta é o consenso no momento, podendo mudar de acordo com novos dados e hipóteses;
- conheça a biologia e a morfologia desses grupos, no mínimo no nível apresentado, sendo capaz de pesquisar e ampliar esse conhecimento;
- seja capaz de repassar esse conhecimento aos estudantes de Ensino Fundamental, sem desvirtuar os conceitos ou repassar informações sem fundamento.

1.2 Apresentação dos Chordata

O Filo Chordata é composto por animais invertebrados e vertebrados, reconhecidos em três subfilos: **Cephalochordata**, **Urochordata** (=Tunicata) e **Craniata** (**Vertebrata** senso estrito + **Myxiniformes** ou feiteiceiras) **Figura 5.1**. Os Cephalochordata + Urochordata são comumente referidos como “**protocordados**”, mas este não é um agrupamento natural monofilético (ver item 2 deste Tópico).

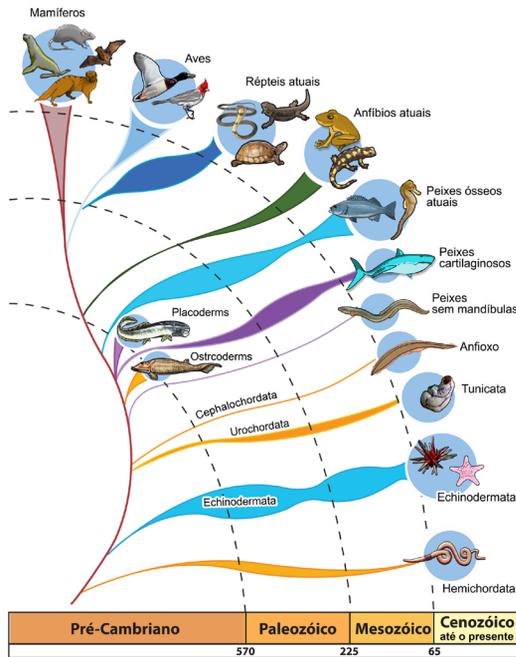


Figura 1.1: Representação esquemática da filogenia de Chordata indicando Urochordata como grupo irmão dos demais subfilos. / Fonte: Cepa; baseado em Hickman *et al.*, 2004.

Os cordados são primitivamente marinhos, apresentando características comuns, ditas diagnósticas que, **no conjunto**, permitem reconhecer o grupo no que se refere ao desenvolvimento embrionário, às cavidades do corpo e às estruturas morfológicas presentes, ao menos, em algum estágio ontogenético. Tais características abrangem tanto as sinapomorfias quanto as plesiomorfias.

Recordando, sinapomorfias são estados de caráter que só aparecem, por modificação de estados anteriores, no ancestral comum e exclusivo desse grupo, assim definido como um grupo monofilético; plesiomorfias são características já presentes no ancestral comum do grupo em questão, que apareceram em um ancestral desse ancestral comum, mais ou menos distante no tempo. Em função do processo contínuo de diversificação e separação de táxons, quanto mais distantes são os ancestrais, maior é o número de outros grupos que também apresentam essas características.

São plesiomorfias dos Chordata: multicelularidade, simetria bilateral, trato digestivo com boca e ânus, metameria (perdida em urocordados). Entre as características do desenvolvimento embrionário, estão: três tipos de tecidos germinativos (ecto, meso e endoderme), clivagem radial e indeterminada, deuterostomia, condição enterocelomada.

Fendas laterais na faringe (dilatação da porção anterior do tubo digestivo, perfurada por fendas que eliminam a água que entra pela boca dos animais. **Figura 1.2**) são frequentemente citadas como sinapomorfia dos cordados. No entanto, atualmente, é aceito que tais fendas são homólogas às dos hemicordados (animais marinhos representados pelo balanoglossus e que antigamente eram considerados como cordados), tendo assim aparecido em um ancestral desses dois grupos. A presença de fendas é, portanto, condição plesiomórfica nos cordados e, apesar de surgirem no desenvolvimento embrionário, podem desaparecer nos adultos em vários grupos de cordados.

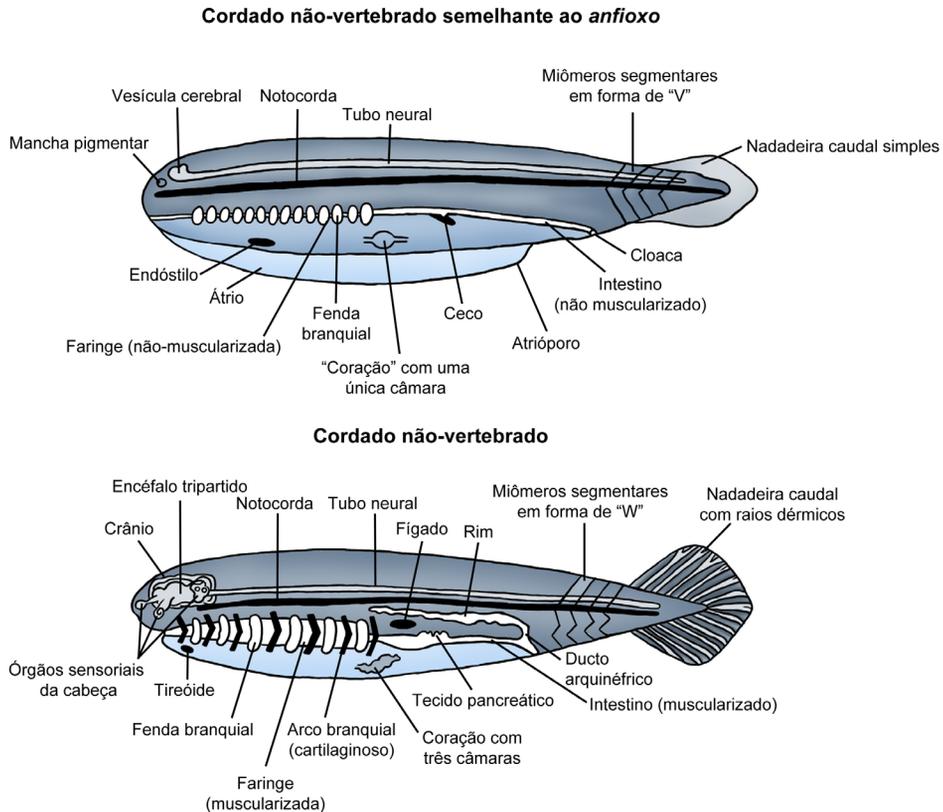


Figura 1.2: Estrutura básica de um Chordata. Observe o tubo digestivo completo com a abertura da boca (anterior) e ânus (posterior), a notocorda, o tubo nervoso dorsal, os órgãos sensoriais na cabeça, as fendas faríngeas, o coração ventral e a metameria, indicada pelos miômeros / Fonte: Cepa; baseado em Pough *et al.*, 2008.

As principais sinapomorfias dos Chordata são:

- **Notocorda (Figura 1.3):** estrutura dorsal longitudinal com função de suporte do corpo, com origem a partir de células mesodérmicas durante o desenvolvimento embrionário.

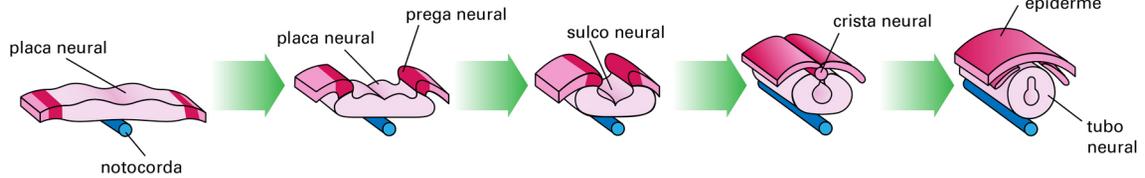


Figura 1.3: Neurulação. Observe a formação da placa neural, dorsalmente à notocorda e ao longo da linha mediada dorsal do embrião / Fonte: Cepa (Clique na imagem para visualizar a animação)

- **Tubo nervoso dorsal oco:** a notocorda induz a ectoderme a formar a placa neural ao longo da linha mediana dorsal do embrião, cujas células proliferam e as extremidades se doblam dorsalmente, fechando-se em um tubo (**Figura 1.3**).
- **Endóstilo:** adaptação para o hábito alimentar filtrador, o endóstilo é um sulco faríngeo ventral mediano, que produz grandes quantidades de muco iodado, o qual forma um filme que reveste a faringe e onde se aderem partículas que servirão de alimento; característico dos “protocordados”, o endóstilo dá origem à tireoide dos vertebrados.
- **Cauda muscular pós-anal**, importante para locomoção não reptante (natação na água, não apoiado no fundo), reduzida ou ausente na fase adulta em vários grupos de cordados, como a maioria dos urocordados e alguns vertebrados.
- **Vaso(s) pulsante(s) ventral(is):** envia(m) o sangue para o dorso pelos arcos faríngeos e, daí, para a região posterior por um vaso dorsal. Observe que o coração verdadeiro, com câmaras, só surge nos Craniata.

