

OS PRIMEIROS GNATHOSTOMATA: PLACODERMI E CHONDRICHTHYES

META

A presente aula tem por meta apresentar as características dos primeiros Gnathostomata compostos pelos Placodermi e Chondrichthyes, composição e aspectos biológicos relacionados às espécies.

OBJETIVOS

Ao final desta aula, o aluno deverá:

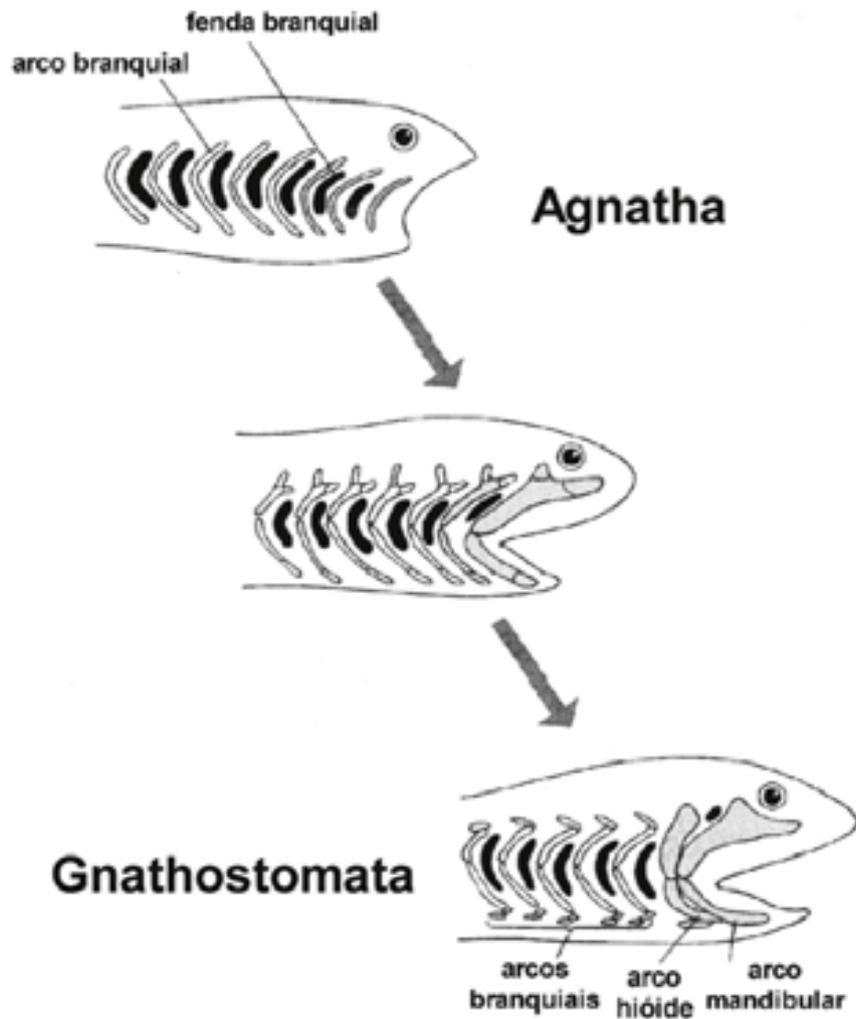
reconhecer os principais grupos de Chondrichthyes, características que distinguem os grupos, as espécies mais representativas e aspectos da biologia do grupo.

PRÉ-REQUISITOS

Conhecimento básico de Anatomia Comparada de Cordados e conteúdo anterior desta disciplina.

INTRODUÇÃO

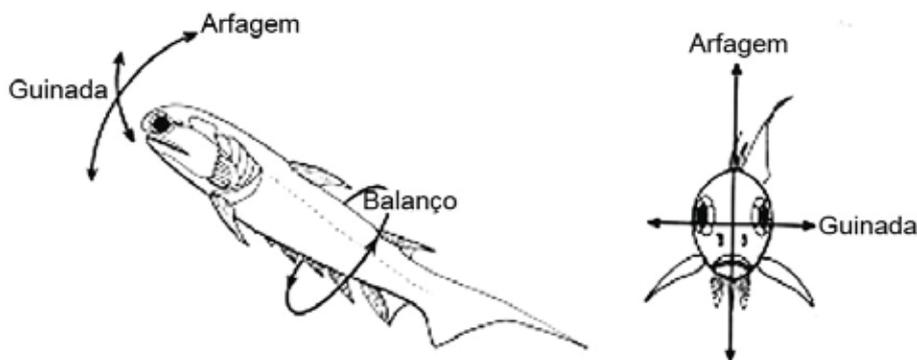
Conforme vimos até agora, nenhuma das espécies apresentava mandíbula. O hábito alimentar das espécies esteve relacionado à filtração, alimentação com base em matéria orgânica mole, animais em decomposição e fluidos corporais, no caso dos parasitas. O surgimento da mandíbula veio alterar todo o panorama. O seu aparecimento foi tão extraordinário a ponto do pesquisador Albert Sherwood Romer considerar que o maior avanço de todos na história dos vertebrados foi o desenvolvimento da mandíbula e a conseqüente revolução no modo de vida dos primeiros vertebrados. No semestre passado nós vimos como se deu o processo de formação e sustentação da mandíbula, através da diferenciação dos dois primeiros arcos branquiais. Se você não se recorda, relembre no conteúdo da aula 3 de Anatomia Comparada dos Cordados.



Diferenciação dos arcos branquiais para o surgimento da mandíbula.

O principal avanço dos Gnathostomata em relação aos Agnatha foi certamente a presença da mandíbula. Com o seu surgimento os animais passaram a explorar os outros recursos disponíveis. A partir de então, os hábitos alimentares se diversificaram bastante, o que provavelmente possibilitou uma redução na competição por animais que apresentavam uma mesma dieta. Associados ao surgimento da mandíbula surgem também estruturas associadas ao aparato bucal, como musculatura e dentes. A musculatura está relacionada aos processos de abertura e fechamento da boca para agarrar presas, assim como auxiliar na manipulação de objetos, construção de ninhos, rituais de acasalamento e no cuidado parental. Os dentes, por sua vez, têm importante papel na captura do alimento e na redução do alimento em partes menores, o que facilita o processo digestório.

Outras importantes estruturas que surgiram nos Gnathostomata foram as nadadeiras pares. Como vimos no capítulo anterior, os Agnatha apresentavam apenas nadadeiras ímpares. A presença das nadadeiras pares permitiu uma maior mobilidade e a exploração de praticamente todo ambiente aquático. A presença destas novas estruturas possibilitou a execução dos movimentos como a arfagem (para cima e para baixo), guinada (movimentos laterais) e balanço (rotação). Essas nadadeiras podem ainda estar associadas à defesa e injeção de toxinas através de células localizadas junto aos espinhos presentes nestas estruturas.



Movimentos executados com o auxílio das nadadeiras pares

A superclasse Gnathostomata está dividida nas classes Placodermi, Chondrichthyes, Acanthodii, Actinopterygii e Sarcopterygii, sendo os Placodermi e os Acanthodii extintos. Neste capítulo veremos os Placodermi e os Chondrichthyes. Nas aulas seguintes estaremos conhecendo as demais classes, ok?

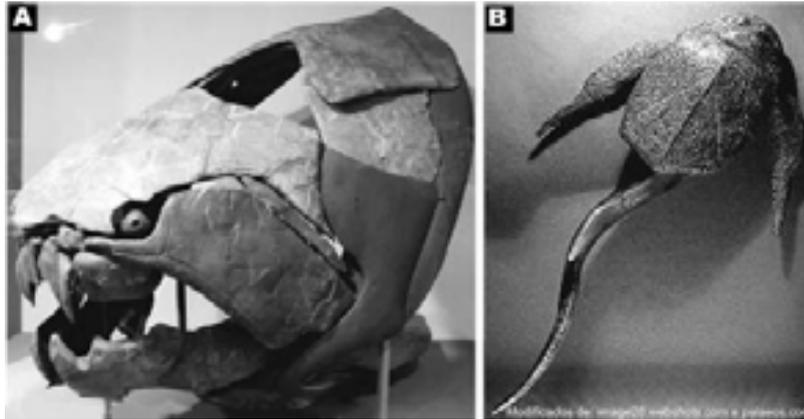
CLASSE PLACODERMI

Os Placodermi constituem o primeiro grupo de Gnathostomata, sendo seus primeiros representantes de água salgada. Surgiram no final do Siluriano e apresentaram uma grande irradiação durante o Devoniano, desaparecendo no início do Carbonífero. Os representantes desta classe tinham como característica principal, e a que dá nome ao grupo, placas ósseas cobrindo a região anterior do corpo. Essa cobertura chegava a atingir entre 30% e 50% do seu corpo. No seu processo de evolução houve uma tendência à redução da armadura externa, permitindo assim uma maior mobilidade na coluna d'água. A maioria dos indivíduos apresentava o corpo deprimido, o que provavelmente refletia o seu modo de vida bentônico. Outras características presentes nos Placodermi são presença da notocorda, vértebras com arco hemal e neural e três canais semicirculares. Os maiores espécimes chegavam aos seis metros, mas a maioria apresentava menor porte.

Nos Placodermi estão os primeiros registros para animais com mandíbulas e nadadeiras pares. Recentemente cientistas encontraram um embrião no interior de uma fêmea, o que sugere que os Placodermi foram os primeiros vertebrados a apresentarem fertilização interna, já que as espécies anteriores lançavam seus gametas na água, e nela ocorria a fecundação.

