

SISTEMA ESQUELÉTICO – CRÂNIO

Meta

Apresentar informações gerais sobre o sistema esquelético e do processo de formação dos ossos, destacando as principais modificações ocorridas nos crânios dos vertebrados ao longo da evolução.

Objetivos

Ao final desta aula, o aluno deverá:
reconhecer as principais divisões do sistema esquelético, estruturas e modificações do esqueleto craniano dos vertebrados, bem como as possíveis causas que levaram às atuais formas.

Pré-requisitos

É importante que o aluno tenha entendido os termos utilizados em anatomia que foram revisados na primeira aula. Informações sobre elementos dérmicos trabalhados na aula sobre sistema tegumentar também ajudarão no entendimento deste conteúdo.



Crânio de vaca
(Fonte: www.3bscientific.es)



Crânio de ave
(Fonte: www.portalsaofrancisco.com.br)

INTRODUÇÃO

Após o estudo dos tecidos de revestimento do corpo dos vertebrados e dos anexos a eles associados, passaremos a uma análise comparativa dos sistemas de órgãos internos ao sistema tegumentar. Quando pensamos em um vertebrado, em geral lembramos das vértebras e da coluna vertebral. É justamente sobre o sistema de suporte, ao qual pertencem tais estruturas, que discutiremos neste capítulo. O esqueleto constitui o sistema de suporte que proporciona rigidez ao corpo, oferece superfície para inserção muscular e proteção para os órgãos.

O sistema esquelético é o mais importante de todos os sistemas de órgãos dos vertebrados para estudos de filogenia, pois é conservativo, apresentando pouca variabilidade ao nível específico, mas com variação considerável em níveis taxonômicos superiores. Este sistema é também suficientemente plástico, respondendo aos hábitos particulares de cada animal, além de ser de fossilização mais frequente.

Os esqueletos podem ser classificados em hidrostáticos e rígidos. O esqueleto do tipo hidrostático é aquele que faz uso dos líquidos corpóreos para a sustentação. Este tipo de esqueleto é mais comum em invertebrados (e.g. anelídeos), mas pode ser encontrado em vertebrados como na tromba dos elefantes. Essa estrutura não possui qualquer suporte esquelético, mas é capaz de dobrar, torcer, alongar e levantar objetos pesados. Esses movimentos são dependentes do arranjo muscular. Já o esqueleto do tipo rígido é formado por elementos resistentes ou duros, comumente articulados, onde os músculos podem inserir-se. Os esqueletos do tipo rígido podem ser divididos em exoesqueletos (esqueletos situados externamente a partes moles do corpo, típicos de moluscos e artrópodes) e endoesqueletos

(esqueletos internos, encontrados em equinodermas e vertebrados). O endoesqueleto dos vertebrados é composto por ossos e cartilagem, os quais são formados de tecido conjuntivo denso.

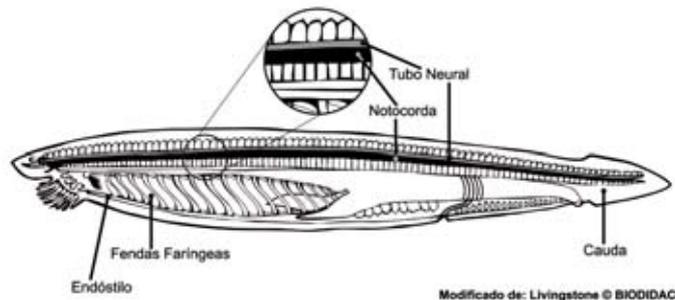
Além de conferir suporte e proteção, o osso também constitui a maior reserva de cálcio e fósforo do corpo, e é na medula óssea, na porção interna do osso, que ocorre a produção de hemácias e de alguns leucócitos.



Ilustração de esqueleto fóssil de estegossauro.
(Fonte: <http://static.hsw.com.br>)

DESENVOLVIMENTO

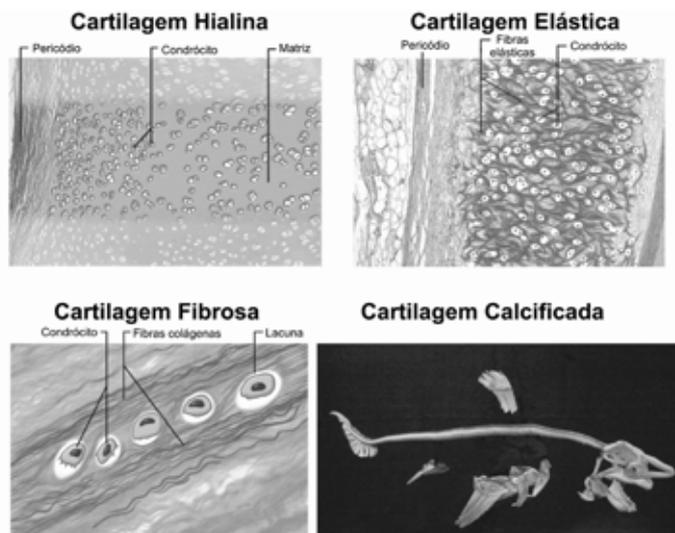
O primeiro eixo de suporte dos protocordados e de todas as larvas e embriões de vertebrados é conhecido como notocorda. A notocorda é constituída por células grandes circundadas por bainhas fibrosas e elásticas que formam um eixo axial semi-rígido. Esta estrutura é substituída pela coluna vertebral nos vertebrados.



