

SARCOPTERYGII: CONQUISTA DO MEIO TERRESTRE AMPHIBIA

4 TÓPICO

Eleonora Trajano

4.1 *Sarcopterygii* Atuais: Caracterização e Diversidade

4.1.1 *Dipnoi* (= peixes pulmonados)

4.1.2 *Actinistia*

4.2 A Conquista do ambiente terrestre pelos vertebrados: Hipóteses e consequências

4.3 Origem de Tetrapoda e tetrápodes basais

4.4 Anfíbio do paleozoico

4.5 Anfíbios atuais: *Lissamphibia*

4.6 *Lissamphibia*: diversidade

4.6.1 Urodela (= Caudata)

4.6.2 Anura (= Salientia)

4.6.3 *Gymnophiona* (= Apoda)

4.7 Anfíbios atuais: anatomia e funcionamento

Objetivos

Espera-se que o aluno compreenda:

- Reconhecer e caracterizar os Tetrapoda, anfíbios e Lissamphibia;
- Entender a origem e evolução desses grupos, suas relações de parentesco e as bases para as filogenias apresentadas;
- Saber a classificação apresentada;
- Compreender 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;
- Conhecer a biologia e a morfologia desses grupos, no mínimo no nível apresentado, sendo capaz de pesquisar e ampliar esse conhecimento;
- Ser capaz de repassar esse conhecimento aos estudantes de Ensino Fundamental, sem desvirtuar os conceitos ou repassar informações sem fundamento.

4.1 *Sarcopterygii* Atuais: Caracterização e Diversidade

Embora tenham sido abundantes no Devoniano, os *Sarcopterygii* tiveram uma redução no número de representantes a partir do Paleozoico. De sua irradiação inicial, surgiram formas de água doce e marinhas, incluindo linhagens que deram origem aos *Tetrapoda*. Os poucos peixes *Sarcopterygii* viventes compreendem algumas espécies de peixes pulmonados, *Dipnoi* (*di* = dupla; *pnoe* = respiração), de águas doces dos continentes da antiga Gondwana (Austrália, América do Sul e África), e os celacantos, últimos representantes dos *Actinistia*, com duas espécies marinhas conhecidas, de gênero *Latimeria*, das costas do oceano Índico. Mesmo incluindo as espécies extintas, há concordância quanto ao monofiletismo dos *Dipnoi*. Estes são aparentados de um grupo de sarcopterígeos, os osteolepiformes, que incluem os ancestrais dos *Tetrapoda* e serão tratados no próximo tópico.

4.1.1 *Dipnoi* (= peixes pulmonados)

Todos os *Dipnoi* viventes (**Figura 4.1**) são formas de água doce, incluindo as piramboias no Brasil. São peixes altamente especializados (como é comum entre os sobreviventes de grupos basais), nesse caso para a durofagia (convergência ecológica com as quimeras, *Holocephali*): o crânio

é maciço e os dentes do palato são fundidos, formando placas para trituração do alimento; os ossos que dão apoio a esse aparato mastigador palatino estão firmemente ligados ao crânio (condição também presente em quimeras e nos *Tetrapoda* (ver **Figura 2.17** do Tópico 2 – “Agnatha atuais e Chondrichthyes”). Os potentes músculos adutores (de fechamento) da maxila inferior estão presos em diversos pontos do crânio. Essa estrutura do aparelho alimentar permite a dieta baseada em itens duros, como artrópodes e moluscos. A notocorda é persistente nos adultos.

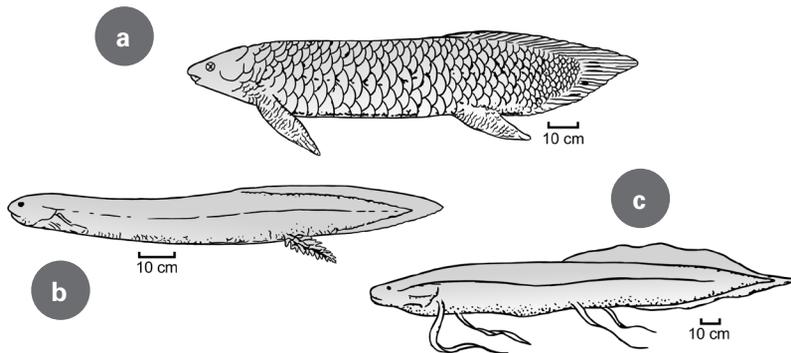


Figura 4.1: Peixes pulmonados (Dipnoi) atuais: **(a)** *Neoceratodus*, gênero australiano; **(b)** *Lepidosiren*, (macho), sul-americano; **(c)** *Protopterus*, africano / Fonte: modificado de POUGH *et al*, 2008; elaborado por USP/Univesp

Os *Dipnoi* perderam a nadadeira dorsal anterior, enquanto as nadadeiras dorsal posterior e anal são contíguas desde o terço posterior do corpo, e a nadadeira caudal, originalmente heterocerca, aparece simétrica nas formas atuais (**Figura 4.1**). Da mesma forma, houve uma redução nas escamas, que são bem mais finas que as dos primeiros dipnoicos. Ao contrário dos demais peixes, onde as aberturas anterior e posterior de cada uma das cavidades nasais pareadas abrem-se externamente, as aberturas nasais posteriores dos dipnoicos abrem-se na parte interna do lábio superior, permitindo que o ar entre pela abertura anterior, passando da cavidade orofaríngea para os pulmões. Esse mecanismo de entrada de ar para os pulmões difere do dos tetrápodes e seus ancestrais sarcopterígeos, nos quais aparece uma nova abertura, a **coana**, comunicando cada órgão nasal com a boca/faringe.

A espécie australiana *Neoceratodus forsteri*, um grande peixe pulmonado achatado lateralmente, que atinge 1,5 m de comprimento e 45 kg de peso, nada por movimentos ondulatórios do corpo e rasteja sobre o fundo apoiando-se nas nadadeiras peitorais e pélvicas pouco modificadas. Esses animais respiram pelas brânquias e utilizam os pulmões apenas em situações de estresse, como respiração complementar. Sobre o comportamento, sabe-se que são seletivos quanto à vegetação onde serão depositados os ovos, entretanto, não foi observado cuidado com a prole

após a postura. Os ovos possuem cerca de 3 mm de diâmetro, com casca gelatinosa e adesiva, de onde eclodem os jovens após 3 a 4 semanas.

Os demais dipnoicos atuais, do gênero africano *Protopterus*, com pelo menos cinco espécies, e *Lepidosiren paradoxa*, a piramboia sul-americana (**Figura 4.1**), têm um modo de vida mais especializado, adaptado para sobreviver a longos períodos de seca. As brânquias filamentosas e delicadas não são suficientes para oxigenar o corpo dos animais, sendo necessário o uso dos pulmões para a respiração, entretanto, as brânquias são as responsáveis pela eliminação do gás carbônico. São animais cilíndricos e alongados, ultrapassando 1 metro de comprimento, com nadadeiras pares modificadas em apêndices filamentosos (**Figura 4.1**). As escamas são delicadas, mais finas que as do dipnoico australiano.

Tanto as espécies africanas como a nossa piramboia apresentam o hábito de estivação, que permite sua sobrevivência em áreas que secam totalmente nas épocas de estiagem. Durante o período chuvoso, esses animais alimentam-se bastante, aumentando sua biomassa e, durante a seca, cavam galerias de cerca de 1 metro de profundidade, que se abre em uma câmara, conforme seu tamanho, onde permanecem inativos, respirando o ar atmosférico que entra pela abertura da galeria. Quando atingem o estado de estivação completo, curvam seu corpo em forma de U e são envolvidos por um espesso muco, formando um casulo, com uma abertura na região da boca, que permite a respiração do animal. Esse estado é mantido por menos de seis meses, podendo, entretanto, chegar a até quatro anos. Quando as chuvas voltam, os peixes pulmonados estão fracos e com pouca atividade, retomando seu peso e atividades normais em pouco tempo, graças à alimentação voraz. Galerias fósseis são encontradas nos registros do Carbonífero e Permiano, evidenciando a antiguidade desse hábito de vida especializado, que deve ter contribuído para a sobrevivência desses sarcopterígeos até os dias de hoje.



Veja o **dipnoico africano** no vídeo: <http://youtu.be/Ac9bBdq6rkY>

4.1.2 *Actinistia*

Os *Actinistia* (celacantos) atuais compreendem apenas duas espécies viventes, *Latimeria chalumnae*, na costa africana oriental, e *L. menadoensis*, na costa da Indonésia. São peixes de grande porte, chegando a 2 m de comprimento e 80 kg de peso, bentônicos, geralmente de grandes

profundidades, atingindo 300 m, o que explica por que representantes vivos de peixes de tão grande porte, de um grupo há muito conhecido apenas por fósseis e considerado extinto, só foram descobertos na década de 1960, causando grande furor na comunidade científica. A dificuldade de acesso ao hábitat também explica a escassez de dados sobre esses animais tão grandes.



O **celacanto** pode ser visto em seu ambiente natural no vídeo: <http://youtu.be/FoM9QiWv9VA> (é narrado em francês; se preferir, tire o som)

Os celacantos (**Figura 4.2**) são caracterizados, entre outros, pela primeira nadadeira dorsal não carnosa e nadadeira caudal simétrica, trilobada. Quando observado seu movimento,

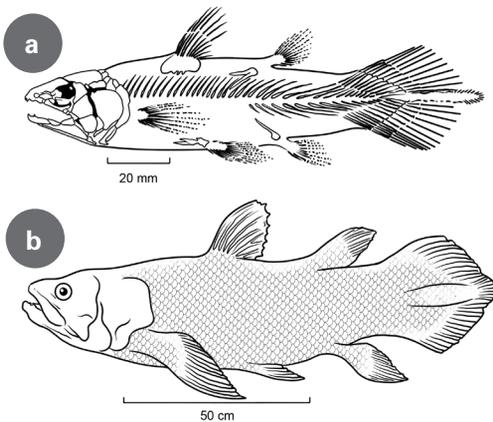


Figura 4.2: Celacantos (*Sarcopterygii: Actinistia*). **a:** celacanto do Carbonífero; **b:** *Latimeria*, gênero com representantes vivos / Fonte: modificado de PUGH *et al*, 2008; elaborado por USP/Univesp

seu movimento, suas nadadeiras pares apresentam uma sequência de movimentos semelhantes aos dos *Tetrapoda*. Possuem coloração azul acinzentada metálica, com manchas brancas irregulares e olhos espelhados dourados, devido à presença do *tapetum lucidum*, atrás da retina, que permite melhor aproveitamento da luz em regiões de baixa luminosidade. Na região do focinho há órgãos eletrorreceptores. Embriões bem desenvolvidos no interior de fêmeas de celacantos foram encontrados, indicando fecundação interna, entretanto, não há estruturas copulatórias, tornando ainda obscuro o mecanismo de fecundação.