Existem fortes evidências de que os placodermes formam um grupo monofilético, estando relacionados aos Chondrichthyes, Acanthodii e Eutelostomi. Para os Placodermi são reconhecidas atualmente as ordens:

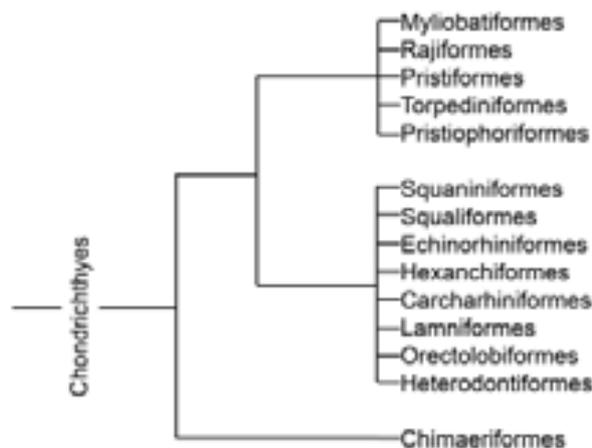
- Acanthothoraciformes: grupo basal de Placodermi, com os representantes mais antigos de vertebrados mandibulados conhecidos. Representados por vários gêneros, como *Brindabellaspis*, *Murrindalaspis*, *Palaeacanthaspis*, *Radotina* e *Romundina*;
- Rhenaniformes: representados apenas pela família Asterosteidae, e espécimes dos gêneros *Gemuendina* e *Jagorina*.
- Antiarchiformes: são reconhecidas sete famílias predominantemente de água doce. Seus representantes atingiam no máximo 1,2 m, boca subterminal, válvula espiral, olhos dorsais, localizados próximos um do outro.
- Petalichthyiformes: grupo com baixa diversidade e alguns gêneros (*Eurycaraspis*, *Lunaspis*, e *Macropetalichthys*).
- Ptyctodontiformes: dimorfismo sexual bem evidente em suas nadadeiras pélvicas, na forma do clássper em machos. Estiveram representados pela família Ptyctodontidae.
- Arthrodiriformes: grupo com o maior número de gêneros e o mais conhecido dentro de Placodermi. Espécies do gênero *Dunkleosteus* chegavam a atingir mais de 2 m de comprimento. O grande porte e uma impressionante dentição fizeram dos Arthrodiriformes os maiores predadores dos mares durante o Devoniano.



Espécimes de Placodermi: *Dunkleosteus* (A) e *Botbriolepis canadensis* (B).

CLASSE CHONDRICHTHYES

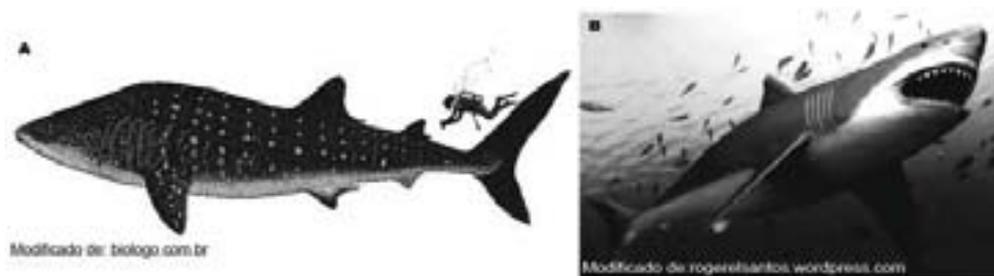
Os Chondrichthyes são peixes que apresentam como principais características a presença de endoesqueleto cartilaginoso, escamas placóides (denticulos dérmicos) como estrutura de revestimento externo, dentes não fundidos à mandíbula e repostos continuamente, válvula espiral e clássper como estrutura responsável pela inseminação. Os registros mais antigos para o grupo foram alguns denticulos dérmicos que datavam do Ordoviciano superior, com mais de 455 milhões de anos. Já os fósseis mais bem preservados (*Doliodus problematicus*) foram datados em aproximadamente 409 milhões de anos, embora outros táxons (*Pucapampella*) parecem ser mais antigos. Atualmente os Chondrichthyes são representados por 14 ordens, 54 famílias, 184 gêneros e mais de 970 espécies.



Modificado de: Nelson, 2006.

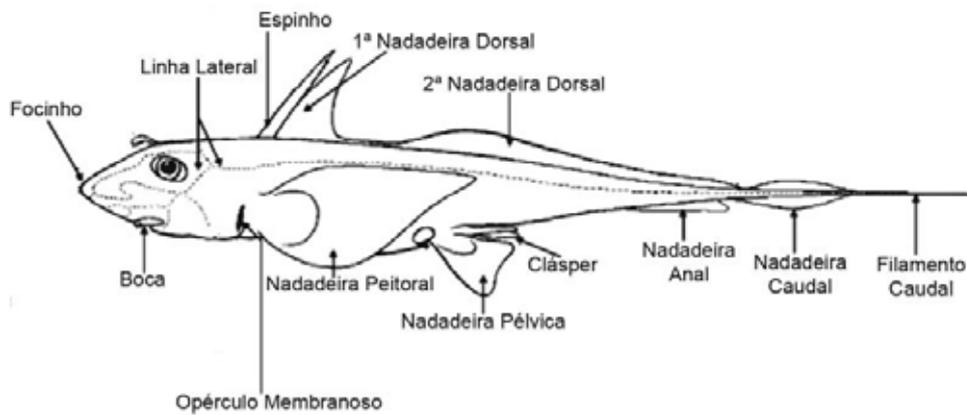
Filogenia dos grupos de Chondrichthyes.

As espécies que compõe os Chondrichthyes são quase que exclusivamente marinhas, sendo poucos representantes restritos à água doce, como veremos mais adiante. Elas estão divididas em dois grupos: os Holocephali e os Elasmobranchii. Os Holocephali têm como representantes as quimeras, conhecidas também como peixe-coelho, em função das placas dentígeras que possuem. Já os Elasmobranchii estão representados pelos tubarões, cações e raias. Os hábitos alimentares variam desde os planctófagos, como o tubarão-baleia *Rhincodon typus*, o maior peixe que temos atualmente com 20 metros de comprimento, até os grandes predadores carnívoros, como o tubarão-branco *Carcharodon carcharias*, que pode ultrapassar os sete metros de comprimento. Você deve estar acostumado a ver em livros e documentários da televisão tubarões muito grandes, não é? Pois existe um tubarão que apresenta no máximo 25 cm! Isso mesmo, um tubarão muito pequeno, chamado de tubarão-pigmeu *Squaliolus laticaudus*.



Exemplares de tubarão-baleia(A) e tubarão-branco(B).

Externamente os Holocephali e os Elasmobranchii apresentam formato e características peculiares. Os Holocephali, exclusivamente marinhos, apresentam um par de aberturas branquiais, opérculo membranoso, nadadeiras peitorais bem desenvolvidas, cauda longa e fina, e placas dentígeras permanentes. A primeira nadadeira dorsal está precedida por um espinho, o que obviamente demanda cuidado ao manipular o animal. O espiráculo, responsável pela entrada da água respiratória, está ausente nas quimeras. A linha lateral, além de percorrer a região lateral do corpo, apresenta ramificações na região cefálica.

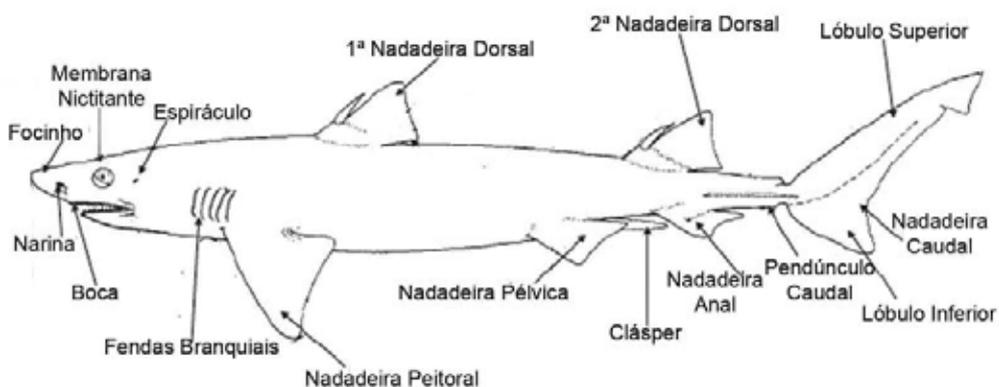


Anatomia externa da quimera.

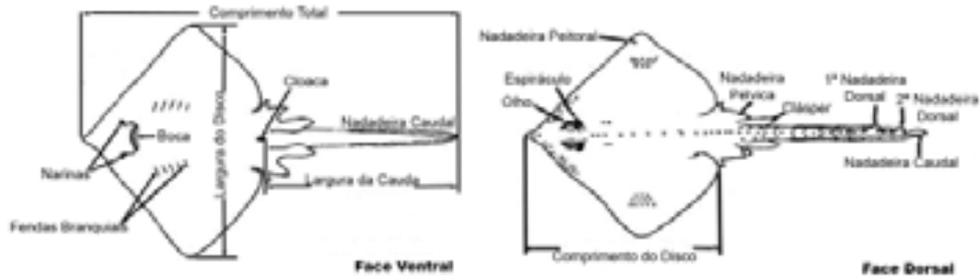
Para os Elasmobranchii temos duas formas básicas de corpo. Os tubarões e cações (subdivisão Selachii) apresentam corpo fusiforme, enquanto as raias (subdivisão Batoidea) têm o corpo deprimido, ou seja, achatado. Além disso, há algumas outras diferenças na localização e na funcionalidade de estruturas, que você pode observar na tabela e figuras seguintes.

