

AMPHIBIA

META

A presente aula tem por meta caracterizar os grupos de anfíbios viventes.

OBJETIVOS

Ao final desta aula, o aluno deverá:

reconhecer as principais características dos anfíbios viventes, Anura (sapos, rãs e pererecas), Gymnophiona (cobras-cegas) e Urodela (salamandras e tritões).

PRÉ-REQUISITO

Conhecer as principais hipóteses sobre a origem dos Tetrapoda, abordadas na aula anterior e as características anatômicas gerais dos anfíbios vistas na disciplina Anatomia Comparada dos Cordados.

INTRODUÇÃO

O primeiro grupo de Tetrapoda com formas viventes que iremos estudar pertence à classe Amphibia, mais especificamente à, sub-classe Lissamphibia sendo representado pelos sapos, rãs, pererecas, salamandras, tritões e cobras-cegas. Os anfíbios são atualmente os únicos vertebrados a apresentarem uma transição da água para a terra tanto em sua **ontogenia** quanto em sua **filogenia**. Poucos anfíbios são completamente terrestres, sendo a grande maioria considerada semiterrestre, com uma fase larval aquática (girino) e uma adulta terrestre. É justamente dessa característica que emerge o nome Amphibia (vida dupla).

Ontogenia

(ou ontogênese) descreve a origem e o desenvolvimento de um organismo desde o ovo fertilizado até sua forma adulta.

Adaptações gerais à vida na terra são compartilhadas pela maioria dos anfíbios, como um esqueleto reforçado e modificação na ordem de importância dos órgãos dos sentidos, que passou, do sistema ancestral, de linha lateral para os sentidos do olfato e audição. Novas conformações do epitélio olfativo e do ouvido foram alcançadas de modo a aumentar a sensibilidade aos odores e sons transmitidos pelo ar.

Filogenia

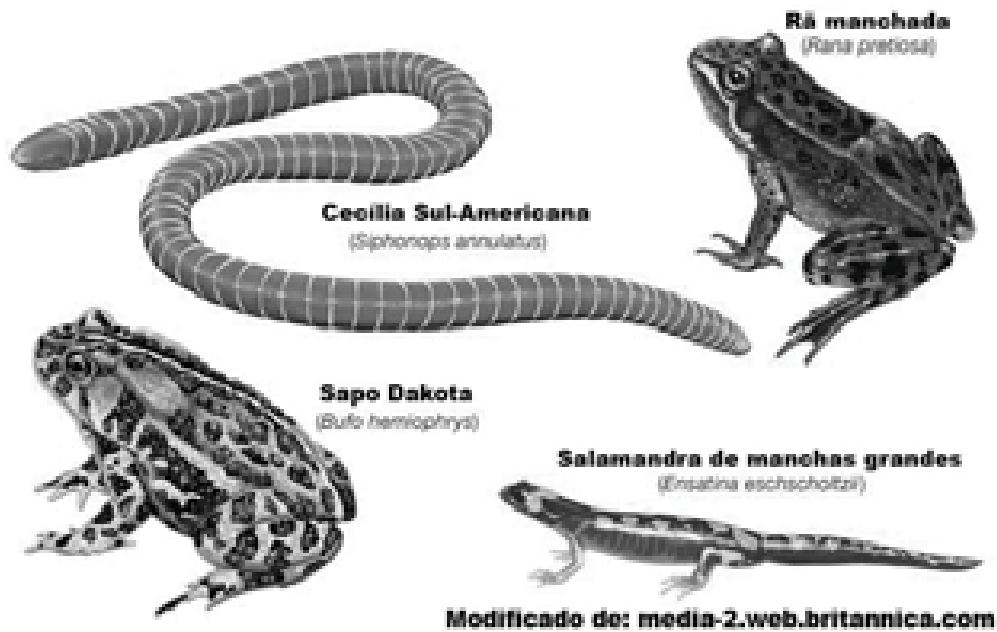
(grego: phylon = tribo, raça e genetikos = relativo à gênese = origem) é o termo comumente utilizado para hipóteses de relações evolutivas (parentesco, ancestralidade) de um grupo de organismos.

O modo ancestral de reprodução envolve a deposição de ovos aquáticos, dos quais eclodem larvas (girinos) que respiram por brânquias. Essas larvas passam por metamorfose gerando formas adultas completamente diferentes, tanto em forma como em comportamento.

Os anfíbios são primeiramente vertebrados, tetrápodes, ectotérmicos, com epiderme glandular e grande dependência da água para a respiração e reprodução. São representados hoje por 6.433 espécies divididas em três ordens: Anura ou Salientia (5.679 espécies), Urodela ou Caudata (580) e Gymnophiona ou Apoda (174) que, apesar de morfologicamente distintas possuem características derivadas compartilhadas, condizentes com uma linhagem monofilética.

O Brasil ocupa a primeira colocação na relação de países com maior riqueza de espécies de anfíbios, seguido pela Colômbia e Equador. Segundo a Sociedade Brasileira de Herpetologia (SBH) existe no território nacional, registro de 849 espécies (atualização outubro de 2008), sendo 821 anuros, 27 cobras-cegas e uma salamandra.

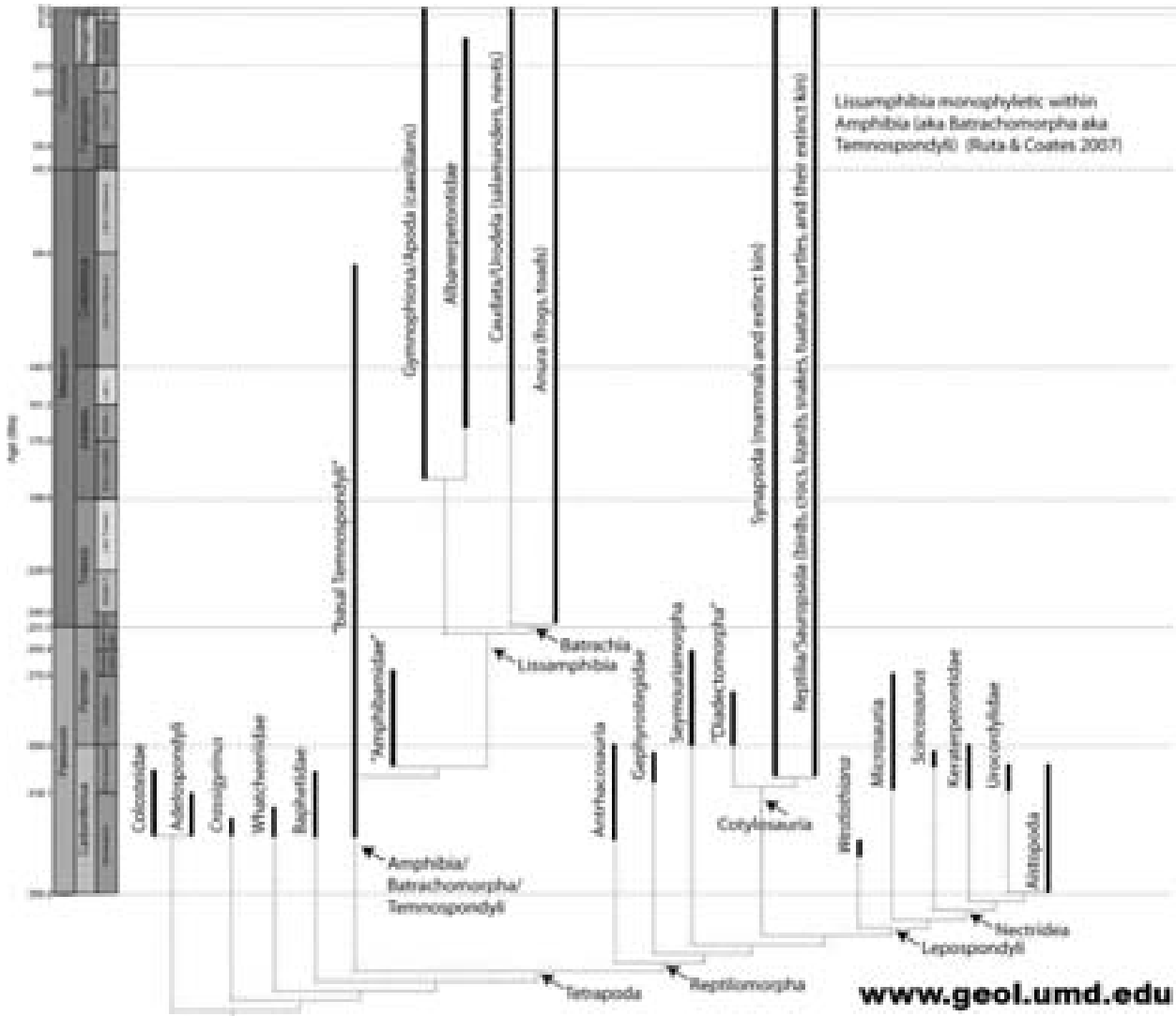
Apesar do considerável número, esses animais passam por um dramático declínio de suas populações, muitas vezes chegando à extinções locais maciças. Entre as causas destes declínios podemos destacar: aumento nos índices de radiação ultravioleta (consequência da diminuição da camada de ozônio atmosférico), novos predadores nos ecossistemas atuais (espécies introduzidas), fragmentação e destruição de habitats, toxicidade e acidez ambiental, enfermidades emergentes, mudanças climáticas, e interações entre estes fatores.



Alguns representantes da subclasse Lissamphibia.

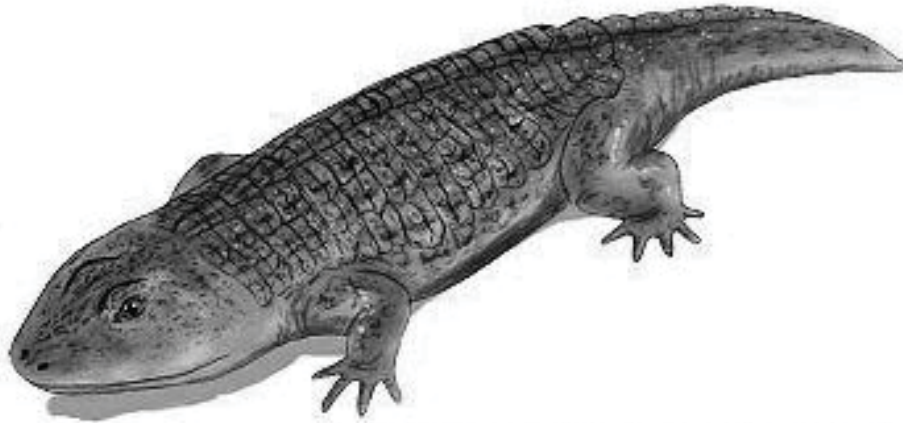
OS PRIMEIROS ANFÍBIOS

Na aula passada falamos um pouco sobre a origem dos organismos conhecidos como Tetrapoda. Se você se recorda, comentamos que, no início do período Carbonífero (aproximadamente 320 milhões de anos), este grupo se dividiu em duas linhagens, os Batrachomorpha e os Reptilomorpha. Os Batrachomorpha originaram os Lepospondyli e os Temnospondyli, sendo que, deste último grupo, derivou Lissamphibia, subclasse que inclui todos os anfíbios viventes.



Filogenia dos Tetrapoda.

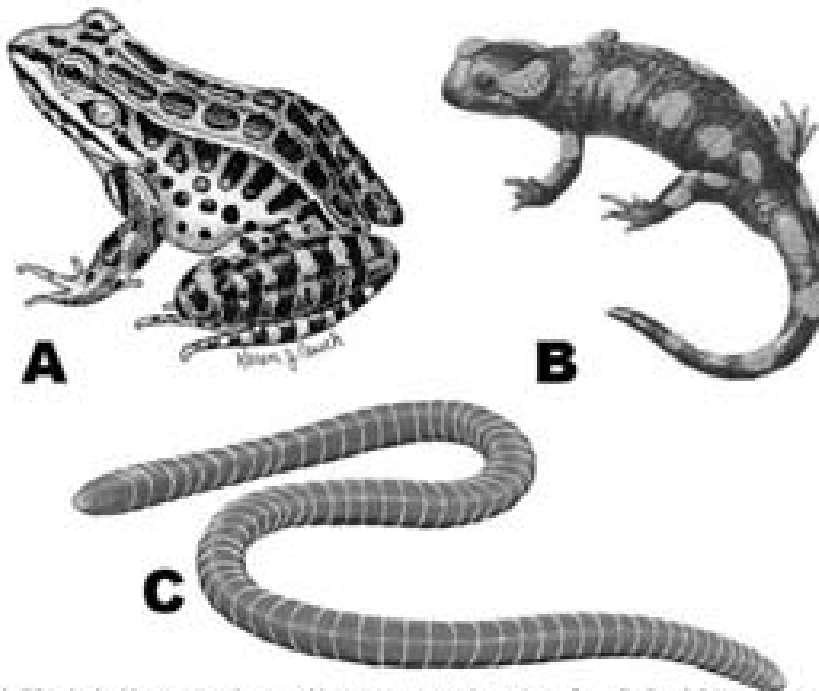
Temnospondyli foi o grupo mais duradouro e diversificado, com distribuição global, e estiveram presentes do final do Carbonífero até o início do Cretáceo. Muitos Temnospondyli foram predadores semi-aquáticos com corpos pesados, membros curtos e cabeça grande. Provavelmente se alimentavam de peixes e de outros tetrápodes. Seus crânios eram achatados e de movimentos limitados.