4.2 A Conquista do ambiente terrestre pelos vertebrados: Hipóteses e consequências

A conquista do ambiente terrestre foi uma das mais importantes transições na história evolutiva dos vertebrados, com amplas e profundas repercussões na morfologia, funcionamento e diversidade do grupo – cerca da metade das espécies de vertebrados são tetrápodes. Como os

peixes sarcopterígeos, que incluem a linhagem que deu origem aos tetrápodes já apresentavam pulmão, a respiração aérea não foi um grande problema para essa transição. Do mesmo modo, as nadadeiras pares lobadas, com musculatura inserida em elementos de sustentação relativamente robustos no eixo interno delas, permitiam a esses peixes, de atividade predominantemente bentônica, apoiar-se e deslocar-se no fundo.

Uma hipótese clássica, levantada para explicar a colonização do meio terrestre pelos vertebrados, propõe as condições climáticas como fator determinante. O Devoniano foi marcado por fortes estiagens sazonais, que mantinham os peixes presos em lagoas secas. A respiração aérea e as habilidades locomotoras dos sarcopterígeos osteolepiformes possibilitariam que passassem de um lago para outro antes de secarem totalmente. Um cenário possível é o seguinte: juvenis desses peixes podem ter-se agrupado em águas rasas e quentes, para escapar de predadores, como se observa em jovens de peixes e anfíbios atuais, reduzindo ainda mais o oxigênio dissolvido. Nesse momento, a estrutura dos membros, ao permitir a elevação do corpo, facilitaria o contato direto com ar atmosférico e a locomoção terrestre. Ainda, passariam de uma alimentação baseada fortemente em invertebrados terrestres que caíssem na água a uma maior exploração do hábitat terrestre para obtenção de alimento e abrigo. O seu menor tamanho em relação aos adultos implicaria maior capacidade de deslocamento entre lagos (menos energia requerida), efetivando a dispersão desses grupos de peixes.

A transição para o ambiente terrestre representou uma série de vantagens para esses vertebrados, pela oferta de novos nichos, com mínima competição por eles, além da escassez de predadores e competidores, oferecendo ainda oxigênio em abundância. Por outro lado, algumas desvantagens consistiram em obstáculos importantes a serem superados. No meio terrestre, há exposição à dessecação, o que dificulta as trocas gasosas para a respiração, além da reprodução por ovos sem anexos protetores. A gravidade requer estratégias de sustentação do corpo, o que implica a necessidade de novo padrão morfológico. Na água, embora o atrito seja maior, dificultando a locomoção, o corpo é suportado pelo empuxo e não requer estruturas robustas de sustentação. A água possui grande capacidade térmica e, conseqüentemente, animais aquáticos não possuem problemas com mudanças drásticas de temperatura, como as que ocorrem no ambiente terrestre.

Em suma, os principais problemas específicos da vida terrestre dizem respeito à dessecação e à menor densidade do ar, gerando a necessidade de mecanismos para proteção da pele, mucosas (como a da boca e das narinas) e ovos, sustentação mais efetiva do corpo e detecção eficiente de estímulos sensoriais (visuais, auditivos) vindos pelo ar. Assim, as principais novidades evolutivas nos tetrápodes envolvem os seguintes sistemas:

Tegumento

- a. Perda de escamas dérmicas (ossificações dérmicas podem aparecer em alguns grupos de tetrápodes, como tartarugas, jacarés e tatus, demonstrando que a derme mantém o potencial para formar osso); espessamento da epiderme, através da proliferação das camadas mais externas, formadas por células que produzem grandes quantidades de queratina e morrem, protegendo contra a dessecação – são as escamas epidérmicas evidentes nos répteis atuais;
- b. Umidificação das mucosas: aparecimento de glândulas salivares, lacrimais, e mucosas pluricelulares na cavidade nasal.

Sistema locomotor

- a. Desenvolvimento dos membros pares (nadadeiras peitorais e pélvicas modificadas), com úmero e fêmur alongados e dirigidos lateralmente, e elementos distais formando dedos.
- b. Sustentação da coluna: modificações nas cinturas escapular (que apoia os membros anteriores) e pélvicas (posteriores), conectando firmemente os membros, bem desenvolvidos e fortes, à coluna vertebral; a cintura escapular perde sua conexão com o crânio, levando ao aparecimento do pescoço, que permite movimentos independentes da cabeça; surgem conexões mais firmes entre as vértebras, na forma de expansões articuladas.

Sistema respiratório

Perda de brânquias internas (as brânquias das larvas dos anfíbios atuais, assim como de adultos que permanecem aquáticos, são externas) e do opérculo ósseo.

Sistema circulatório

Circulação dupla (ver **Figura 4.20**) – coração com dois átrios (o seio venoso é retido, mas o cone arterial é perdido), com circulações sistêmica e pulmonar separadas e separação, parcial ou total, do sangue no ventrículo.

Sistemas sensoriais

- a. **Ouvido:** como a densidade do ar é menor que a da água, há necessidade de estruturas amplificadoras das ondas sonoras – aparecimento do ouvido médio (com tímpano e, inicialmente, um ossículo, a columela, derivada do hiomandular);
- b. **Olho:** sendo o índice de refração do ar diferente do da água, a córnea passa a funcionar como lente (na água, a luz passa diretamente pela córnea), em adição ao cristalino, que torna-se menos esférico.

Por outro lado, a julgar pelos anfíbios atuais, a reprodução manteve a dependência em relação à água, com fecundação em geral externa e ovos deixados na água ou em ambientes muito úmidos; com várias exceções, o desenvolvimento é externo e indireto. Do mesmo modo, dificuldades relacionadas à excreção também se mantêm, uma vez que a ureia, a principal excreta nitrogenada nos anfíbios atuais, requer grande quantidade de água.

4.3 Origem de Tetrapoda e tetrápodes basais

Atualmente, se aceita que os *Tetrapoda* são um grupo monofilético, ou seja, a conquista definitiva do meio terrestre pelos peixes aconteceu uma única vez na história dos vertebrados (embora com algumas reversões secundárias para a vida aquática dentro de certos grupos, como os cetáceos), originados de uma linhagem de sarcopterígeos osteolepiformes (**Figura 4.3**).

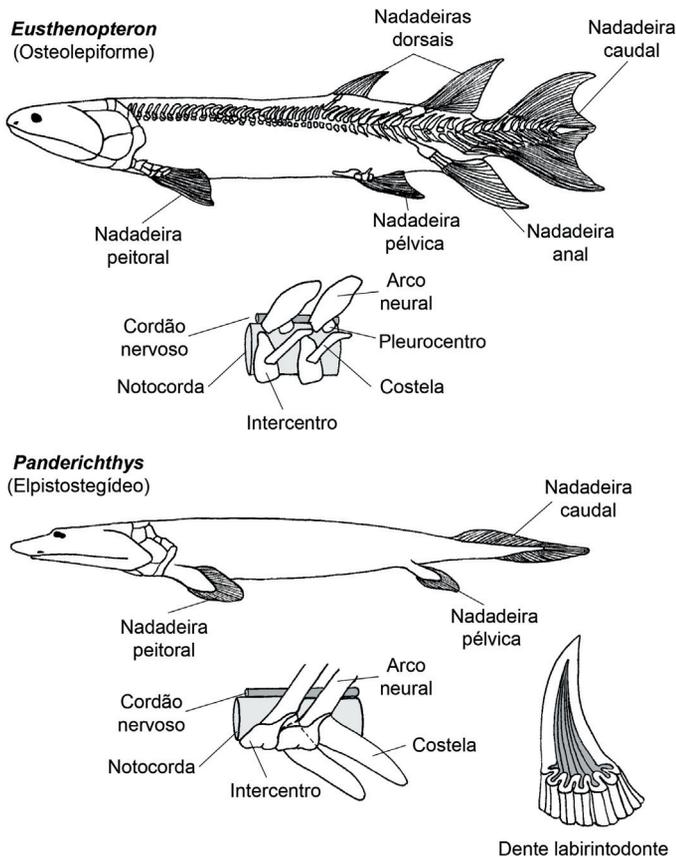
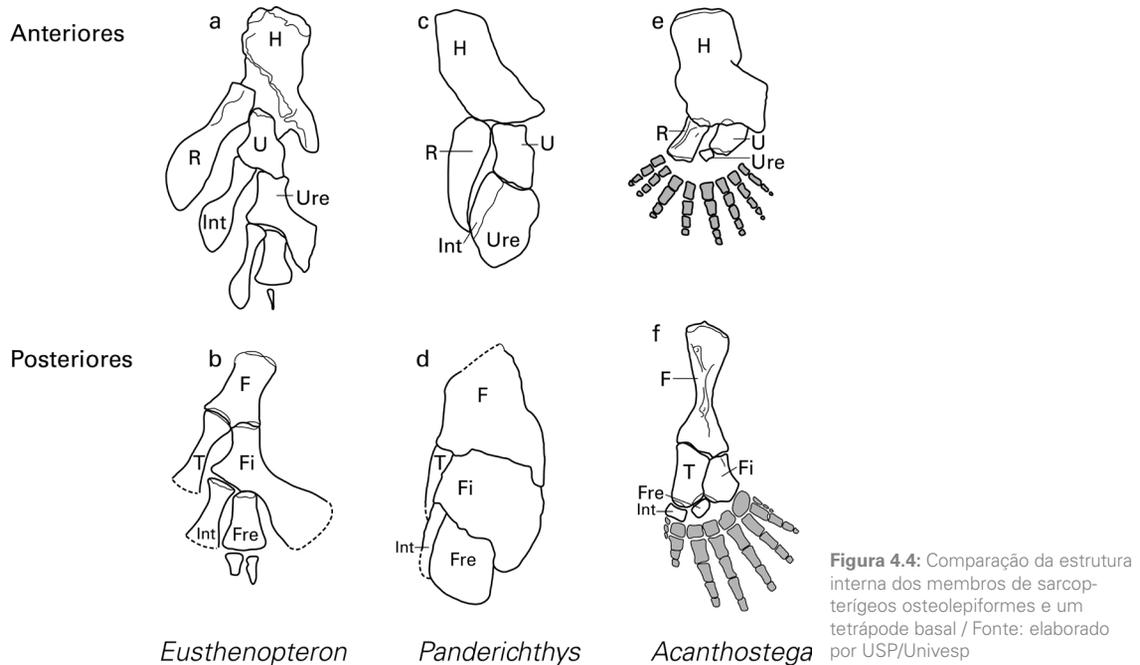