Diferenças entre os Selachii (tubarões e cações) e os Batoidea (raias).

Estrutura	Selachii	Batoidea
Fendas branquiais	Localizadas na lateral do corpo	Localizadas na região ventral
Nadadeiras peitorais	Livres	Funcionadas á cabeça
Espiráculo	Quando presente não é funcional	Sempre presente funcional
Nadadeira dorsal	Pelo menos uma presente	Podem apresentar uma, duas ou ser ausente
Nadadeira dorsal		Ausente



Anatomia externa do tubarão.



Anatomia externa da raia.

CARACTERÍSTICAS QUE OS TORNARAM GRANDES PREDADORES

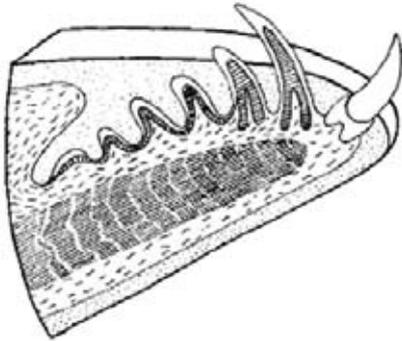
No período Paleozóico e Mesozóico, no qual uma grande diferenciação vinha ocorrendo entre as espécies no ambiente aquático, as especializações surgidas nos Chondrichthyes os tornaram grandes predadores. Podemos aqui enumerar algumas delas:

- Espécies de maior porte – o grande porte exibido pelas espécies de peixes cartilagosos possibilitou a captura de um maior número de presas menores, assim como reduziu a vulnerabilidade de predação. Imagine dois peixes de tamanhos bem diferentes. Nesse confronto, obviamente o peixe de maior tamanho levará vantagem. Caso este sofra um ataque o escape é muito mais rápido e caso ele tenha que partir para o ataque, as chances de sucesso aumentam.

- Grande mobilidade na coluna d'água – diferentemente dos Placodermi que apresentavam uma espessa armadura, os Chondrichthyes passam a exibir agora estruturas que tornaram o corpo mais leve e hidrodinâmico. O esqueleto cartilaginoso, que ao mesmo tempo permitiu a sustentação do corpo deixou-o mais leve. Associado a isso, adicionam-se as nadadeiras e uma musculatura que permitiu a execução de manobras e deslocamentos mais rápidos na coluna d'água. Para finalizar, na sua superfície estão dispostas as escamas placóides, que servem como revestimento e permitem um melhor desempenho do peixe ao se deslocar pelas massas de água. Essa disposição das escamas placóides que permite uma melhor hidrodinâmica, recentemente foi utilizada nos trajes de atletas de natação, o que permitiu a quebra de vários records.

- Dentes com reposição contínua – a presença de dentes é fundamental para um predador agarrar e rasgar o seu alimento. No processo de caça, a perda de dentes poderia levar a ataques mal sucedidos, o que demandaria novos ataques e, assim, mais gasto de energia. A reposição contínua de dentes permite que os predadores estejam sempre preparados para se alimentar. Os dentes dos tubarões são presos aos ossos da mandíbula por um fino tecido conjuntivo. A perda de um dente não representa prejuízo, pois um

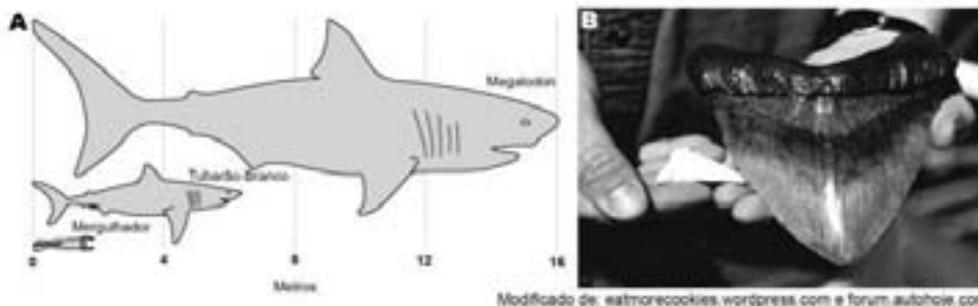
novo ocupará o seu lugar. Em alguns casos esta reposição é muito rápida, levando apenas oito dias para um novo dente ocupar o lugar do que foi perdido.



Modificados de: Helfman et. al., 2009 & duskysarkjaws

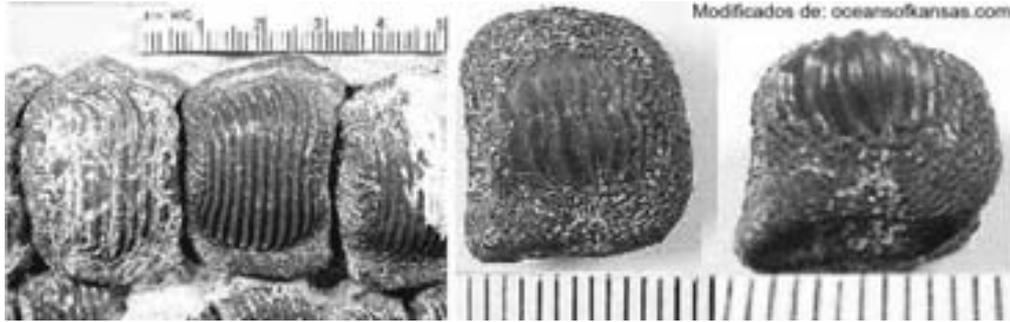
Desenho esquemático mostrando como ocorre a reposição contínua de dentes em tubarão.

Atualmente, os tubarões-brancos são os maiores predadores dos mares. Seus ataques, quando não levam à morte da presa, deixam profundas sequelas. Se você acha o tubarão-branco com seus sete metros de comprimento um peixe muito grande, imagine então o *Charcharodon megalodon* que viveu no Plioceno, com aproximadamente 20 metros de comprimento! Comparando os tamanhos notamos que esse sim era o grande predador dos mares. Assim como o tamanho corporal, o tamanho dos dentes mostra todo o seu potencial para um grande predador. O dente de um tubarão-branco, perto do dente de um *Charcharodon megalodon*, chega a ser insignificante. A partir disso, imagine como seria uma mordida do *megalodon*!



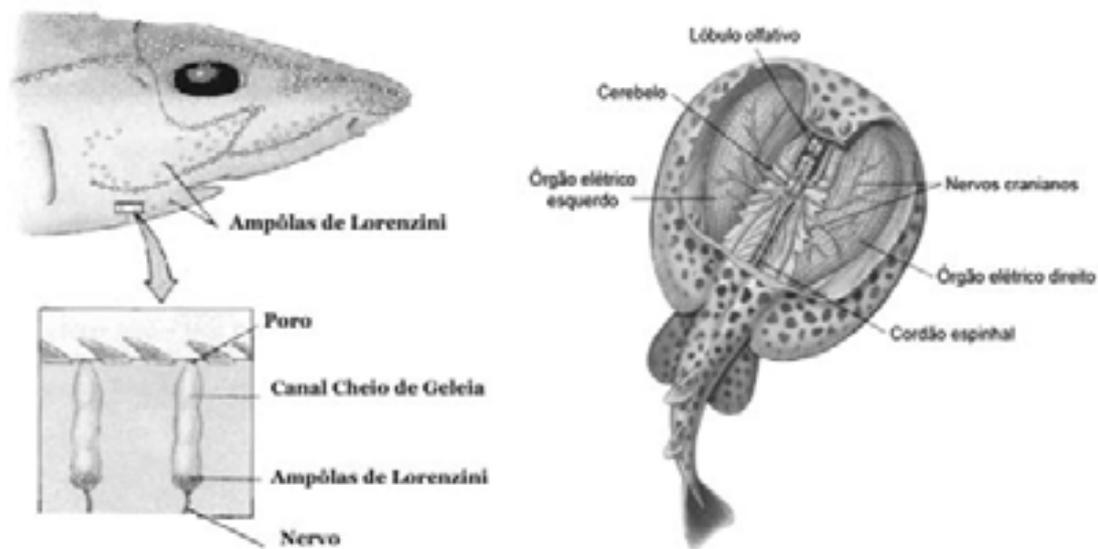
Comparação entre o tamanho do megalodon, tubarão branco e um nadador (A), e o dente do tubarão-branco (esquerda) e do *megalodon* (direita) (B).

Como a morfologia dentária é específica para cada tipo de alimentação, além dos dentes em forma de navalha, especializados para agarrar e rasgar, os Chondrichthyes também exibem uma dentição especializada em quebrar conchas de invertebrados. São dentes pavimentosos e robustos que possibilitam se alimentar das partes moles dos invertebrados



Dentes pavimentosos encontrados em Chondrichthyes.