1.3 Relações filogenéticas de Chordata com outros Deuterostomia

Filogenias são diagramas de relações de parentesco propostas com base principalmente em evidências detectáveis nos grupos atuais, viventes (ditos táxons terminais), em dados moleculares, no desenvolvimento embrionário e em características preservadas em fósseis.

Tal como no caso da história humana não escrita, não é fácil reconstruir a história evolutiva dos organismos, pois boa parte dessas evidências é perdida ao longo dessa história tão

rica e complexa – nem todos os passos são preservados nas espécies atuais; um número muito grande de espécies extinguiu-se sem deixar fósseis, e mesmo estes retêm apenas uma pequena parte dos caracteres de um organismo vivo, além das recorrentes homoplasias (convergências e paralelismos), que obscurecem essa história. Assim sendo, a proposição de filogenias depende da interpretação de homologias – p. ex., as células vacuolizadas do prossoma dos hemicordados já foram consideradas homólogas à notocorda dos cordados, mas estudos detalhados revelaram que não o são. O tipo de evidência considerada também pode gerar hipóteses contrastantes – p. ex., é comum que filogenias morfológicas difiram daquelas baseadas em biologia molecular, sendo a tendência atual a da “evidência total”, ou seja, que reúne todas as evidências, de qualquer tipo, disponíveis.

Entre os filos caracteristicamente deuterostômios, Echinodermata, Hemichordata e Chordata, as relações filogenéticas também apresentam controvérsias, especialmente pelo fato de a larva dos Hemichordata apresentar similaridades com a dos Echinodermata, enquanto a forma adulta se assemelha aos Chordata.

Por outro lado, historicamente, os Hemichordata sempre foram considerados mais próximos dos Chordata, filogeneticamente, com base na estrutura das fendas faríngeas. Dados recentes apontam para esse parentesco. Assim, os Echinodermata vêm sendo considerados grupo irmão de Hemichordata + Chordata.

É muito difícil reconstruir o parentesco de grupos de origem muito antiga, como os filos animais, que se separaram há mais de 500 milhões de anos, no Pré-Cambriano, acumulando diferenças desde então, sofrendo processos de homoplasia e extinção de espécies, perdendo passos evolutivos que foram comuns aos ancestrais desses filos. No entanto, é importante não perder de vista que o que pode variar são as **hipóteses** de filogenias, pois a filogenia real, a história evolutiva em si, é uma só – é nossa incapacidade de reconstruí-la, por causa da rarefação das evidências, que causa esses conflitos.

Portanto, não é de se admirar que ainda não haja um consenso absoluto quanto às relações entre os filos e seus grandes subgrupos (como subfilos), mas alguns agrupamentos são geralmente aceitos. É o caso dos Deuterostomia, baseado em características comuns do desenvolvimento embrionário e tradicionalmente reunindo cordados, hemicordados, equinodermos, lofoforados e, segundo alguns, também Chaetognatha. Estes grupos estavam reunidos pela deuterostomia, i.e., pela origem do ânus a partir do blastóporo, clivagem radial indeterminada e celoma originado por enterocelia. Entretanto, informações moleculares e as referentes ao desenvolvimento mostraram que apenas os Echinodermata, Hemichordata e Chordata apresentam como característica essa condição.

1.4 Filogenia de Chordata

O filo Chordata apresenta uma gama de diversidade de animais com oito ordens de magnitude de tamanho, que ocupam todos os ambientes – aquáticos e terrestres. Os cordados originaram-se no ambiente marinho, onde ainda vivem os protocordados e parte dos vertebrados.

As relações filogenéticas dentro do filo Chordata também são foco de controvérsias. Tradicionalmente, os Cephalochordata são colocados como grupo irmão dos Craniata (**Figura 1.4**) com base na presença, entre outros, de miótomos (pacotes musculares de mesma origem embriológica da mesoderme) e notocorda não restrita à cauda, e semelhanças no sistema circulatório.

Por outro lado, não existe, modernamente, nenhuma hipótese que proponha agrupar cefalocordados e urocordados, deixando Craniata como grupo mais basal, ou seja, não se aceita “Protochordata” como um grupo monofilético.

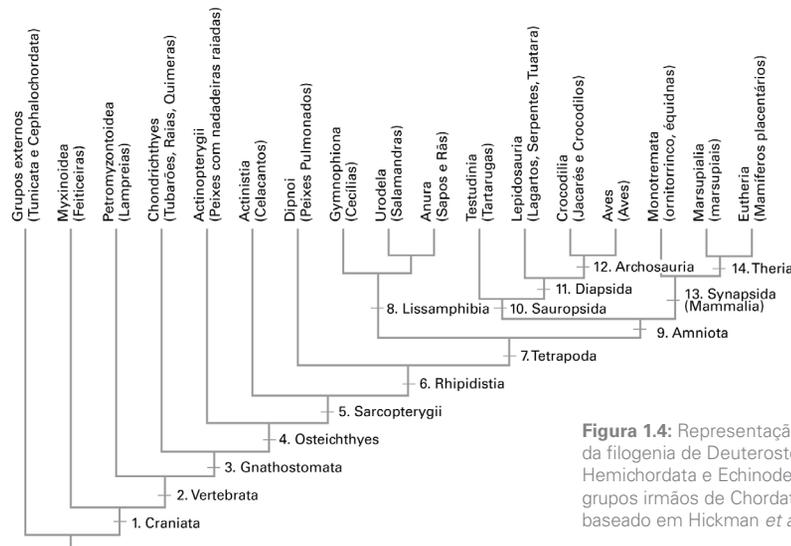


Figura 1.4: Representação esquemática da filogenia de Deuterostomia indicando Hemichordata e Echinodermata como grupos irmãos de Chordata. / Fonte Cepa; baseado em Hickman *et al.*, 2004.

1.5 Os grupos de Chordata

1.5.1 Urochordata: Caracterização morfológica, funcionamento e diversidade

Os urocordados ou tunicados são organismos marinhos que diferem de todos os demais cordados em sua morfologia externa. São conhecidas cerca de 2.150 espécies em mares de todo o mundo, denominadas popularmente seringas do mar, mija-mija ou maminha de porca. São

organismos filtradores, a maioria é sésil, mas existem formas planctônicas. Apresentam o corpo revestido por uma túnica. A faringe é bem desenvolvida, mas as principais características dos Chordata, que são notocorda - tubo nervoso dorsal oco e cauda pós-anal - ocorrem na maioria dos representantes apenas na fase larval, exceção feita à Classe Appendicularia.

Na fase larval (**Figura 1.5**), a notocorda é conspicua apenas na cauda, de onde se origina o nome Urochordata (*Uro* = cauda; *Chordata* = que possui cordão). O tubo nervoso oco é substituído por gânglios nervosos no adulto. Não apresentam celoma ou metanefrídeos e o intestino é em forma de U.

O subfilo está dividido em três classes: Ascidiacea, Thaliacea e Appendicularia (Larvacea):

Os **Ascidiacea** constituem a maior classe do Filo Urochordata, com cerca de 2.000 espécies descritas. Possuem representantes sésseis, coloniais e solitários encontrados em todas as partes do mundo, mas a maior diversidade é observada em águas rasas tropicais (apenas 100 espécies foram coletadas em grandes profundidades - maior do que 200 m). Ocorrem aderidos a substratos consolidados, como rochas e conchas, ou fixados em fundo arenoso e lodoso por filamentos ou pedúnculos. Apresentam coloração de pálido a variações de vermelho, verde ou amarelo brilhantes.