Modificado de: upload.wikimedia.org

Reconstituição de um Temnospondyli.

Já os Lissamphibia evoluíram entre o Triássico (gimnofionos, salamandras e tritões) e o Jurássico (pererecas, rãs e sapos). Os membros desta subclasse estão distribuídos em três ordens: Anura ou Salientia (os que não possuem cauda na fase adulta), Urodela ou Caudata (os que apresentam cauda em todas as fases da vida) e Gymnophiona ou Apoda (os representantes desprovidos de membros).



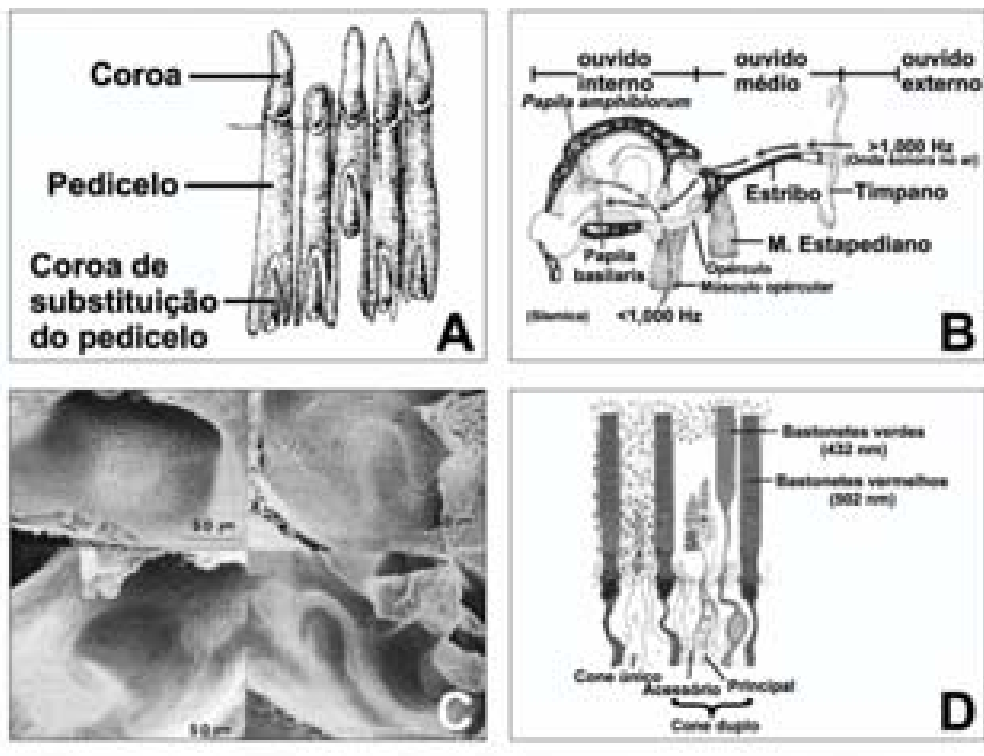
Modificado de: blogs.nationalgeographic.com, centros.edu.manta.es & media-2.web.britannica.com

Representantes das ordens: Anura (A), Urodela (B) e Gymnophiona (C).

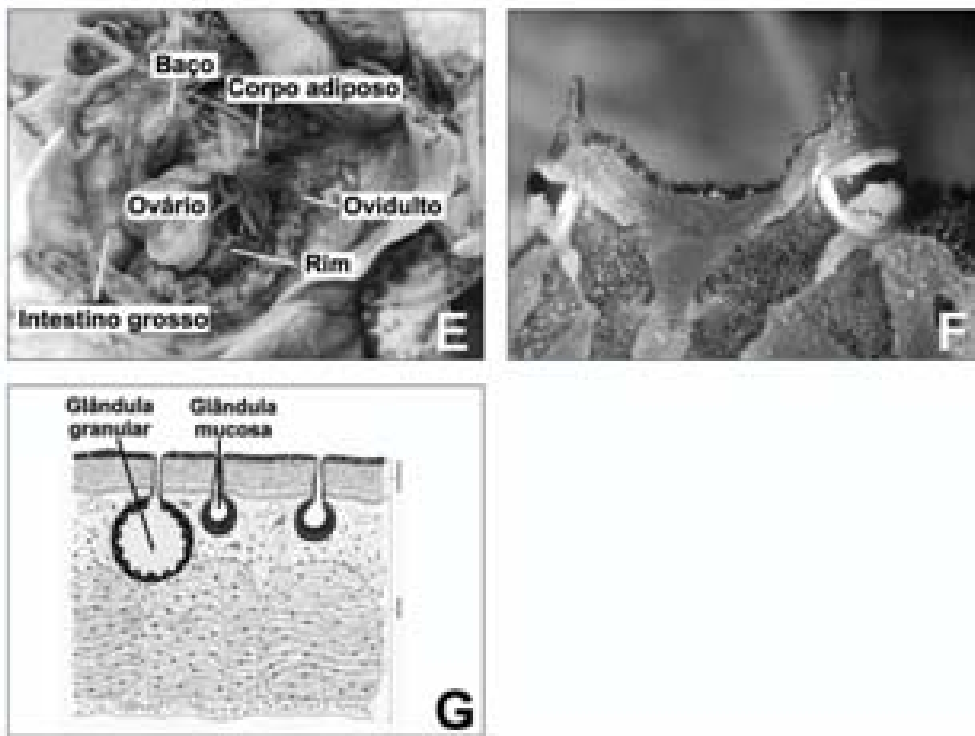
SINAPORMOFIAS QUE DEFINEM O GRUPO

Apesar das distintas formas corporais, as três linhagens de anfíbios formam uma linhagem evolutiva monofilética. As características derivadas compartilhadas que definem o grupo são:

1. Presença de glândulas mucosas e de toxina (granular);
2. Papilla amphibiorum – área sensorial especial na parede do sáculo do ouvido interno. Esta região é sensível a frequências menores que 1000 Hz; uma segunda área, a papilla basilaris detecta frequências acima de 1000 Hz;
3. Complexo opeculum-columella – a maioria possui dois ossos envolvidos na transferência de sons para orelha interna;
4. Bastonetes verdes – células da retina presentes em Urodela e Anura. Esta estrutura provavelmente foi perdida em Gymnophiona;
5. Dentes pedicelados – quase todos os anfíbios modernos possuem dentes nos quais a coroa e a base (pedicelo) são compostos por dentina e estão separadas por uma zona estreita de dentina não-calcificada ou tecido conjuntivo fibroso;
6. Estrutura do músculo levator bulbi – esse músculo apresenta-se como uma lâmina delgada no assoalho da órbita. Ele é responsável pela protração e retração dos olhos fazendo com os mesmos se tornem salientes, aumentando assim a cavidade bucal. Está presente nos Urodela e Anura e de uma forma modificada nas Gymnophiona;
7. Corpos adiposos situados anteriormente às gônadas.



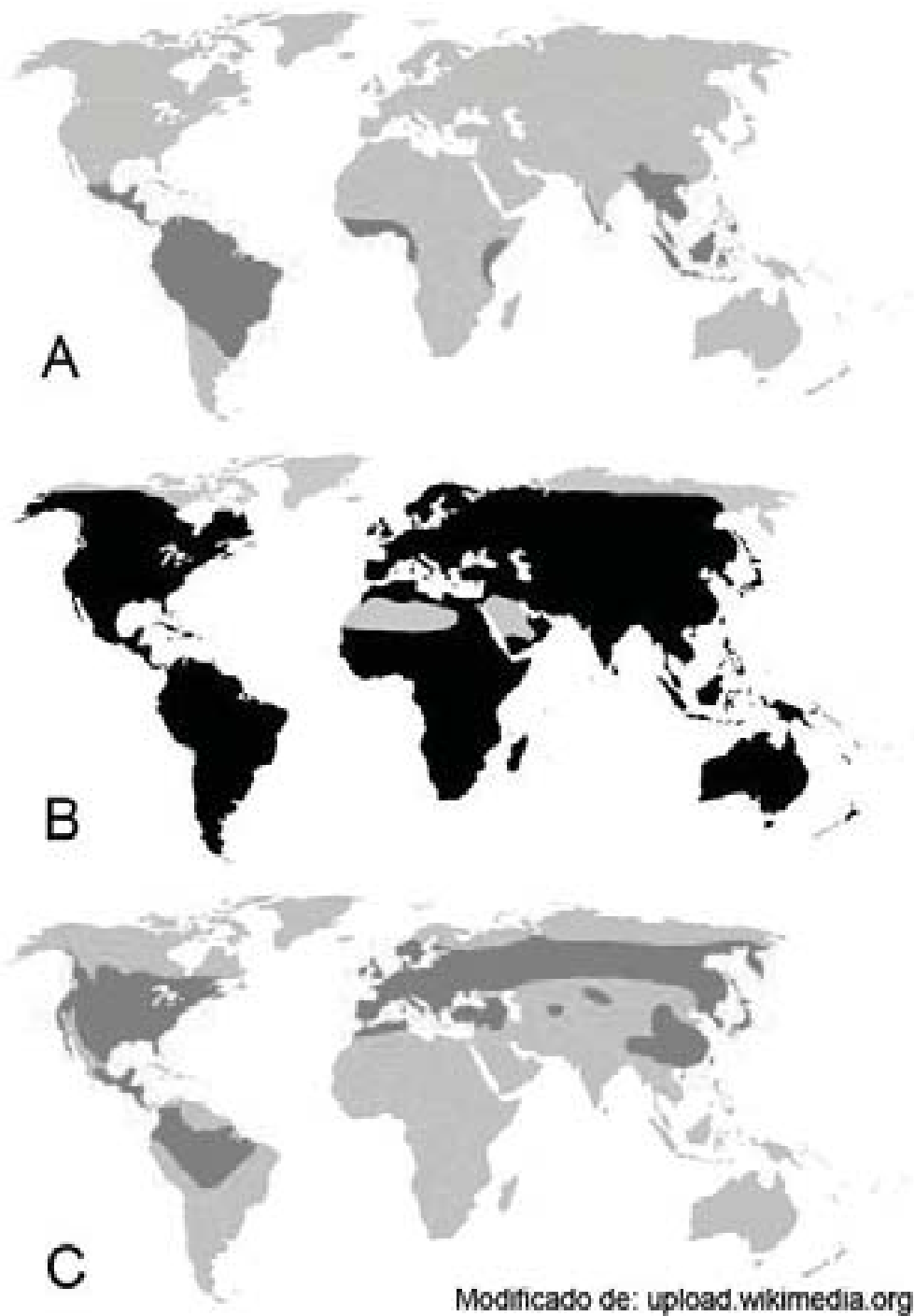
Modificados de: Pough et al., 2001; Delman & Trueb 1994; Condon & Hood 1978



Sinapomorfias que definem o grupo dos anfíbios: dentes pedicelados (A), complexo opérculo-columela (B), papila amphibiorum (C), bastonetes verdes (D), corpos adiposos (E), olhos protraídos devido a ação do músculo levator bulbi (F) e glândulas mucosas e granulares (G).

DISTRIBUIÇÃO

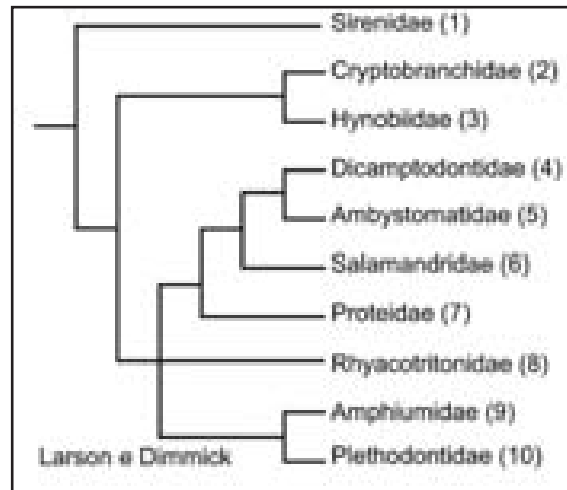
As três ordens viventes diferem na forma de distribuição. Os Anura (sapos, rãs e pererecas) ocorrem em todos os continentes, exceto na Antártida e na maioria das ilhas continentais. As rãs e sapos vivem em habitats aquáticos e terrestres, das planícies até áreas montanhosas. São fisiologicamente incapazes de lidar com a água salgada, sendo praticamente excluídos de habitats estuarinos e marinhos. Sua maior diversidade é verificada nas florestas tropicais (e.g. Amazônia e Mata Atlântica). Os Gymnophiona (cobras-cegas) ocorrem em áreas tropicais do mundo, com exceção de Madagascar e Papua-Austrália. Já os Urodela (salamandras e tritões) ocorrem principalmente no Hemisfério Norte, exceto os Plethodontidae que são encontrados em áreas temperadas e subtropicais da América do Norte e/ou Eurásia, incluindo o Norte da África. Sua distribuição mais meridional fica no norte da América do Sul. A maior diversidade de urodelos está presente nas Américas do Norte e Central. A maioria das salamandras terrestres exige habitats úmidos, tipicamente florestais, enquanto as salamandras aquáticas podem ocorrer em riachos e grandes lagoas e rios. Os plethodontídeos são salamandras tropicais observadas principalmente em montanhas da América Central e algumas espécies da bacia amazônica. No Brasil ocorre apenas uma espécie, *Bolitoglossa paraensis*. Esta família é muito bem sucedida, representando mais de um terço de todas as espécies de salamandras viventes.