Figura 4.3: Formas de osteolepiformes: *Eusthenopteron* e *Panderichthys*, Elpistostegidae, linhagem recentemente definida de osteolepiformes, do final do Devoniano, grupo irmão mais provável dos tetrápodes / Fonte: modificado de PUGH *et al.*, 2008; elaborado por USP/Univesp

As evidências mais fortes do parentesco próximo entre osteolepiformes e *Tetrapoda* residem na estrutura das nadadeiras pares. O registro fóssil traz espécies exibindo estágios intermediários na série de transformação esperada para esses membros (**Figura 4.4**; ver também **Figura 3.2** e **3.7** do Tópico 3 – “Osteichthyes: Actinopterygii”). No entanto, isso não quer dizer que esses animais sejam os ancestrais dos tetrápodes, podendo tratar-se de linhagens irmãs destes.



Os osteolepiformes (**Figura 4.3**) eram formas grandes e robustas, com corpo cilíndrico, cabeça grande, escamas espessas, coluna vertebral resistente e dentes com dobramento labirintiforme do esmalte.

Estudos cladísticos atuais apontam como grupo irmão mais provável dos tetrápodes a linhagem *Elpistostegidae* (conhecida anteriormente por *Panderichthyidae*), que inclui os gêneros *Panderichthys* (**Figuras 4.3, 4.4** e **4.5**) e *Elpistostege*. Esses peixes apresentavam olhos dorsais, corpo achatados lateralmente, ausência de nadadeiras dorsal e anal, e costelas que se projetam ventralmente a partir da coluna e não mais dorsalmente. Possuíam corpo pesado, focinho comprido, dentes grandes; provavelmente, possuíam tanto brânquias como pulmões e eram predadores de espreita em águas rasas.

Recentemente, foi descoberta uma forma ainda mais próxima dos tetrápodes, descrita como *Tiktaalik roseae*. Esse é um exemplo altamente ilustrativo de mosaico de características primitivas e derivadas. Tratava-se de peixes relativamente grandes (+1 m; mas menores que os primeiros osteolepiformes) – *Tiktaalik* é o nome Inuit para “grande peixe de água doce”, com cabeça e corpo achatados, narinas elevadas no focinho longo (como nos primeiros tetrápodes) e olhos dorsais, lembrando a forma geral de um crocodilo. Como *Panderichthys*, esses peixes possuíam escamas dérmicas ósseas e brânquias internas bem desenvolvidas, indicando que a respiração aquática ainda era importante. Por outro lado, o opérculo ósseo foi perdido, levando à perda da conexão entre o crânio e a cintura escapular (de estrutura intermediária entre a de *Panderichthys* e dos primeiros tetrápodes) e, conseqüentemente, ao aparecimento de um pescoço. O membro peitoral de *Tiktaalik* ainda apresentava raios dérmicos, funcionando como uma nadadeira, mas esses raios eram mais curtos que em *Panderichthys*. O crânio e o esqueleto axial formavam um mosaico com características similares, por um lado, a *Panderichthys* e, por outro, e aos primeiros tetrápodes (com a região pós-orbital do crânio curta, a região do ouvido especializada e a presença de junta na nadadeira peitoral, formando um punho). A morfologia geral de *Tiktaalik* sugere que esses peixes viviam em águas rasas – os depósitos onde foram encontrados os exemplares, no ártico canadense, são típicos de riachos meândricos de terras baixas, com lagoas marginais. É interessante notar que a fauna associada inclui placodermes e vários sarcopterígeos generalizados.

Os fósseis mais antigos, conhecidos de tetrápodes, definidos como vertebrados com patas verdadeiras, definitivamente adaptadas para a marcha no meio terrestre, pertencem aos gêneros *Acanthostega* e *Ichthyostega* (Figura 4.6), animais carnívoros com 50 a 120 cm comprimento.

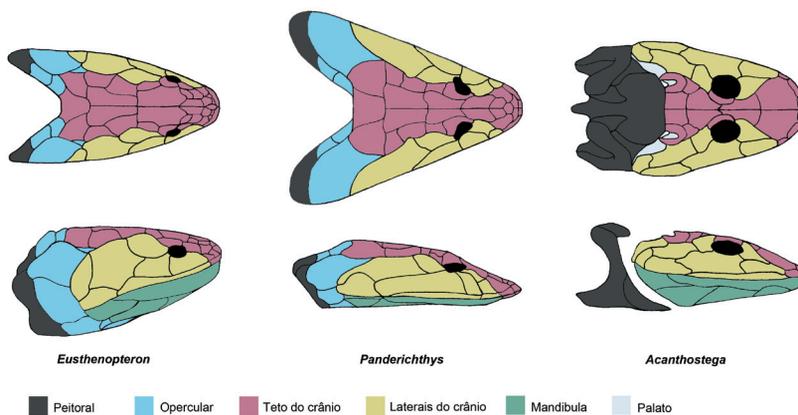


Figura 4.5: Comparação dos crânios de osteolepiformes generalizados (*Eusthenopteron*), elpistostegídeos (*Panderichthys*) e tetrápodes basais (*Acanthostega*), mostrando achatamento progressivo da cabeça, alongamento do focinho e encurtamento da região pós-orbital, perda do opérculo ósseo e olhos mais dorsais / Fonte: USP/Univesp

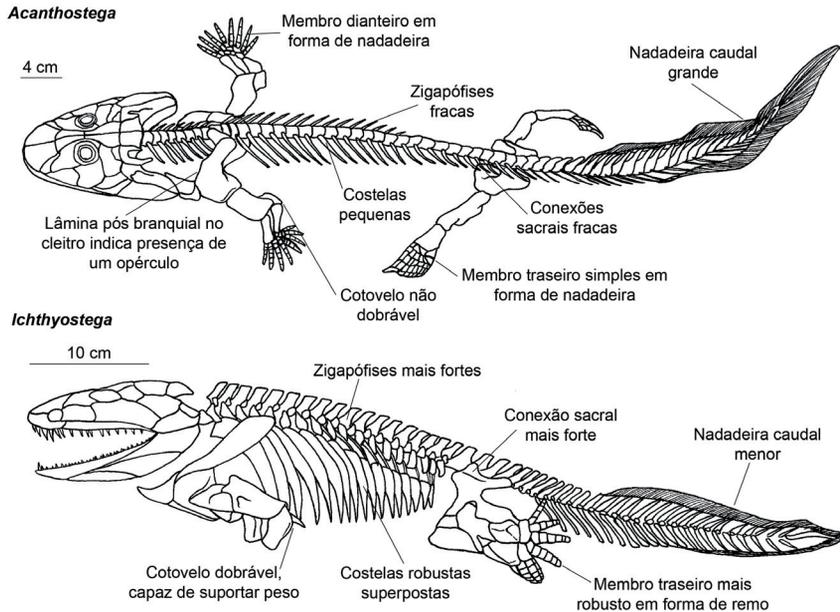


Figura 4.6: Estruturas do esqueleto de *Acanthostega* e *Ichthyostega*. Compare as zigapófises do esqueleto axial, conexão dos membros (apenas posterior em *Ichthyostega* – anteriores são desconhecidos) feita pela cintura pélvica e sacro, e costelas nas duas formas. Atente para a tendência de fortalecimento dessas estruturas, com conseqüente eficiência no suporte para locomoção. / Fonte: ROUGH *et al.*, 2008; elaborado por USP/Univesp

A despeito dos membros robustos e desprovidos de raios dérmicos, há evidências de que esses animais ainda viviam pelo menos parcialmente associados à água. Tais evidências incluem a estrutura da cauda, ainda com raios dérmicos e bem adaptada para a natação, e a presença de sulco ventral nos ossos que alojariam arcos aórticos, indicando a presença de brânquias internas. Essas informações levantam um ponto quase contraditório à primeira vista, uma vez que evidenciam membros fortes e estruturas capazes de sustentar a locomoção em terra firme, ao mesmo tempo que a presença de brânquias indica trocas gasosas na água.

Curiosamente, os fósseis mais antigos de *Tetrapoda* apresentavam mais de cinco dedos (polidactilia): *Acanthostega* – 8 dedos; *Ichthyostega* – 7 dedos; *Tulerpeton* (fóssil encontrado na Rússia) – 6 dedos.

É tentador pensar em *Tiktaalik* como o elo perdido entre peixes e tetrápodes, na linhagem direta de ancestralidade destes, que incluiria ainda uma sucessão de formas intermediárias quanto ao número de dedos, perdidos progressivamente até chegar à forma com cinco dedos (pentadáctila). No entanto, muito recentemente, em 2010, foi publicado o registro de pegadas de tetrápodes pentadáctilos de sedimentos tidais poloneses, datado de 395 milhões de anos, ou seja, 10 milhões de anos mais antigas que os elpistostegídeos mais antigos conhecidos e 18 milhões mais antigas que os fósseis mais antigos de tetrápodes. Isso mostra que tanto as linhagens que originaram *Panderichthys*, *Tiktaalik* e *Elpistostege*, entre os peixes, como aquelas que deram

origem a anfíbios polidáctilos, como *Acanthostega*, *Ichthyostega* e *Tulerpeton*, foram contemporâneas com aquela que originou os tetrápodes modernos, pentadáctilos (**Figura 4.7**). Ou seja, a origem dos *Tetrapoda*, ao que tudo indica ocorrida no então continente euro-americano, é bem mais antiga do que se pensava anteriormente.

