

Biologia e Ecologia dos
Vertebrados

Evanilde Benedito
(Organizadora)



ROCA

► Introdução

Foi apenas em meados do século 19 que o processo pelo qual a diversidade biológica é originada – a evolução – começou a ser desvendado. A percepção de que todas as espécies existentes são aparentadas entre si, ou seja, conectadas através do tempo geológico, forneceu, pela primeira vez na história da humanidade, uma explicação coerente para o fato de a diversidade biológica poder ser organizada em categorias taxonômicas hierarquicamente inclusivas, como gêneros, famílias, ordens e classes.

Outra grande revolução na sistemática, ramo das ciências biológicas que se preocupa com a reconstrução da história evolutiva e sua associação à classificação biológica, ocorreu na década de 1950, com o surgimento da Sistemática Filogenética ou Cladística. Termos como “grupos monofiléticos”, “sinapomorfias”, “plesiomorfias”, “cladogramas” e “grupos-irmãos”, que atualmente fazem parte da linguagem do dia a dia dos estudantes de biologia e áreas afins, foram cunhados na década de 1950 pelo entomólogo alemão Willi Hennig. A consolidação da Sistemática Filogenética ou Cladística como o principal paradigma da biologia comparada, na década de 1980, teve ramificações profundas na maneira como as relações evolutivas entre as cerca de 55.000 espécies de vertebrados são atualmente reconhecidas. Muitas dessas ramificações ainda não foram completamente “digeridas” pela maioria das pessoas, especialistas ou não. Isso pode ser percebido quando pesquisadores e estudantes utilizam palavras como “répteis” e “peixes” que, atualmente, sabemos tratar-se de grupos que não contêm nenhum significado biológico real (esses grupos não existem; em última instância, simplesmente não são grupos).

Os últimos 50 anos de revolução científica e tecnológica também resultaram na descoberta de táxons incríveis, principalmente no registro fóssil, que elucidaram de maneira decisiva a origem de grupos de vertebrados altamente modificados, como as aves. Hoje sabe-se, por exemplo, que as aves são dinossauros, encerrando um debate que intriga naturalistas há séculos.

À primeira vista, a revelação de que as aves são dinossauros pode parecer estranha, mas esse é um exemplo bastante ilustrativo de como a revolução Cladística mudou o modo de enxergar o mundo biológico. Isso não significa que não existem “mistérios” nas relações evolutivas entre os vertebrados – as tartarugas, por exemplo, formam um grupo bastante peculiar de animais e ainda eludem os pesquisadores que tentam desvendar suas relações de parentesco.

Apesar disso, as relações filogenéticas entre os principais grupos de vertebrados são, em grande parte, consensuais. O principal objetivo deste capítulo é fornecer um breve sumário sobre o conhecimento atual das relações entre esses grupos, estabelecendo um arcabouço filogenético para que os outros capítulos deste livro possam ser compreendidos com mais facilidade.

► Posição filogenética dos vertebrados

▪ Chordata

Os vertebrados fazem parte de Chordata, que inclui dois outros grupos formados por organismos invertebrados marinhos de porte tipicamente pequeno: Urochordata

(Tunicata) e Cephalochordata. Os urocordados formam um grupo com aproximadamente 2.000 espécies de animais bastante peculiares e altamente modificados em termos anatômicos. O tegumento dos urocordados é revestido pela túnica que, embora seja um tecido vivo, é formada, em grande parte, por uma proteína semelhante à celulose das plantas, denominada tunicina. A maioria dos tunicados faz parte da classe Ascidiacea, que inclui os animais conhecidos como ascídias. Estes organismos são tipicamente bentônicos e sésseis, podendo ser solitários ou coloniais, e são habitantes comuns de costões rochosos nas zonas entremarés.

Os urocordados possuem um sifão inalante e outro exalante. O fluxo de água que penetra pelo sifão inalante é produzido pelo batimento de cílios localizados na parede da faringe, que possui uma quantidade variável, mas tipicamente elevada, de fendas branquiais. Assim, a água atravessa as fendas faríngeas e é expelida pelo sifão exalante. Nesse processo, partículas alimentares são aprisionadas pelo muco produzido pelo endóstilo, localizado na região ventral da faringe. Um cordão alimentar é conduzido pela lâmina dorsal, na parede dorsal da faringe, ao restante do trato digestório, e as fezes são expelidas pelo sifão exalante.