Distribuição de Gymnophiona (A), Anura (B) e Urodela (C).

URODELA OU CAUDATA

Urodela ou Caudata é a ordem de Amphibia com formas corporais e locomoção mais generalizadas. São representados atualmente por 580 espécies, distribuídas em dez famílias.



Filogenia de Urodela.



1 - *Pseudobranchius ananthurus ananthurus*



2 - *Andrias* sp



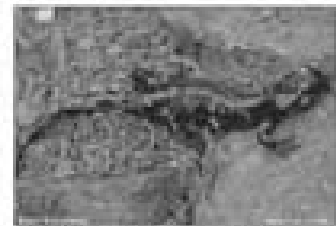
3 - *Hynobius okentoi*



4 - *Dicamptodon Tidae*



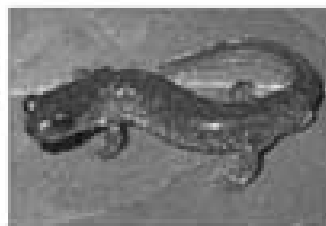
5 - *Ambystoma tigrinum*



6 - *Salamandra salamandra*



7 - *Proteus anguinus*



8 - *Rhyacotriton variegatus*



9 - *Amphiuma tridactylum*



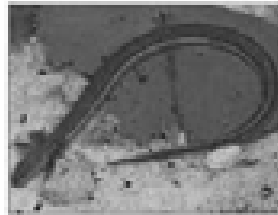
10 - *Bolitoglossa parvirostris*

Representantes das famílias de Urodela. Códigos numéricos correspondem aos presentes na figura anterior.

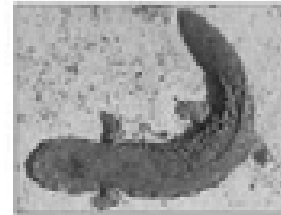
São organismos alongados, cabeças destacadas do corpo e quase todas as espécies aquáticas possuem quatro membros funcionais. Por conta destas características, às vezes podem ser confundidos com lagartos, porém diferem dos mesmos por não apresentarem escamas. São animais pequenos, em geral menos de 15 cm, mas algumas espécies aquáticas são consideravelmente mais longas, como a salamandra gigante do Japão (*Andrias*), que pode atingir 1,5 m.



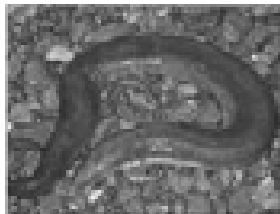
Necturus lewisi



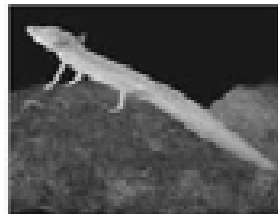
Siren lacertina



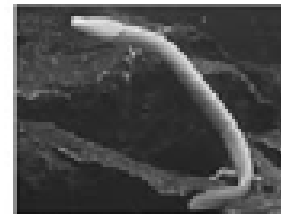
Cryptobranchus alleganiensis



Amphiuma triolactatum



Typhlomolge rathboui



Proteus anguineus



Salamandra salamandra



Ambystoma mexicanum



Plethodon cylindraceus

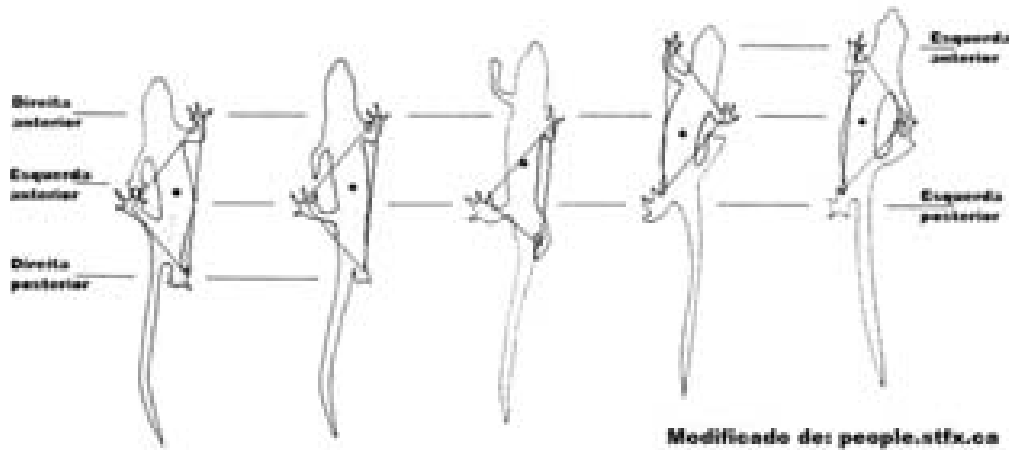
Modificado de: www.ambystoma.com; www.ambystoma.com; www.ambystoma.com; www.ambystoma.com; www.ambystoma.com; www.ambystoma.com; www.ambystoma.com; www.ambystoma.com; www.ambystoma.com; www.ambystoma.com

Alguns representantes aquáticos de Urodela.

Autotomia

é a capacidade que alguns animais possuem de liberar partes do corpo.

A locomoção dos urodelos combina flexões laterais, semelhantes às verificadas nos ancestrais peixes, com o movimento dos membros. Ainda com relação à morfologia, as caudas podem variar a depender do hábito do animal. Espécies aquáticas possuem caudas achatadas lateralmente, com projeções membranosas que lembram a estrutura de uma nadadeira. Já nas formas terrícolas, esta estrutura é mais robusta e de aspecto cônico. Algumas espécies assumiram um hábito arborícola, nelas, as caudas são preênsais, adaptadas à fixação na vegetação. Representantes da família Plethodontidae podem realizar **autotomia** de cauda, como meio de defesa. Após determinado período as caudas podem-se regenerar, porém o investimento para que isso ocorra pode repercutir em atrasos nas atividades reprodutivas.



Desenho esquemático dos movimentos de uma salamandra.



Hábitos apresentados pelas salamandras.

Formas **pedomórficas** são comuns entre as salamandras, com algumas famílias de hábitos aquáticos sendo constituídas exclusivamente por espécimes com essas características. Entre os caracteres larvais mantidos nos indivíduos adultos, podemos citar os padrões de dentes e ossos, ausência de pálpebras, retenção de um sistema de linha lateral funcional e, em alguns, a retenção de brânquias externas. A forma mais interessante de pedomorose ocorre em espécies que se tornam sexualmente maduras enquanto retêm suas brânquias. Estas espécies não-metamórficas são conhecidas como perenibrânquiatas (brânquias permanentes). Exemplos de espécies com essas características são os representantes do gênero *Necturus*. Outras espécies podem atingir a maturidade sexual com a morfologia larval, mas, ao contrário dos perenibrânquiatos, podem metamorfosear-se em formas terrestres sob certas condições ambientais (e.g. *Ambystoma tigrinum*), como por exemplo, a evaporação dos lagos em que se originaram durante a estação seca.

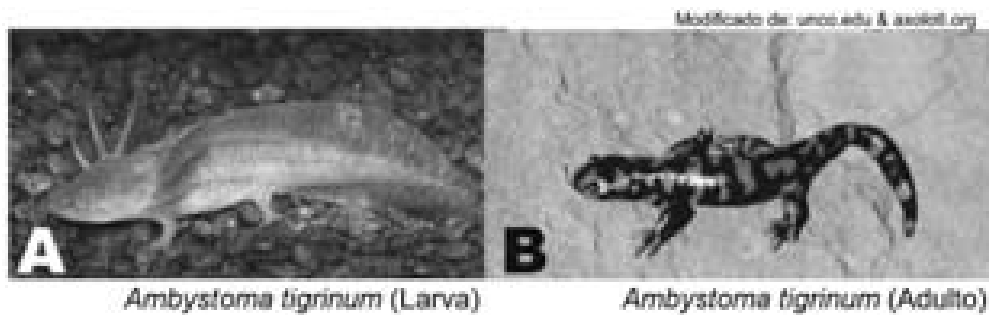
Pedomórfi a

Pedomorfose refere-se à manutenção de características juvenis em indivíduos adultos.



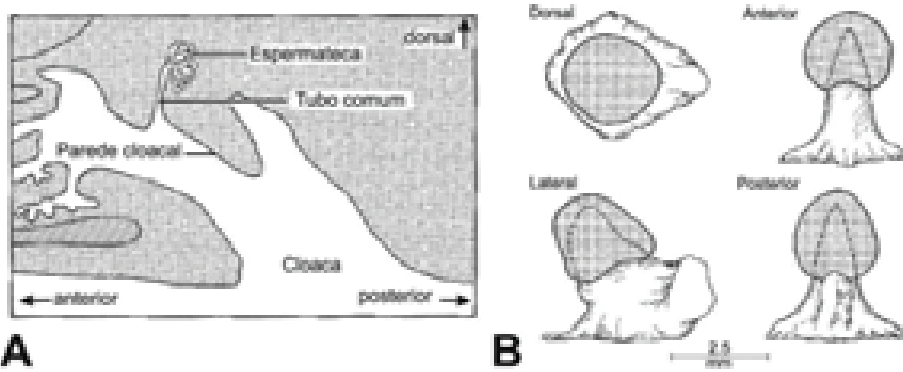
Modificado de: dic.academic.ru

Representante perenibranquiato: *Necturus maculosus*.



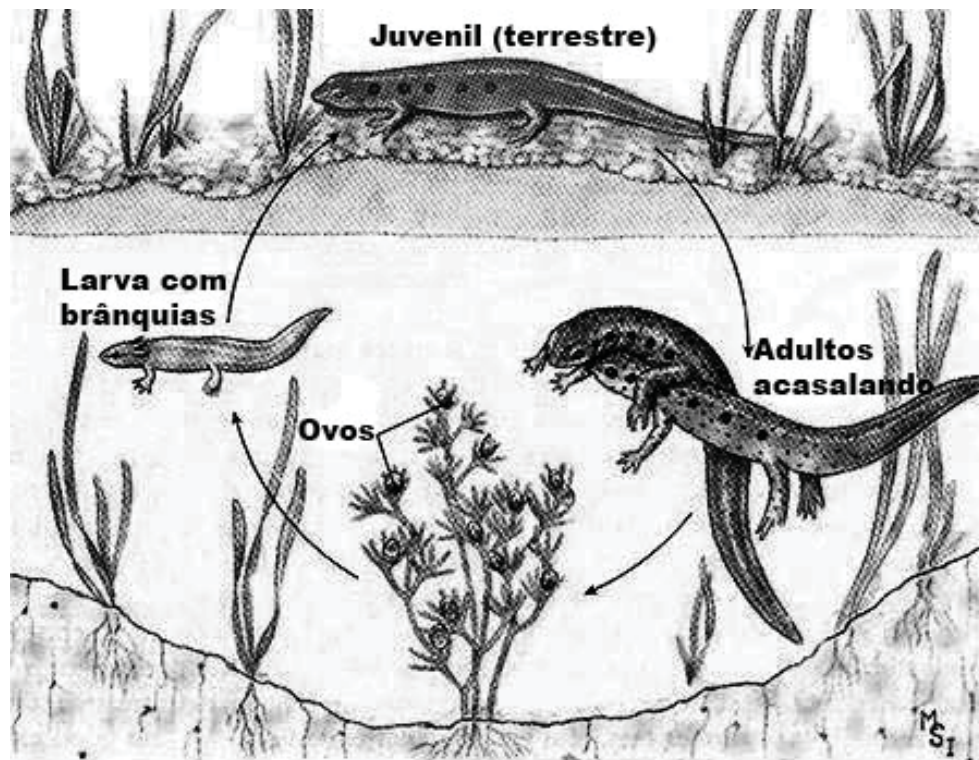
Larva e adulto de *Ambystoma tigrinum*.

A maior parte das salamandras é metamórfica, possuindo larvas aquáticas e adultos terrestres, que vivem em locais úmidos, sob pedras e troncos apodrecidos. A fecundação é normalmente interna, com as fêmeas resgatando com sua cloaca o pacote de espermatozoides (espermatóforo), previamente depositado pelo macho no substrato.



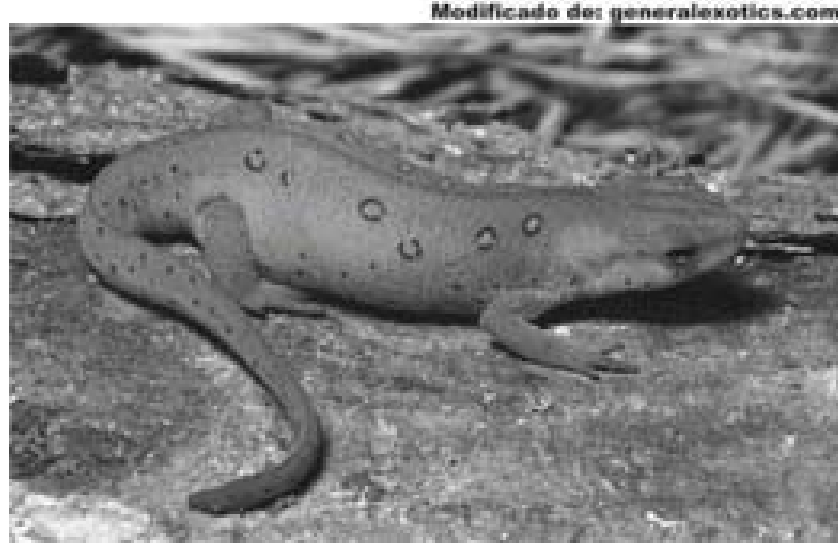
Espermateca (A) e espermatóforo (B) de uma salamandra.