Os **Thaliacea**, representados principalmente pelas salpas e dolíolos são organismos planctônicos, livre-natantes, com 75 espécies conhecidas. Apresentam os sífões bucal e atrial para entrada e saída de água, respectivamente, em regiões opostas do corpo, que permitem, além da circulação interna e nutrição, a locomoção por jato propulsão, importante para o seu hábito de vida. A túnica é de tecido conjuntivo gelatinoso e auxilia na flutuação. Apresentam ciclo de vida complexo (**Figura 1.6**).

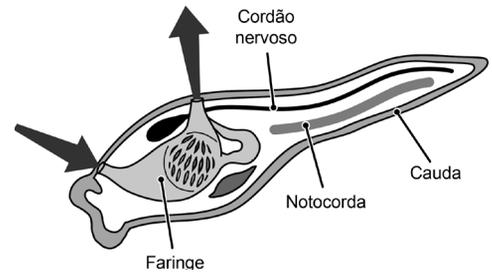


Figura 1.5: Aspecto geral de uma larva girinoide de ascídia. Atente para a região rostral globosa e cauda muscular pós-anal. / Fonte: Cepa; baseado em Hickman *et al.*, 2004.

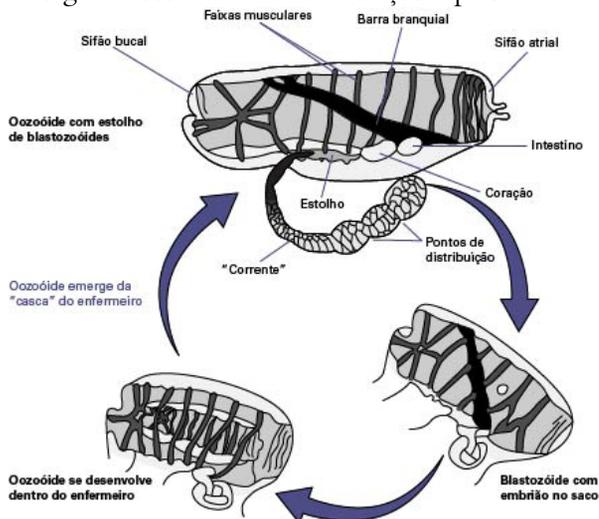


Figura 1.6: Ciclo de vida das salpas. / Fonte Cepa; baseado em Ruppert *et al.*, 2005. (Clique na imagem para visualizar a animação)

Os **Appendicularia** (= Larvacea), com cerca de 70 espécies descritas, são considerados formas neotênicas, daí o nome Larvacea, uma vez que retêm, por toda a sua vida adulta, a cauda longa com a notocorda e o corpo de forma girinoide (**Figura 1.7**). Um muco gelatinoso reveste o corpo, constituindo uma estrutura chamada “casa”, que é suprida de água pelo batimento da cauda. A “casa” é repostada periodicamente, com duração de cerca de 4 horas para algumas espécies, sendo produzidas 4 a 16 unidades por dia.

Os Appendicularia podem ser extremamente abundantes em condições propícias, tendo sido registrados mais de 25.000 indivíduos por metro cúbico de *Oikopleura dioica*. Especialmente nessas condições, a dinâmica de liberação das “casas” é uma importante contribuição para os organismos que se alimentam de matéria orgânica particulada, bem como para microorganismos decompositores que devolvem seus componentes para o ambiente.

Estudo da Classe Ascidiacea

As ascídias podem ser solitárias ou coloniais. A maioria tem poucos centímetros, embora existam registros de espécimes de *Pyura pachydermatina* com um metro de altura. Uma das superfícies do corpo é aderida ao substrato, enquanto o lado oposto apresenta duas aberturas tubulares - os sifões inalante ou branquial e exalante ou atrial, com funções inalante e exalante, respectivamente (**Figura 1.8**).

A condição colonial (**Figura 1.9**) surgiu independentemente em diversas linhagens durante a evolução das ascídias. As colônias variam em forma e estrutura,

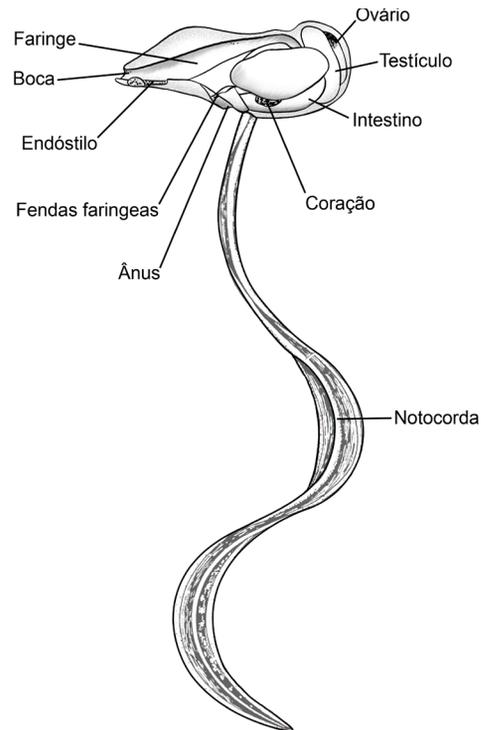


Figura 1.7: Esquema de um Appendicularia mostrando sua forma girinoide e suas estruturas internas. / Fonte Cepa; baseado em Ruppert *et al.*, 2005.

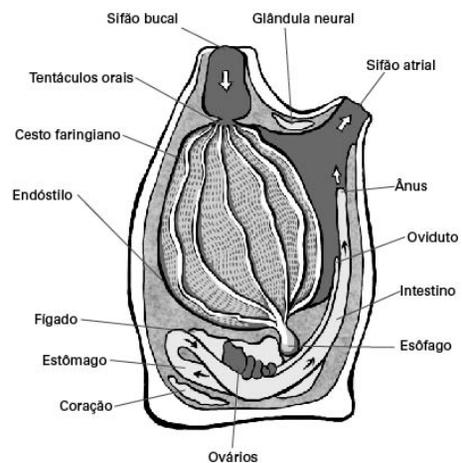


Figura 1.8: Esquema geral de um zoide de ascídia. As estruturas são comuns para as formas solitárias e coloniais, com pequenas variações decorrentes do hábito. / Fonte: Cepa; baseado em Margulis & Schwartz, 2001.

desde aquelas onde os zooides (cada um dos indivíduos da colônia) apresentam funcionamento independente até outras com alto grau de interação entre eles. De maneira geral, as colônias são grandes, atingindo até mais de um metro de tamanho, constituídas por inúmeros zooides. A multiplicação de zooides na colônia ocorre por reprodução assexuada (brotamento).

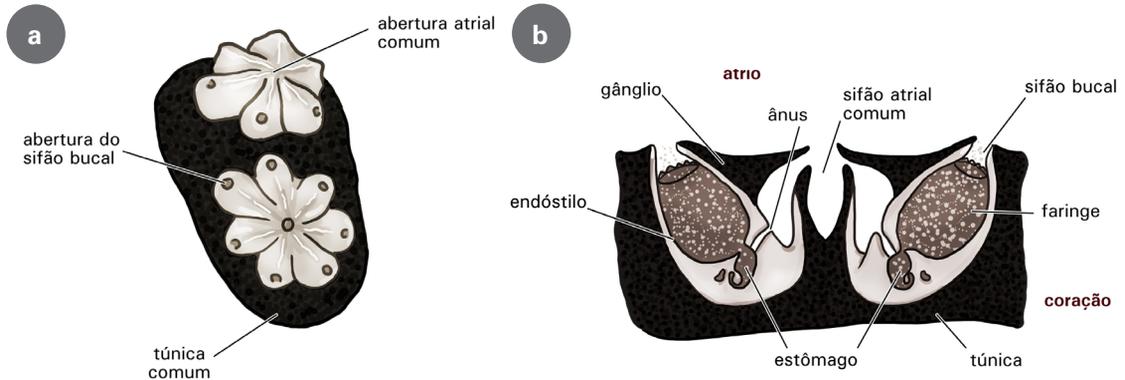


Figura 1.9: Esquema de uma ascídia colonial: a. esquema geral da colônia; b. detalhe da interação entre os zooides. / Fonte: Cepa; baseado em Ruppert *et al.*, 2005.

Parede do corpo

O corpo das ascídias é revestido por uma epiderme de uma única camada, recoberta por uma túnica grossa, com consistência que varia de delicada a uma textura semelhante à cartilagem. A túnica (Figura 1.10) apresenta estrutura e composição química peculiares, com uma matriz fibrosa semelhante à celulose, chamada **tunicina**. Essas fibras estão dispostas em camadas finas e entrelaçadas, conferindo resistência. Outra peculiaridade é presença de células e vasos sanguíneos, evidenciando que a túnica é um tecido vivo, diferente do exoesqueleto observado em outros organismos como os artrópodes. Além de sustentar e proteger, a túnica fixa o animal ao substrato.