Tunicados adultos são altamente modificados, mas suas larvas oferecem indícios claros de que esses animais são cordados. Assim como ocorre em todos os cordados em pelo menos alguma fase de sua vida, as larvas dos tunicados possuem notocorda, um tubo nervoso dorsal oco e cauda pós-anal muscular. A notocorda pode ser descrita como um bastão fibroso, proteico, semirrígido e com propriedades elásticas que corre ao longo do eixo longitudinal do corpo. É utilizada em conjunto com músculos laterais durante a natação. Nos cordados, esses músculos são, em geral, organizados em pacotes serialmente alinhados, chamados de miômeros. A notocorda dos urocordados é restrita à região da cauda, originando o nome do grupo (do grego, *oura* = “cauda”).

Um tubo nervoso formado durante a neurulação está localizado dorsalmente à notocorda em todos os cordados e também pode ser encontrado na larva dos tunicados. Esta larva é planctônica e tipicamente tem vida curta, sofrendo uma metamorfose que implica na reorganização quase total da sua anatomia.

Urochordata também inclui dois outros grupos de organismos planctônicos na fase adulta, Thaliacea (salpas, dolíolos e pirossomidos) e Appendicularia ou Larvacea, os quais provavelmente são organismos pedomórficos, ou seja, que mantêm certas características larvais quando adultos.

Cephalochordata, por sua vez, é constituído de aproximadamente 30 espécies de animais bentônicos de vida livre, fusiformes e comprimidos lateralmente, que alcançam, no máximo, 8 cm de comprimento. Embora ocorram no Brasil, seus hábitos de vida bastante discretos e sua pouca abundância relativa fazem com que sejam praticamente desconhecidos da população. Na literatura técnica, eles são conhecidos como anfioxos.

Os anfioxos enterram-se parcialmente no substrato com o ventre voltado para cima, permanecendo apenas com a região da cabeça, praticamente indistinta do restante do corpo, descoberta. Assim como ocorre nos urocordados, um fluxo de água produzido pelo batimento de cílios localizados principalmente na parede interna da faringe carrega partículas que se prendem no muco produzido pelo

endóstilo. Na verdade, o processo de ingestão de alimentos é muito parecido nos dois grupos: um cordão alimentar forma-se em um órgão longitudinal localizado na parede dorsal da faringe – chamado, nos anfioxos, de goteira epifaríngea – e é direcionado ao restante do trato digestório. A água que atravessa as fendas faríngeas cai em uma câmara que envolve a faringe, denominada átrio. O átrio se abre através de um atrióporo na região ventral do terço posterior do organismo e funciona de maneira similar ao sifão exalante dos urocordados.

O processo de ingestão de alimentos em Cephalochordata e Urochordata também revela outra sinapomorfia de Chordata: a presença do endóstilo, que, nos vertebrados, é modificado na glândula tireoide. A lâmina dorsal e a goteira epifaríngea também são possivelmente homólogas, e uma estrutura similar, também denominada goteira epifaríngea, é encontrada nas larvas das lampreias (Capítulo 3, Petromyzontiformes). Sua presença, portanto, é provavelmente outra sinapomorfia de Chordata.

Tradicionalmente, a morfologia indica que os anfioxos são mais próximos dos vertebrados, e uma das evidências dessa relação é a presença dos miômeros (somitos) em ambos, mas ausentes nos urocordados e em outros invertebrados. Entretanto, estudos filogenéticos a partir de sequências nucleotídicas (DNA e RNA) têm questionado essa hipótese, sugerindo que o grupo evolutivamente mais próximo aos vertebrados é Urochordata.¹ Se isso estiver correto, é possível que a própria anatomia aberrante dos tunicados adultos tenha dificultado a percepção da grande proximidade entre Urochordata e os vertebrados.

▪ Deuterostomata

Chordata e dois outros grupos de invertebrados marinhos, Hemichordata e Echinodermata, formam um grupo monofilético denominado Deuterostomata ou Deuterostomia. Echinodermata inclui aproximadamente 7.000 espécies de animais conhecidos popularmente como estrelas-do-mar, ouriços-do-mar, lírios-do-mar, pepinos-do-mar, ofiúros ou serpentes-do-mar e bolachas-da-praia. Equinodermados são tratados extensamente em uma série de livros e textos acadêmicos voltados à diversidade de invertebrados e, por esse motivo, esses animais não serão abordados neste capítulo.