Espécies aquáticas colocam ovos em agrupamentos de massas filamentosas na água, que eclodem produzindo uma larva aquática, com brânquias externas e uma cauda em forma de nadadeira. Espécies totalmente terrestres depositam ovos em agrupamentos pequenos sob troncos em cavidades abertas no solo macio e úmido. Algumas destas espécies ficam inclusive de guarda, junto a seus ovos. Formas terrícolas apresentam desenvolvimento direto, sem a presença de uma larva, assim os ovos eclodem como versões em miniatura dos adultos. O ciclo de vida mais complexo é observado em algumas salamandras norte-americanas, cujas larvas aquáticas metamorfoseiam-se formando juvenis terrestres (e.g. *Notophthalmus viridescens*). Estes passam por mais uma metamorfose, produzindo adultos reprodutores, secundariamente aquáticos. Muitas populações dessas salamandras, no entanto, podem saltar o estágio terrestre, permanecendo totalmente aquáticas.



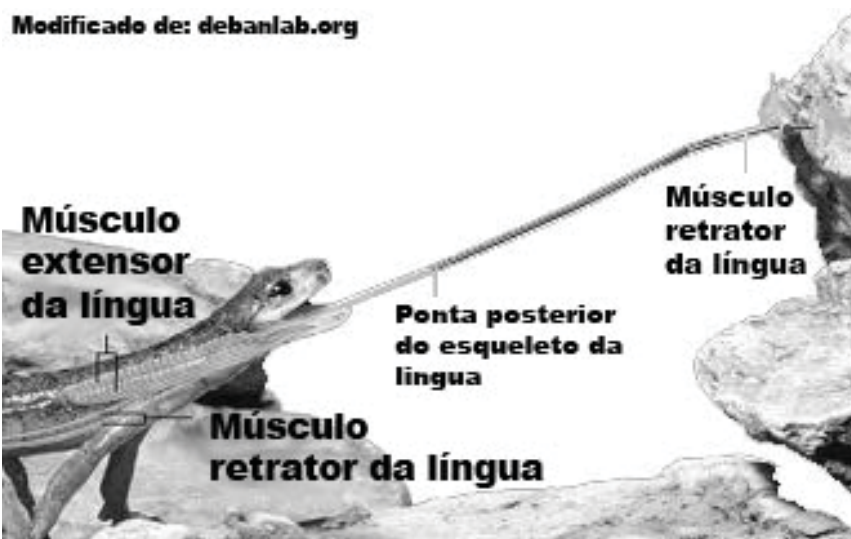
Modificado de: freewebs.com

Ciclo de vida de *Notophthalmus viridescens*.



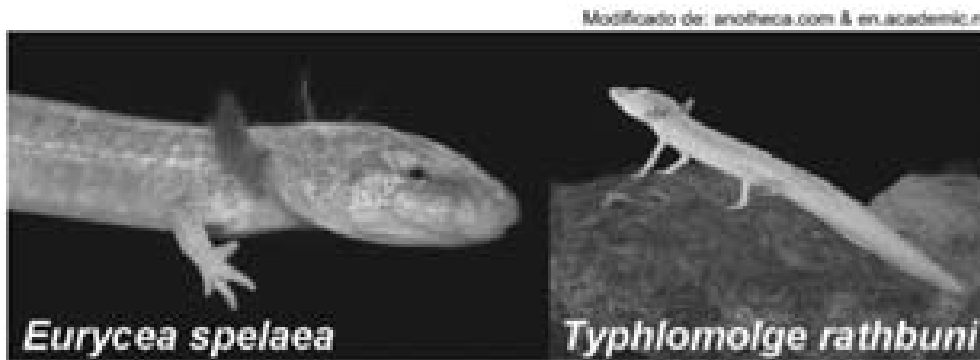
Notophthalmus viridescens.

Salamandras são carnívoras (larvas e adultos), predando minhocas, artrópodes e moluscos. Glândulas salivares estão ausentes em salamandras e tritões. A língua, nas formas aquáticas, possui pouca mobilidade, já os Plethodontidae, formas terrestres, desenvolveram adaptações (aparelho hióideo) que permitem a protração da língua a distâncias consideráveis, a fim de capturar presas. Os bolitoglossines, por exemplo, conseguem protrair a língua a uma distância equivalente ao comprimento da cabeça e do tronco juntos. Se você se recorda, nas aulas de anatomia comparada foi dito que os plethodontídeos não apresentam pulmões, e que, neste grupo, as trocas gasosas se dão por meio do tegumento. A habilidade de protração da língua não evoluiu em salamandras pulmonadas, provavelmente porque, nessas formas, o aparelho hióideo é uma parte essencial para o sistema respiratório, que auxilia na ventilação dos pulmões.



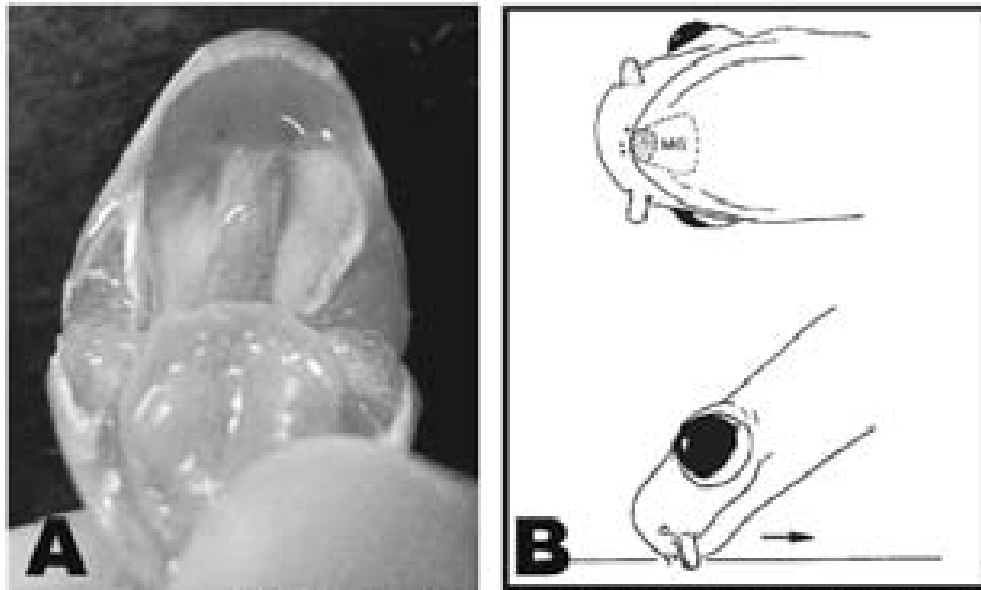
Protração da língua em um plethodontídeo.

Hábitos troglobitas são verificados em urodelos, com várias linhagens sendo adaptadas à vida em cavernas. O ambiente cavernícola apresenta temperatura e umidade constantes, adequados às necessidades das salamandras, que se alimentam de invertebrados, abundantes nestes locais. Vários casos e características interessantes são possíveis de ser encontrados nestes habitantes da escuridão. Por exemplo, *Eurycea*, representante da família Plethodontidae, que incluem espécies que formam um contínuo com outras, de adultos completamente metamorfoseados que habitam a zona de penumbra perto da boca das cavernas, até espécies de formas totalmente pedomórficas que ocorrem nas profundezas das cavernas ou sumidouros. *Typhlomolge* é um habitante de cavernas altamente especializado. São cegos, despigmentados, com brânquias externas, membros extremamente longos e um focinho achatado, usado para explorar o substrato em busca de alimento.



Exemplos de urodelos com hábitos troglobitas.

A quimiorrecepção é bastante desenvolvida nos pletodontídeos. Esses animais podem, inclusive, ser facilmente reconhecidos pela presença de sulcos nasolabiais que se estendem ventralmente, desde as narinas externas, até o lábio da maxila superior. Essas estruturas compõem uma parte importante do sistema quimiossensorial deste grupo. Durante a locomoção os pletodontídeos pressionam repetidamente o focinho contra o substrato. Substâncias são aspiradas pelos sulcos e levadas até as narinas externas, para dentro das câmaras nasais, entrando assim, em contato com os quimiorreceptores do órgão vomeronasal.



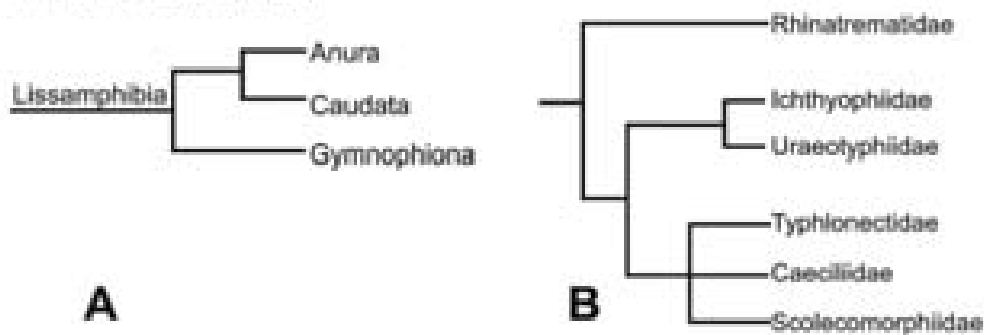
Modificado de: courses.washington.edu & people.oregonstate.edu

Imagens do sistema quimiossensorial de um pletodontídeo.

GYMNOPHIONA OU APODA

As cobras-cegas pertencem à ordem Gymnophiona (Gr. *gymnos*, nu + *opineos*, de cobra), que das três ordens de anfíbios viventes é a menos estudada e a menos compreendida em todos os aspectos da sua biologia. Historicamente, as relações evolutivas das três ordens de anfíbios são dadas como incertas. A idéia mais aceita, apesar dos questionamentos, é que os urodelos e anuros estão mais intimamente relacionados, e que os Apoda formariam um grupo irmão dos dois primeiros. Atualmente, a ordem Gymnophiona conta com 174 espécies que, dependendo do autor, estão divididas em seis (Zardoya & Meyer, 2001) ou em três famílias (Frost, 2010). Neste último caso, Typhlonectidae e Scolecomorphiidae deixam de ser tratadas como famílias e passam a subfamílias de Caeciliidae (Typhlonectinae e Scolecomorphinae) e os Uraeotyphiidae são abordados dentro de Ichthyophiidae. No Brasil encontramos representantes de Caeciliidae (incluindo espécies de Typhlonectinae) e de Rhinatrematidae.

Modificado de: Zarboya e Meyer (2011)



Cladograma dos grupos de Lissamphibia (A) e das famílias de Gymnophiona (B), baseado em Wilkinson & Nussbaum, 2006.

As cecílias possuem adaptações morfológicas para a construção de galerias e os tiftonectíneos para uma existência aquática, ou semi-aquática. O corpo é alongado e algumas espécies aquáticas (*Typhlonectes*, *Atretochoana* e *Potomotyphlus*) possuem certo achatamento lateral ao longo da parte posterior do corpo que auxilia na natação. Não há nenhum vestígio de membros ou cintura pélvica ou peitoral. O corpo é arranjado em anéis, conhecido como annuli e a cauda normalmente é ausente. Apenas representantes das famílias mais primitivas de cobras-cegas mantêm uma cauda.



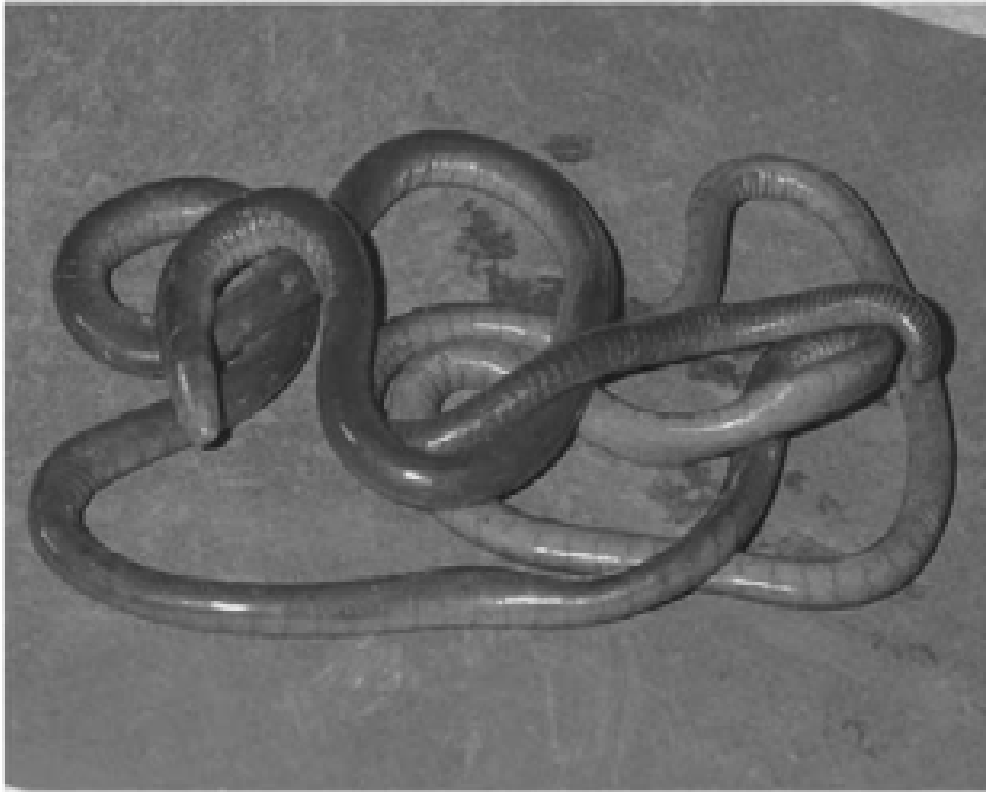
A



B

Gymnophiona como hábitos terrestre (A) e aquático (B).

