

DISCLAIMER

Os nomes dos grupos, relações filogenéticas e números de espécies deste texto são dos anos 2000. Ou seja, muita coisa pode ter mudado. Para conhecer os nomes atuais e as filogenias modernas, consulte nossa *supertree* no site da disciplina.

“Peixes” não é um grupo monofilético: Em primeiro lugar devemos fazer uma distinção entre os grupos popularmente chamados de “peixes”. Fato interessante é que até século XVI anfíbios, crocodilos, focas e baleias eram considerados peixes! Atualmente os “peixes” são divididos em 5 Classes conforme abaixo. Vejam que existem diferentes classificações, mas as 2 abaixo seguem princípios da cladística e dependem da filogenia aceita:

FILO CHORDATA

Clado Craniata

Classe Myxini

Subfilo Vertebrata

Classe Cephalaspidomorphi (= Petromyzontida)

Classe Chondrichthyes

Superclasse Osteichthyes

Classe Actinopterygii

Classe Sarcopterygii

FILO CHORDATA

Clado Craniata

Infraclo Agnatha

Classe Myxini

Classe Cephalaspidomorphi

Infraclo Gnathostomata

Classe Chondrichthyes

Superclasse Osteichthyes

Classe Actinopterygii

Classe Sarcopterygii

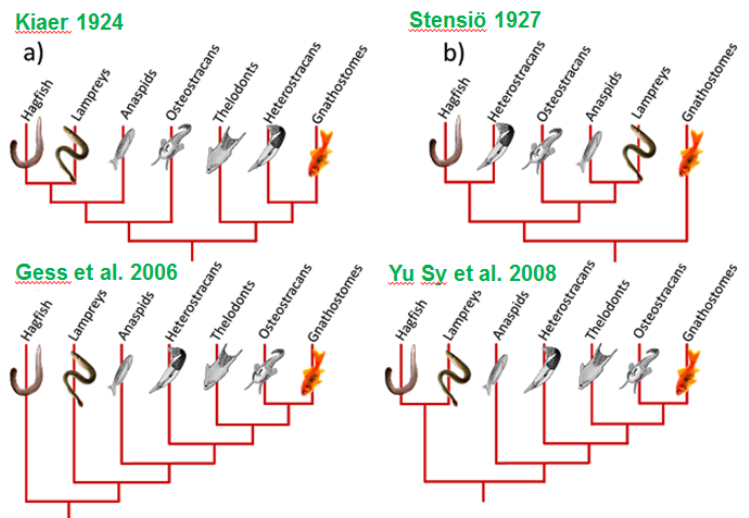
Das 70 mil espécies de vertebrados viventes, mais de 35 mil são “peixes”. Entretanto, a maioria das espécies está contida na classe Actinopterygii (com cerca de 27 mil espécies). Assim, neste tópico vou discorrer sobre os 3 grupos viventes mais basais que compreendem uma diversidade relativamente pequena perto daquela dos Osteichthyes.

Em primeiro lugar devemos atentar para o fato do uso da nomenclatura correta (mais atual). O termo **Myxinoidea** (contido no tópico sugerido) refere-se à Ordem das feiticeiras, mas atualmente está em desuso e substituído por **Myxiniformes**. Esta Ordem pertence à Classe Myxini que por muito tempo teve sua posição discutida, inclusive por vezes já inclusa em grupos de invertebrados, uma vez que não possuem vértebras nem ossos: o esqueleto é cartilaginoso e restringe-se ao crânio, que por sua vez é a sinapomorfia do Clado Craniata. Aqui vale uma breve menção sobre outro termo comumente empregado: “vertebrados”. Tradicionalmente os Myxini são considerados “vertebrados”, mas este seria se considerarmos o termo em seu *lato sensu*, visto que os Vertebrata (*stricto sensu*) seria um subfilo monofilético, com vértebras, mesmo que cartilaginosas, ou rudimentos cartilaginosos (*embora ainda existam algumas exceções), derivado dentro dos Craniata. Além da presença de crânio os Craniata dividem a presença

(3) CYCLOSTOMATA + CHONDRICHTHYES

de crista neural, tecido embrionário que dá origem ao sistema nervoso complexo. Estas são as 2 principais sinapomorfias do Clado.