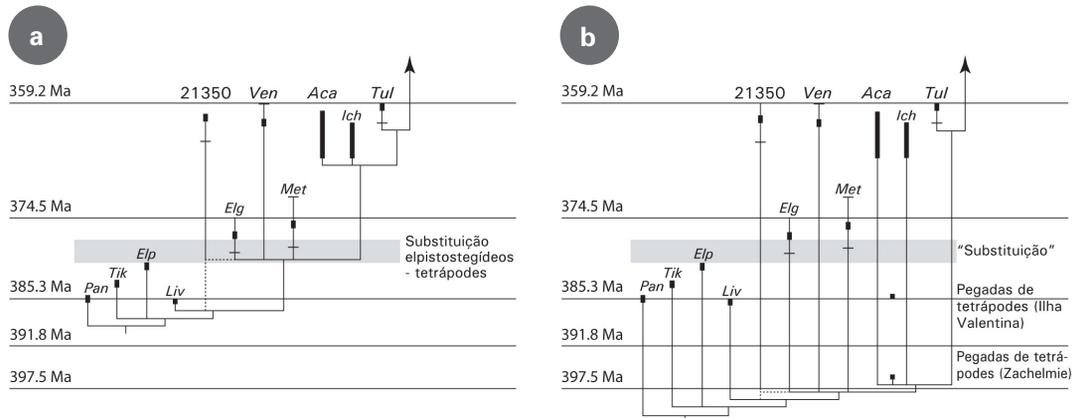


Figura 4.7: a. Filogenia de elpistostegídeos e tetrápodes basais, associada à estratigrafia do Devoniano. A faixa cinza indica a substituição dos elpistostegídeos pelos tetrápodes, segundo sugerido pelo registro fóssil. b. Efeito da adição das pegadas de tetrápodes pentadáctilos, mostrando que a origem de todas essas linhagens é muito antiga e que a referida “substituição” é, na realidade, um artefato na escassez de fósseis. Pan, Panderichthys; Tik, Tiktaalik; Elp, Elpistostege; Liv, Livoniana; Elg, Elginerpeton; Ven, Ventastega; Met, Metaxygnathus; Aca, Acanthostega; Ich, Ichthyostega; Tul, Tulerpeton. / Fonte: modificado de NIEDZWIEDZKI *et al.*, 2010; elaborado por USP/Univesp

4.4 Anfíbio do paleozoico

No início de sua evolução, os anfíbios eram animais muito diferentes dos atuais, grandes, pesados, com patas robustas e um crânio maciço achatado, com focinho longo e muitos ossos, herança de seus ancestrais osteolepiformes. Eram animais marchadores, que deviam deslocar-se lentamente em um ambiente desprovido de grandes predadores. Imagina-se que apresentavam uma pele espessa, altamente queratinizada, como nos répteis que conhecemos, para proteção contra o dessecamento.

A grande irradiação adaptativa dos tetrápodes não *Amniota* (*Amniota* são os répteis e linhagens derivadas – aves e mamíferos) ocorreu entre o Devoniano superior e o Jurássico inferior, compreendendo cerca de 150 milhões de anos. As principais linhagens da Era Paleozoica (**Figura 4.8**) são os *Temnospondyli*, os tetrápodes mais diversificados do Paleozoico (**Figura 4.9**), e os *Reptiliomorpha* (**Figura 4.10**), ambos de porte médio a grande e com dentes labirintodentes, como nos

osteolepiformes (frequentemente esse grupo é referido como anfíbios labirintodontes, nome inadequado, pois se trata de um grupo parafilético, e o tipo de dentição é plesiomórfico para *Tetrapoda*), e os bizarros *Lepospondyli*, pequenos e de afinidades desconhecidas (Figura 4.11).

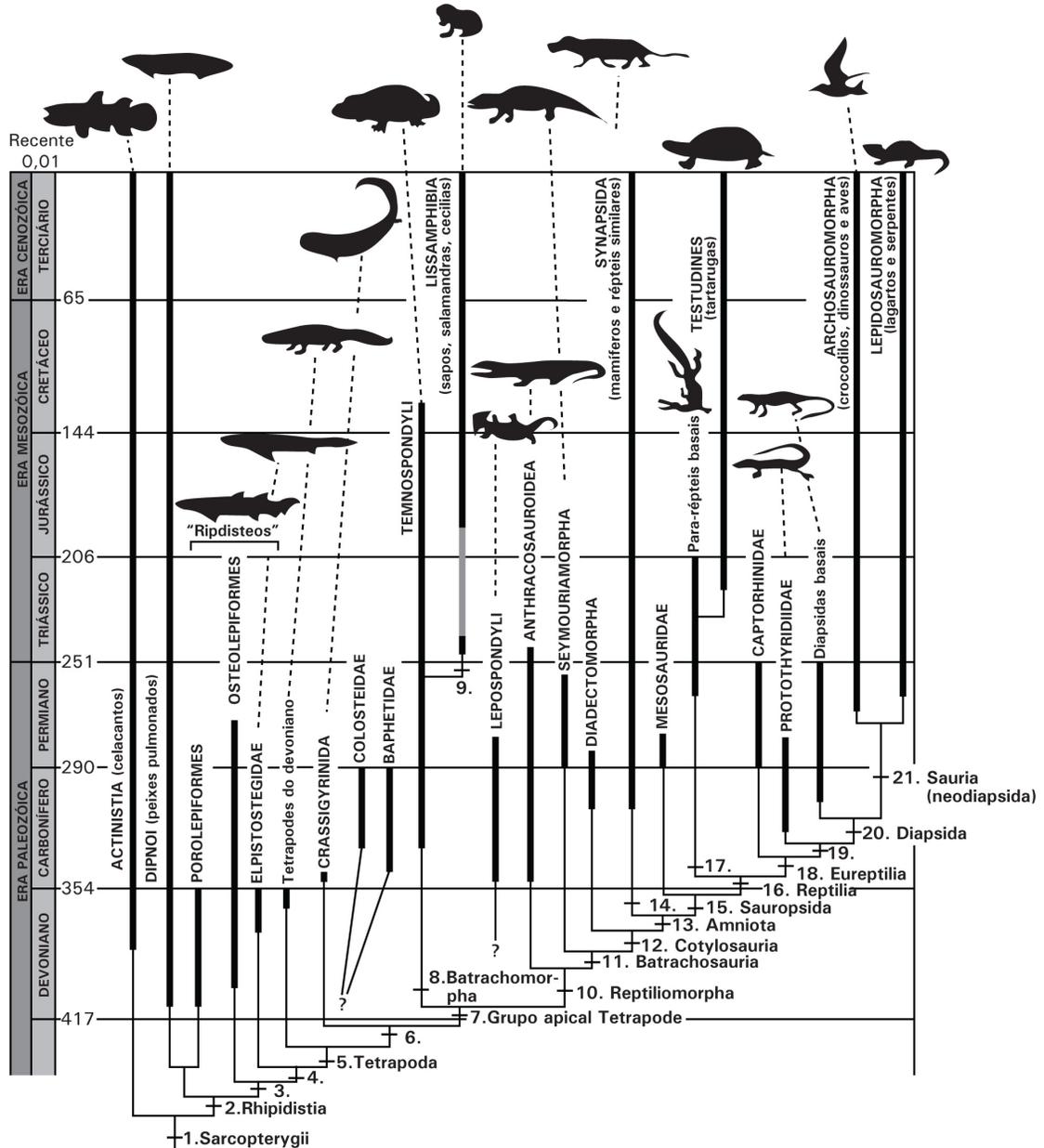


Figura 4.8: Proposta de relações filogenéticas entre grupos de peixes sarcopterygeos e tetrápodes. As barras verticais indicam a duração de ocorrência dos grupos. / Fonte: modificado de PUGH *et al.*, 2008; elaborado por USP/Univesp

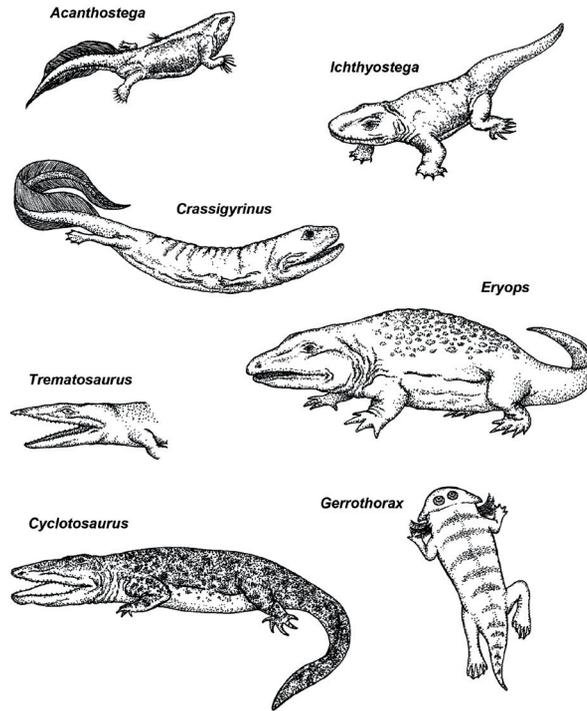


Figura 4.9: Diversidade dos tetrápodes basais e anfíbios Temnospondyli. / Fonte: modificado de ROUGH *et al*, 2008; elaborado por USP/Univesp

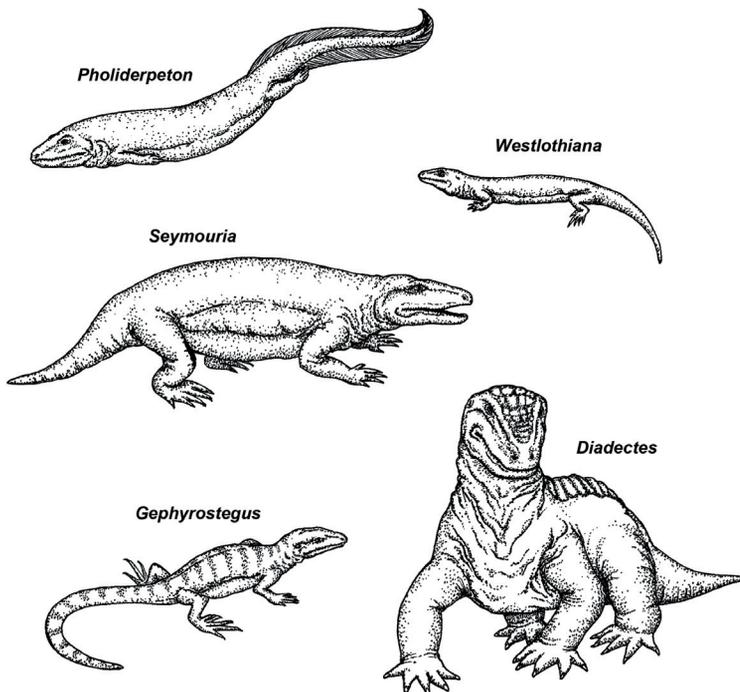


Figura 4.10: Diversidade de anfíbios Reptiliomorpha / Fonte: modificado de ROUGH *et al*, 2008; elaborado por USP/Univesp