- Cinose craniana – a movimentação dos ossos do crânio, em especial da mandíbula, permite uma maior abertura de boca, e conseqüentemente, abocanhar presas maiores.
- Órgãos produtores de eletricidade – algumas espécies de raias, especificamente das famílias Torpedinidae e Narcinidae, desenvolveram a incrível habilidade de produzir descargas elétricas através da modificação da musculatura hióide e branquial. Estas descargas chegam a atingir até 220 volts e os peixes a utilizam, tanto para a captura de presas, como mecanismo de defesa.
- Órgãos dos sentidos – para um predador ser mais eficiente, não só aspectos estruturais, como também mecanismos de detecção das presas têm que ser bem desenvolvidos. O olfato é um sentido muito aguçado entre os Chondrichthyes. Receptores químicos são capazes de localizar presas a grandes distâncias. A alta sensibilidade no olfato pode captar uma substância em uma parte por 10 bilhões! Por isso que tubarões conseguem localizar presas moribundas e sangue a grandes distâncias. As presas também podem ser localizadas através da movimentação na água pelo sistema da linha lateral (veremos isso mais detalhadamente no próximo capítulo) e também pela visão. Outro mecanismo muito eficiente de localização de presas são as ampolas de Lorenzini. Através do campo elétrico gerado pelas presas, como pequenos movimentos do corpo e até mesmo os batimentos cardíacos, eles conseguem localizar com exatidão o posicionamento. Até mesmo animais enterrados na areia podem ser localizados! As ampolas de Lorenzini estão localizadas no interior de poros na região da cabeça, e conectadas a nervos que transmitem o estímulo.



Modificados de: Hickman et. al., 2009

Esquema mostrando a localização e estrutura das ampólas de Lorenzini e dos órgãos elétricos.

MANUTENÇÃO DO ORGANISMO

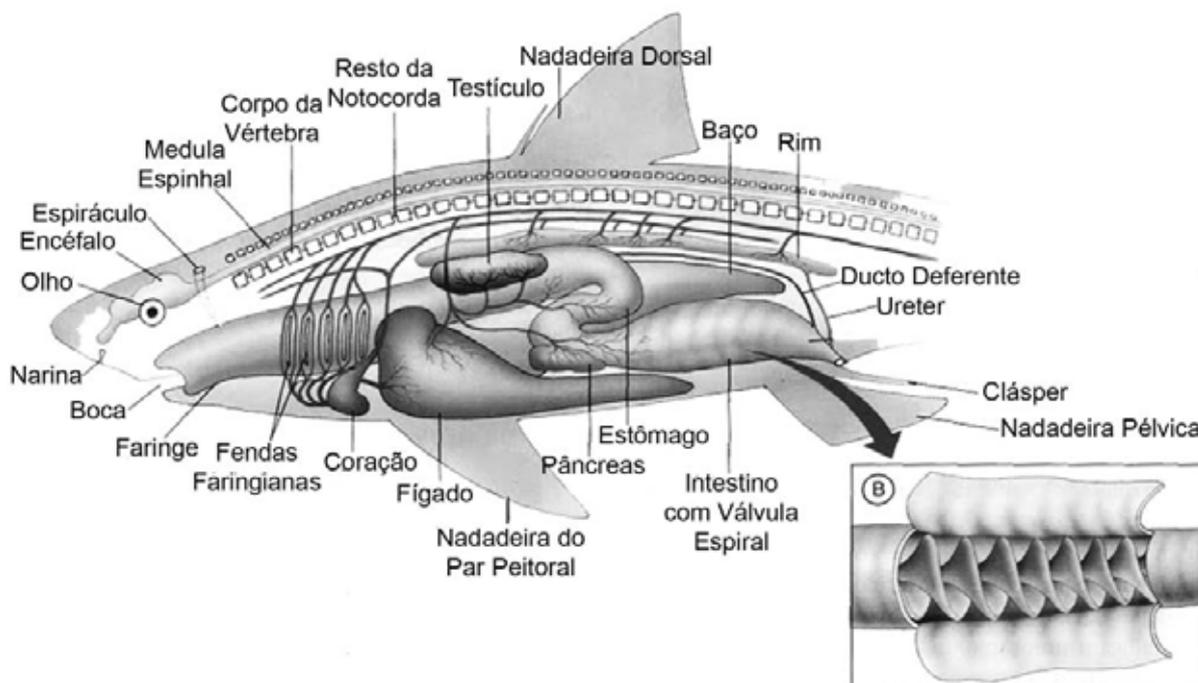
Conforme vimos em Anatomia Comparada dos Cordados, os Chondrichthyes apresentam brânquias as quais são responsáveis pela respiração branquial, sendo que as trocas gasosas ocorrem nas lamelas branquiais. Veremos mais à frente que outros animais apresentam outras estruturas capazes de realizar as trocas gasosas. No caso dos Chondrichthyes, para que ocorra a respiração é necessário que a água banhe as brânquias, e isso pode ser feito de três modos:

- Entrada de água pelo espiráculo – nas espécies que apresentam espiráculo, como as raias, a água penetra no organismo através de movimentos musculares da faringe, deixando posteriormente o corpo, através das fendas branquiais localizadas ventralmente;
- Bombeamento duplo – a partir de movimentos musculares da cavidade oral e da faringe a água banha a região branquial;
- Ventilação forçada – ocorre quando as espécies nadam em maior velocidade com a boca aberta, e a água respiratória segue pelas brânquias e sai pelas fendas branquiais.

Em relação ao sistema digestório, devemos lembrar que nem todos os tubarões se alimentam de carne. Existem os tubarões que têm como principal item da dieta crustáceos, moluscos e zooplâncton. O maior de todos *Chondrichthyes*, como vimos anteriormente que é o tubarão-baleia, que não representa perigo a nenhuma outra espécie, pois se alimenta de plâncton. Por isso que na maioria das fotos que você encontrará, o tubarão-baleia está de boca aberta, pois está se alimentando. Para manter aquele corpanzil é necessário muito alimento!

Embora algumas espécies retirem pedaços das suas presas, eles nunca mastigam o alimento. Eles apenas reduzem a partes menores e depois engolem. Isso é possível por causa dos dentes com função de rasgar o alimento ou quebrar em estruturas reduzidas.

Como apresentam um trato digestório curto, os Chondrichthyes uma importante estrutura que possibilita uma maior absorção dos alimentos. Esta estrutura é a válvula espiral, constituída por dobras da parede intestinal que permitem a passagem do alimento mais devagar. Para entender melhor a importância da válvula espiral, imagine um intestino curto e reto, e outro curto com várias pregas no formato de um parafuso. No intestino reto o alimento passaria sem nenhuma dificuldade e, em pouco tempo, o alimento não absorvido seria eliminado. Já no caso do intestino curto com as pregas, o alimento obrigatoriamente deverá passar em pequenas porções em um maior trajeto, pois ele deverá cruzar toda a região pregueada. Dessa forma, como o alimento passará um maior tempo nesta região de absorção, a retirada de nutrientes no intestino com válvula espiral é muito mais eficiente do que no intestino que não a apresenta.



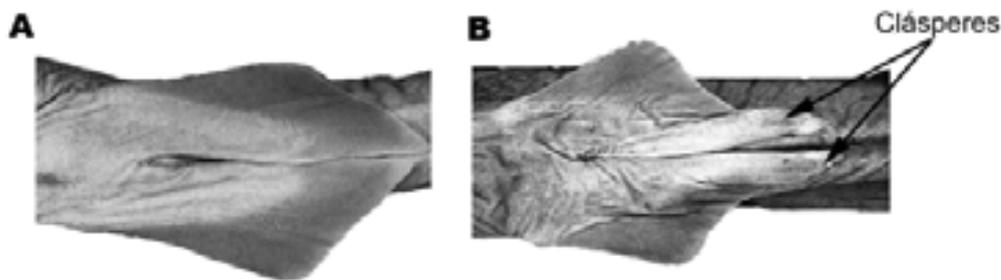
Modificado de: 1.bp.blogspot.com

Órgãos internos do tubarão e detalhe da válvula espiral, localizada no intestino.

No sistema digestório, outro importante órgão é o fígado. Além de produzir substâncias que atuam na emulsificação de gorduras, ele também atua como órgão hidrostático, ou seja, auxilia no processo de flutuação. Como existe o acúmulo de grande conteúdo de óleo em seu interior, ele apresenta uma densidade menor que a dos demais tecidos do corpo. Isso

faz com que ele fique mais leve e flutue. A subida e descida são controladas através da quantidade de óleo dentro do órgão.

A reprodução nos Chondrichthyes é do tipo gonocorística ou bissexuada, ou seja, teremos indivíduos que são ou do sexo masculino, ou do feminino. Em todas as suas espécies, a reprodução ocorre através da fertilização interna. A estrutura responsável pela condução dos espermatozoides até o trato genital feminino é o clássper, que consiste em uma expansão da base da nadadeira pélvica que, em machos maduros, apresenta sua base calcificada e articulada. Por ser uma estrutura típica de machos, sua presença caracteriza o dimorfismo sexual. Isso é muito importante em estudos científicos, pois através da observação destes caracteres morfológicos externos pode-se fazer a determinação do sexo sem a necessidade de sacrificar os animais. Agora você já aprendeu que, se algum dia estiver em um mercado de peixes e observar a presença de clássperes nas nadadeiras pélvicas de uma raia ou um tubarão, poderá dizer com certeza que aquele é um exemplar macho!



Modificados de: pc.maricopa.edu

Nadadeiras pélvicas de fêmeas (A) e nadadeiras pélvicas de machos (B) onde são observados os clássperes (seta).