Não só os **Myxini** tiveram sua relação discutida como pertencente ao Clado Craniata, como também sua posição dentro dos Craniata foi posta em dúvida. Os **Myxini** são também tradicionalmente agrupados com **Cephalaspidomorphi** num grupo chamado **Agnatha**. O caractere que os une (como o próprio nome sugere) é a falta de mandíbula, presente nos demais vertebrados, os **Gnathostomata**. Agnatha pode ser um agrupamento fenético e parafilético (quando se faz necessário considerar os Gnathostomata na proposta 1 acima). Entre os anos 1920's até recentemente (5 anos atrás) diversas filogenias foram propostas, onde ora os Myxini eram basais com relação ao grupo Craniata, ora eram grupo irmão de Cephalaspidomorphi e este agrupamento irmão de Craniata. Quando incluídos os fósseis na discussão então (e.g., Conodontia, Osteotranci, Heterostranci, Thelodonti e Anaspida), a posição dos Agnatha foi ainda mais controversa. A hipótese mais recente (2008) sugere que feiticeiras e lampreias são grupos irmãos (monofilético) e seu ancestral comum é o ancestral comum entre Agnatha e Gnathostomata. Isto é diferente do que mostram os livros texto como Pough, que adota a classificação de 2006, sendo que lampreias tem um ACMR entre Gnathostomados e Mixini seria um grupo com AC mais basal.



Parte dessa confusão é provavelmente reflexo de similaridades morfológicas entre os Agnatha (como ausência de apêndices/nadadeiras pareados, presentes nos demais Gnathostomados) e sua grande divergência dos “Ostracodermi” (*lato sensu*). Seriam as semelhanças sinapomorfias ou convergências? Temos o problema do tempo de divergência e falta de fósseis.

Uma outra denominação que podemos encontrar para estes grupos é **Cyclostomata**, que inclui Myxini e Cephalaspidomorphi, mas não inclui outros Agnatha como os “Ostracodermi”.

Origens: O **Cambriano** (~670 ma) é período da origem dos Craniata, com o **surgimento dos Agnatha**. Nessa época a terra era basicamente formada por 5 ou 6 supercontinentes que estavam convergindo para um único (a Pangea 400 m.a. depois). No **Ordoviciano** (~500 ma) surgem os Gnathostomata e os Agnatha irradiam. O **Devoniano** (~400-350 ma) é outro período importante, quando os peixes dominam os ambientes aquáticos, com grande filodiversidade e abundância. E o final deste período é marcado pela extinção de diversos grupos como os **Osteotranci, Heterostranci, Thelodonti e Anaspida**. Somente outro grande grupo de fósseis sobrevive até o Mesozoico (~100 ma), os

Conodontia (grupo de pequenos peixes com posição incerta, mas entre os Agnatha e os Gnathostomata).

Caracterização das Classes

Myxini: Feiticeiras: 43 spp.