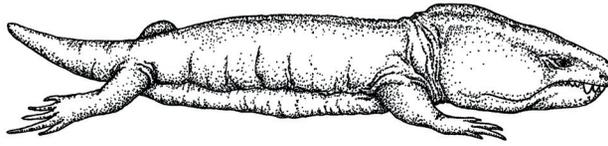
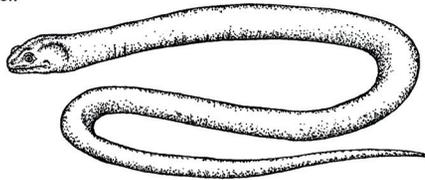
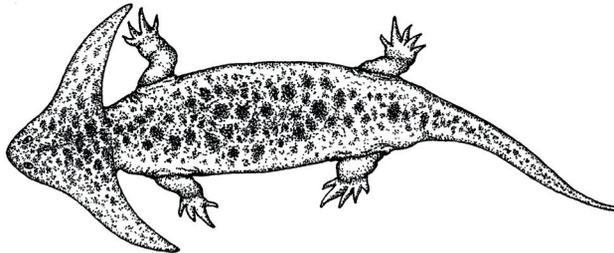
Pantylus*Ophiderpeton**Diplocaulus*

Figura 4.11:
Anfíbios
Lepospondyli. /
Fonte: modificado
de Rought *et al.*,
2008; elaborado
por USP/Univesp

A linhagem *Reptiliomorpha* abrange parte dos anfíbios e os *Amniota*. Os ancestrais dos *Amniota* apareceram no final do Carbonífero, como animais pequenos e ágeis, com características do esqueleto e maxilas que indicam terem sido predadores de invertebrados terrestres. Ao final do Permiano e no Triássico (ver **Figura 1.20** do Tópico 1 - “Origem, evolução e filogenia de Chordata e Craniata”), os tetrápodes não *Amniota* tiveram uma redução importante em diversidade, de forma que, no início do Cenozoico, as formas sobreviventes são os anfíbios atuais.

4.5 Anfíbios atuais: *Lissamphibia*

Os anfíbios atuais, reunidos no clado *Lissamphibia*, compreendem formas bem distintas morfo e biologicamente, reunidas em três ordens monofiléticas: *Urodela* (salamandras), *Anura* (sapos, rãs e pererecas) e *Gymnophiona* (cobras-cegas, cecílias). Apesar das diferenças, não há dúvidas do monofiletismo dos *Lissamphibia*, com base em uma série de sinapomorfias:

- dentes pedicelados;
- presença, no ouvido médio, de um ossículo adicional, além da columela, denominado opérculo, de estrutura única que possui uma conexão muscular com a supraescápula da cintura peitoral (ausente em cecílias);
- *papilla amphibiorum*: mancha especial de epitélio sensorial do ouvido interno, que recebe vibrações pelo aparato opercular;
- columela dirigida dorsolateralmente;
- corpos gordurosos se desenvolvem do tecido germinativo que também origina as gônadas;
- pele com glândulas mucosas e de veneno;
- bastonetes verdes: ausentes em cecílias, cujos olhos são reduzidos em virtude dos hábitos fossoriais;
- estrutura especial do músculo que eleva os olhos;
- costelas curtas e retas, que não circundam o tronco: em tetrápodes basais, são longas, robustas e circundam o corpo;
- dois côndilos occipitais que se articulam com duas depressões da primeira vértebra cervical, o atlas - a condição plesiomórfica é um côndilo occipital (alguns *Temnospondyli* também têm dois côndilos);
- grande redução nos ossos cranianos, com várias perdas;
- mecanismos respiratórios incomuns: grande dependência da respiração cutânea, utilização de uma bomba bucofaringeana para ventilação dos pulmões;
- pele fina e bem vascularizada, sem escamas epidérmicas queratinizadas, com muitas glândulas de muco, responsáveis pela manutenção da umidade da pele, bem como permeabilidade a água e gases, fundamentais para as trocas gasosas na respiração cutânea, que é muito importante nesse grupo.

Os fósseis mais antigos conhecidos de lissanfíbios datam do Triássico (250 milhões de anos), tratando-se já de um anuro reconhecível, o que mostra que a origem e diversificação inicial da linhagem que originou os anfíbios modernos é muito antiga. Ainda há muitas dúvidas quanto ao grupo de anfíbios paleozoicos que deu origem aos *Lissamphibia*. Alguns autores modernos defendem essa origem a partir de *Lepospondyli*, mas este é aparentemente um grupo parafilético. O mais aceito é a origem a partir de uma linhagem de *Temnospondyli*. Quanto às relações das três ordens de *Lissamphibia* entre si, a tendência hoje em dia, baseada no exame das espécies atuais, é considerar *Gymnophiona* como o grupo mais basal, irmão de *Urodela* + *Anura*.

4.6 *Lissamphibia*: diversidade

Os *Lissamphibia*, com quase 7.000 espécies reconhecidas atualmente, reúne animais especializados, pequenos (redução de tamanho em relação aos grupos ancestrais) e de pele fina (mecanismo diferente de proteção da pele), em três agrupamentos bem distintos em termos de morfologia: os *Urodela* (salamandras), que retêm a forma do corpo generalizada dos tetrápodes), os *Anura* (sapos, rãs e pererecas), saltadores, e os *Gymnophiona* (cobras-cegas), fossoriais.

É interessante notar que, em termos de diversidade de espécies (mas não em disparidade morfológica e ecológica – ver Tópico 7), os lissanfíbios ultrapassam os mamíferos, com cerca de 5.500 espécies atuais, tornando questionável a referência à nossa como a Era dos Mamíferos. Tal diversidade está associada basicamente à diversidade de modos reprodutivos nos lissanfíbios – pelo menos 40 –, uma vez que, do ponto de vista dos nichos alimentares, o grupo, basicamente carnívoro, é relativamente homogêneo.

A característica biológica dos anfíbios mais prontamente apontada pelas pessoas em geral é a metamorfose, ou seja, a ocorrência de um estágio larval, no caso aquático, bem diferente dos adultos terrestres. O caso exemplar, conhecido amplamente, é o do sapo cururu, gênero *Bufo*, ovíparo, com girinos aquáticos de cor preta, bentônicos, raspadores de perifiton (filme de algas e outros organismos que cobrem substratos submersos), com brânquias externas (que, nos estágios larvais posteriores, são cobertas por uma dobra de pele). Quando o girino atinge um determinado estágio, hormônios secretados pela tireoide desencadeiam a metamorfose, durante a qual são perdidas as brânquias e a cauda por reabsorção, e patas se desenvolvem, levando à transformação em um adulto invertívoro (comedor de invertebrados). Esse, no entanto, é apenas um modo reprodutivo entre os mais de 40 apresentados pelos diversos anfíbios modernos.

Supõe-se que a metamorfose, com larvas aquáticas e adultos terrestres, seja um caráter primitivo dentro dos *Lissamphibia*. Uma importante vantagem seria evitar competição intraespecífica entre indivíduos em diferentes fases do ciclo de vida; a desvantagem óbvia é a dependência de corpos d'água para a reprodução. A partir dessa estratégia básica do ciclo de vida, evoluíram várias vezes, nas três ordens, outras modalidades reprodutivas, que incluem casos de fecundação interna, oviparidade, com várias modalidades de cuidado parental, e viviparidade com diferentes modos de alimentação interna dos embriões. Os ovos podem ser colocados diretamente na água, ou em folhas sobre esta (assim que eclodem, as larvas caem na água) ou mesmo

em ninhos terrestres de espuma, que mantêm a umidade. Observa-se uma grande variedade ecológica nas larvas das diferentes espécies (os girinos que conhecemos são apenas um entre muitos casos): lóaticas, lênticas, bentônicas, nectônicas/pelágicas, em filme d'água, comendo ou não (estes vivem do vitelo), a qual reflete diferenças na morfologia (forma do corpo, posição da boca etc.). Nas três ordens, há espécies com adultos aquáticos, neotênicos (neotenia é a retenção de características juvenis nos adultos, no caso aquelas relacionadas à vida aquática, como as brânquias externas).

4.6.1 Urodela (= Caudata)

Os *Urodela* (**Figura 4.12**), com mais de 600 espécies, retiveram o padrão tetrápode geral, com tronco e cauda alongados, a maioria com quatro patas funcionais, mas há casos de redução e mesmo de perda das patas posteriores, como ocorre em alguns grupos aquáticos. Ocorrem predominantemente no hemisfério norte, e a maior diversidade encontra-se na América do Norte e Central. No Brasil, no entanto, há apenas duas espécies do gênero *Bolitoglossa*, amazônico. A maioria é terrestre, normalmente associada a ambientes úmidos, mas vários grupos adaptaram-se secundariamente à vida aquática, através de neotenia. São em geral pequenas, com até 30 cm de comprimento, mas as salamandras gigantes do Japão e da China ultrapassam um metro, sendo assim os maiores lissanfíbios conhecidos.

A locomoção por movimentos laterais do corpo (reminiscentes dos movimentos ondulatórios dos peixes), utilizando as patas como apoio no substrato, indica como devem ter se locomovido os primeiros tetrápodes.

Alguns grupos, com destaque para os *Plethodontidae*, a família de salamandras com maior número de espécies (e que incluem as espécies brasileiras), perderam os pulmões.