Hemichordata, por outro lado, é um grupo relativamente pequeno (aproximadamente 100 espécies) de animais curiosos e pouco conhecidos popularmente, embora algumas de suas espécies possam ser encontradas no Brasil. O nome do grupo (*hemi* = metade) deriva da percepção errônea de naturalistas de séculos passados que identificaram nos hemicordados uma estrutura, denominada estomocorda, que foi considerada homóloga à notocorda. A estomocorda é formada no desenvolvimento dos hemicordados como um divertículo mediano da extremidade anterior do trato digestório e se projeta na protocele, uma cavidade celomática no protossomo dos hemicordados que equivale a uma probóscide. Os hemicordados também possuem um cordão nervoso reduzido na região de seu colarinho, próximo à probóscide, formado durante a neurulação.²

Outra característica interessante dos hemicordados é a presença de fendas faríngeas que se abrem externamente na parede do corpo, como ocorre em praticamente todos os cordados primitivamente aquáticos. Os hemicordados

são micrófagos, do mesmo modo que os urocordados e os anfioxos. É interessante notar, entretanto, que o cordão alimentar dos hemicordados forma-se na região ventral da faringe, e não na região dorsal, como ocorre nos urocordados e anfioxos. Esse fato, somado a algumas outras evidências, sugere que houve uma inversão no eixo dorsal-ventral no ancestral dos cordados, ou seja, é possível que a região dorsal dos cordados seja homóloga à região ventral dos hemicordados e, provavelmente, dos outros animais.

Hemichordata divide-se em dois grupos: Enteropneusta e Pterobranchia. Enteropneusta inclui aproximadamente 70 espécies de animais marinhos vermiformes bentônicos ou escavadores, habitantes de regiões costeiras, com portes que podem chegar a mais de 2 m de comprimento, como aqueles do gênero *Balanoglossus*. Pterobranchia é composto por cerca de 20 espécies de pequenos animais coloniais que constroem estruturas arborescentes semelhantes às colônias dos briozoários. Eles também são marinhos e bentônicos, de ocorrência esporádica em águas rasas e aparentemente mais comuns em águas profundas.

Tradicionalmente, Hemichordata e Chordata são considerados grupos-irmãos. As duas principais evidências morfológicas que suportam essa hipótese são bastante interessantes: a presença de fendas faríngeas e a neurulação nos dois grupos. O nome Pharyngotremata é frequentemente utilizado para referir-se ao grupo formado por Hemichordata e Chordata, devido justamente à presença de fendas na faringe.

Apesar de tradicionalmente Hemichordata ser considerado mais próximo evolutivamente de Chordata, alguns estudos com base em dados moleculares têm recuperado uma relação de grupo-irmão entre Hemichordata e Echinodermata, e o nome Ambulacraria foi proposto para se referir a esse possível clado. De fato, é possível que fendas faríngeas existissem primitivamente em Echinodermata, conforme sugerem alguns fósseis possivelmente aparentados ao grupo, como *Cothurnocystis elizae*, do Cambriano. Outros fósseis descobertos recentemente, como aqueles incluídos no suposto filo Vetulicolia,³ indicam que a presença de fendas faríngeas seria uma sinapomorfia de Deuterostomata. A posição filogenética desses fósseis, entretanto, ainda é motivo de grande controvérsia e, até o momento, neurulação ou algum processo equivalente não foram observados em nenhum outro grupo além de Pharyngotremata.

A despeito da discussão sobre as relações entre Echinodermata, Hemichordata e Chordata, poucos pesquisadores duvidam do monofilismo de Deuterostomata. Dentre as cinco principais sinapomorfias do grupo, quatro delas são observadas no desenvolvimento embrionário.

A primeira refere-se ao processo de formação do tubo digestório durante a gastrulação. Nos deuterostomados, o blastóporo origina o ânus; a boca surge secundariamente como uma nova invaginação na parede do embrião que se conecta ao arquêntero. Primitivamente, o blastóporo dá origem à boca, e os animais com essa condição são conhecidos como protostomados.