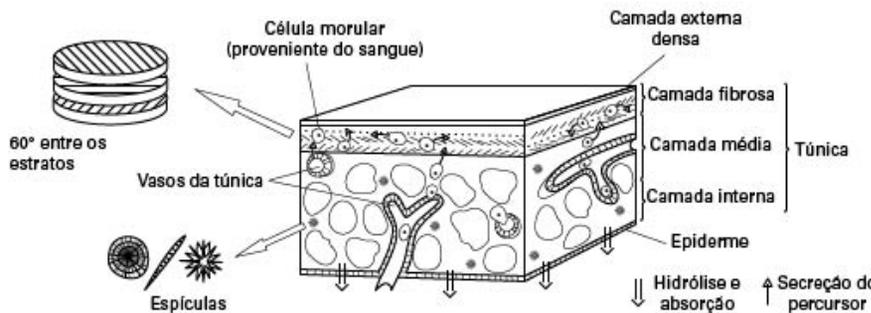


Figura 1.10: Estrutura da túnica de uma ascídia. / Fonte: Cepa; baseado em Ruppert *et al.*, 2005.

A musculatura é formada por fibras longitudinais e circulares de músculos lisos. As fibras longitudinais se projetam do corpo para os sífões, retraindo-os quando contraídas. As fibras circulares ocorrem principalmente nos sífões e são responsáveis pela sua abertura e fechamento. Contrações periódicas da musculatura da parede do corpo promovem a sua compressão e a eliminação de jatos d'água do seu interior, o que confere às ascídias o nome de seringas do mar ou mija-mija.

Faringe e átrio (Figura 1.11)

O sífão inalante abre-se na cesta faríngea ou branquial. Nesta junção, a abertura do sífão é circundada por um anel de tentáculos, que seleciona as partículas que entram. A parede da faringe é perfurada por muitas fendas, por onde a água vai para o átrio. Na porção ventral da faringe ocorre o endóstilo, que se ramifica na altura da abertura do sífão, circundando-a, e segue dorsalmente em uma linha mediana, sulcada e ciliada – a lâmina dorsal, em direção ao esôfago. A água é direcionada do átrio para o sífão exalante, por onde é eliminada do corpo do animal.

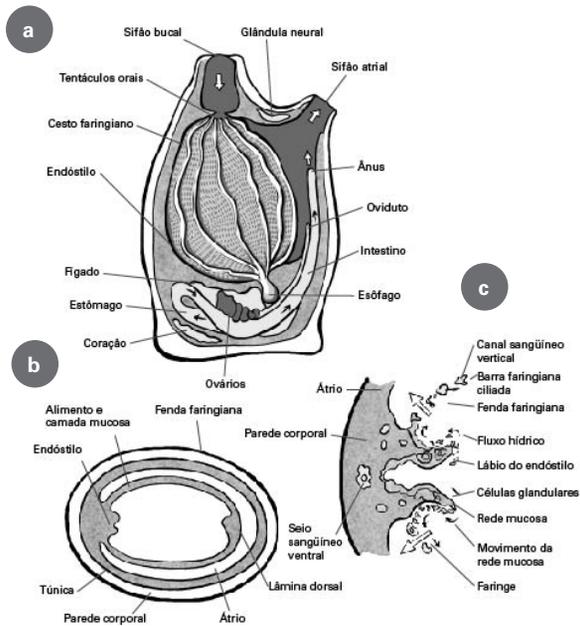


Figura 1.11: Funcionamento geral da faringe e intestino de uma ascídia. **a.** corte geral do zóide com indicação do fluxo de água; **b.** corte transversal da faringe; **c.** detalhe da parede do endóstilo, indicando produção de muco e seleção de partículas. / Fonte: Cepa; baseado em Ruppert *et al*, 2005 (Clique na imagem para visualizar a animação)

Alimentação

Os urocordados são filtradores de plâncton, capturado graças à corrente de água induzida pelo batimento dos cílios, através da faringe e átrio. Calcula-se que as ascídias filtram,

por segundo, um volume de água correspondente ao volume total do corpo do animal. Em *Phallusia nigra* foi medido um fluxo de 173 litros de água em 24 horas.

As partículas que entram pela faringe são capturadas pelos cílios das suas pequenas fendas que recobrem a faringe internamente. Essas partículas se aderem ao muco produzido pelo endóstilo e são conduzidas, pela lâmina dorsal, até o esôfago. Depois da faringe, o trato digestivo assume a forma de U. O estômago é revestido por células secretoras, onde ocorre a digestão extracelular. No intestino, ocorre a absorção de nutrientes e produção de muco, que leva os resíduos da digestão para o ânus, que se abre próximo à abertura do sifão exalante.

Circulação e excreção

O coração é cilíndrico, curvo, em forma de U, alojando-se em uma cavidade pericárdica localizada na base da alça do trato digestivo (**Figura 1.12**). Cada extremidade deste tubo se abre em um canal dorsal e ventral. Uma reversão do batimento cardíaco, com inversão do fluxo sanguíneo, ocorre periodicamente. O sangue é constituído por linfócitos, amebócitos fagocitários nutritivos, células morulares e células de armazenamento. As células morulares estão associadas à formação da túnica, uma vez que são capazes de concentrar vanádio ou ferro, sendo desintegradas na túnica. As células de armazenamento acumulam excretas e se acumulam em determinadas regiões do corpo, como nas alças intestinais e gônadas. Os Tunicata não apresentam nenhum tipo de nefrídio ou outro órgão excretor – caso único entre os deuterostômios.

Sistema nervoso e sensorial

As ascídias apresentam uma estrutura proeminente entre os sifões, chamada tubérculo dorsal, que abriga um gânglio cerebral, de onde partem nervos anteriores, que inervam o sifão inalante, e nervos posteriores, que respondem pela inervação da maior parte do corpo. Não apresentam órgãos sensoriais; entretanto, fotorreceptores, quimiorreceptores e sensores táteis estão presentes na parede dos sifões e imediações.

Reprodução e desenvolvimento

As ascídias são hermafroditas, com fecundação cruzada em sua maioria. Podem apresentar um testículo e um ovário associados ao trato digestivo, ou de uma a várias gônadas na parede do corpo. O oviduto e o ducto espermático são separados e abrem-se no átrio, próximo ao ânus.

Nas espécies solitárias, os óvulos são pequenos, com pouco vitelo; a fecundação ocorre na água e os ovos possuem mecanismos de flutuação. Nas coloniais, os óvulos têm muito vitelo, podem ser incubados no átrio e liberadas larvas, com desenvolvimento mais rápido do que aquelas que não incubam.

Essa larva girinoide apresenta o corpo dividido em duas regiões: um tronco visceral e uma cauda locomotora. No tronco, encontram-se as estruturas que irão compor o zoóide adulto, i.e., a vesícula cerebral e as vísceras, enquanto na cauda estão as principais características compartilhadas com os Chordata, tais como notocorda e tubo nervoso oco, perdidos no adulto.

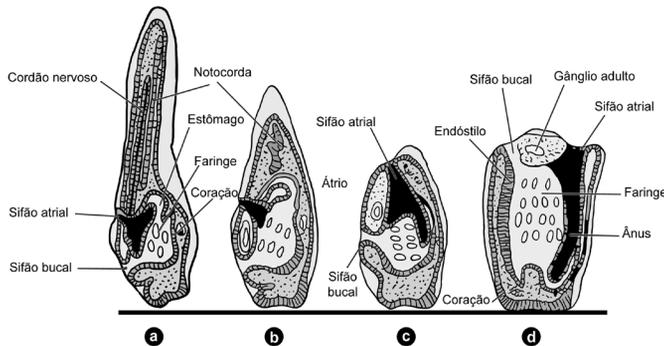


Figura 1.12: Metamorfose em uma ascídia, desde sua fixação até a formação do indivíduo jovem. / Fonte: Cepa; baseado em Ruppert *et al.*, 2005.