Não possuem: maxilas, escamas, esqueleto ósseo, nadadeiras pares

Possuem: aberturas branquiais em forma de poros, corpo em forma de enguia

- Sem nadadeira dorsal, a caudal se estende dorsalmente
- Esqueleto fibroso e cartilaginoso; notocorda persistente
- Coração: seio venoso, átrio, ventrículo + 3 corações acessórios
- 5 a 16 pares de brânquias
- Rim mesonéfrico
- Ausência de estômago
- Ausência de cerebelo
- 10 pares de nervos cranianos
- Em equilíbrio osmótico com o mar (característica exclusiva entre vertebrados)
- **Habitat:** todas marinhas e bentônicas
- **Sentidos:** quase cega, orienta-se por odores e tato
- **Alimentação:** saprófagas ou predadoras: moluscos, crustáceos, peixes moribundos ou mortos; Possui 2 fileiras de dentes queratinizados eversíveis na língua que raspam e dilaceram suas presas. Para dilaceração se prendem à presa fazendo um nó com o próprio corpo.
- **Reprodução:** Produzem poucos ovos grandes (~ 5 cm) com bastante vitelo; Por muito tempo consideradas hermafroditas: ovários e testículos no mesmo indivíduo, mas só um é funcional = sexos separados (dioicos); Reprodução externa** Academia de Ciências de Copenhague; Sem fase larval; RSO = 100 Fêmeas/Macho.
- **Defesa:** produção de muco (microfilamentos para fabricação de roupas).
- **Distribuição:** Pan-Temperada (norte e sul).

Cephalaspidomorphi: Lampreias: 43 spp.



Não possuem: maxilas, escamas, esqueleto ósseo, nadadeiras pares

Possuem: aberturas branquiais em forma de poros, corpo em forma de enguia

- Corpo cilíndrico
- 1 ou 2 nadadeiras medianas dorsais (+ nadadeira caudal)
- Esqueleto fibroso e cartilaginoso
- Notocorda persistente
- Coração com seio venoso, átrio e ventrículo
- Rim opistonéfrico
- Fluidos corpóreos controlado osmoticamente e ionicamente
- Encéfalo diferenciado
- Pequeno cerebelo presente
- 10 pares de nervos cranianos
- Sem estômago
- Intestino espiralado
- **Sentidos:** olfato, paladar, audição, olhos bem desenvolvidos
- **Habitat:** Marinhas ou dulcícolas
- **Alimentação:** A maioria das espécies não é parasita e nem se alimenta de peixes! Mas as parasitas são mais famosas com: **Disco oral** em forma de ventosa e **Língua com denticulos** queratinizados desenvolvidos; Retiram carne para sugar sangue; Anticoagulante na saliva.
- **Reprodução:** Sexos separados; Gônada ímpar sem duto; Sobem rios para desovar (inverno ou primavera / piracema); Machos constroem ninhos ovais; Fertilização externa (fêmea fixa numa pedra no fundo e macho gruda em seu dorso); Colocam ovos pegajosos; Ovos cobertos com areia; Adultos morrem após desova; Estágio larval (**amocete**); Eclodem em cerca de 15 dias; Após a eclosão, os amocetes derivam passivamente rio abaixo, se enterrando em alguma área arenosa de baixa turbulência; Amocetes suspensívoros de 3 a 15 anos.

Chondrichthyes: Tubarões, Raias e Quimeras: ~850 spp.

Maioria marinhos (apenas 28 spp. dulcícolas) e são derivados de grupos de peixes que continham esqueleto ósseo (por isso a ausência de ossificação pode ser considerada uma sinapomorfia – e não simplesmente a presença de esqueleto cartilaginoso, pois outros grupos de peixes também possuem esqueleto cartilaginoso).

(3) CYCLOSTOMATA + CHONDRICHTHYES

Quando apresentamos os Chondrichthyes, também estamos apresentando o primeiro grupo de **Gnathostomata**. Assim, é quase que obrigatório apresentarmos a hipótese sobre a **origem das mandíbulas**. Estas teriam surgido a partir dos 2 primeiros arcos branquiais (que após a modificação serão os arcos mandibulares), sendo o 1º o que dará origem às mandíbulas e o 2º ao aparelho hioide – que fornecerá sustentação às mandíbulas.