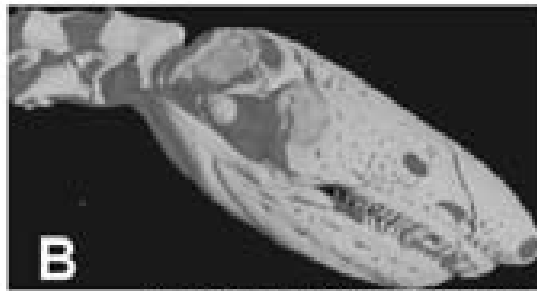
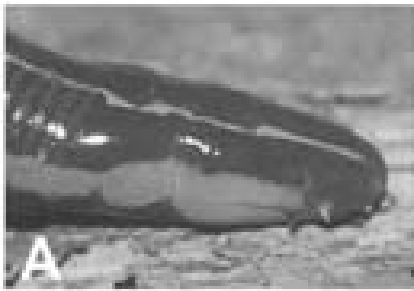
O tamanho do corpo varia consideravelmente em Gymnophiona, mas certamente é limitado por um estilo de vida fossorial. Uma das menores cobras-cegas conhecida é *Idiocranium russeli* encontrada em Camarões, com 14,4 cm (maior comprimento registrado para a espécie), fêmeas com nove centímetros foram encontradas com ovos. No arquipélago das Seychelles, *Grandisonia brevis* (11,2 cm) e *G. dimunitiva* (9,5 cm) são menores do que *Idiocranium*, mas consideravelmente mais calibrosas e mais pesadas. A maior cecília conhecida é *Caecilia thompsoni* com 151,5 cm, mas outras espécies, como *Caecilia tentaculata* e *Caecilia nigricans*, podem atingir tamanhos superiores a 100 cm e são muito mais robustas e mais pesadas.



Modificado de: maxim-ryzhov.livejournal.com

A maior espécie de cecília do mundo, *Caecilia thompsoni*.

Os crânios das cecílias são fortemente construídos e ossificados. A cabeça funciona como um aríete para empurrar e escavar galerias através do solo. Todas as cecílias têm olhos, mas eles podem ser rudimentares e/ou cobertos por tegumento e osso. Um pequeno tentáculo sensorial está sempre presente em cada lado da cabeça entre o olho e a narina. Este tentáculo é uma estrutura complexa formada por vários tipos de tecidos, incluindo nervos, músculos, ductos e glândulas, adaptados à quimiorrecepção. A boca da maioria das cobras-cegas é posicionada de forma subterminal (antero-ventral). Este arranjo é considerado uma adaptação à escavação. A mandíbula e a maxila mantêm duas fileiras de dentes (uma mais interna e outra mais externa). Estes dentes variam em tamanho e forma dependendo da espécie.



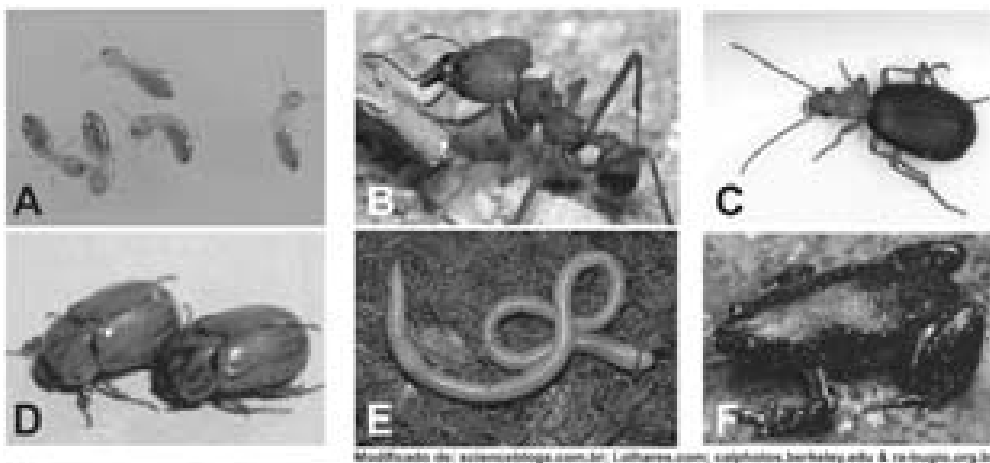
Modificado de: gymnophiona.org & scienceoflife.com

Detalhamento da cabeça com o tentáculo sensorial (A) e do crânio (B) de uma cecília.

Como nas cobras, anfisbenídeos, salamandras e lagartos ápodos, os órgãos internos das cecílias tornaram-se extremamente alongados. Os pulmões podem ser reduzidos ou ausentes, normalmente o pulmão esquerdo (totalmente ausente em *Atretochoana eiselti*). Como outros anfíbios, as cobras-cegas possuem glândulas de toxina no tegumento, sendo a sua potência ainda não conhecida. Ao contrário de outros anfíbios, as cecílias podem apresentar escamas sob a pele, que são compostas de fibras colágenas cobertas com nódulos mineralizados. Estes podem ser encontrados nas dobras e sulcos da pele, visualizados apenas, em cortes histológicos, ao microscópio.

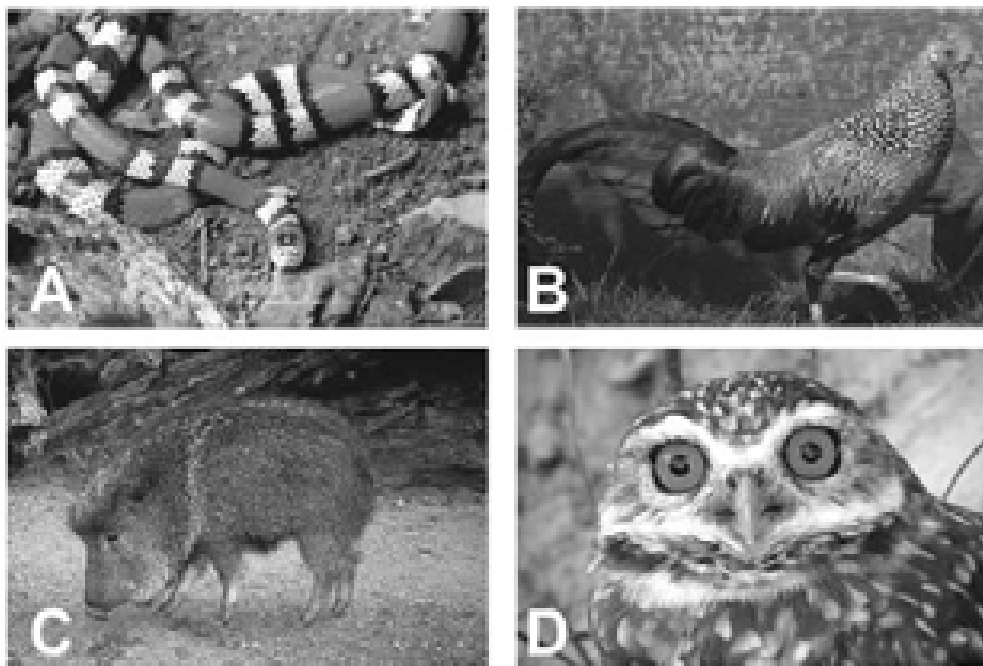
De modo geral, as cobras cegas são extremamente difíceis de serem encontradas devido ao seu hábito fossorial. Um grande número de espécies é conhecido apenas por um único indivíduo. Mesmo os mais experientes pesquisadores podem passar muitos meses à procura, e ainda assim não conseguir encontrá-las. As espécies aquáticas e semi-aquáticas (Typhlonectinae) são mais fáceis de serem encontradas, pois são regularmente capturadas em redes de malha fina, utilizadas por pescadores na América do Sul. Espécies terrestres podem, às vezes, ser encontradas em grande número, após fortes chuvas ou inundações que tenham saturado o solo obrigando-as a sair para a superfície.

As cobras-cegas são carnívoras e, provavelmente, predadoras generalistas, alimentando-se de minhocas e outros invertebrados de corpo mole que encontram no subsolo ou na serrapilheira. Algumas cecílias, como as do gênero *Siphonops*, também parecem consumir freqüentemente formigas ou cupins e podem viver associadas a seus ninhos. Além disso, besouros, pequenas rãs, lagartos e pequenas cecílias também já foram encontrados nos estômagos de algumas cobras-cegas. As cecílias aquáticas parecem comer invertebrados presentes nos corpos d'água, bem como carniça e aceitam mais facilmente alimentos de base animal quando em cativeiro.



Exemplos de presas consumidas pelas cecílias: cupins (A), formigas (B), besouros (C e D), minhocas (E) e pequenas rãs (F).

Apesar das glândulas de veneno presentes em sua pele, alguns animais predam as cobras-cegas. As cobras-corais, em particular, provavelmente constituem os principais predadores naturais desses animais. Várias cobras-corais já foram observadas regurgitando cecílias enquanto estavam sendo manipuladas. Além disso, galinhas, porcos, algumas aves marinhas, corujas, dentre outros, já foram documentados comendo cecílias.

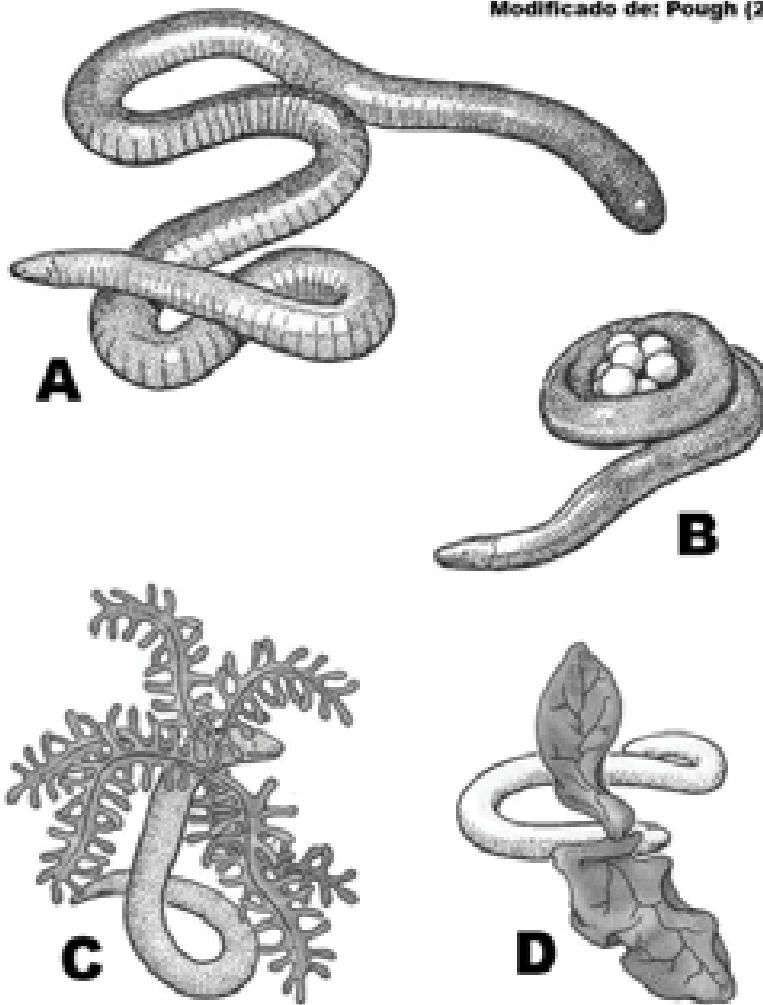


Modificado de: banca.agenciasegundo.com.br/; g1.globo.com/; reagpovoy.pro.br/ e nypa.azs.uk

Exemplos de predadores das cecílias: cobras-corais-verdadeiras (A), galinhas (B), porcos (C) e corujas (D).