Após o estágio de vida livre, a larva fixa-se ao substrato por três papilas adesivas anteriores e a cauda muscular, com a notocorda e o tubo neural, é reabsorvida. O corpo sofre um giro de 90° e a boca é direcionada para trás, abrindo-se na região oposta à de fixação. O átrio se expande, englobando o ânus e a faringe, cujo número de fendas aumenta rapidamente, e os sifões se abrem para o ambiente, iniciando a alimentação do jovem.

1.5.2 Cephalochordata: Caracterização morfológica, funcionamento e diversidade

Os cefalocordados, conhecidos popularmente como anfioxos, são representados por 30 espécies distribuídas nos mares tropicais e subtropicais de todo o mundo. Vivem semienterrados no fundo, apenas com a região anterior exposta para filtrar partículas de alimento em suspensão.

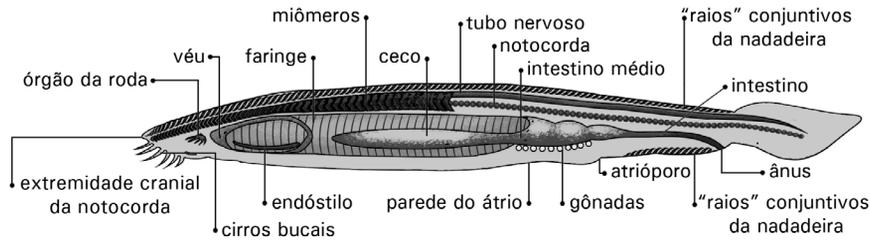


Figura 1.13: Esquema geral do corpo de um cefalocordado. / Fonte: Cepa; baseado em Pough *et al.*, 2008. (Clique na imagem para visualizar a animação)

A seguir, serão tratadas as características morfológicas e o funcionamento do anfioxo.

Forma do corpo (Figura 1.13)

Os anfioxos possuem corpo alongado, achatado lateralmente, com as extremidades (anterior e caudal) afiladas (daí o nome *amphioxus* = dois pontos opostos), os adultos medindo entre 4 cm e 8 cm de comprimento. O corpo é translúcido e dividido em uma região anterior com uma projeção denominada rostró, sustentada pela notocorda (daí o nome Cephalochordata), um tronco alongado e uma cauda curta, com orlas membranosas (não homólogas às nadadeiras dos peixes). A notocorda dá sustentação ao corpo, impedindo que ele se deforme quando os músculos se contraírem. Na parte posterior ao rostró, há uma abertura oral ventral, circundada por projeções digitiformes reforçadas por tecido conjuntivo, chamadas cirros, que impedem a entrada de partículas grosseiras. Duas grandes dobras - as pregas metapleurais - projetam-se lateroventralmente. Após a triagem de partículas nos cirros e na faringe, a água é direcionada das fendas faríngeas para o átrio (espaço delimitado pelas pregas metapleurais) e é eliminada por um poro ventral - o atrióporo, que se abre na região mediana posterior. O intestino se abre em um ânus posterior, localizado imediatamente antes da orla caudal.

Sistema nervoso e sensorial

O sistema nervoso consiste em um tubo neural dorsal oco, dilatado anteriormente, de onde partem nervos sensoriais segmentados, inervando as estruturas da região anterior, tronco e cauda. Ocelos pigmentados, que variam de um a milhares conforme a espécie, distribuem-se em torno do tubo nervoso, concentrando-se na região anterior. Os anfioxos apresentam fototaxia negativa (fogem da luz), permanecendo enterrados quando expostos à luz contínua.

Notocorda e musculatura

A notocorda localiza-se logo abaixo do tubo nervoso, estendendo-se desde o rostró até a cauda. Os cefalocordados são animais segmentados, o que é evidenciado pela organização da sua musculatura longitudinal estriada em miômeros em forma de V, separados por miosseptos. Músculos transversais ventrais participam do fechamento do átrio e da faringe, expulsando jatos d'água pela boca ao se contraírem rapidamente quando partículas muito grandes e substâncias nocivas entram com a água. Devido à formação do átrio nos adultos, o celoma dos cefalocordados fica restrito a determinadas regiões.

Alimentação

Como outros organismos comedores de partículas alimentares em suspensão na água, a alimentação dos cefalocordados está baseada na existência de corrente de água gerada por batimento ciliar, que atravessa os cirros para uma primeira triagem e retenção de partículas, passa pela abertura oral, seguindo pela faringe, de onde sai para o átrio pelas fendas faríngeas, até deixar o corpo do animal pelo atrióporo (**Figura 1.14**).

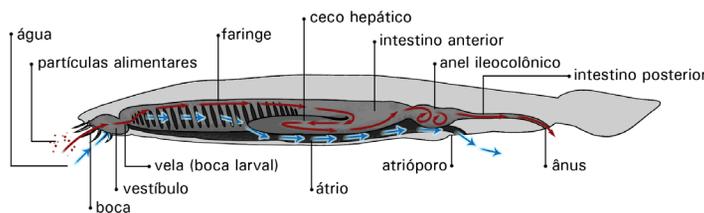


Figura 1.14: Circulação de água e movimento das partículas alimentares ao longo do trato digestivo de anfioxo. / Fonte: Cepa; baseado em Ruppert *et al.*, 2005. (Clique na imagem para visualizar a animação)

A parede da faringe altamente perfurada forma barras – os arcos faríngeos, por onde passam vasos, espessados por adensamentos de tecido conjuntivo, que dão suporte às fendas faríngeas. A faringe abre-se no intestino propriamente dito, de onde se projeta anteriormente um divertículo oco – o ceco intestinal (o nome ceco “hepático” não é apropriado, pois não é homólogo ao fígado dos Craniata), que se estende anteriormente pelo lado esquerdo do tubo digestivo até a altura da faringe. O intestino abre-se no ânus, situado na parte bem posterior ao ao atrióporo.

As partículas retidas nos cílios da faringe e capturadas pelo muco do endóstilo são transportadas para o intestino pela goteira epifaríngea. Na região anterior do intestino, as partículas recebem enzimas digestivas do ceco intestinal. Os resíduos são direcionados para o intestino e

eliminados para o meio externo pelo ânus (**Figura 1.14**) (não confundir este processo com excreção, que é a eliminação de resíduos metabólicos pelos nefrídios).

Sistema circulatório (**Figura 1.15**) e excreção

Não há um coração característico, homólogo ao dos Craniata: a aorta ventral é altamente contrátil e faz a função de coração. Esta aorta propulciona o sangue dorsalmente pelos vasos dos arcos faríngeos, sendo recebido pela aorta dorsal e direcionado posteriormente. Desta aorta dorsal partem vasos e capilares que irrigam as vísceras, como gônadas e intestino, além do átrio.

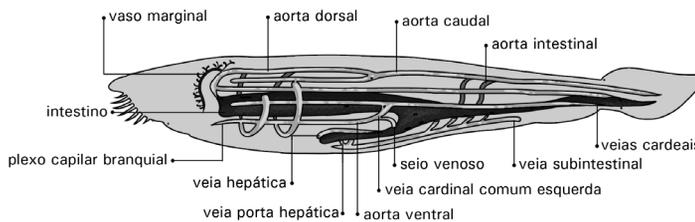


Figura 1.15: Sistema circulatório dos cefalocordados – detalhes dos vasos sanguíneos. / Fonte: Cepa; baseado em Ruppert *et al.*, 2005.

O sangue não tem pigmentos e apresenta poucas células. Assim, as trocas gasosas são realizadas por difusão, diretamente entre a água e a epiderme. A eliminação de excretas diluídas em água, como amônia, é feita principalmente através de órgãos especializados – os nefrídios pares, associados às fendas faríngeas; e elas são eliminadas pelo atrióporo.

Reprodução e desenvolvimento

Os cefalocordados têm sexos separados, com fecundação externa, larva planctônica e adulto bentônico. Em geral, há gônada para cada miômero. Com o rompimento das gônadas ocorre a liberação dos gametas para o átrio, de onde eles saem pelo atrióporo. A larva planctônica é ciliada e delicada (**Figura 1.16**). Entre as estruturas mais conspícuas dos adultos (cirros orais, capuz oral, átrio, orlas membranosas), apenas a orla caudal existe na larva. Após a metamorfose, a larva livre-natante assume o hábito intersticial do adulto, enterrando-se verticalmente no substrato, com a cabeça para cima e o corpo levemente inclinado.