Presença de **mandíbulas** certamente é um carácter adaptativo, visto que assim que surgiram perpetuaram na maioria dos grupos de vertebrados (inclusive os fósseis). As mandíbulas são utilizadas para:

- Captura e apreensão de alimento
- Triturar, macerar alimentos
- Cavar buracos (construir ninhos e abrigos)
- Segurar e transportar objetos
- Cuidar da prole
- Segurar o(a) parceiro(a) na corte

Este último item provavelmente é algo que pode explicar uma das funções originais das mandíbulas. Segundo alguns autores o fato de que o surgimento dos cláspes (que implicam em fertilização interna) e das mandíbulas ocorreu simultaneamente (registrados em **Placodermi do Devoniano**), levou-os a sugerir que as mandíbulas foram cruciais para que o macho segura-se a fêmea no momento de introdução dos cláspes. Assim como as lampreias usam suas ventosas. Atualmente vemos que os tubarões conseguem introduzir os cláspes nas fêmeas tanto se enrolando em seu corpo, como nadando de ventre com ventre e apenas usam as mandíbulas para estímulo sexual, no qual os machos proferem mordidas no dorso e nas nadadeiras das fêmeas (comportamento também observado em Osteichthyes).

Este é o grupo mais diversificado das 3 classes viventes tratadas aqui. Assim, apresentam também maior variedade de formas (por exemplo, com espécies menores de 30 cm a até aquelas de 12 m quando adultos) e comportamentos (ver abaixo), de forma que necessitamos subdividir os grupos para melhor caracterizá-los. Mais uma vez a taxonomia ainda é instável neste grupo e as ordens de Chondrichthyes podem variar de autor para autor. De modo abrangente podemos ter a seguinte classificação:

Subclasse Elasmobranchii (5 a 7 pares de aberturas branquiais)

Infraclasse Euselachii

Divisão Neoselachii (espécies viventes)

Superordem Galea (Tubarões)

Ordem Heterodontiformes

Heterodoxus = dente+ouriço+cuid

Tubarão-carpete

Ordem Orectolobiformes Tubarão-baleia / plâncton

Ordem Lamniformes Maioria + Branco + *Mitsukurina*

(protrátil)+T-elefante(convergência) / T-raposa (rabo)

Ordem Carcharhiniformes Tubarão-martelo

Superordem Squalea (Tubarões)

(3) CYCLOSTOMATA + CHONDRICHTHYES

Ordem Hexanchiformes Tubarão-cobra 2007

Ordem Squaliformes Tubarão-boquita/charuto

Isistius brasiliensis

Ordem Squatiniformes Tubarão-anjo achatado

Ordem Pristiophoriforme Tubarão-serra (converg)

Superordem Batoidea (Raias) mais da metade das spp. de Elasmobranchii em menos ordens, com nadadeira dorsal fundida à cabeça e somente 5 pares de fendas ventrais e Espiráculo dorsal.

Ordem Torpediniformes Raia-torpedo / treme-treme

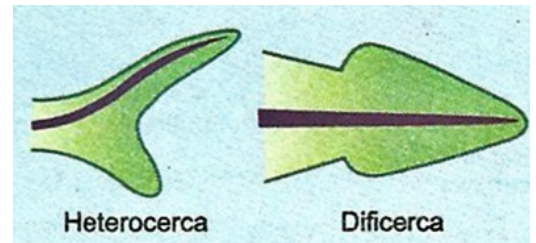
Ordem Rajiformes Raias-de-esporão

Ordem Myliobatiformes Raia-manta (voa?)

Ordem Pristiformes Peixe-serra

Subclasse Holocephali (1 par de aberturas branquiais = opérculo – 4 pares de branquiais; ~40 spp.; nadadeira dificerca)

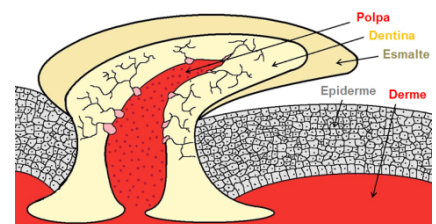
- Ao invés de dentes, suas maxilas possuem grandes placas achatadas (=maceração), **placas dentíferas** de crescimento contínuo; maxila superior fundida ao crânio;
- Alimentam-se de algas marinhas, moluscos, equinodermos, crustáceos e peixes em águas profundas;
- Possuem **espinho** associado a veneno anterior à nadadeira dorsal
- Sem estômago
- Narinas abrem-se na cavidade bucal, ao passo que nos demais em bolsa olfatórias.
- 2 pares de membros completos e traços de um 3º par, daí quimera.