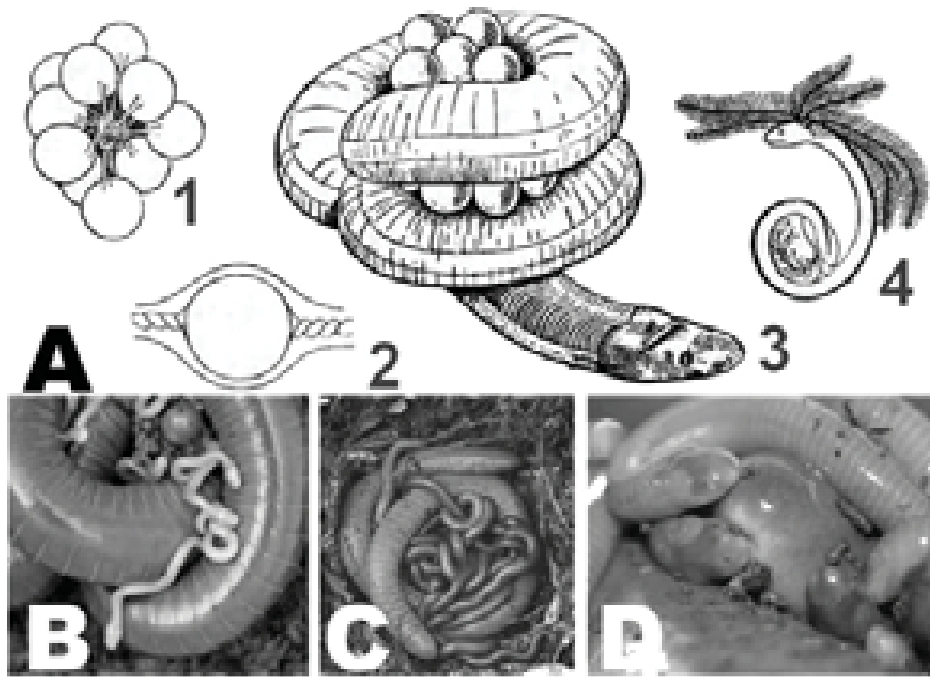
Em relação à fecundação, ela ocorre internamente, auxiliada pelo Phal·lo·deu, projeção da cloaca utilizada como órgão copulatório pelos machos. Usualmente as cobras-cegas depositam ovos no solo úmido, próximo à água. A maioria das espécies é de desenvolvimento direto, podendo ser vivíparas ou ovíparas. As larvas podem ser aquáticas, ou todo o desenvolvimento pode ocorrer no interior do ovo ou dos ovidutos. As trocas gasosas parecem ser realizadas pelo contato íntimo entre as brânquias do embrião e as paredes dos ovidutos. Todas as espécies terrestres de *Gymnophiona* têm embriões com um par de brânquias filamentosas trirramificadas. Uma das brânquias fica posicionada para frente, acima da cabeça, e a outra fica estendida ao longo do corpo. No gênero aquático *Typhlonectes*, as brânquias são saculiformes, mas geralmente se posicionam da mesma maneira.

Modificado de: Pough (2008)



Gymnophiona: animal adulto (A); cuidado ao ovos (B); embrião espécie terrestre (C); embrião espécie aquática (D).

Em algumas espécies, os ovos são cuidadosamente guardados durante o desenvolvimento em dobras do corpo. A viviparidade também é comum em algumas cecílias, nas quais os embriões obtêm alimento consumindo a parede do oviduto (“leite uterino”). Outra curiosidade sobre esses animais foi descoberta recentemente. Algumas espécies ao nascer consomem o tegumento da mãe, comportamento conhecido como dermatofagia, já observado inclusive em uma espécie brasileira, *Siphonops annulatus*.

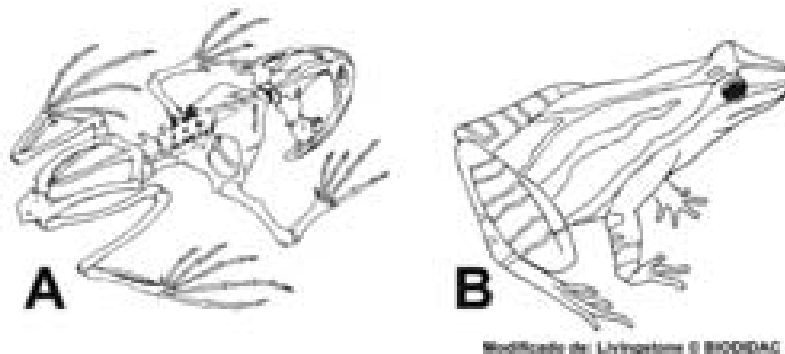


Modificado de commons.wikimedia.org & scienceblogs.com

Em (A) temos aglomerado de ovos (1), ovo individualizado (2), cuidado parental aos ovos (3) e tipo de larva de Gymnophiona (4), já (B), (C) e (D) representam comportamento de dermatofagia exibido por recém-nascidos de *Siphonops annulatus*.

ANURA OU SALIENTIA

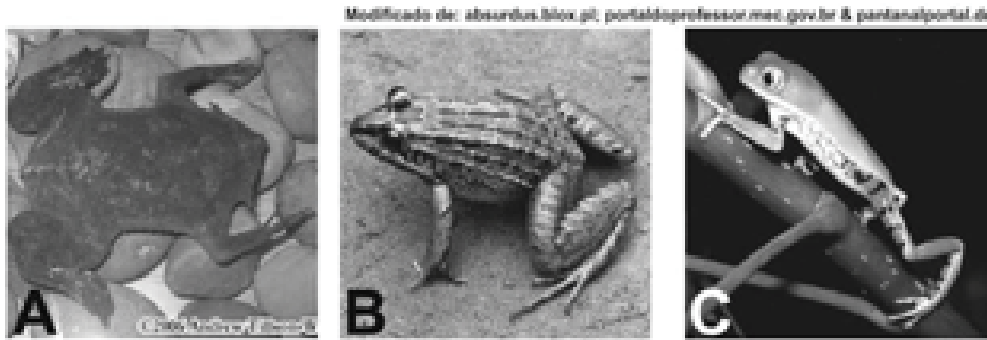
Anura (Gr. an = sem, ura = cauda) é a ordem mais representativa da classe Amphibia com 5.679 espécies descritas, distribuídas em 47 famílias. Possui distribuição bastante ampla, não estando presentes apenas na Antártida e em algumas ilhas oceânicas. Os anuros são os anfíbios mais bem sucedidos, com uma variedade de modos de locomoção, resultantes de sua morfologia especializada. Podem saltar, com movimentos simultâneos das pernas traseiras, nadar, com movimentos alternados ou simultâneos dos membros posteriores, e andar ou escalar com movimentos alternados das pernas. Em geral sua estrutura esquelética é adaptada à locomoção aos saltos, com membros posteriores alongados e corpo curto e inflexível que não se dobra quando caminham.



Modificado de Livingstone & BODDAG

Anfíbio anuro: esqueleto (A) e morfologia externa (B).

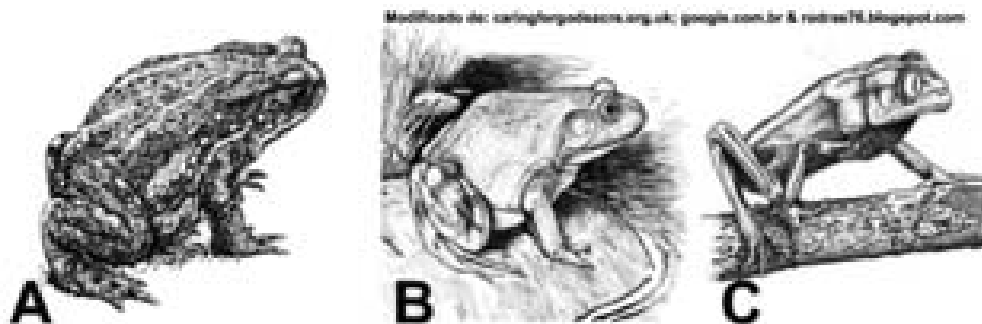
Existem anuros adaptados à vida aquática, terrestre e arborícola. As formas semi-aquáticas são moderadamente hidrodinâmicas e possuem pés dotados de membranas interdigitais. Espécies terrestres geralmente possuem cabeça áspera, corpo pesado, pernas relativamente curtas e membranas interdigitais pouco desenvolvidas. Os anuros arborícolas normalmente têm cabeça e olhos grandes e muitas vezes cintura fina e pernas longas. Algumas espécies podem assumir secundariamente um hábito fossorial, vindo à superfície normalmente para se alimentar e reproduzir.



Exemplos de anuros com hábitos: aquático (A), semiaquático (B) e arborícola (C).

Todos os Anura são carnívoros, alimentando-se de invertebrados, outros anuros e de pequenos mamíferos. A detecção das presas é realizada em geral através da visão, porém é importante que as mesmas estejam em movimento para facilitar sua localização. O tegumento é o principal local de troca de gases e precisa ser mantido sempre úmido; possuem glândulas especializadas que produzem substâncias utilizadas na corte, ou para afastar predadores.

Os anuros são popularmente conhecidos como sapos, rãs e pererecas. Os sapos possuem tegumento rugoso e os membros posteriores mais curtos que os demais anuros, bem como uma concentração de glândulas de toxinas nas laterais da cabeça (glândula paratóidea). Não existe mecanismo ejetor, porém se o animal for capturado, a toxina pode escorrer na forma de um líquido leitoso, quando suas glândulas são comprimidas. As rãs vivem mais associadas à água, sendo boas nadadoras. Seus membros posteriores são longos e adaptados tanto a natação, quanto aos saltos. Sua pele tem aspecto mais liso, e membranas interdigitais podem estar presentes. As pererecas também possuem a pele mais lisa que a dos sapos, semelhantemente às rãs. Seus membros são bastante desenvolvidos e adaptados a grandes saltos. Apresentam nas pontas dos dedos expansões em forma de disco que promovem melhor adesão ao substrato. Por conta disso, são capazes de explorar superfícies verticais, o que convém a seu hábito arborícola.



Sapo (A), rã (B) e perereca (C).

Uma grande variedade de estratégias reprodutivas é encontrada em anuros, que vão desde o desenvolvimento direto, ninhos de espuma individuais e coletivos, ninhos em folhas, em bromélias e em bacias de barro, até as desovas depositadas diretamente na água. Algumas formas bizarras estão também presentes como a incubação dos ovos em sacos vocais (*Rhinoderma*), em partes do trato digestório (*Rheobatrachus*), no tegumento (Pipa), em bolsas posicionadas no dorso (*Gastrotheca*, *Flectonotus*) entre outros. O modo reprodutivo ancestral provavelmente consistia na deposição de grande número de ovos que eclodiam em larvas aquáticas. Modificações do modo reprodutivo ancestral incluem a supressão do estágio larval, a viviparidade e o cuidado parental com os ovos e filhotes, incluindo a alimentação dos girinos pelas fêmeas (*Anotheca*). De um modo bem geral o sistema de acasalamento dos anuros se divide em: reprodução explosiva (estação reprodutiva muito curta, às vezes de apenas alguns dias) e reprodução prolongada (estações reprodutivas que se estendem por vários meses).

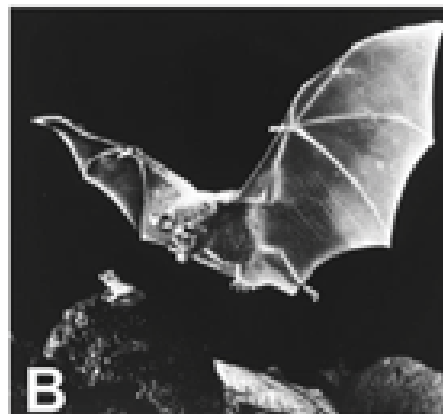
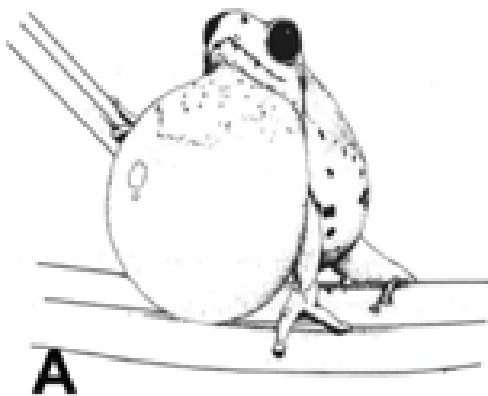


Alguns tipos de estratégias reprodutivas adotadas pelos anuros.

Uma das partes mais interessantes da reprodução dos anuros envolve a produção de sons (vocalizações) pelos machos para atração das fêmeas. O som é produzido quando o ar sai dos pulmões e passa pela laringe fazendo vibrar as cordas vocais. Este é então amplificado nos sacos vocais, expansões da região gular, que funcionam como caixas de ressonância. Vocalizar é um método primariamente de anúncio da presença de um indivíduo para outros da mesma espécie. Cada espécie produz um som diferente originando grande variedade de vocalizações emitidas. Entre as categorias de vocalizações dos anuros temos:

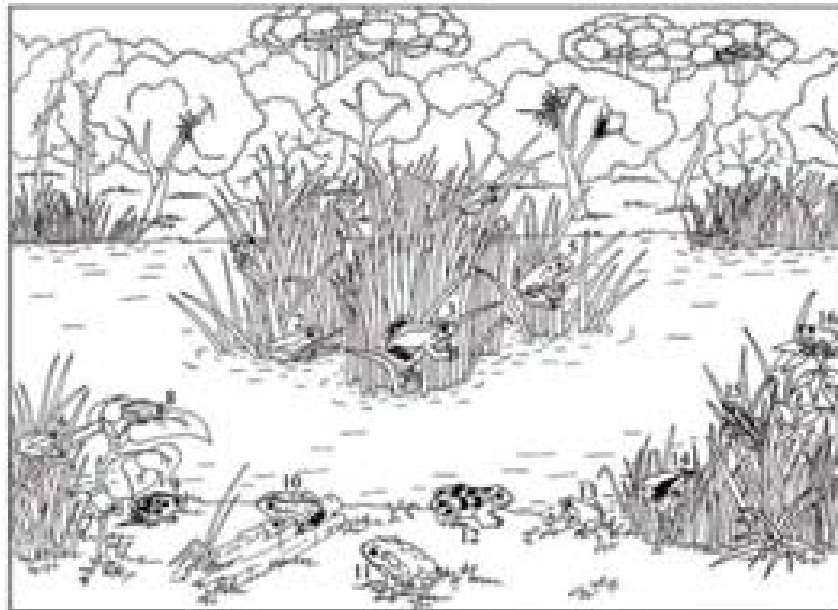
1. Os cantos de anúncio ou advertência que podem ser divididos em:
 - Canto de corte – realizados pelos machos para a atração das fêmeas;
 - Canto territorial – produzido por um macho residente, advertindo outros machos de que o local já tem um “dono”;
 - Canto de encontro – evocado por machos em interações agonísticas com outros machos.
2. Reciprocidade – evocado por fêmeas receptivas de algumas espécies em resposta à vocalização dos machos (e.g. *Polypedates leucomystax*);
3. Soltura – produzido tanto por machos quanto fêmeas, estando associado a vibrações do corpo;
4. Agonia (distress) – emitido por machos e fêmeas na tentativa de assustar um predador em potencial, fazendo com que o mesmo solte o indivíduo capturado; está associado à abertura da boca.