Depois de fertilizados, os embriões podem se desenvolver de diferentes formas, variando também o cuidado que a mãe dedica aos filhotes. Como ocorre a fertilização interna, há um grande investimento no filhote. As espécies apresentam uma baixa fecundidade, de forma que são produzidos poucos ovos que, por sua vez, são grandes e com muito vitelo. Isso permite que os filhotes ao eclodir tenham tamanhos maiores, o que aumenta a possibilidade de sobrevivência, e ainda apresentem reservas (vitelo) durante o período inicial de restrição alimentar, quando estão fora dos cuidados maternos e têm que procurar o próprio alimento.

Conforme falado anteriormente, a fertilização nos Chondrichthyes acontece no interior da fêmea. Para isso ocorrer, é preciso que machos e fêmeas estejam fisiologicamente prontos para a reprodução. Neste processo de acasalamento, estão envolvidos os rituais de corte nos quais os machos mordem partes do corpo das fêmeas. Estas mordidas servem como estímulo e também como imobilização para facilitar a penetração do clássper e o lançamento dos gametas no trato genital feminino. Então você

poderia perguntar: com dentes tão afiados ele não machucaria a fêmea? Pois é, os dentes afiados perfuram a pele da fêmea, mas em função disso, ela apresenta um espessamento da pele, permitindo que os traumas gerados pelas mordidas não lesionem a musculatura. Em algumas fêmeas é possível observar cicatrizes dessas “mordidas de amor”! Como as espécies de tubarão apresentam tamanhos distintos, o tipo de cópula varia conforme o tamanho das espécies. Para aquelas de menor porte, o padrão reprodutivo que encontramos é baseado no enrolamento do corpo do macho sobre o corpo da fêmea. Já nas espécies de maior porte, ocorre o pareamento da região ventral do macho e da fêmea.



Modificados de: Hamlett, 2005 e Helfman et. al., 2009.

Imagens mostrando o macho mordendo a fêmea durante o ritual de acasalamento (A), as marcas deixadas na pele de uma fêmea (B) e a comparação entre a pele de um macho (esquerda) e uma fêmea (direita)(C)

ESTRATÉGIAS REPRODUTIVAS EM CHONDRICHTHYES

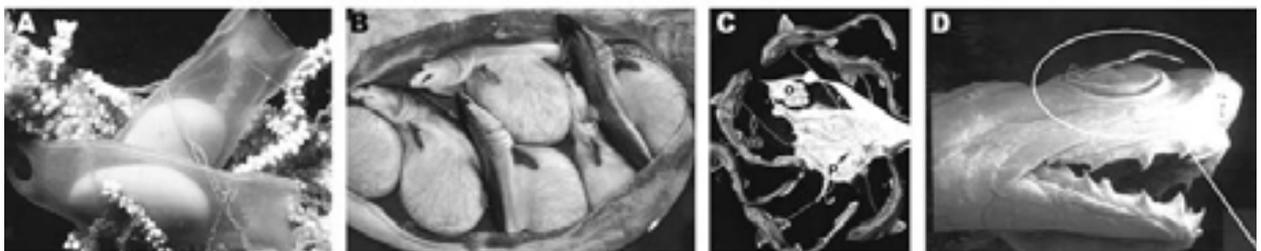
Podemos encontrar em Chondrichthyes basicamente dois tipos de estratégias reprodutivas, a oviparidade e a viviparidade que, por sua vez, apresenta algumas divisões em função do modo que os nutrientes são fornecidos aos embriões. A oviparidade é o modo caracterizado pela liberação de ovos fertilizados que se desenvolvem externamente, ou seja, fora do corpo da fêmea e sujeito às intempéries. Já na viviparidade a fêmea retém os ovos em desenvolvimento no interior do seu trato reprodutivo e, posteriormente, dá a luz ao filhote. Embora grande parte dos vertebrados seja ovípara, a viviparidade entre os Chondrichthyes é a estratégia reprodutiva dominante. A seguir veremos cada um desses modos reprodutivos:

- Oviparidade: é gerado o ovo que se desenvolve fora do corpo materno. Este ovo será liberado e protegido por uma casca bastante resistente, que é secretada pelas glândulas do oviduto. Essa cápsula rígida apresenta filamentos que são utilizados para os ovos se fixarem a substratos. Assim como para a maioria dos animais que apresentam desenvolvimento externo, o tempo de incubação depende da temperatura. O interessante nessa estratégia reprodutiva em Chondrichthyes é que ao eclodir do ovo, o filhote é como um adulto em miniatura. Ocorrem em todos Batoidea da família Rajidae, e em alguns tubarões das famílias Heterodontiformes, Orectolobiformes e Carcharhiniformes.

- Viviparidade lecitotrófica: neste caso os filhotes ficam no interior do corpo materno durante o seu desenvolvimento e são nutridos exclusivamente através do vitelo presente no saco vitelino. Quando o processo de embriogênese está finalizado, os filhotes são liberados pela fêmea. Esta estratégia pode ser encontrada em Haxanchiformes, Squaliformes, Pristiophoriformes, Sqatiniformes, Rhinobatiformes, Pristiformes, Torpediniformes e algumas espécies das ordens Orectolobiformes e Carcharhiniformes.

- Viviparidade matotrófica – este tipo de estratégia reprodutiva tem como principal característica a produção de nutrientes para o embrião pelo trato materno. Neste caso ela ainda pode apresentar algumas subdivisões: viviparidade oofágica, adelfofagia e viviparidade por trofonemas. Na viviparidade oofágica o embrião eclode ainda no útero e alimenta-se de ovócitos que são produzidos continuamente para nutri-lo até completar o seu desenvolvimento. Encontrada em representantes da ordem Lamniformes. No caso da adelfofagia ocorre competição intra-uterina, e o primeiro embrião a eclodir passa a se alimentar dos demais. Por isso esta estratégia reprodutiva, registrada no tubarão mangona *Carcharias taurus*, é também denominada de canibalismo intra-uterino. Já na viviparidade por trofonemas, a parede uterina apresenta projeções em seu epitélio que secretam uma substância nutritiva (“leite uterino”) que é ingerida ou absorvida pelos embriões. As raias da ordem Myliobatiformes têm seus representantes com este padrão reprodutivo.

- Viviparidade placentotrófica – nesta estratégia reprodutiva o vitelo contido no ovo é reduzido. Após ser consumido, o saco vitelino conecta-se à parede uterina formando uma conexão entre o corpo materno e o corpo do embrião, por onde os nutrientes serão transferidos. Essa projeção formada é muito semelhante a um cordão umbilical, visto nos mamíferos. Ocorre em poucas espécies da ordem Carcharhiniformes, como *Mustelus canis*.



Modificados de: discoverybrasil.com & Hamlett, 2005.

Distintas estratégias reprodutivas em Chondrichthyes: oviparidade representada por ovos de Squaliformes (A); viviparidade oofágica, mostrando embriões de *Isurus oxyrinchus* ainda no ovário (B); viviparidade placentotrófica em *Mustelus canis* onde pode ser visualizado o cordão umbilical ligando o corpo materno ao filhote (C); adelfofagia ou canibalismo intra-uterino, mostrando filhote de *Carcharias taurus* com dentes bem desenvolvidos mesmo ainda dentro do útero.

CONSERVAÇÃO

Como todos nós sabemos, há uma forte pressão para captura e matança de tubarões, seja por questões sociais ou culturais. Tudo isso começa dentro da nossa casa, quando vemos um noticiário ou um filme que tratam o tubarão como vilão. Um tubarão ao ser pescado é trazido até a praia como um troféu. A pessoa que o matou é tratada como herói que salvou a vida de pessoas que poderiam ser atacadas pelo animal. Muitas vezes essas espécies são tão inofensivas quanto um peixe qualquer. Como vimos anteriormente, algumas espécies de tubarões podem se alimentar de outros animais, sendo o ataque a banhistas realizado por um número restrito de animais.

Você já se perguntou por que esses ataques aumentaram tanto nas últimas décadas? Pois é, esta questão muitas vezes é esquecida e o homem prefere culpar o animal a assumir sua culpa. Se analisarmos os registros históricos de ataques de tubarões em Pernambuco, notaremos que o primeiro registro em Recife deu-se em junho de 1992. Até o ano de 2004, foram contabilizados 44 ataques sendo que 16 deles fizeram vítimas fatais. Em termos de Brasil, esses números representam 46% dos ataques e 64% das mortes.

Qual ou quais motivos podem ser creditados a isso? Se você buscar nos registros da região litorânea de Pernambuco, até a década de 1970, na região do estuário do rio Ipojuca, onde está localizado o porto de Suape, havia um ambiente preservado. Vocês já viram em outras disciplinas a importância da conservação das regiões de manguezal, pois esta área apresenta uma elevada produtividade e é utilizada por muitas espécies como área de reprodução e desenvolvimento nas primeiras fases da vida. Com o processo de instalação do porto, este ambiente de grande importância biológica foi degradado. Espécies que ali reproduziam não mais puderam procriar, assim como aquelas que buscavam alimento e proteção. O impacto gerado neste ambiente fez com que as espécies procurassem outros locais para reproduzir e se alimentar. Isso foi o que ocorreu com os tubarões.