A segunda e a terceira sinapomorfias de Deuterostomata estão relacionadas em termos de desenvolvimento. Elas se referem à formação da mesoderme e do celoma a partir da parede do arquêntero, originário da endoderme, em um processo denominado enterocelia, que é exclusivamente observado nos deuterostomados.

A quarta sinapomorfia observada no desenvolvimento embrionário diz respeito ao padrão de clivagem durante a blástula que, nos deuterostomados, é radial. Na clivagem radial, presume-se que o destino das células durante a blástula e o início da gástrula seja determinado em um estágio mais tardio do desenvolvimento. Por esse motivo, esse tipo de clivagem é também considerado indeterminado. Entretanto, existem indícios de que o tipo de clivagem, se em espiral ou radial, não está necessariamente ligado ao estabelecimento precoce dos destinos celulares.

A última sinapomorfia comumente proposta para Deuterostomata refere-se a um tipo de larva encontrado apenas em Echinodermata e Hemichordata. Essa larva é planctônica e translúcida, possuindo bandas ou faixas de cílios que batem continuamente. Nos equinodermados é chamada de bipinária, e nos hemicordados é denominada tornaria. Como essa larva não está presente em Chordata, supõe-se que ela foi perdida nesse grupo. Contudo, é possível que sua presença seja sinapomórfica para Ambulacraria, caso Echinodermata e Hemichordata sejam grupos-irmãos.

▪ Craniata ou Vertebrata | Problema das relações entre Myxiniiformes, Petromyzontiformes e Gnathostomata

Excluindo-se as linhagens representadas apenas por organismos extintos (fósseis), todos os cordados são incluídos em apenas três grupos: Myxiniiformes, Petromyzontiformes e Gnathostomata (Figura 1.1). No sentido mais coloquial, costuma-se considerar todos os animais que fazem parte desses grupos como vertebrados, mas existe uma discussão bastante interessante e atual sobre o nome aplicado ao clado formado por eles.

Myxiniiformes é uma ordem relativamente pequena de animais marinhos conhecidos como peixes-bruxa ou feiticeiras,

tratados em detalhes no Capítulo 2. Petromyzontiformes é outro grupo pequeno de animais altamente especializados, mais diversificado no hemisfério norte, conhecidos como lampreias (Capítulo 3). Gnathostomata é o principal grupo de Chordata em termos de diversidade numérica e inclui os vertebrados que, entre outras características, possuem maxilas e nadadeiras pares, transformadas em patas nos vertebrados terrestres (Tetrapoda).

Myxiniiformes e Petromyzontiformes são, portanto, os únicos vertebrados atuais que não possuem maxilas. Por esse motivo, essas ordens foram originalmente agrupadas em Agnatha, que significa “sem mandíbula”, ou Cyclostomata, que significa “boca arredondada”. Entretanto, com o avanço do paradigma Cladístico na década de 1970, esse e outros atributos compartilhados pelos peixes-bruxa e pelas lampreias passaram a ser interpretados como simpliesiomorfias. Além disso, uma série de características encontradas apenas nas lampreias e nos gnatostomados indicaram que esses animais são mais próximos evolutivamente, tornando Cyclostomata um grupo parafilético.

Lampreias e Gnathostomata compartilham, por exemplo, a presença de *arcualia* (*arcualium* no singular). Nas lampreias, os *arcualia* são estruturas cartilaginosas alinhadas em duas séries laterais ao tubo nervoso, na superfície dorsal da notocorda. São também conhecidos como neurapófises, interdorsais ou basidorsais e, em Gnathostomata, desenvolvem-se nos arcos neurais. Portanto, as lampreias possuem estruturas vertebrais, ainda que reduzidas, as quais estão ausentes nos peixes-bruxa e em outros cordados mais basais.

Lampreias e gnatostomados também compartilham exclusivamente outras características anatômicas e fisiológicas marcantes, como linha lateral, adeno-hipófise complexa e musculatura extrínseca do olho, além de linfócitos verdadeiros e controle nervoso do coração.⁴ Essa situação levou a uma mudança na percepção sobre a classificação dos vertebrados a partir da década de 1970, com o termo Vertebrata