Vocalizar é algo bem dispendioso para os machos dos anuros. Além do grande gasto energético envolvido na produção dos sons, temos o aumento dos riscos de predação, pela maior evidência dos indivíduos no meio. O som emitido pelos machos não atrai a atenção apenas de suas fêmeas. Vários predadores, como os morcegos do gênero *Trachops*, podem ser guiados à presa por esses sons. Além dos sons, outros métodos de comunicação estão presentes nos anuros como: a comunicação visual (*Hylodes*), química (feromônios) e sísmica (por vibrações na água).



Modificado de: colorado.edu & morozopolim.vet.br

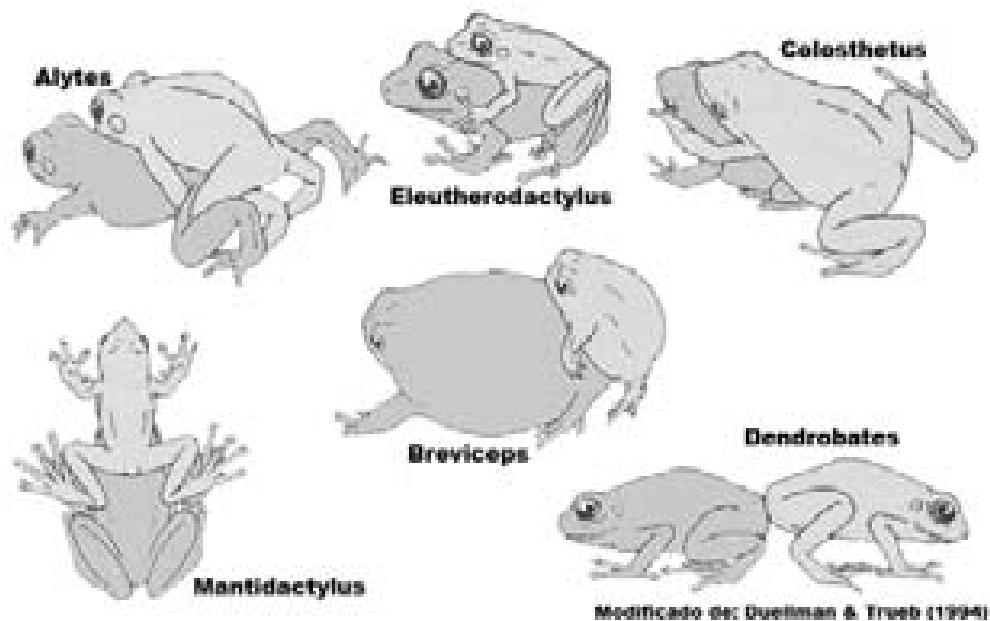
Exemplo de um saco vocal de um anuro (A) e de um evento de predação de um *Physalaemus pustulosus* por *Trachops cirrhosus* (B).



Modificada de: (Cente & Machado 2005)

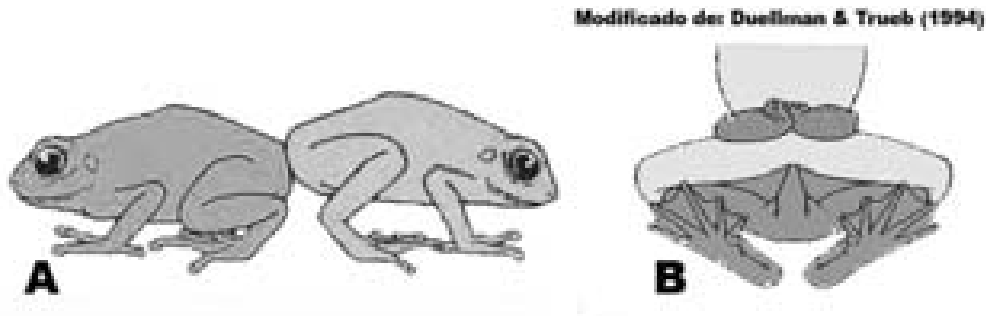
Alguns tipos de sítios de vocalização utilizados pelos anuros.

Para grande parte dos anuros a fecundação é externa. Para isso, os machos se fixam às fêmeas por meio de um “abraço nupcial”, o amplexo. Este “abraço” pode ocorrer na região peitoral (amplexo axilar) ou região pélvica (amplexo inguinal) e durar várias horas ou dias, antes que a fêmea desove. Outros ajustes também podem ser visto como na figura seguinte. Fecundação interna também pode ocorrer em algumas espécies através da simples junção de suas cloacas (*Dendrobates*), ou por meio de projeções desta estrutura, este último caso é exclusivo das duas espécies do gênero *Ascaphus*.



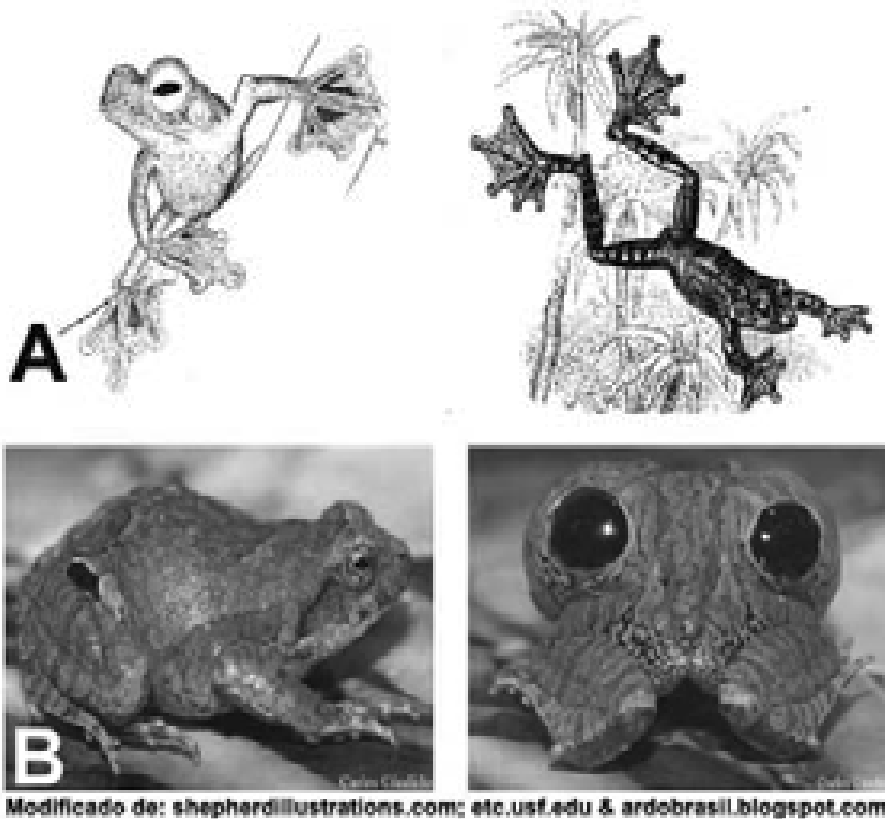
Modificado de: Duellman & Trueb (1994)

Tipos de amplexos em anuros.



Fecundação interna através da junção de suas cloacas (*Dendrobates*) (A) e por meio de projeções desta estrutura (*Ascaphus*) (B).

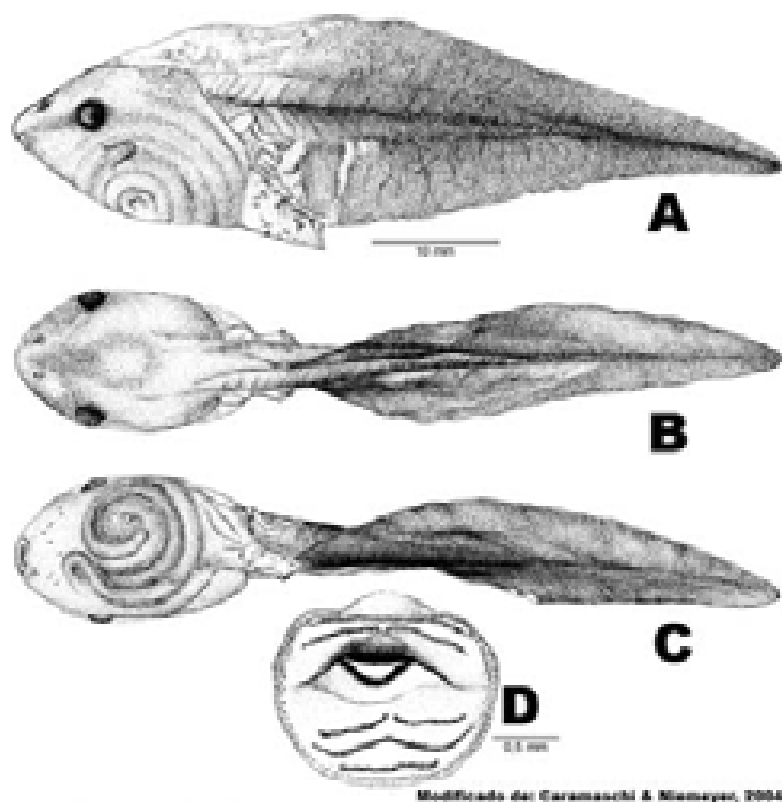
Com relação aos mecanismos de defesa adotados pelos anuros podemos citar a produção de toxinas, ou de substâncias adesivas (*Trachycephalus*), a camuflagem, a tanatose (fingir-se de morto) e o aposematismo (cores de advertência). Algumas rãs possuem machas semelhantes a olhos (e.g. *Eupemphix nattereri*) que, pela adoção de certas posturas, são evidenciadas na presença de predadores. Várias espécies engolem ar, inflando seus pulmões. Estes dois últimos comportamentos fazem com que o animal pareça maior do que ele realmente é. Anuros da família Rachophoridae possuem membranas interdigitais bastante desenvolvidas, utilizadas para planar, o que facilita a fuga de predadores.



Exemplo de comportamentos utilizados para o escape de predadores. *Rhancophorus* sp. (A) e *Eupemphix nattereri* (B).

GIRINO

Girino é o nome dado às larvas dos anuros, sejam eles sapos, rãs ou pererecas. Todo anuro passa pela fase de girino, que pode acontecer dentro da água, dentro do ovo, ou em estruturas protetoras no corpo de seus pais. Os girinos possuem um intestino muito longo, organizado na forma de uma espiral, não possuem dentes, mas estruturas córneas em forma de bico. Alimentam-se de outros girinos, ou de partículas que encontram no fundo ou na superfície dos corpos d'água onde vivem.



Morfologia externa de um girino vistas lateral (A), dorsal (B) e ventral (C) e destaque para estrutura da boca (D).

São observados em corpos de água parados (lagos e charcos) ou em água corrente (riachos). Adaptações estruturais do corpo e da boca ao ambiente em que vivem estão presentes. Girinos de ambientes lóticos (riachos) possuem o corpo achatado e a cauda bem musculosa. Podem ocorrer estruturas que funcionam como ventosas que os mantêm grudados ao fundo de pedra dos riachos. Já os girinos de ambientes lênticos (lagos e charcos), possuem uma cauda com membrana bastante desenvolvida e não têm corpo achatado. De acordo com sua alimentação, na superfície ou no fundo, possuem a boca em região mais ventral ou dorsal. A fase de girino é bem variável entre as espécies, podendo durar de dias a vários meses.