Com o impacto gerado pela construção do porto, eles passaram a utilizar a região da foz do rio Jaboatão para se reproduzir. O grande problema é que a foz deste rio fica localizada na região metropolitana de Recife, em praias muito famosas e frequentadas como Boa Viagem, Piedade e Pina. Daí o grande número de ataques registrados a banhistas, e principalmente a surfistas. Os surfistas são as vítimas mais frequentes dos tubarões porque ficam grande parte do tempo na água, com as pernas balançando. Estes movimentos despertam a atenção dos tubarões que vêem a pessoa como uma presa e a atacam.

As espécies mais frequentemente responsáveis por esses ataques são o tubarão-tigre ou tintureira (*Galeocerdo cuvier*) e o cabeça-chata (*Carcharhinus leucas*). Existem outros motivos que estão associados ao aumento nos ataques de tubarão. Obviamente o aumento do número de surfistas e banhistas aumenta a possibilidade de encontro com tubarões e, conseqüentemente, aumenta o risco de ataques. A pesca de arrasto de camarão também pode ser

responsável pelo aumento nos ataques em função da eliminação do rejeito de peixes próximo às praias, o que acaba atraindo os tubarões e favorece os encontros com banhistas e surfistas.

A captura indiscriminada de tubarões também pode resultar em um sério problema que é a extinção. Algumas espécies apresentam maturação sexual tardia, ou seja, tornam-se adultos com idade avançada. Normalmente as espécies com este padrão apresentam gestações prolongadas e ninhadas com poucos filhotes. Caso uma grande parcela da população seja capturada, haverá o comprometimento das gerações futuras. Da mesma forma, uma catástrofe ambiental, como um derramamento de petróleo, pode levar a uma grande mortandade de juvenis. No futuro serão poucos adultos que atingirão a fase reprodutiva, o que também pode prejudicar a continuidade da espécie.



	Tubarão branco <i>Carcharodon carcharias</i>	Mangona <i>Carcharhinus plumbeus</i>	Tubarão-martelo <i>Sphyrna lewini</i>	Cação-bagre <i>Squalus acanthias</i>
Idade de maturidade (anos)	m 9-10, f 12-14	m 13-16	m 4-10, f 4-15	m 6-14, f 10-12
Tamanho na maturidade (centímetros)	m 350-410, f 400-430	m 170, f >180	m 140-280, f 150-300	m 60, f 70
Período de vida (anos)	m 15(?)	m 26-35	m 35	m 35, f 40-50
Tamanho da ninhada	2-10 filhotes	8-13 filhotes	12-40 filhotes	2-14 filhotes
Frequência reprodutiva	Bienal	Bienal	(?)	Bienal
Período de gestação (meses)	>12	9-12	9-12	18-24

Modificado de: Pough et. al., 2008.

Parâmetros da história de vida de algumas espécies de tubarões sujeitas à sobrepesca.

DIVERSIDADE

Como vimos inicialmente, os Chondrichthyes podem ser divididos nas subclasses Holocephali e Elasmobranchii. Agora veremos alguns detalhes dos representantes destes grupos.

SUBCLASSE HOLOCEPHALI

Nesta subclasse estão presentes apenas as quimeras. Seus representantes fogem do padrão dos demais de Chondrichthyes, apresentando uma única abertura branquial, formando o que chamamos de opérculo membranoso. Uma característica interessante é que os apresentam a pele nua, sem a presença de escamas placóides e também não apresentam espiráculo.

Atualmente temos apenas uma ordem, representada pelos Chimaeriformes. Eles estão divididos em três famílias, seis gêneros e 33 espécies, todos eles encontrados em água salgada. Os representantes da família Callorhynchidae apresentam focinho alongado e flexível, com projeção em formato de gancho alongado e a nadadeira caudal heterocerca. Os representantes da família Rhinochimaeridae, por sua vez, têm um focinho comprido, fino e carnudo, sendo a nadadeira caudal do tipo dificerca. Já na família Chimaeridae, seus representantes apresentam o focinho curto e arredondado, com a nadadeira caudal do tipo dificerca.



Representantes das famílias Callorhynchidae (A), Rhinochimaeridae (B) e Chimaeridae (C).

SUBCLASSE ELASMOBRANCHII

Nos Elasmobranchii atuais encontraremos os representantes mais conhecidos dos Chondrichthyes agrupados na divisão Neoselachii. Os tubarões e cações formam a subdivisão Selachii, enquanto as raias a subdivisão Batoidea. Dentro dos Selachii ainda formam-se dois agrupamentos onde estão os representantes das superordens Galeomorphi e Squalomorphi com quatro e cinco ordens, respectivamente.

Divisão Neoselachii

Subdivisão Selachii

Superordem Galeomorphi

Ordem Heterodontiformes

Ordem Orectolobiformes

Ordem Lamniformes

Ordem Carcharhiniformes

Superordem Squalomorphi

Ordem Hexanchiformes

Ordem Echinorhynchiformes

Ordem Squaliformes

Ordem Squatiniformes

Ordem Pristiophoriformes

Subdivisão Batoidea

Ordem Torpediniformes

Ordem Pristiformes

Ordem Rajiformes

Ordem Myliobatiformes

Na primeira ordem de Galeomorphi encontramos os Heterodontiformes com oito espécies, agrupadas em uma única família. Os seus representantes apresentam duas nadadeiras dorsais que são precedidas por um espinho. Uma característica peculiar ao grupo é a presença de uma crista acima do olho. Em função disso eles são chamados de tubarões de chifre. Os representantes da ordem Orectolobiformes também apresentam duas nadadeiras dorsais, mas o espinho pode estar presente ou ausente. Os olhos são dorsolaterais na cabeça, sem a presença da **membrana nictitante**. Esta ordem está dividida em 7 sete famílias e dela são conhecidas 32 espécies. O representante mais emblemático deste grupo é o tubarão-baleia que, como vimos anteriormente, apesar de seus 20 m de comprimento, é totalmente inofensivo e se alimenta de plâncton.

Já dentre os peixes da ordem Lamniformes encontramos a nadadeira anal e as duas nadadeiras dorsais sem espinhos. Os olhos geralmente estão localizados na lateral da cabeça e não apresentam membrana nictitante. Apresentam também uma boca grande que se estende até a região posterior dos olhos. Isto permite uma grande abertura bucal, o que é importante para peixes como o *Cetorhinus maximus* que também se alimenta de plâncton. Com isso, quanto maior a abertura, mais alimento ele pode ingerir.

Membrana nictitante

Dobra de tecido conjuntivo retrátil localizada na região ocular que tem como função proteger a córnea.

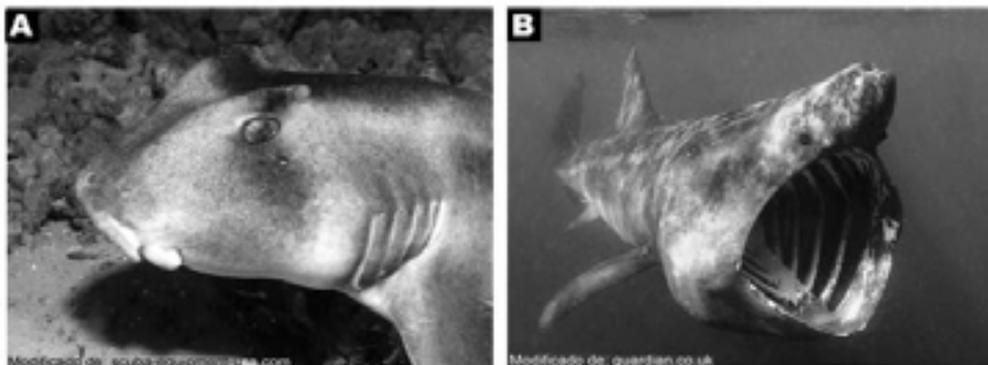
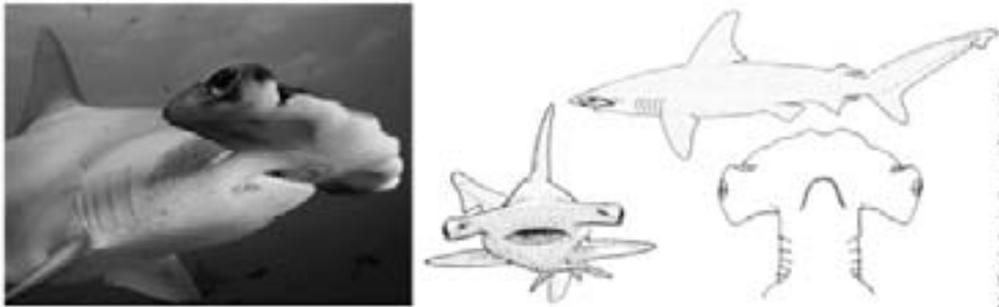


Figura 19. Exemplar do tubarão de chifre *Heterodontus galeatus* (A) e representante da espécie *Cetorhinus maximus* (B).