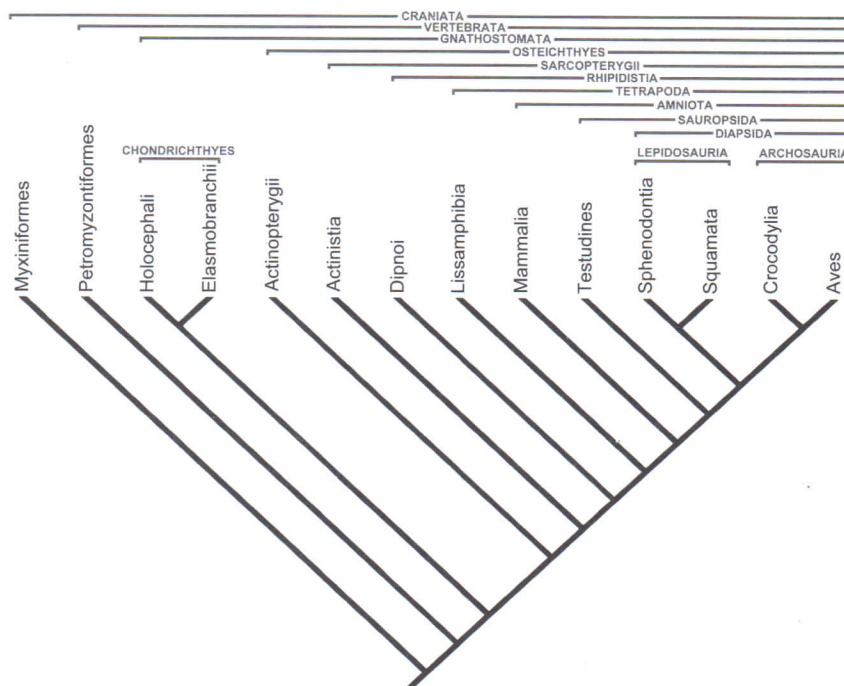


Figura 1.1 Relações filogenéticas entre os principais grupos de Craniata vivos, conforme discutido no texto.

sendo restrito ao grupo formado por Petromyzontiformes e Gnathostomata, que são de fato os únicos cordados que atualmente possuem vértebras ou seus precursores. A vértebra típica, encontrada na maioria das espécies de vertebrados, é formada pelo centro vertebral, que substitui a notocorda no desenvolvimento, além de estruturas associadas, como arcos e espinhos neurais e hemais.

Outra sinapomorfia importante de Vertebrata é a presença de dois canais semicirculares no ouvido interno (peixes-bruxa têm apenas um canal semicircular), com o surgimento de um terceiro canal em Gnathostomata. Peixes-bruxa não possuem quaisquer indícios de vértebras, mas têm estruturas cartilaginosas associadas à região cefálica e aos arcos branquiais. Por isso, considera-se que esses animais têm um crânio homólogo ao dos vertebrados, razão pela qual o grupo formado por Myxiniiformes, Petromyzontiformes e Gnathostomata é denominado Craniata (Figura 1.1).

Não há dúvidas sobre o monofiletismo de Craniata. Além do crânio, peixes-bruxa, lampreias e gnatostomados compartilham diversas sinapomorfias, encontradas em todos os principais complexos anatômicos. Uma das características mais marcantes de Craniata é a crista neural, formada no processo de neurulação. As células dessa crista migram durante o desenvolvimento embrionário, dando origem a diversas estruturas encontradas apenas nos craniados, algumas delas fundamentais para a arquitetura do próprio crânio. Craniados também possuem filamentos branquiais nos arcos faríngeos, que são as barras esqueléticas entre as fendas faríngeas. Além disso, embora peixes-bruxa e lampreias tenham um esqueleto completamente cartilaginoso, linhas fósseis de craniados basais são tipicamente “encouraçadas” por um esqueleto dérmico altamente mineralizado, formado por esmalte, dentina e osso. Esses craniados fósseis não gnatostomados são chamados coletivamente de “ostracodermos”, embora o grupo não seja monofilético. Ossos e outros tecidos mineralizados exclusivos dos vertebrados, portanto, surgiram no início da evolução de Craniata, possivelmente no próprio ancestral do grupo.