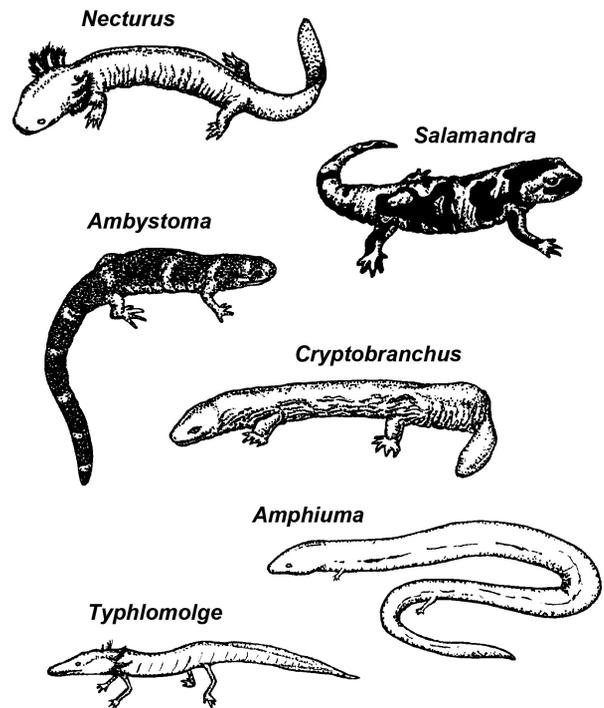


Figura 4.12: Diversidade de salamandras / Fonte: modificado de Pough *et al.*, 2008; elaborado por USP/Univesp

Dessa forma, o aparelho hiobranquial, responsável pela movimentação do assoalho da boca que promove a entrada de ar para os pulmões, ficou livre dessa função, passando a sustentar exclusivamente a língua, que pode ser projetada para bem longe, aumentando a eficiência na captura das presas (**Figura 4.19**).

A neotenia é comum nas salamandras, aparecendo independentemente em diferentes grupos, incluindo duas linhagens com espécies exclusivamente subterrâneas (troglóbias), e resultando em adultos aquáticos, com brânquias externas e sistema de linha lateral, sem pálpebras e com padrões dentários juvenis.



Assista ao vídeo que mostra um Urodela neotênico, o axolotl, em: <http://youtu.be/mRpxvj2ZYtw>

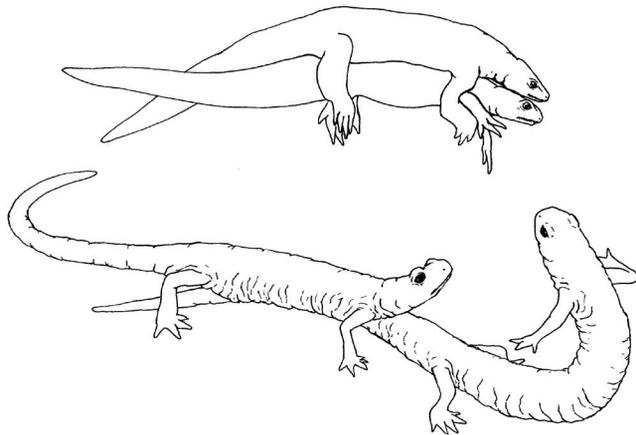


Figura 4.13: Transferência de espermatóforos em Urodela /
Fonte: elaborado por Filipe Gudín

Algumas salamandras, principalmente as aquáticas, mantêm a fecundação externa, mas a maioria têm fecundação interna, não por cópula e sim por transferência de espermatóforos (pacote de espermatozoides), depositados no substrato pelo macho, para a fêmea, que se posiciona sobre ele, recolhendo-o em sua cloaca (**Figura 4.13**). A maioria é ovípara.

Experimentos em laboratório mostraram comportamentos sociais, de corte e de forrageio complexos, com

marcação de território e reconhecimento de odores entre animais familiares, e preferência por presas que garantam a máxima ingestão de energia por captura.

4.6.2 Anura (= Salientia)

Constituem o maior grupo de *Lissamphibia*, com quase 6.000 espécies reconhecidas, entre sapos, rãs e pererecas, de morfologia relativamente homogênea – corpo curto, cabeça grande,

quatro membros bem desenvolvidos e sem cauda (daí o nome do grupo) – em função da especialização para o salto, condição plesiomórfica dentro do grupo. O esqueleto (**Figura 4.14**)

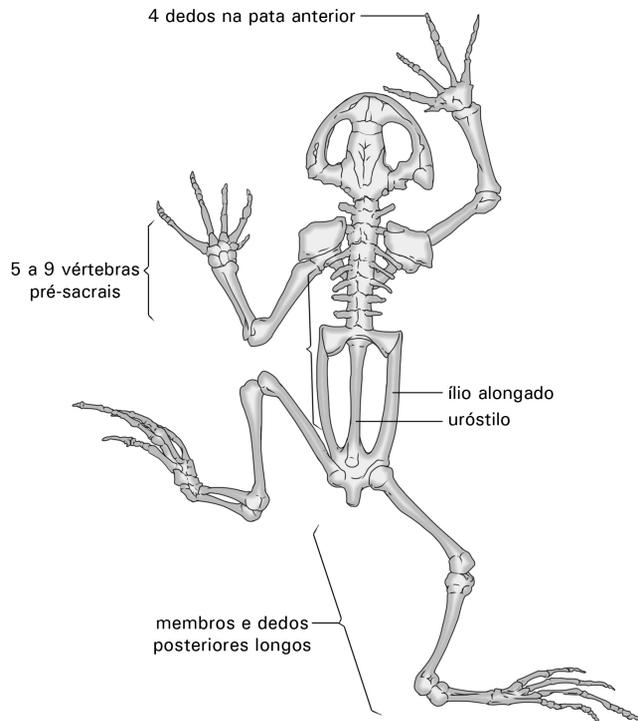


Figura 4.14: Esqueleto de um anuro, mostrando adaptações ao salto, como o encurtamento do corpo, o alongamento do ílio e a fusão das vértebras mais caudais, formando o uróstilo / Fonte: modificado de Pough *et al*, 2008; elaborado por USP/Univesp

mostra bem essa adaptação locomotora extrema: as patas posteriores são longas, musculosas, com tíbia e fíbula fundidas, dando resistência aos membros; as patas anteriores são curtas e fortes e a cintura peitoral é flexível para absorver o impacto da aterrissagem; a coluna vertebral é curta e as vértebras posteriores são fundidas, formando o uróstilo. O crânio apresenta redução no número de ossos, o que diminui o peso. Os olhos, localizados anteriormente na cabeça, são grandes e permitem visão binocular, importante para avaliar a distância em relação a uma presa, condição essencial para a predação por projeção da língua (**Figura 4.19**).

A partir da forma saltadora terrestre, evoluíram espécies aquáticas (como os pipídeos) e semiaquáticas (como as rãs), com grandes pés com membranas

interdigitais desenvolvidas; arborícolas (como as pererecas), com cabeça móvel e olhos grandes, cintura fina e pernas longas, podendo escalar de modo quadrúpede, geralmente com discos digitais aumentados, onde glândulas mucosas associadas secretam uma solução viscosa, que ajuda a prendê-las à superfície (não são ventosas, ao contrário do que muitos pensam); fossoriais, de corpo curto e globoso, patas curtas, cabeça pequena e pontuda (**Figura 4.15**). Porém, os anfíbios mais familiares são os chamados sapos (*cururus*, família *Bufo*), terrestres, de pele áspera, corpo pesado, pernas relativamente curtas, geralmente locomovendo-se por saltos curtos. A principal defesa desses sapos, relativamente lentos, são as glândulas de veneno da pele, que se concentram atrás da cabeça, formando as glândulas parotóides, típicas da família.

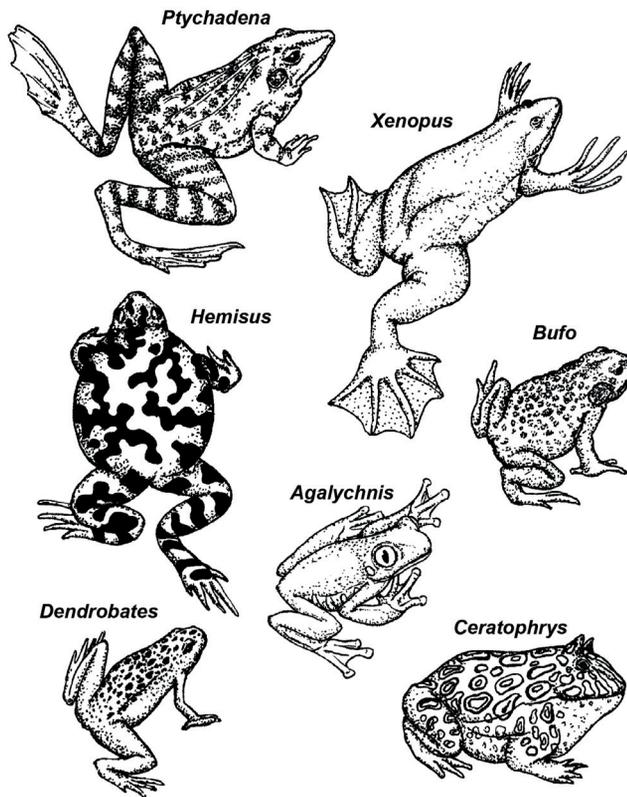


Figura 4.15: Diversidade de Anura / Fonte: modificado PUGH *et al.*, 2008; elaborado por USP/Univesp



Para conhecer mais sobre a diversidade de Anura, visite o site: www.ib.usp.br/trefaut/galerias.

Os *Anura* apresentam comportamentos elaborados de corte, que podem incluir vocalizações, exibições visuais e feromônios. De fato, os anuros são bem conhecidos pelo canto dos machos, que serve não apenas para atrair o maior número possível de fêmeas e afastar machos competidores (defesa de território reprodutivo), como também para alertar sobre intrusos, defender territórios alimentares e em outros tipos de interações. Note-se que salamandras e cecílias não vocalizam.

A fecundação é em geral externa, porém há casos de fecundação interna. Há variadas modalidades de cuidado parental (**Figura 4.16**), que pode ser praticado pelo macho ou pela fêmea, e inclui estratégias extremas, como a incubação no saco vocal do macho ou nas costas da fêmea, com os ovos em dobras de pele semelhantes a um marsúpio, ou mesmo imersos na pele.