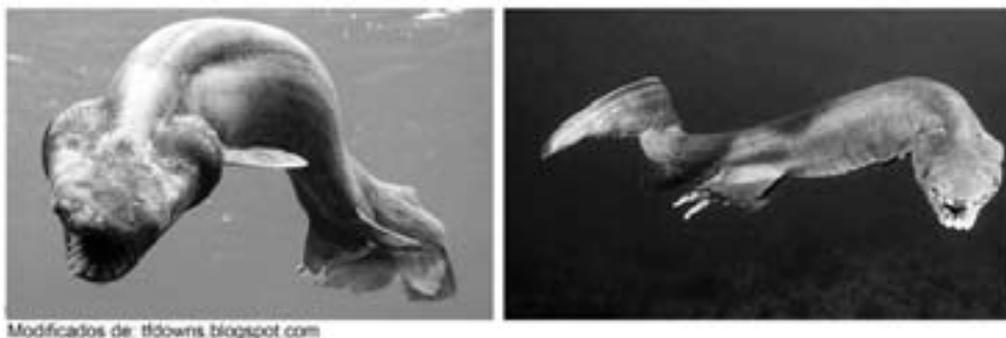
Outro importante representante de Lamniformes é o tubarão-branco, o maior predador dos mares que temos na atualidade. Sua distribuição atinge praticamente todo o mundo e isso é possível através das grandes jornadas que é capaz de fazer. Com isso, os registros de ataques para o tubarão-branco ocorrem praticamente em todo o mundo. No histórico de ataques entre os anos de 1876 e 2008 foram registrados 244 ataques, sendo destes 65 com vítimas fatais. Esses números fazem do tubarão-branco o responsável pelo maior número de ataques fatais a banhistas e surfistas no mundo.

Os Carcharhiniformes formam a ordem com o maior número de representantes dentro de Chondrichthyes. Para essa ordem são apontadas 224 espécies agrupadas em oito famílias e 49 gêneros. Algumas das características deste grupo são a ausência de espinhos nas nadadeiras dorsais, e presença da nadadeira anal e membrana nictitante. Nesta ordem está presente o cabeça-chata (*Carcharhinus leucas*) que, como vimos anteriormente, é um dos principais responsáveis por ataques no litoral brasileiro. Outro representante interessante deste grupo é o tubarão-martelo (*Sphyrna* sp.). A denominação de martelo é devido ao formato de sua cabeça, que apresenta expansões laterais nas quais estão localizados os olhos e as narinas. Esta projeção da cabeça pode lhe conferir vantagem no forrageamento por apresentar uma maior área. Os indivíduos de maior porte podem representar perigo, sendo que alguns dos ataques a humanos apresentaram vítimas fatais.



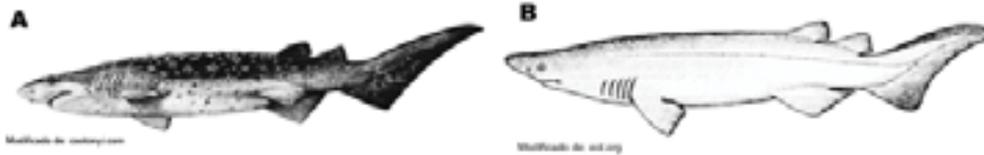
Tubarão-martelo visto em diferentes posições.

Iniciando a superordem Squalomorphi, temos a ordem Hexanchiformes. São apenas cinco espécies alocadas em duas famílias. Eles apresentam uma única nadadeira dorsal sem espinho, nadadeira anal, espiráculo pequeno e olhos sem membrana nictitante. Seus representantes são considerados os mais primitivos dos tubarões. O mais estranho de todos é o tubarão-cobra *Chlamydoselachus anguineus*. Ele difere bastante do formato do corpo de tubarão que estamos acostumados. O corpo é bastante alongado fugindo do padrão fusiforme da maioria dos representantes.



Espécimes de tubarão-cobra *Chlamydoselachus anguineus*.

Outros representantes diferentes estão na ordem Echinorhiniformes. São apenas duas espécies. Eles apresentam as duas nadadeiras dorsais pequenas e sem espinhos, posicionadas na altura da base das nadadeiras pélvicas. Os olhos são bem desenvolvidos e apresentam dentículos dispersos sobre todo o corpo. A espécie *Echinorhinus brucus* apresenta poucos dentículos grandes sobre o corpo e a outra espécie, a *E. cookei*, exibe pequenos, mas numerosos dentículos espalhados sobre o corpo.



Exemplar de *Echinorhinus brucus* (A) e *Echinorhinus cookei* (B).

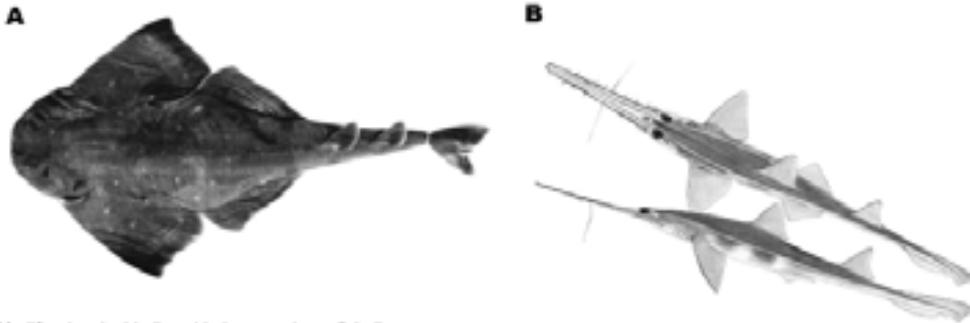
Na ordem Squaliformes, com seis famílias e 97 espécies, seus representantes apresentam espiráculo, duas nadadeiras dorsais precedidas ou não de espinho e ausência de nadadeira anal. Nesta ordem, temos um dos menores tubarões conhecidos, o tubarão-pigmeu *Squaliolus laticaudus* com 25 cm de comprimento total. Outra pequena espécie dentro de Chondrichthyes está na Ordem Carcharhiniformes, representada por *Eridacnis radcliffei*.



Exemplar do tubarão-pigmeu *Squaliolus laticaudus*.

As duas últimas ordens de Selachii apresentam formas bem diferentes dos demais. Na ordem Squatiniformes os seus representantes têm o corpo deprimido, semelhante ao formato do corpo da raia. Estas espécies são popularmente chamadas de cação-anjo. As nadadeiras peitorais são bem desenvolvidas e chegam bem próximas à região da cabeça. Na região dorsal estão presentes duas

nadadeiras sem espinhos e dois grandes espiráculos. A boca destes peixes tem posição terminal e a ela estão associados barbilhões. Já na ordem Pristiophoriformes, a característica marcante é o fato de o rostro ser muito desenvolvido, apresentando dentes e um par de barbilhões na face lateral desta projeção. O interessante é que esses dentes são de tamanhos diferentes, alternados entre grandes e pequenos. Para os tubarões-serra, são conhecidas apenas cinco espécies, sendo uma do gênero *Pliotrema* e quatro do gênero *Pristiophorus*.

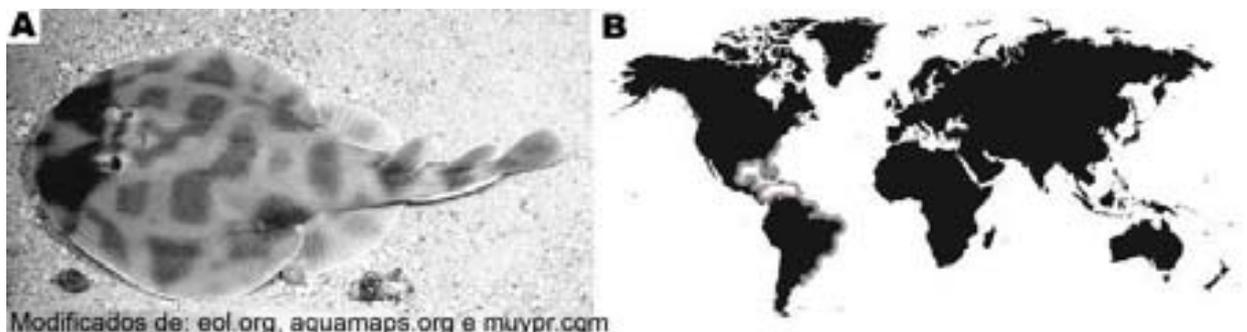


Modificados de: biodiversidade.rs.gov.br e efishalbum.com

Exemplares de cação-anjo *Squatina guggenheim* (A) e tubarão-serra *Pristiophorus* sp. (B).

Estas foram as ordens de Selachii, e agora passaremos à subdivisão Batoidea, formada pelas raias. Atualmente temos quatro ordens na subdivisão Batoidea, sendo as características comuns do grupo as aberturas branquiais localizadas na face ventral do corpo, nadadeira peitoral muito desenvolvida atingindo a região da cabeça, nadadeira anal ausente, e olhos e espiráculos localizados dorsalmente.

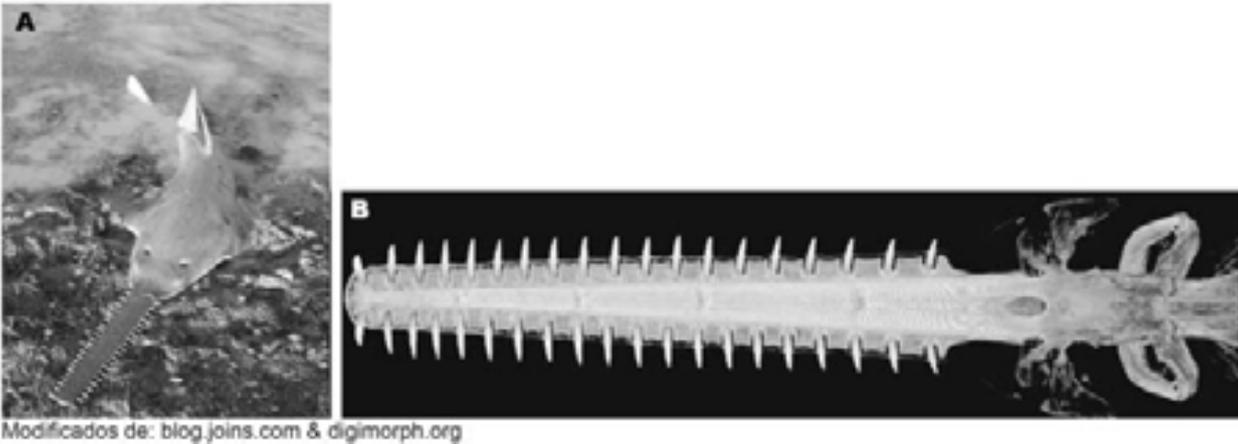
A primeira ordem, Torpediniformes, está representada por 59 raias elétricas encontradas nas famílias Torpedinidae e Narcinidae. Elas apresentam órgãos elétricos que são derivados da musculatura branquial. Estas descargas, mais fortes nos Torpedinidae, são utilizadas tanto para a alimentação, quanto para a defesa. No litoral brasileiro temos a espécie *Narcine brasiliensis* como representante do grupo. Popularmente é chamada de treme-treme, justamente em função da descarga elétrica que ela é capaz de liberar.