O registro fóssil dos Chondrichthyes é basicamente formado por algumas cartilagens, mas principalmente dentes, visto que 1 indivíduo pode ter até 3000 dentes de cada vez (distribuídos em 4 ou 5 fileiras rotativas de dentes), que são substituídos ao longo do tempo. Isto significa que este indivíduo pode ter até 30 mil dentes durante sua vida. Diferentes dentes e mandíbulas encontradas revelam que a diversidade anatômica do passado foi altíssima neste grupo. Algumas formas atingiram grandes tamanhos como o **Carcharodon megalodon** (com até 20 m de comprimento em comparação com o congênico tubarão-branco de apenas 6 m de comprimento).

Ainda é inseguro o posicionamento filogenético entre **as 3 superordens de Neoselachii**. Em algumas filogenias é representada como uma politomia.

Anatomia: Nadadeira caudal heterocerca, pares peitoral, pélvica e anal, 1ª e 2ª dorsais com ou sem espinhos, nadadeiras pélvicas modificadas em cláspes nos machos. **Coração** com arranjo sequencial, **válvula espiral** no intestino (retarda a passagem do alimento), **glândula retal** (secreta [NaCl] auxiliando rim no controle osmótico). A pele é recoberta por **dentículos dérmicos** (e não

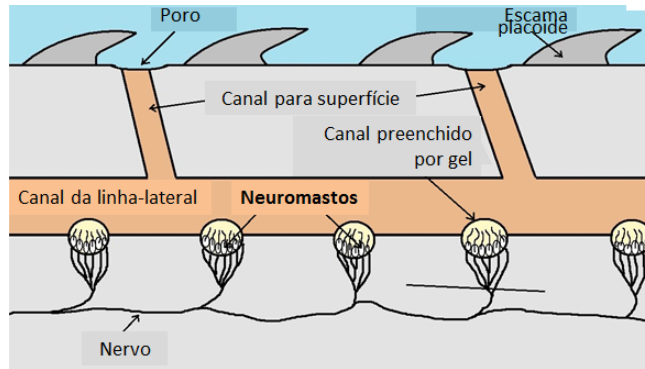


(3) CYCLOSTOMATA + CHONDRICHTHYES

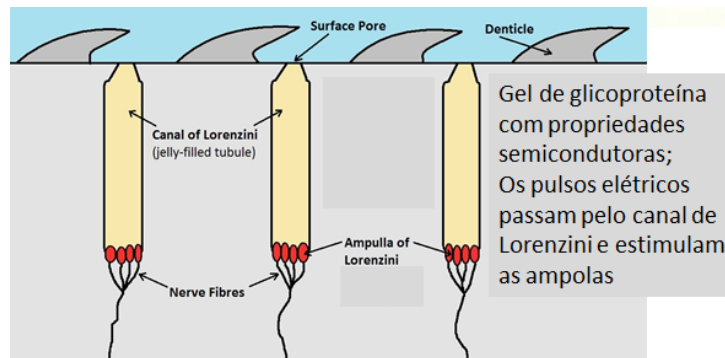
epidérmicos), ou **escamas placóides**, de estrutura igual à dos dentes (esmalte, dentina e polpa).

Sentidos: Tubarões detectam suas presas a 1 km ou + de distância, como?

- Percepção de vibrações de baixa frequência com os **mecanorreceptores** do sistema de **linha-lateral**. Órgão: **neuromastos**. **Cabeça e corpo**.



- Percepção de campo elétrico pelos **eletorreceptores**, **ampolas de Lorenzini** (feixe de células sensoriais), só na **cabeça**.



Por muito tempo se acreditou que a cabeça do tubarão-martelo fosse expandida apenas para dar mais área para as ampolas de Lorenzini, e/ou para aumentar o canal de olfação do tubarão. Entretanto, somente em 2005 realizaram um experimento demonstrando que é na verdade um sistema de olfação 3D (somente visto em serpentes com o órgão vomeronasal).