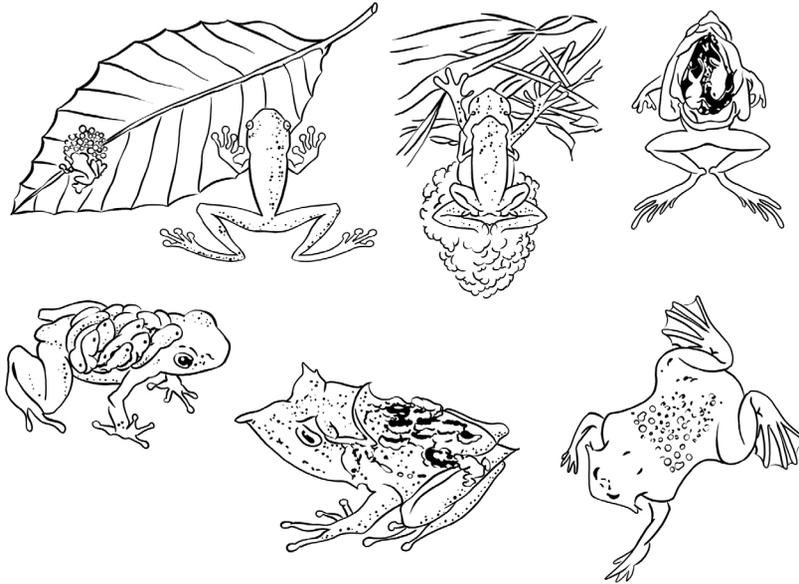


Figura 4.16: Cuidado parental e desenvolvimento dos ovos em Anura / Fonte: modificado de Pough *et al*, 2008; elaborado por USP/Univesp



Um exemplo de **reprodução em anuros** pode ser visto no vídeo:

<http://youtu.be/OZkGfh1V-e8>

4.6.3 Gymnophiona (= Apoda)

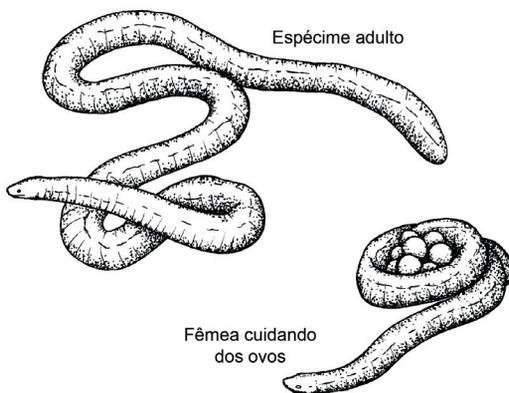


Figura 4.17: Exemplos de Gymnophiona / Fonte: modificado de Pough *et al*, 2008; elaborado por USP/Univesp

Os *Gymnophiona*, representados pelas cecílias ou cobras-cegas (**Figura 4.17**), constituem o grupo menos conhecido entre os *Lissamphibia*. São animais alongados e sem patas (ápodes), de hábitos escavadores ou aquáticos, com mais de 180 espécies conhecidas, têm distribuição circum-tropical.

O corpo é circundado por dobras dérmicas, formando anéis visíveis, que se sobrepõem às vértebras e aos septos musculares refletindo a segmentação do corpo. Algumas espécies têm escamas dérmicas, ósseas, embebidas profundamente na pele. Os olhos

são recobertos por tegumento (permitindo detecção de luz e sombra) ou até por tecido ósseo, podendo ainda estar ausentes – a regressão ocular é um fenômeno frequente em animais que vivem sob a terra. Possuem um par de tentáculos sensoriais prostráteis entre os olhos e as narinas, movimentados por músculos oculares modificados. Alimentam-se de presas pequenas ou alongadas, tais como minhocas, cupins e larvas e adultos de outros insetos, encontradas nos túneis que escavam com movimentos da cabeça – o crânio é bastante sólido, com ossos fundidos.

As cecílias caracterizam-se pela presença de órgão copulador no macho, formado por uma expansão da cloaca – a fecundação é, portanto, sempre interna. Algumas espécies são ovíparas, podendo incubar os ovos, sendo que os embriões das espécies terrestres têm brânquias longas e filamentosas e os embriões das espécies aquáticas têm brânquias saculiformes. Porém, a maioria é vivípara, os jovens nascendo com 30 a 60% do comprimento da mãe. Nesse caso, depois que eclodem dentro da mãe, os jovens terminam seu desenvolvimento obtendo nutrientes por raspagem das paredes dos ovidutos (esse comportamento de raspagem de tecidos da pele da mãe pode continuar após o nascimento), ou até mesmo os mais desenvolvidos comem os menos desenvolvidos – caso de canibalismo intrauterino, também observado em alguns elasmobrânquios.



Assista ao vídeo em que aparecem **cecílias aquáticas e anuros Pipidae** em:
<http://youtu.be/buFGiGlqpa8>

Conheça um pouco da reprodução em **cecílias aquáticas** assistindo ao vídeo
<http://youtu.be/11AfOTR9tY4>



Agora é a sua vez...
 Realize a **atividade on-line 1**

4.7 Anfíbios atuais: anatomia e funcionamento

A respiração cutânea, de grande importância para lissanfíbios em geral, e exclusiva em alguns grupos, implica a necessidade de manutenção da pele úmida, uma vez que, para ser absorvido, o oxigênio deve estar dissolvido; a queratinização das camadas mais externas da epiderme é, portanto, mínima. Assim, a pele dos anfíbios atuais caracteriza-se pela grande quantidade de glândulas

pluricelulares, que são de dois tipos (**Figura 4.18**): mucosas, para manter a umidade da pele, e serosas, que são as glândulas de veneno, para proteção. Estas podem concentrar-se em algumas regiões do corpo, formando, por exemplo, as glândulas parotóides. Há uma grande variedade de

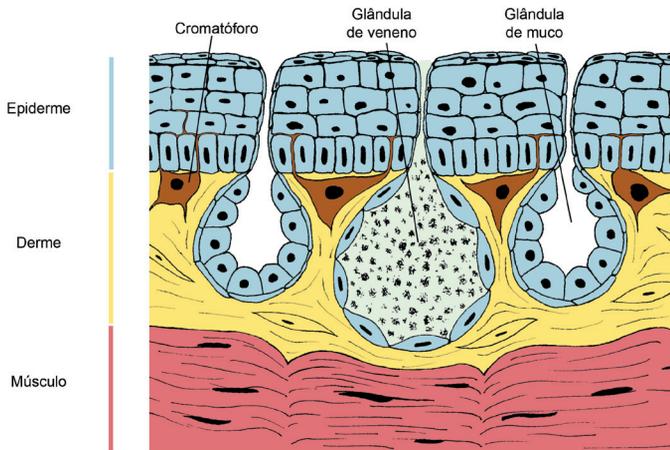


Figura 4.18: Corte transversal da pele de anfíbio mostrando as glândulas mucosas (conteúdo hialino) e serosas (conteúdo granular) / Fonte: modificado de HICKMAN *et al*, 2008; elaborado por USP/Univesp.

substâncias tóxicas (venenos) de defesa – pelo menos 9 tipos –, algumas mais potentes que outras. Algumas espécies produzem veneno extremamente potente, como é o caso dos sapinhos *Dendrobatidae*, cuja coloração viva, de advertência, faz parte da defesa por aposematismo – o predador, uma vez experimentando os efeitos tóxicos da presa, passa a evitar indivíduos semelhantes.

A importância relativa da respiração cutânea, bucofáringea e pulmonar varia bastante entre famílias *Bufonidae*,

Ranidae, *Hylidae*: 60 a 70% pulmonar. Em salamandras, a cutânea, em geral, é a mais importante, havendo casos de perda de pulmões, como em *Plethodontidae* (incluindo a brasileira) – cutânea, com contribuição da bucofáringea (10 a 20%).

Conforme mencionado, os lissanfíbios adultos são carnívoros, em geral invertívoros, sendo que espécies de maior porte podem predar outros vertebrados. A captura das presas em urodelos e anuros faz-se por projeção da língua pegajosa (muitas glândulas mucosas na boca) – nos anuros, a língua prende-se anteriormente na mandíbula (**Figura 4.19**), enquanto que, nas salamandras, a língua prende-se posteriormente, como nos demais tetrápodes. As formas aquáticas engolem o alimento por sucção, como é o caso dos anuros pipídeos.

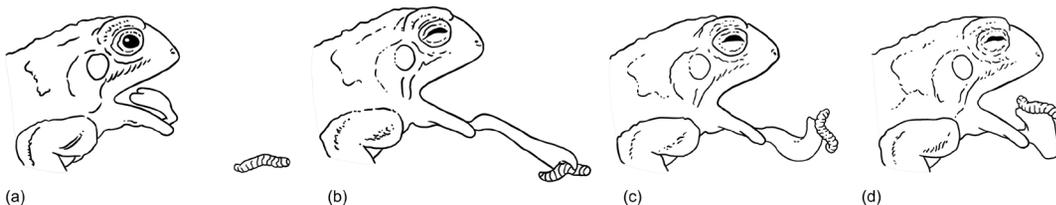


Figura 4.19: Captura de presa por Anura através da protração da língua. / Fonte: modificado de POUGH *et al*, 2008; elaborado por USP/Univesp

A vida terrestre levou a modificações importantes no sistema cardiovascular. O coração dos tetrápodes tem, como característica, dois átrios, recebendo sangue respectivamente do corpo (átrio direito, via seio venoso) e dos pulmões (átrio esquerdo). O seio venoso, presente nos

peixes, é retido nos anfíbios (**Figura 4.20**), recebendo sangue venoso das veias cavas anteriores (cabeça e membros anteriores) e posterior (resto do corpo); o átrio esquerdo recebe sangue oxigenado nos pulmões. Dos átrios, o sangue vai para o ventrículo único, mas a mistura de sangue é minimizada pela presença de trabéculas (**Figura 4.20**).

Artérias são vasos de paredes grossas, bem musculares, que distribuem o sangue que sai, sob pressão, do coração; veias são vasos de paredes finas, que recolhem o sangue que passou pelos capilares e chegam ao coração com baixa pressão.