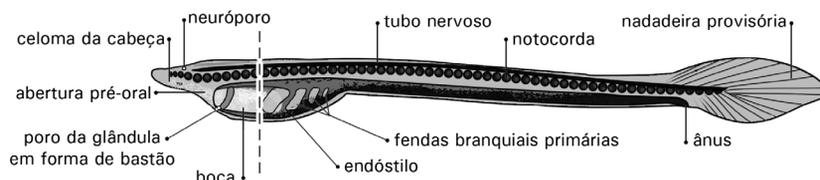


Figura 1.16: Esquema da larva de anfióxico. / Fonte: Cepa; baseado em Ruppert *et al.*, 2005.

1.6 Introdução aos Craniata

Os Craniata são um grupo altamente bem-sucedido, colonizando praticamente todas as regiões e habitats do planeta, diversificando-se não só em número de espécies (alta riqueza taxonômica) como de formas (alta disparidade morfológica e ecológica).

Os Craniata são caracterizados por um número considerável de sinapomorfias, que não deixam em dúvida seu monofiletismo. São conhecidos por “vertebrados”, mas como nem todos possuem vértebras (caso das feiticeiras ou peixes-bruxa, um grupo basal de Craniata, que nunca tiveram vértebras), há autores que preferem o nome Craniata de modo a incluir estas últimas – as feiticeiras.

O evento mais importante na história dos Craniata, que teria ocorrido na sua linhagem ancestral, foi a organização de uma cabeça diferenciada do tronco. A diferenciação da cabeça nos Craniata deve-se ao aparecimento dos chamados órgãos sensoriais especiais – órgãos olfativos, olhos e ouvidos – e ao respectivo desenvolvimento da porção anterior do tubo nervoso dorsal, dando origem ao encéfalo (ver **Quadro 1.1**) [observe que o cérebro, hipertrofiado na maioria dos mamíferos, é apenas uma parte desse encéfalo]. O surgimento do encéfalo propiciou o aumento da capacidade de interpretação e integração dos estímulos externos captados pelos órgãos sensoriais. Para proteção do delicado tecido nervoso, surgiram elementos esqueléticos, inicialmente cartilaginosos e depois ósseos, formando o crânio.

Ao longo da evolução do grupo, surgiram ainda elementos esqueléticos para proteção da medula espinal: as vértebras. As vértebras, que surgiram no grande grupo irmão das feiticeiras – os Vertebrata, eram inicialmente estruturas simples formadas apenas por arcos cartilaginosos.

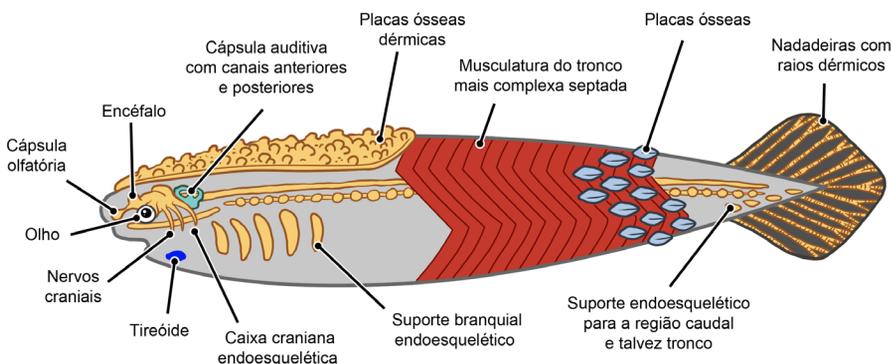


Figura 1.17: Esquema geral de um Craniata basal. / Fonte: Cepa; baseado em Pough *et al.*, 2008.

A maior parte dos elementos constituintes da cabeça origina-se de uma estrutura embrionária muito importante, exclusiva dos Craniata, que é a crista neural. A formação da crista neural (**Figura 1.18**) ocorre por proliferação de células ectodérmicas ao longo da placa neural, que origina o tubo nervoso dorsal. Essas células migram para diferentes regiões da cabeça, onde produzem um crânio cartilaginoso, que irá revestir o encéfalo e órgãos sensoriais.

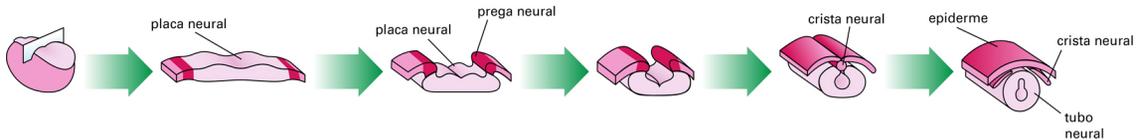


Figura 1.18: Formação da crista neural em Craniata. / Fonte: Cepa; baseado em Hickman *et al.*, 2004.

A crista neural dá ainda origem a várias outras estruturas dos Craniata, tais como: elementos esqueléticos de sustentação da faringe (arcos faríngeos ou viscerais), gânglios dos nervos sensoriais, parte dos nervos, cromatóforos, botões gustativos e receptores da linha lateral (presente nos peixes e larvas de anfíbios), ossos dérmicos da cabeça e esqueleto dérmico no corpo.

A seguir estão as principais sinapomorfias dos Craniata (**Figura 1.17**), em geral relacionadas com seu elevado grau de atividade, que requer especializações sensoriais, nervosas, locomotoras e metabólicas:

1. Crista neural e seus derivados nos adultos.
2. Órgãos sensoriais especiais (com contribuições da crista neural, do sistema nervoso e outros elementos de origem ectodérmica).
3. Encéfalo, inicialmente tripartido (conforme se observa nos primórdios embrionários), subdividindo-se a seguir, resultando em cinco partes dispostas longitudinalmente, como observado em todos os Craniata viventes (**Quadro 1.1**).
4. Epiderme pluriestratificada, em oposição à epiderme com uma única camada de células (uniestratificada) dos invertebrados;
5. Miômeros em forma de W (em oposição aos miômeros em forma de V dos anfióxos).
6. Filamentos branquiais.
7. Coração muscular com câmaras, permitindo uma circulação mais eficiente e rápida de oxigênio e nutrientes.
8. Rins glomerulares, eficientes na filtração e excreção dos resíduos produzidos pelo metabolismo relativamente alto.

3. **Mesencéfalo:** percepção visual e controle dos comportamentos complexos individuais (exploração do habitat, alimentação, fuga de predadores etc.); ambos passaram gradativamente para o telencéfalo ao longo da evolução dos tetrápodes; e, nos mamíferos, o mesencéfalo é muito reduzido e encoberto pelo telencéfalo;
4. **Metencéfalo (cerebelo):** percepção mecânica – equilíbrio e audição (ouvido interno), percepção de movimentos na água (sistema da linha lateral) –, eletrorrecepção; coordenação dos movimentos.
5. **Mielencéfalo:** funções vegetativas, percepção gustativa (percepção de moléculas, na água ou no ar, próximas ao animal).

Essa estrutura complexa do encéfalo já aparece nos adultos dos Craniata viventes mais basais – as feiticeiras. No corpo (tronco e cauda), o tubo nervoso dorsal pouco se modifica, dando origem à medula espinal. Similaridades neuroanatômicas, aliadas a dados comportamentais, mostram que os peixes são capazes de sofrimento como qualquer tetrápode e, portanto, também devem ser objeto de atitudes e ações que visem ao seu bem-estar. Uma grande falha dos defensores dos animais é não incluí-los entre suas preocupações.

No embrião dos vertebrados, o esqueleto axial (crânio e elementos vertebrais) tem precursores cartilaginosos, que assim permanecem nos adultos dos Agnatha (lampreias e feiticeiras) e, entre os Gnathostoma (peixes com maxilas), nos Chondrichthyes (peixes cartilaginosos) e em alguns Osteichthyes (peixes ósseos) atuais, como os peixes pulmonados, os esturjões e peixes de profundidades marinhas (zona batial). Por esse motivo, o crânio dos vertebrados acima é citado como um **condrocrânio**.

No entanto, na grande maioria dos peixes ósseos, o condroesqueleto embrionário é substituído, no adulto, por tecido ósseo, cuja característica principal é a presença do mineral hidroxiapatita (fosfato de cálcio hidratado), que confere grande resistência, mas é pouco elástico. Fala-se, assim, em **neurocrânio**, que compreende os ossos occipitais (da nuca), parte dos ossos do palato e os ossos mais internos de proteção dos olhos, ouvidos e órgão nasal. Uma teoria propõe que a deposição de hidroxiapatita na derme começou como uma forma de armazenar fosfatos, importantes para o metabolismo e requeridos em grandes quantias durante surtos de atividade, adquirindo posteriormente a função, igualmente importante, de reforçar tecidos esqueléticos.