Notocorda de um Cephalochordata.

Alguns vertebrados, como os peixes agnatos e cartilagosos, possuem como principal elemento esquelético a cartilagem. A cartilagem é um tipo de tecido que combina dureza com alguma flexibilidade, e pode ser dividida em:

- cartilagem hialina – aspecto compacto e elástico, com poucas fibras;
- cartilagem fibrosa – formada por uma densa malha de fibras colágenas. Possui aspecto de almofadas (ex. discos entre as vértebras do homem);
- cartilagem elástica – é flexível e elástica (ex. pavilhões auditivos);
- cartilagem calcificada – possui depósitos de cálcio que conferem certa dureza e firmeza (esqueletos de elasmobrânquios).

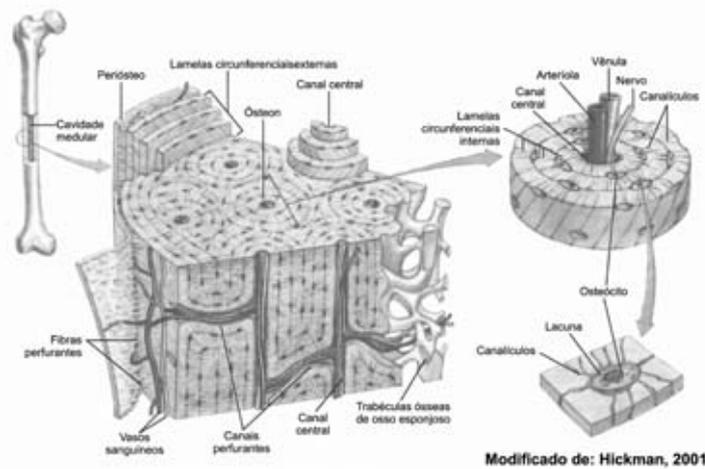


Tipos de cartilagem presentes nos vertebrados.

Além de formar o esqueleto cartilaginoso de alguns vertebrados, a cartilagem hialina, constitui a superfície de muitas articulações, os anéis traqueais, laríngeos e branquiais de suporte.

ESTRUTURA DE UM OSSO

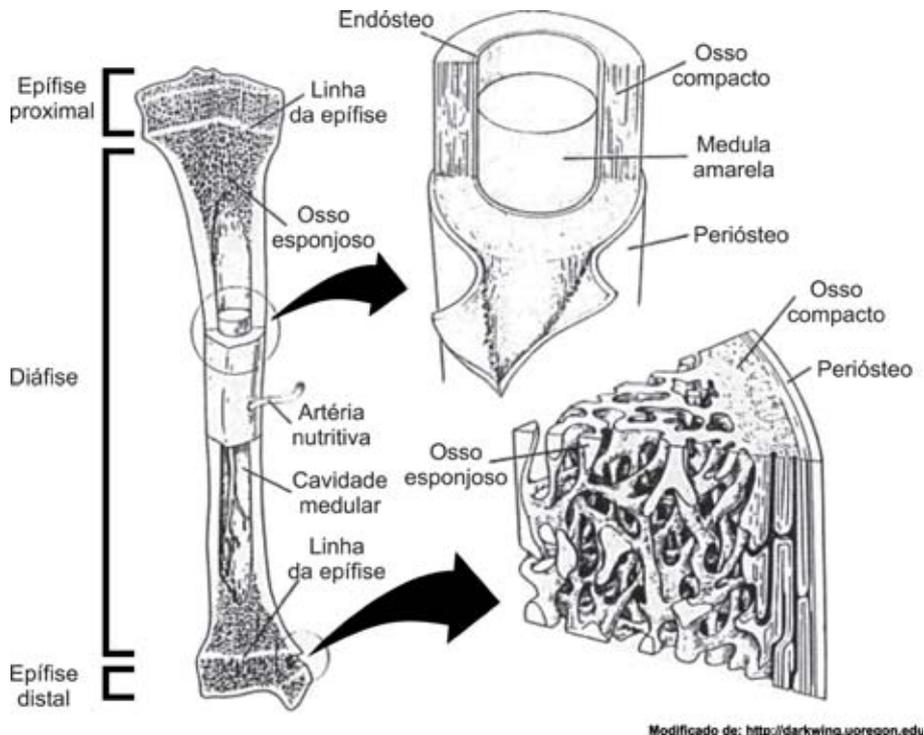
Um osso é formado por tecido vivo com grandes depósitos de cálcio, organizado em uma matriz extracelular. Na figura abaixo podemos observar as células ósseas (osteócitos) que estão organizadas em lacunas presentes nos vários ósteons, que constituem a unidade histológica básica de um osso. Vários canalículos estão também presentes por onde passam nervos e vasos sanguíneos (vênulas e arteríolas), sendo responsáveis pela nutrição do osso. Revestindo os ossos temos o perióstio, um tipo de tecido conjuntivo compacto.