Reprodução: Os Chondrichthyes certamente são diversificados em seus modos reprodutivos. Via de regra estes peixes possuem poucos e grandes filhotes (característica de estrategistas K).

Morfologia: apenas um dos cláspere é introduzido nas fêmeas. Como eles precisam ficar rígidos ocorre uma calcificação dos cláspere ao longo da ontogenia dos machos e designa-se um macho maduro sexualmente quando este está plenamente calcificado.

(3) CYCLOSTOMATA + CHONDRICHTHYES

Comportamento: Entrelaçamento ou natação lado-a-lado. Algumas espécies são solitárias, se agregando apenas durante a época reprodutiva em grandes cardumes, como no caso do tubarão-fantasma.

Modos reprodutivos: variam desde ovíparos, ovovivíparos e vivíparos. Existe relação também entre tamanho da prole e dos filhotes. Os ovíparos apresentam mais filhotes menores, ao passo que os vivíparos são maiores (ovovivi intermediários). Na oviparidade e ovoviviparidade ocorre a **Lecitotrofia** (alimento do vitelo), ao passo que na viviparidade observamos a tanto a **Lecitotrofia** como a **Matrotrofia** (embrião suprido com nutrientes maternos). A matrotrofia pode ser de diferentes formas: **1)** extensões longas das paredes do oviduto para a boca dos filhotes e para aberturas branquiais; **2)** fêmeas liberam ovos tróficos ou canibalismo intrauterino; **3)** passagem de nutrientes pela placenta, circulação sanguínea: viviparidade placentotrófica. Estes 3 modos (ovi, ovoviv e vivi) correspondem também a uma sequencia evolutiva, onde oviparidade é ancestral e viviparidade a mais derivada.

Oviparidade: 25% spp.; maioria raias, 3 famílias de tubarões. Espécies primariamente bentônicas de pequeno porte. 6 meses – 2 anos, cápsula córnea (“bolsa-de-sereia”) mais grossa que nos ovovivíparos. Essa cápsula pode ser em espiral como no *Heterodontus*.

Ovoviviparidade: Maioria das spp. Jovens mantidos com vitelo, sem conexão placentária, 3 modos de alimentação: vitelo (neonatos pequenos, útero só proteção), análogos placentários – secreção de “leite-uterino” nutritivo (neonatos médios), ovos tróficos ou canibalismo intrauterino (neonatos grandes).

Viviparidade: 10% spp. tubarões. Vitelo nas primeiras semanas, corrente sanguínea através da placenta no restante.

(3) CYCLOSTOMATA + CHONDRICHTHYES

Conservação: As espécies sofrem atualmente declínio por diversas razões, mas principalmente sobrepesca para o comércio de alimentos (como “sopas de barbatanas” = nome popular conferido às nadadeiras). Este comércio é crescente (acompanhando a curva de crescimento populacional humano) e recentemente (2010) cerca de 800 mil toneladas de nadadeiras são vendidas por ano. Este cenário se justaposto com a crescente poluição dos ambientes aquáticos, desequilíbrio de redes tróficas (incluindo as espécies de peixes que são alimento dos tubarões) e mudanças climáticas globais, colocam em sério risco as populações naturais destes que são os grupos mais antigos de vertebrados viventes.

Se por um lado devemos nos preocupar em aumentar o contingente populacional destes grupos, em algumas regiões eles estão sendo controlados. As lampreias, por exemplo, invadiram os grandes lagos entre EUA e Canadá através de barragens e canais abertos pelo homem desde o início do século passado. Lá elas proliferaram e já extinguíram e declinaram populações de trutas (recurso alimentar do ser humano). Como estratégias de controle, coleta de lampreias, despejo de larvicidas químicos em riachos de desovas e soltura de machos esterilizados fazendo com que as fêmeas não fecundassem seus ovos durante a reprodução (= desperdício de gametas).