Nos vertebrados Agnatha (portanto, excluídas as feíteceiras), a coluna vertebral é composta por arcos neurais pares, dorsais e dispostos lateralmente à medula, e a notocorda persiste ao longo de toda a vida. Nos gnastostomados, a esses arcos associam-se corpos vertebrais substituindo a notocorda, da qual restam apenas vestígios nos corpos intervertebrais.

Ao condroesqueleto associam-se elementos ósseos formados diretamente na derme (que retém a capacidade de formar ossificações nos tetrápodes – carapaça do tatu, por exemplo), constituindo o esqueleto dérmico. Os ossos do crânio (parietal, frontal, nasal, maxilares etc.), que se formam externamente ao condrocânio, são na maioria dérmicos, constituindo o **dermatocrânio**. O esqueleto da cabeça inclui, ainda, elementos de sustentação da parede entre as fendas da faringe (**Figura 1.17**), com precursores cartilagosos, chamados **arcos viscerais**, que incluem as maxilas e o arco hioide dos Gnathostoma): nos Gnathostoma, as maxilas podem incorporar ossos dérmicos, como os pré-maxilares e os maxilares. Vê-se, assim, que o crânio é uma estrutura complexa formada por elementos de diferentes origens.

Ao contrário dos artrópodes, cujo esqueleto é externo (exoesqueleto), todas as estruturas esqueléticas dos vertebrados são internas, incluindo o dermoesqueleto – dermatocrânio e clavículas, além da armadura dérmica dos peixes basais e as escamas derivadas dela – que fica recoberto pela epiderme nos organismos vivos.

A condição de alimentação por suspensão dos protocordados deve ter-se mantido em um pré-vertebrado, como observado nas larvas de lampreias. No entanto, a circulação de água se faz por ação muscular (não mais cílios), mecanismo que aumenta o volume de água filtrada por unidade de tempo.

Surgem, ainda, estruturas especializadas para as trocas gasosas – os filamentos branquiais. O aumento do fluxo de água circulante por bombeamento permite que os filamentos branquiais sejam banhados com maior velocidade e, conseqüentemente, as trocas gasosas ocorrem de forma mais eficiente. Esta maior eficiência veio associada ao surgimento do sistema circulatório com um coração muscular com câmaras, que permite a circulação do sangue em maior pressão, propiciando o transporte mais rápido dos gases e dos nutrientes. Passando para o sangue, esses nutrientes são distribuídos para as diferentes células do corpo, ao mesmo tempo em que resíduos do metabolismo são recolhidos e transportados pelo sangue. Entre esses resíduos estão os derivados da quebra de proteínas e ácidos graxos, gerando as chamadas excretas nitrogenadas. Essas excretas são eliminadas através dos rins glomerulares, típicos dos vertebrados, que filtram o sangue.

Atualmente, são conhecidas mais de 60.000 espécies recentes de Craniata, distribuídas por todas as partes da Terra, ocupando desde profundidades abissais até as montanhas mais altas, com representantes que variam desde peixes com 0,1 g de massa até baleias com cerca de 100.000 kg. A **Figura 1.19** resume a diversidade dos Craniata ao longo do tempo geológico.

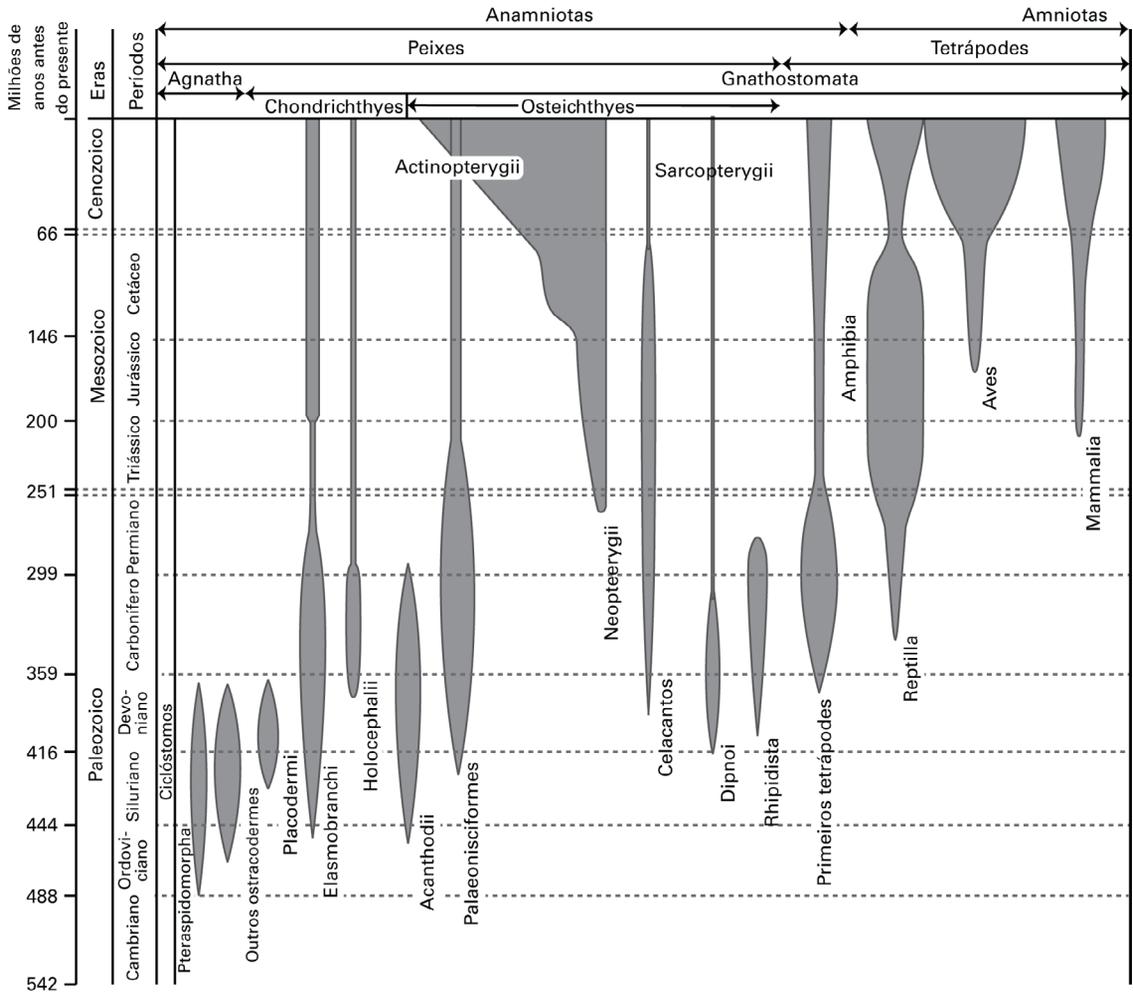


Figura 1.19 / Fonte: Cepa

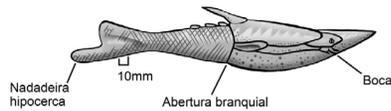
1.7 Os primeiros Craniata: peixes sem maxilas (Agnatha)

| Unidade da escala de tempo geológico | | | | Principais etapas do desenvolvimento da vida | | | |
|--------------------------------------|--|-----------------------------------|--------------------|--|-------------------------------------|---------------|-----|
| Eon | Era | Período | Época | | | | |
| Fanerozóico | Cenozóico | Quaternário | Holoceno | 0.01 | Idade dos mamíferos | | |
| | | | Pleistoceno | 1.6 | | | |
| | | Terciário | Piloceno | 6.3 | | | |
| | | | Mioceno | 24 | | | |
| | | | Oligoceno | 36 | | | |
| | | | Eoceno | 67 | | | |
| | | | Paleoceno | 65 | | | |
| | Mesozóico | Cretáceo | Idade dos répteis | | | | |
| | | | | | | Jurássico | 144 |
| | | Triássico | | | | 208 | |
| | | Permiano | | | | 245 | |
| | Paleozóico | Carbonífero | Idade dos anfíbios | | | | |
| | | | | | | Pesilvaniano | 286 |
| | | | | | | Mississipiano | 320 |
| | | Devoriano | Idade dos peixes | | | | |
| Siluriano | | | | | | | 360 |
| Ordoviciano | | | | | | | 408 |
| Cambriano | | | | | | | 438 |
| | | Idade dos invertebrados | | | | | |
| | | | 505 | | | | |
| | | | 545 | | | | |
| Proterozóico | Conhecido como Pré-Cambriano, compreende cerca de 87% do tempo geológico | | | | Primeiros organismos multicelulares | | |
| Arqueano | 2500 | | | | Primeiros micróbios unicelulares | | |
| Hadeano | 4000 | Fase cósmica da história da Terra | | | Idade das rochas mais antigas | | |
| | 4600 | | | | Origem da Terra | | |

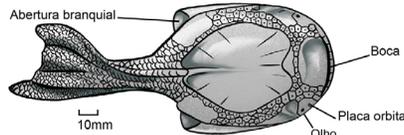
Tabela 1.1: Tabela de tempo geológico / Fonte: Cepa; baseado no Geological Society of America

A partir do Ordoviciano (**Figura 1.20**), surgem fósseis de organismos aquáticos com características reconhecíveis de peixes, conhecidos genericamente por ostracodermes (o grupo é parafilético; portanto, este nome não tem um significado filogenético), os quais persistiram até o Devoniano (**Figura 1.21 e Figura 1.22**).