Craniata é unanimemente considerado um grupo monofilético, mas atualmente existe alguma controvérsia sobre as relações entre Myxiniiformes, Petromyzontiformes e Gnathostomata. Apesar de inúmeras evidências morfológicas corroborarem uma relação de grupo-irmão entre Petromyzontiformes e Gnathostomata, a hipótese de que Cyclostomata é um grupo monofilético foi reavivada no início da “revolução molecular”, a partir da década de 1990. Desde então, quase todas as reconstruções filogenéticas com base em dados moleculares têm suportado o monofiletismo de Cyclostomata, tornando Craniata e Vertebrata praticamente equivalentes em termos taxonômicos. Peixes-bruxa e lampreias de fato são animais altamente especializados, e é possível que suas anatomias, em certo sentido aberrantes, mascarem suas relações evolutivas. Entretanto, o conjunto de evidências morfológicas que corrobora a relação de grupo-irmão entre Petromyzontiformes e Gnathostomata é extremamente significativo, de modo que as relações entre os três grupos de Craniata devem, no momento, ser consideradas incertas.

Neste livro, optou-se por utilizar Craniata e Vertebrata como grupos distintos (Figura 1.1). Como consequência, Myxiniiformes e Petromyzontiformes são tratados em capítulos separados, com a ressalva de que é possível que esses grupos formem, na verdade, um clado.

■ Gnathostomata | Clado mais diversificado de Chordata

Gnathostomata inclui quase todas as espécies conhecidas de craniados, e é considerado o grupo mais bem-sucedido de Chordata em termos de diversidade de espécies.

As mais de 50.000 espécies recentes de gnatostomados compartilham três sinapomorfias principais. A primeira, que dá nome ao grupo, é a presença das maxilas (do grego, *gnathos* = “mandíbula”; *stoma* = “boca”). Embora ainda existam algumas dúvidas, a hipótese mais bem suportada a partir de estudos comparativos e de desenvolvimento indica que as maxilas originaram-se de um par anterior de arcos faríngeos, não necessariamente o primeiro. Arcos faríngeos são estruturas esqueléticas localizadas entre as fendas faríngeas. A própria conformação das maxilas, divididas em uma porção dorsal e outra ventral, remete à estrutura dos arcos faríngeos em craniados fósseis basais e nos próprios gnatostomados vivos, em que arcos faríngeos não modificados localizam-se posteriormente ao arco maxilar. A porção dorsal do arco maxilar é pré-formada no desenvolvimento por um bastão cartilaginoso denominado cartilagem palatoquadrada. Sua porção ventral, que se desenvolve na maxila inferior ou mandíbula, é denominada cartilagem de Meckel. A porção mais posterior de ambas as cartilagens ossifica-se na grande maioria dos gnatostomados, formando os ossos quadrado (a partir da cartilagem palatoquadrada) e articular (a partir da cartilagem de Meckel), entre outros. Portanto, a articulação entre as maxilas superior e inferior em Gnathostomata ocorre primitivamente entre esses dois ossos. Além disso, o arco maxilar geralmente possui dentes formados por esmalte e dentina, que são evolutivamente derivados do esqueleto dérmico presente na base da filogenia de Craniata.

O arco imediatamente posterior ao arco maxilar em Gnathostomata é transformado em um elemento de sustentação das maxilas denominado arco hioide, cuja ossificação dorsal, o hiomandibular, conecta as maxilas ao crânio na maior parte dos animais do grupo. A fenda faríngea que ocupava a região entre os arcos que se transformaram nas maxilas e arco hioide deu origem ao espiráculo, encontrado em sua forma não modificada na maioria dos grupos primitivamente aquáticos de Gnathostomata, como as raias, por exemplo.

De um modo geral, cinco pares de arcos faríngeos não modificados localizam-se posteriormente ao arco hioide, de modo que a quantidade de fendas faríngeas ou branquiais em Gnathostomata é igual a cinco. O conjunto esquelético formado pelos arcos faríngeos, hioide e maxilar é denominado esplanocrânio ou esqueleto visceral. Peixes-bruxa e lampreias não possuem o arco maxilar; por esse motivo, nesses organismos o esplanocrânio é formado apenas pelos arcos faríngeos.

As duas outras sinapomorfias principais de Gnathostomata são a presença dos apêndices pares e de um terceiro canal semicircular no ouvido interno, alinhado horizontalmente em relação aos outros dois que estavam presentes no ancestral dos vertebrados. Os apêndices pares são representados inicialmente pelas nadadeiras peitorais e pélvicas e suas respectivas cinturas. Nos vertebrados terrestres (Tetrapoda), as nadadeiras pares deram origem às patas, e essas estruturas são, portanto, homólogas. A associação