Estrutura de um osso compacto.

Com relação aos processos de formação, os ossos podem ser classificados em: ossos de substituição ou endocondral, quando uma cartilagem previamente formada é gradualmente substituída; e ossos de membrana, os quais não são precedidos por cartilagem. Depois de formados, os dois tipos de ossos são idênticos.

Os ossos podem variar também em termos de densidade, sendo classificados em: osso esponjoso, constituído por uma rede aberta de tecido ósseo orientado para conferir resistência máxima às pressões e tensões; e osso compacto, de aspecto denso, parecendo sólido a olho nu. Todo osso desenvolve-se primeiramente como osso esponjoso, quando há novas deposições de cálcio torna-se compacto.



Modificado de: <http://darkwino.uoregon.edu>

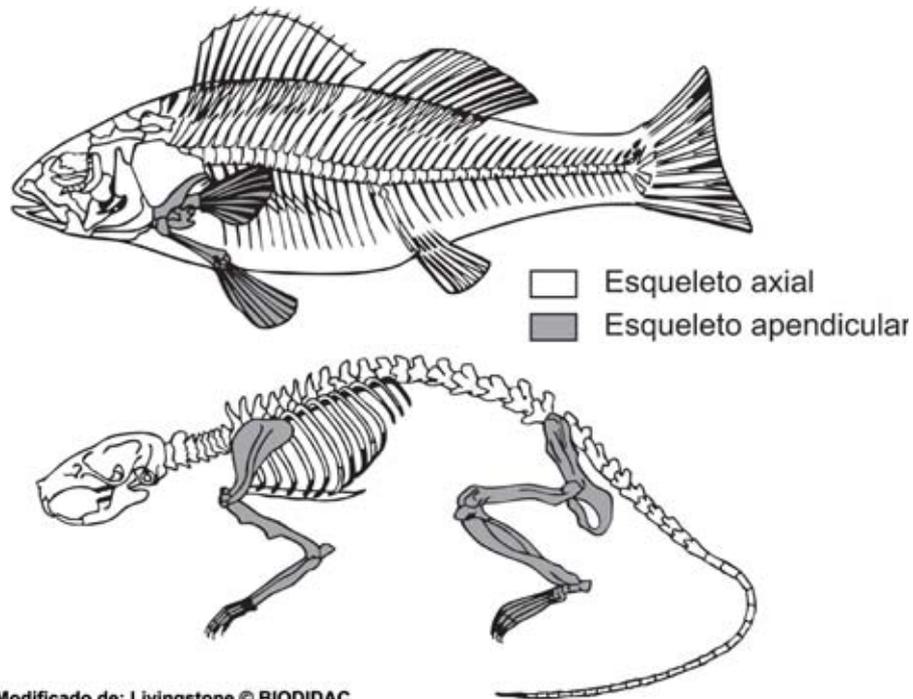
Classificação dos ossos com base em sua densidade: osso esponjoso e osso compacto.

O crescimento de um osso envolve um complexo processo de reestruturação, havendo tanto a destruição interna pelas células que absorvem ossos (osteoclastos), com conseqüente ampliação da cavidade medular, quanto sua deposição externa pelas células formadoras de osso (osteoblastos), ou seja, formação externa de tecido novo. O crescimento ósseo é regulado pelo hormônio paratireoideo, produzido na glândula paratireoide, que estimula a reabsorção óssea, e pela calcitonina, de origem na glândula tireoide, que inibe a reabsorção óssea. Estes hormônios somados à vitamina D auxiliam na manutenção do nível constante de cálcio no sangue.

PLANO DO ESQUELETO DOS VERTEBRADOS

O esqueleto de um vertebrado pode ser dividido em: esqueleto axial, constituído pelo crânio, coluna vertebral, esterno e costelas, e esqueleto apendicular formado pelos membros (ou nadadeiras, ou asas) e as cinturas peitoral e pélvica.