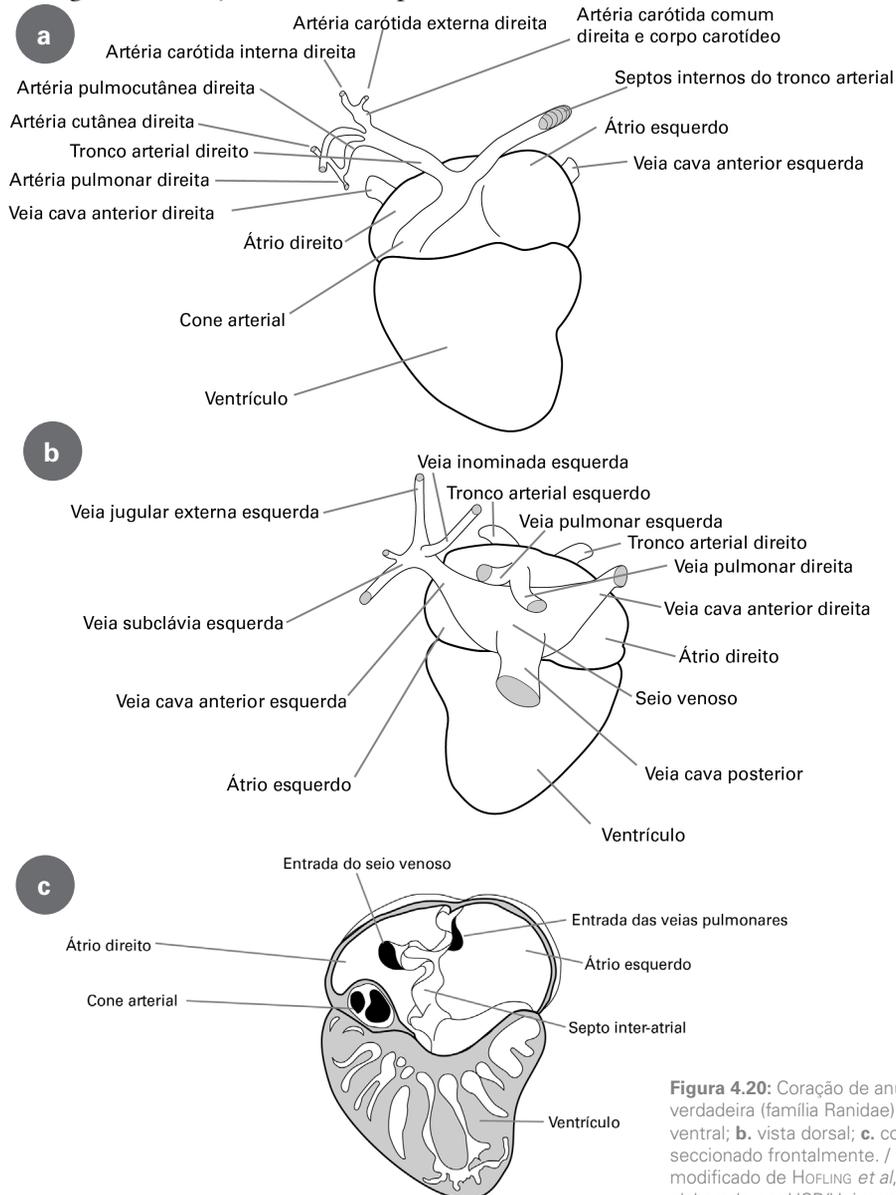


Figura 4.20: Coração de anuro, rã verdadeira (família Ranidae). **a.** vista ventral; **b.** vista dorsal; **c.** coração seccionado frontalmente. / Fonte: modificado de HOFLING *et al*, 1995; elaborado por USP/Univesp

A **Figura 4.21** mostra a evolução dos arcos aórticos nos vertebrados a partir da condição observada em peixes. Os principais passos levando à circulação dupla dos tetrápodes podem ser resumidos da seguinte forma: perda dos arcos I e II (mostrada em D); perda da conexão dorsal entre arcos III e IV (E), III dando carótidas e IV, o arco sistêmico (aorta propriamente dita de mamíferos e aves), e da conexão do arco VI com o pulmão; perda do arco V e da conexão do VI com o arco sistêmico (F), de modo a separar completamente a circulação pulmonar.

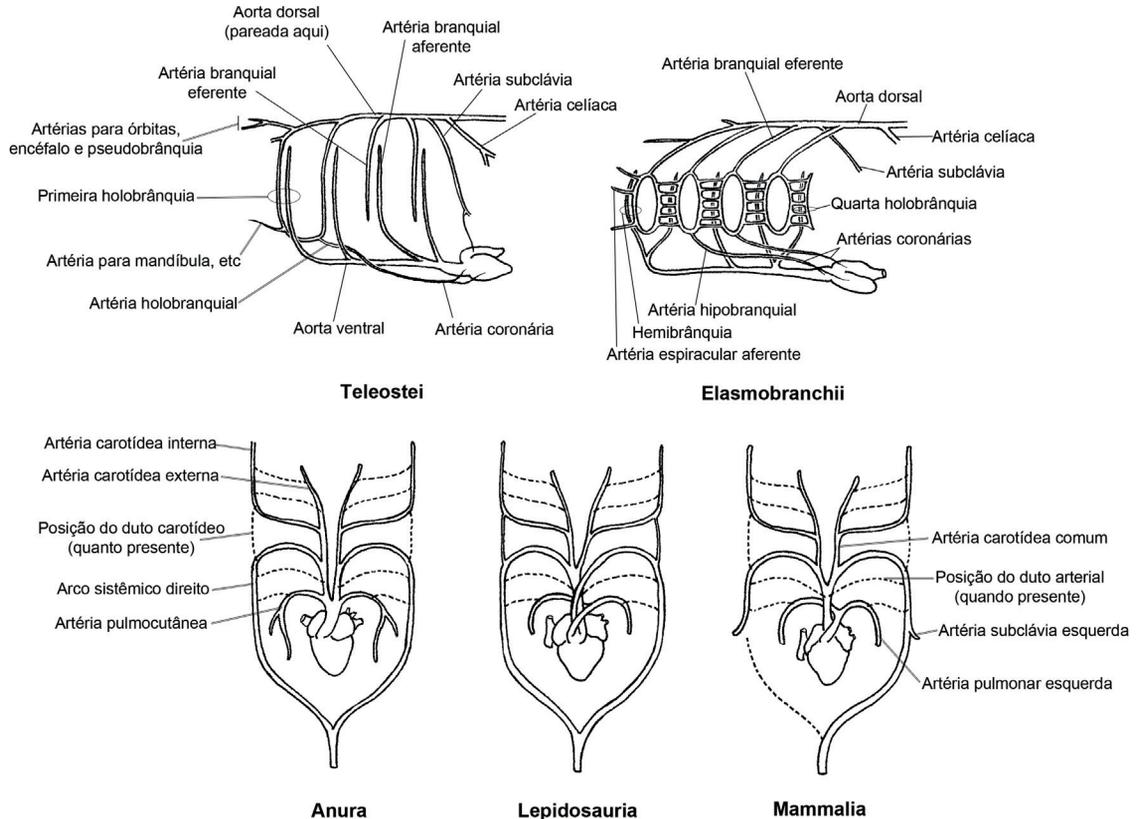


Figura 4.21: Evolução dos arcos aórticos nos vertebrados / Fonte: modificado de HILDEBRAND, 1974; elaborado por USP/Univesp

Como acima mencionado, para viabilizar uma audição eficiente no meio terrestre, foram selecionadas mudanças no ouvido, com o aparecimento do ouvido médio a partir do espiráculo dos peixes: com a fusão da maxila superior ao crânio nos *Tetrapoda* (**Figura 4.5**), o hiomandibular foi liberado da função de suspensão das maxilas, tendo-se modificado de forma a transmitir os sons amplificados no tímpano (membrana que corresponde à fenda do espiráculo, esboçada nos embriões, mas sem se romper nos tetrápodes) para o ouvido interno (**Figura 4.22**).

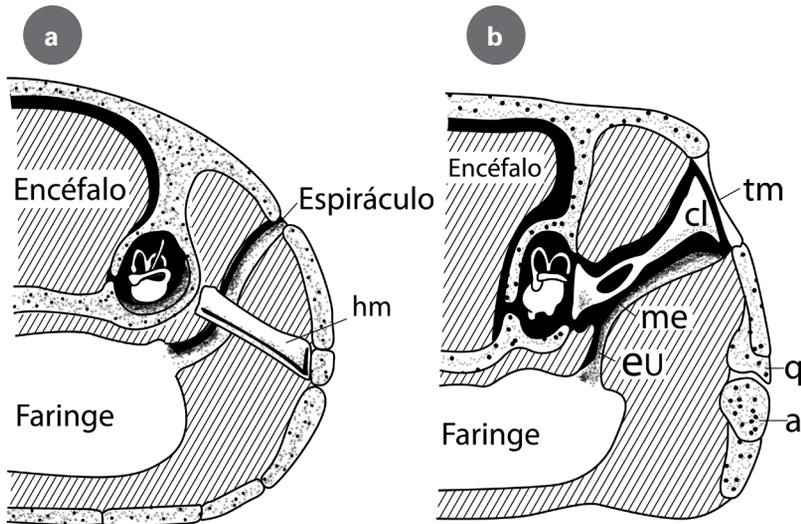


Figura 4.22: a. Região do espiráculo em peixes, mostrando o hiomandibular (hm) e o ouvido interno. b. Região homóloga em um tetrápode, mostrando ouvido médio (me) e interno. **tm** = tímpano; **cl** = columela; **q** = osso quadrado; **a** = osso articular, **eu** = trompa de Eustáquio / Fonte: modificado de ROMER & PARSONS, 1981; elaborado por USP/Univesp



Agora é a sua vez...

Os anfíbios estão entre os grupos mais ameaçados em todo o planeta. Para entender melhor o assunto, realize a [atividade on-line 2](#)

Fechamento do Tópico

Neste tópico, abordamos a transição dos vertebrados para o ambiente terrestre, em seu aspecto evolutivo, apresentando as primeiras formas registradas e suas modificações ao longo do processo de variação e surgimento dos *Tetrapoda*. Chegamos, assim, às formas atuais de representantes dos grupos basais, como *Sarcopterygii*, e dos derivados *Lissamphibia*. Nesse contexto, tratamos ainda das vantagens e desafios estruturais e fisiológicos que esses organismos tiveram, inerentes ao novo ambiente conquistado.

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 filos 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.