Modificado de: pollywogsworldoffrogs.com



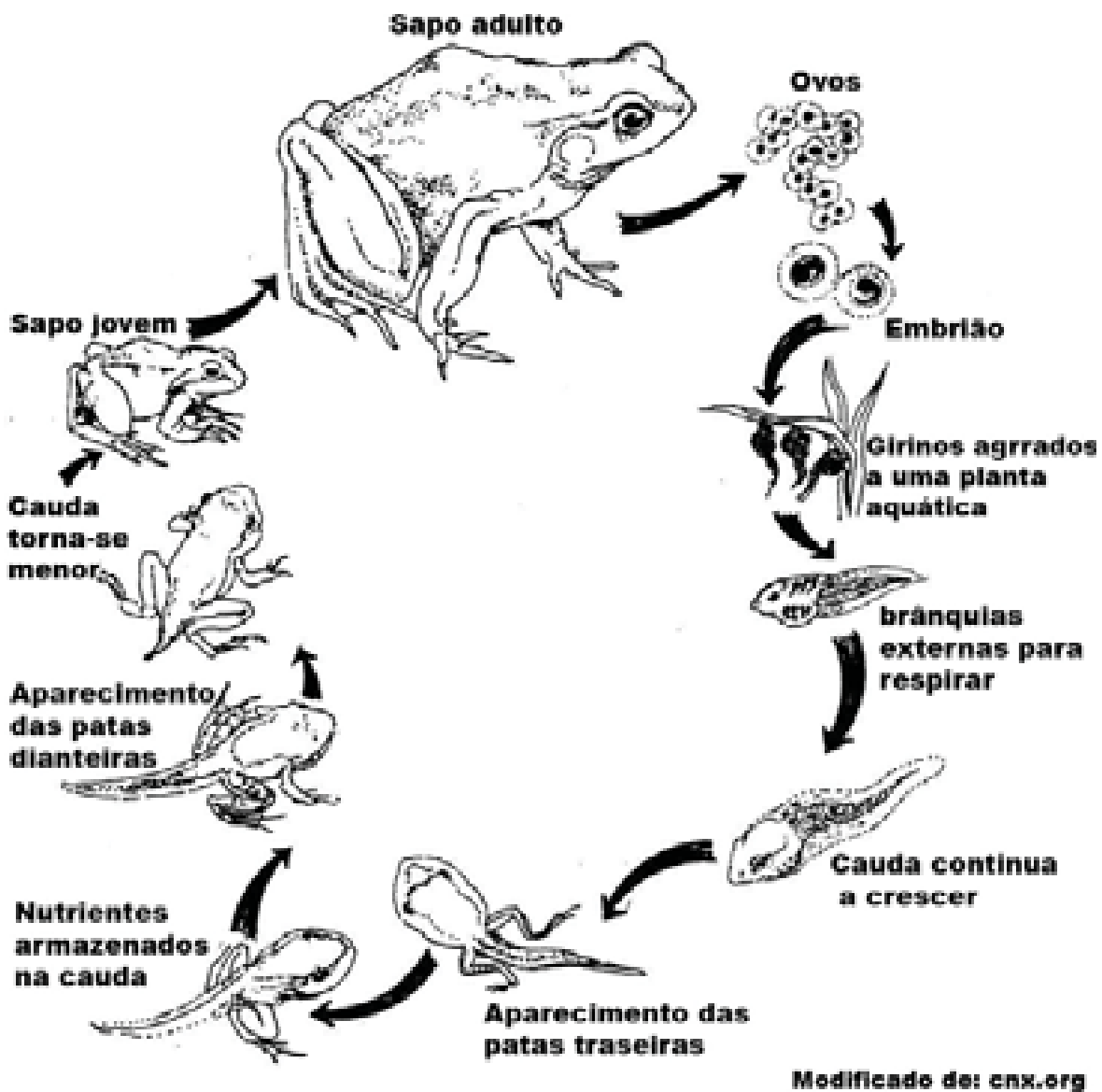
Alguns tipos de girinos.

METAMORFOSE

Como já comentado anteriormente, a transformação da larva em adulto é conhecida como metamorfose. Nas salamandras e cecílias a metamorfose é menos visível que em anuros, pois suas larvas são quase cópias, em proporções menores, dos adultos. A partir da fecundação do óvulo, o embrião sofre modificações até se transformar num girino. Durante a metamorfose dos anuros, ocorrem várias alterações morfológicas e funcionais. A pequena boca do girino, adaptada à alimentação por filtração e maceração de algas, é convertida na imensa boca do adulto predador; o intestino longo, característico de vertebrados herbívoros, modifica-se em um intestino curto de carnívoro; a respiração branquial das larvas, passa a pulmonar nos adultos.

Inicialmente, o girino não possui abertura bucal, as brânquias são externas e a natação ainda não é possível. A partir da eclosão, a circulação corporal se desenvolve e sua membrana caudal e córnea tornam-se transparentes. Na sequência ocorre o desenvolvimento de uma membrana conhecida por opérculo, que recobre as brânquias protegendo-as. Nesta fase a circulação da água para respiração ocorre através da boca, câmara branquial e espiráculo, uma abertura

na lateral do corpo do girino por onde a água sai. Nos próximos estágios os membros posteriores se desenvolvem a partir de brotos laterais, anteriores à cauda do animal. Da mesma forma, os membros anteriores também iniciam seu desenvolvimento no interior da câmara branquial. Quando os membros posteriores estão completamente formados, os anteriores emergem prontos, após um rompimento da parede lateral do animal. As estruturas bucais que já vinham se modificando bem como os pulmões encontram-se em fase final de formação, durante este estágio. Quando os pulmões estão completamente formados, o girino passa a respirar ar, portanto, fica mais tempo na margem do corpo d'água em que se encontra. Sua cauda começa a encolher (autofagia) através da reabsorção das células que a constituíam.

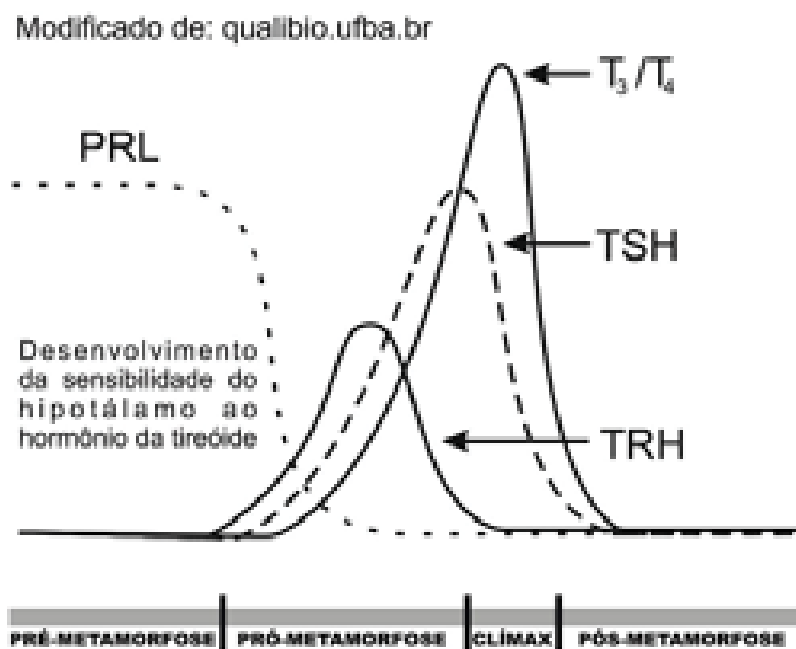


Ciclo de vida de anfíbio anuro.

A metamorfose nos anfíbios é estimulada pelas ações da tiroxina, hormônio tireoidiano, cuja produção é controlada pela glândula hipófise, através do hormônio estimulador da tireóide (TSH). Outro hormônio atuante neste processo é a prolactina (PRL), cujo papel é inibir o processo metamórfico. Assim, durante um período do processo larval, a prolactina é produzida em quantidade, evitando, assim, a metamorfose precoce. Quando os níveis do hormônio tiroxina aumentam iniciam-se as transformações características do processo metamórfico dos anuros.

Baseada nas modificações morfológicas e dos níveis hormonais a metamorfose dos anuros pode ser dividida de forma resumida em quatro fases básicas:

1. Fase pré-metamórfica: a larva aumenta de tamanho, com pouca mudança na forma; aparecimento dos membros posteriores; os níveis de prolactina (PRL) são altos enquanto as larvas estão adquirindo sensibilidade do hipotálamo (sistema nervoso central) ao hormônio tireóide (T3/T4);
2. Fase pró-metamórfica: acelera o crescimento dos membros e dá prosseguimento ao aumento corporal; o hipotálamo já apresenta sensibilidade ao hormônio tiroxina, resultando na maturação do centro inibitório da prolactina. Assim, os níveis circulantes de prolactina diminuem rapidamente acompanhados pelo aumento do fator liberador do hormônio estimulador da tireóide (TRH) e, conseqüentemente, do aumento do hormônio estimulador da tireóide (TSH);
3. Clímax: as patas anteriores tornam-se visíveis, a cauda regride e o animal apresenta-se com o aspecto estrutural básico de um indivíduo adulto; os hormônios tireoidianos T3/T4 encontram-se bastante elevados;
4. Fase pós-metamórfica: estabelece-se o controle hormonal de retroalimentação do eixo hipotálamo-hipófise-tireóide.



Níveis hormonais durante a fase de metamorfose dos anfíbios anuros.

CONCLUSÃO

Como foi visto na aula, apesar dos anfíbios possuírem características que os permitem viver em ambiente terrestre, esses animais ainda são dependentes da água para respiração e reprodução. Grande parte daquilo que é consumido de oxigênio é captado pelo tegumento, que deve ser mantido úmido para maximizar as trocas gasosas. Quanto à reprodução, uma fase larval aquática está presente em grande parte das espécies. Mesmo aquelas de desenvolvimento direto necessitam da umidade do substrato para que seus ovos se desenvolvam. A dependência da água é um dos fatores que contribui também para que a maioria das espécies seja noturna. À noite a umidade do ar em geral é maior do que de dia, e as temperaturas são mais amenas.

RESUMO



Os anfíbios (Sub-classe Lissamphibia) são representados hoje por 6.433 espécies divididas em três ordens: Anura (5.679), Urodela (580) e Gymnophiona (174) que, apesar de morfologicamente distintos, formam uma linhagem monofilética. As ordens atuais tiveram sua origem entre o Triássico (gimnofionos, salamandras e tritões) e o Jurássico (pererecas, rãs e sapos). Com relação à distribuição: Anura ocorre em todos os continentes, exceto na Antártida e algumas ilhas oceânicas; Gymnophiona está presente em áreas tropicais do mundo, exceto Madagascar e Papua-Austrália; Urodela é observada principalmente no Hemisfério Norte, com algumas espécies chegando à América do Sul. Os urodelos são organismos alongados, cabeças destacadas do corpo e quase todas as espécies, incluindo as aquáticas, possuem quatro membros funcionais. Os gimnofionos possuem corpo alongado com algumas formas aquáticas apresentando certo achatamento lateral ao longo da parte posterior do corpo, o que auxilia na natação. Não há vestígios de membros ou cintura pélvica ou peitoral, e o corpo é arranjado em anéis. Já os anuros contam com uma estrutura esquelética adaptada à locomoção aos saltos, com membros posteriores alongados e corpo curto e inflexível que não se dobra quando caminham. Uma grande variedade de estratégias reprodutivas é encontrada nos anfíbios. Existem espécies com desenvolvimento direto, outras com larvas que podem se metamorfosear ou permanecer nesta forma por toda a sua existência. Todos os anfíbios são carnívoros, alimentando-se de invertebrados e alguns também de vertebrados. Apesar dos anfíbios possuírem características que os permitem viver em ambiente terrestre, esses animais ainda dependem da água para respiração e reprodução.

ATIVIDADES



Elabore um texto sobre o seguinte tema: “Principais causas dos declínios populacionais de anfíbios no mundo e no Brasil.” O que se está sendo

feito para alterar este panorama no mundo e no Brasil? Quais são as espécies de anfíbios ameaçadas de extinção no Brasil e a que biomas pertencem?

PRÓXIMA AULA

Na próxima aula estudaremos o primeiro grupo de Tetrapoda amniotas com representantes viventes, os répteis. Serão abordados aspectos taxonômicos, comportamentais e ecológicos do grupo.



AUTOAVALIAÇÃO

Antes de passar para o próximo capítulo, verifique se realmente reconhece as principais características dos anfíbios viventes e de seus comportamentos reprodutivos.



REFERÊNCIAS

- BENTON, M. J. Paleontologia dos Vertebrados. Atheneu Editora. São Paulo. 445pp. 2008.
- DUELLMAN, W. E. & TRUEB, L. Biology of amphibians. The Johns Hopkins University Press, Baltimore and London, 670p. 1994.
- HILDEBRAND, M. & GOSLOW- JR, G.E. Análise da estrutura dos vertebrados. 2 ed. São Paulo, Atheneu Editora São Paulo Ltda. 2006.
- HÖFLING, E.; OLIVEIRA, A. M. S.; TRAJANO, E. & ROCHA, P. L. B. Chordata. São Paulo. Editora Universidade de São Paulo. 1995.
- KARDONG, Kennet K. Vertebrates: comparative anatomy, function, evolution. 4 ed. Boston: McGraw-Hill, 2006.
- POUGH, F. H.; JANIS, C. M. & HEISER, J. B. A vida dos vertebrados. 4 ed. São Paulo Atheneu Editora São Paulo Ltda. 2008.
- SBH. Brazilian amphibians – List of species. Accessible at <http://www.sbherpetologia.org.br>. Sociedade Brasileira de Herpetologia. Captured on 02/06/2010.
- STEBBINS, R. C. & COHEN, N. W. A Natural History of Amphibians. Princeton, New Jersey. 316 pp. 1997.
- VITT, J.L. & CALDWELL, J.L. Herpetology. An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles. 3a ed. Academic Press. 720pp. 2008.
- WILKINSON, M.; KUPFER, A.; MARQUES-PORTO, R; JEFFKINS, K.; ANTONIAZZI, M. M. & JARED, C. One hundred million years of skin feeding? Extended parental care in a Neotropical caecilian (Amphibia: Gymnophiona). Biol. Lett. 4(4):358-361. 2008.