Modificados de: eol.org, aquamaps.org e muypr.com

Exemplar da raia elétrica treme-treme *Narcine brasiliensis* e mapa mostrando a sua distribuição.

A família Pristidae tem os representantes mais diferentes dentro dos Batoidea. Eles se assemelham bastante aos Pristiophoriformes que vimos dentro da subdivisão Selachii. Popularmente são chamados de peixes-serra, justamente pelo formato do seu focinho comprido que é ladeado por dentes do mesmo tamanho. Estes dentes estão firmemente ancorados no focinho e não se desprendem com facilidade. O corpo dos peixes-serra é semelhante ao corpo dos tubarões, exceto pela cabeça que é deprimida. Um formato bem incomum dentro das raias não é mesmo?



Exemplar do peixe-serra e em detalhe o focinho mostrando os dentes bem fixados.

A ordem Rajiformes agrupa grande parte da diversidade dos Batoidea. São 285 espécies distribuídas em quatro famílias. Seus representantes apresentam uma grande variação quanto ao tamanho da nadadeira caudal (longa, curta ou ausente) e nadadeiras dorsais (ausente, uma ou duas). Na região dorsal do corpo, eles podem apresentar uma fileira de espículas sobre a pele. Estas espículas de consistência bastante rígida são derivadas de escamas placóides. Alguns dos seus representantes são nomeados erroneamente como tubarões, sendo que na verdade pertencem ao grupo das raias. O peixe-viola, também chamado de cação-viola, na verdade é uma raia! Se vocês observarem bem a figura, verão que a nadadeira peitoral funde-se à região da cabeça para formar o disco, que é característico de raias. Além disso, ele apresenta as fendas branquiais localizadas na região ventral e espiráculos funcionais atrás dos olhos. Agora você sabe que o correto é chamá-lo de raia-viola e não cação-viola!



Exemplar de raia-viola *Rhinobatos horkelli*.

Para finalizar este módulo, veremos a última ordem de Batoidea que é Myliobatiformes. São 183 espécies distribuídas em dez famílias que fazem parte desta ordem. São espécies que têm cérebro bem desenvolvido e um espinho pungente na base da nadadeira caudal que é recoberto por um epitélio que contém glândulas de veneno. Os sintomas imediatos da ação do veneno são dor e inchaço, podendo também apresentar febre, náusea, sudorese e vômito. Deve-se procurar imediatamente um hospital ou posto médico para a remoção do espinho e limpeza da área afetada. Nunca tentar retirar o espinho puxando, pois isso pode agravar o quadro do paciente. Caso a lesão não seja tratada adequadamente, o tecido pode necrosar.

No Brasil, as espécies das famílias Dasyatidae e Myliobatidae são as principais responsáveis pelos traumas. Em água salgada, destacam-se a raia-lixia (*Dasyatis guttata*), raia-chita (*Dasyatis say*), raia-pintada (*Aetobatus narinari*) e raia-ticonha (*Rhinoptera bonasus*). Já em água doce, os registros estão relacionados às espécies *Potamotrygon falkneri*, *Potamotrygon orbigny*, *Potamotrygon motoro* e *Potamotrygon hystrix*. Ainda há um agravante em relação às espécies de água doce, pois algumas delas são comercializadas em lojas de aquarismo sem qualquer menção ao perigo que seu espinho representa.

É importante lembrar que, em condições normais, a raia não ataca nenhuma pessoa. Ela só utilizará o ferrão para se defender. Os casos mais frequentes ocorrem quando a pessoa pisa sobre alguma parte do corpo da raia ou a manipula de forma inadequada. Todo cuidado é necessário quando for lidar com uma raia.



Modificado de: vivaterra.org.br



Modificado de: paraibapesca.blogspot.com

Exemplar de raia-lixa (*Dasyatis guttata*) e em detalhe o espinho serrilhado na base da cauda.

CONCLUSÃO

Conforme vimos nesse módulo, o surgimento da mandíbula propiciou aos primeiros Gnathostomata a conquista e ocupação de diversos nichos dentro do ambiente aquático. Algumas dessas espécies dominaram o panorama da época e tornaram-se grandes predadores dos mares. Além de uma mandíbula poderosa com dentes capazes de dilacerar as presas, outras estruturas possibilitaram o domínio deste ambiente. Embora a grande maioria dos Chondrichthyes seja de origem marinha, os representantes exclusivos de água doce também podem ser encontrados dentro dos peixes cartilaginosos.

RESUMO

O surgimento da mandíbula trouxe uma revolução no modo de vida dos organismos aquáticos. A dieta que originalmente era limitada a alguns itens alimentares apresentou uma profunda modificação, sendo acompanhada de alterações estruturais e morfológicas. Os extintos Placodermi formaram o primeiro grupo a apresentar mandíbula. Apesar da sua armadura óssea em parte do corpo, podiam se deslocar na coluna d'água. Alguns representantes mais derivados apresentaram uma redução maior nesta armadura o que permitiu uma maior mobilidade. Já os Chondrichthyes mostraram muitas inovações, o que permitiu o domínio do ambiente aquático. O endoesqueleto cartilaginoso e escamas placóides foram algumas das importantes características presentes no grupo. Algumas especializações predatórias fizeram com que algumas espécies se tornassem grandes predadores. Atualmente temos seus representantes divididos entre os Holocephali, que são as quimeras e os Elasmobranchii, representados pelos tubarões (Selachii) e raias (Batoidea). A diversidade de formas e comportamentos nos permite encontrar seus representantes de diversos tamanhos e em toda a coluna



d'água. Nos Chondrichthyes encontramos o maior peixe atualmente vivente, o tubarão-baleia, assim como a enorme raia jamanta. As especializações na alimentação nos levam a encontrar, desde espécies planctônicas até espécies carnívoras, todas elas com especializações para o seu hábito alimentar. A reprodução também é muito diversificada, sendo a principal característica dos Chondrichthyes a fertilização interna. Isso é possível graças ao cláster, que conduz os espermatozoides até o trato genital feminino. Após a fertilização são observados diferentes graus de dependência materna e existem espécies que se desenvolvem em ovos fora do corpo da fêmea, até outras espécies em que a fêmea fornece nutrientes aos filhotes e os libera somente após o completo desenvolvimento. As alterações nas condições naturais e a pressão pesqueira têm feito com que várias espécies apresentem seus estoques naturais ameaçados. Além disso existe uma forte pressão de setores da sociedade que rotulam as espécies como perigosas. As conclusões sobre esse tema devem ser tomadas com moderação e embasadas cientificamente.

ATIVIDADES

1. Elabore um quadro comparativo das estruturas externas de Holocephali, Elasmobranchii e Batoidea, explicando as diferenças entre grupos.
2. Faça um texto sobre o papel das ampolas de Lorenzini e o olfato na predação.
3. Disserte sobre a eliminação de áreas naturais e sobrepesca na conservação de tubarões.
4. Acesse os links abaixo e discorra sobre a importância dos estudos científicos na saúde pública:

<http://www.revistapesca.com.br/colunas/viewcoluna.php?id=41>

<http://revistapesquisa.fapesp.br/?art=3288&bd=2&pg=1&lg=>



PRÓXIMA AULA

Na próxima aula daremos início ao estudo dos peixes ósseos, o maior grupo de vertebrados



AUTOAVALIAÇÃO

Antes de avançar para o próximo capítulo pratique os conceitos deste capítulo e prossiga após realmente ter entendido todos os conceitos abordados nesta aula.



REFERÊNCIAS

- HAMLETT, W.C. Reproductive biology and phylogeny of Chondrichthyes: sharks, batoids and chimaeras. Science Publishers. 2005.
- HELFMAN, G.S.; COLLETTE, B.B.; FACEY, D.E. & BOWEN, B.W. The diversity of fishes: Biology, evolution, and Ecology. 2 ed. Massachusetts, Willey- Blackwell. 2009.
- HICKMAN, C.P.; ROBERTS, L.S. & LARSON, A. Princípios integrados de zoologia. 11 ed. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro. 2009
- NELSON, J.S. Fishes of the world. 4 ed. New Jersey, John Willey & Sons. 2006
- POUGH, F. H.; JANIS, C. M. & HEISER, J. B. A vida dos vertebrados. 4 ed. São Paulo Atheneu Editora São Paulo Ltda. 2008.