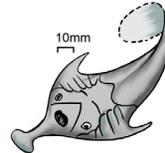
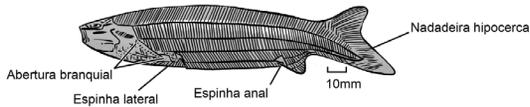
Q heteróstraco Pteraspis (Siluriano Superior)



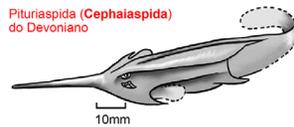
O heteróstraco psamosteídeo (Pteraspita) Drepanaspis (vista dorsal) (Devoniano Inferior)



O anaspídeo (Cephalaspida) Pharyngolepis (Siluriano Superior)

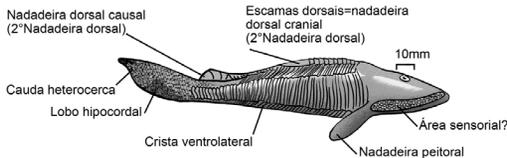


Galeaspida (Cephalaspida) do Devoniano Inferior voniano

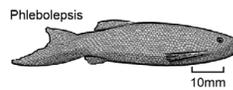


Pituriaspida (Cephalaspida) do Devoniano

O osteóstraco Hemicyclaspis (Cephalaspida) (Devoniano Superior)



Thelodontes do Siluriano Superior



Loganellia (uma cauda furcada)

Figura 1.21: Exemplos de ostracodermes mostrando a presença de armadura dérmica formada por escudos (na cabeça) e placas menores e a diversidade de formas, indicando diferentes nichos. / Fonte: Cepa; baseado em Pough *et al.*, 2008.

Os ostracodermes, como o nome indica, são caracterizados pela presença de uma armadura formada por placas revestindo o corpo. Essas placas são constituídas por três tipos de tecidos duros, mineralizados pela deposição de hidroxiapatita, formando camadas:

1. osso, mais interno e menos mineralizado, com maior conteúdo orgânico,
2. dentina, e
3. esmalte, mais externo e altamente mineralizado – é o tecido mais duro do corpo dos vertebrados, conferindo assim grande proteção mecânica. Osso e dentina são produzidos na derme,

enquanto o esmalte dito “verdadeiro” é produzido pelas camadas mais internas da epiderme. Portanto, essas placas ficam recobertas por epiderme nos animais vivos.

Os ostracodermes não apresentavam maxilas nem nadadeiras pares, correspondendo a estados plesiomórficos de caráter, já que tal ausência representa a manutenção de uma condição dos ancestrais pré-vertebrados, e não uma perda – ausência de estruturas por perda, como a dos olhos em animais exclusivamente subterrâneos, são estados apomórficos na medida em que representam uma mudança em relação ao ancestral imediato, o que não é o caso das maxilas e nadadeiras pares dos Agnatha.

Com poucas exceções, o endoesqueleto dos ostracodermes era totalmente constituído por cartilagem, que não fossiliza. Assim, não sabemos se os arcos neurais estavam presentes. Por apresentarem características comuns aos Agnatha atuais, os ostracodermes são incluídos neste grupo, que é claramente parafilético, pois inclui a linhagem ancestral dos peixes com maxilas (Gnathostoma).

Os ostracodermes incluem apenas grupos extintos. Os mais antigos conhecidos incluem *Astraspis* (Figura 1.22) e *Arandaspis*, pequenos peixes cilíndricos, com boca anterior e olhos laterais, e também sem nadadeiras ímpares – dorsal e anal, estruturas de estabilização e direcionamento da natação presentes nos Agnatha posteriores. Esses primeiros ostracodermes tinham apenas nadadeira caudal, de propulsão.

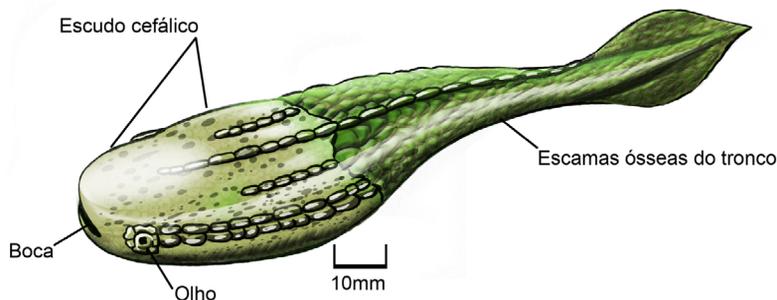


Figura 1.22: *Astraspis*, Ostracoderme do Ordoviciano da América do Norte./ Fonte Cepa; baseado em Pough *et al.*, 2008.

No Siluriano, surgem os registros fósseis de vários outros grupos de ostracodermes, como os Osteostraci, peixes bentônicos pesados, achatados dorsoventralmente (como os cascudos atuais), com olhos e abertura nasal de posição dorsal e aberturas das bolsas faríngeas ventrais (como nas raias). As placas ósseas na região anterior eram fundidas, formando um escudo. Alguns Osteostraci apresentavam projeções laterais móveis, na mesma posição das nadadeiras

peitorais dos gnastotomados, embora não haja registro de cintura escapular. Supõe-se que os Gnathostoma tenham surgido a partir de representantes desse grupo.

Assim como os protocordados e as feiticeiras, os ostracodermes eram principalmente marinhos, com poucas espécies conhecidas de depósitos fossilíferos formados em ambientes de água doce do Siluriano e Devoniano. O grande limitante da diversificação nos ostracodermes foi o peso da armadura dérmica e a ausência de nadadeiras pares, limitando a locomoção, e a ausência de maxilas, restringindo o hábito alimentar à microfagia.

Os únicos descendentes dos Agnatha na fauna atual – lampreias e feiticeiras – são muito especializados e serão tratados no próximo Tópico.



Links interessantes

Urochordata

<http://deepseanews.com/2010/03/repost-from-tog-urochordata-urochordata-rah-rah-rah/>
<http://www.infoescola.com/biologia/classe-thaliacea/>
<http://www.wetwebmedia.com/AscidIDF2.htm>
<http://www.thefullwiki.org/Appendicularia>

Ascidiacea

<http://www.biosecurity.govt.nz/seasquirt>

Thaliacea

<http://jellieszone.com/salpa.htm>

Appendicularia

<http://classic.the-scientist.com/news/display/57814/>

Cephalochordata

<http://www.pucrs.br/fabio/reis/protocordados.html>
<http://www.coladaweb.com/biologia/animais/anfioxos>



Agora é com você...

Vá para a **atividade online 1.1**

Fechamento do Tópico

Apresentamos o Filo Chordata, enfocando dois de seus três subfilos – os Urochordata e os Cephalochordata (“protocordados”), com foco na anatomia e biologia, e introduzimos o terceiro – os Craniata. Abordamos as controvérsias sobre a sua origem e sobre as relações filogenéticas entre os seus representantes, mostrando a complexidade no processo de diferenciação desses organismos. Vimos que a formação de uma cabeça, com uma caixa craniana envolvendo o encéfalo muito desenvolvido dos Craniata, representou um marco evolutivo importante. Outras sinapomorfias dos Craniata discutidas, relacionadas ao seu alto grau de atividade, são responsáveis pelo sucesso evolutivo deste subfilo.

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.