Cordados I



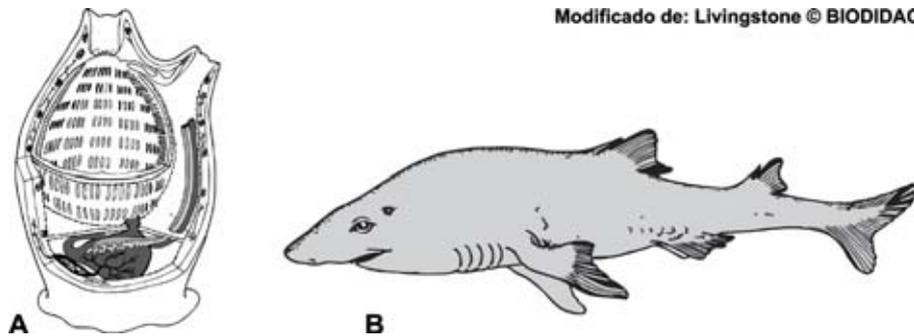
Modificado de: Livingstone © BIODIDAC

Regiões axial e apendicular de um peixe e de um tetrápode.

Começaremos falando sobre uma parte da região axial conhecida como esqueleto cefálico. O esqueleto cefálico encerra e protege o encéfalo e os órgãos dos sentidos, contribuindo para a eficiência dos mecanismos alimentares e respiratórios. Quando analisamos o grupo dos cordados, podemos verificar que nem todos possuem um esqueleto cefálico, como os Urochordata e Cephalochordata.

Neste momento várias perguntas devem estar passando por sua cabeça, como: o que existe de diferente entre esses organismos e aqueles que possuem um esqueleto cefálico? Ou, por que adquirir um esqueleto cefálico?

Se você se recorda, no primeiro capítulo falamos um pouquinho sobre os primeiros cordados (ascídias e anfioxos). Esses animais são filtradores, alimentando-se de partículas suspensas na água que são capturadas em suas bolsas faríngeas durante a passagem da água. Com o aparecimento dos vertebrados, os modos de obtenção do alimento foram mudando gradualmente, e os animais foram passando de filtradores a predadores ativos, bilateralmente simétricos, com mecanismos alimentares e órgãos dos sentidos concentrados na sua extremidade cranial. Essa mudança foi acompanhada por alterações do sistema de controle, decorrente das novas exigências, resultando no aumento da parte cranial do tubo nervoso central para formar o encéfalo.



Exemplos de um organismo filtrador (A) e outro de hábito mais predatório (B).

Para facilitar o entendimento das estruturas que compõem o esqueleto cefálico, iremos dividi-lo em três componentes: condrocânio, o esqueleto visceral, também chamado de esplancocrânio, e os elementos dérmicos, ou dermatocrânio. Fique atento, pois as estruturas resultantes do crânio que cada componente deste contribui, no início são bastante distintas, tanto em sua filogenia como em sua **ontogenia**. As estruturas resultantes do condrocânio dão suporte ao encéfalo e aos órgãos especiais dos sentidos. Já o esplancocrânio sustenta os arcos branquiais e seus derivados. Por último temos as estruturas derivadas do dermatocrânio que completam a arquitetura relativamente superficial do crânio.

Ontogenia (ou ontogênese)

Descreve a origem e o desenvolvimento de um organismo desde o ovo fertilizado até sua forma adulta.

CONDROCRÂNIO

Da necessidade de proteção do sistema nervoso central e dos órgãos especiais dos sentidos é que vem a origem da estrutura do condrocânio. Nos vertebrados mais antigos uma notocorda rígida fornecia proteção à medula espinhal, e as escamas ou placas ósseas, originadas da derme e sustentadas lateralmente e ventralmente por uma cuba de cartilagem hialina, ao encéfalo. Já os órgãos dos sentidos eram protegidos por cápsulas e bastonetes cartilagosos que, fusionados à estrutura da cuba de cartilagem, dão origem ao que chamamos de condrocânio. Boa parte dos vertebrados que apresentam uma cabeça óssea retêm um condrocânio completamente cartilaginoso apenas nas fases larval ou fetal, sendo este substituído por osso quando adulto.

No condrocânio podemos encontrar os seguintes elementos:

- notocorda – encontrada no interior, logo acima ou abaixo da base do condrocânio em desenvolvimento;
- trabéculas – um par de barras situadas à frente da notocorda. A parte trabecular do condrocânio relaciona-se com o **prosencefalo**, com as cápsulas nasais, as órbitas e o rosto;
- cartilagens paracordais – um par de cartilagens situado posterior às trabéculas e paralelos à região da notocorda. A fusão destas cartilagens

Prosencefalo

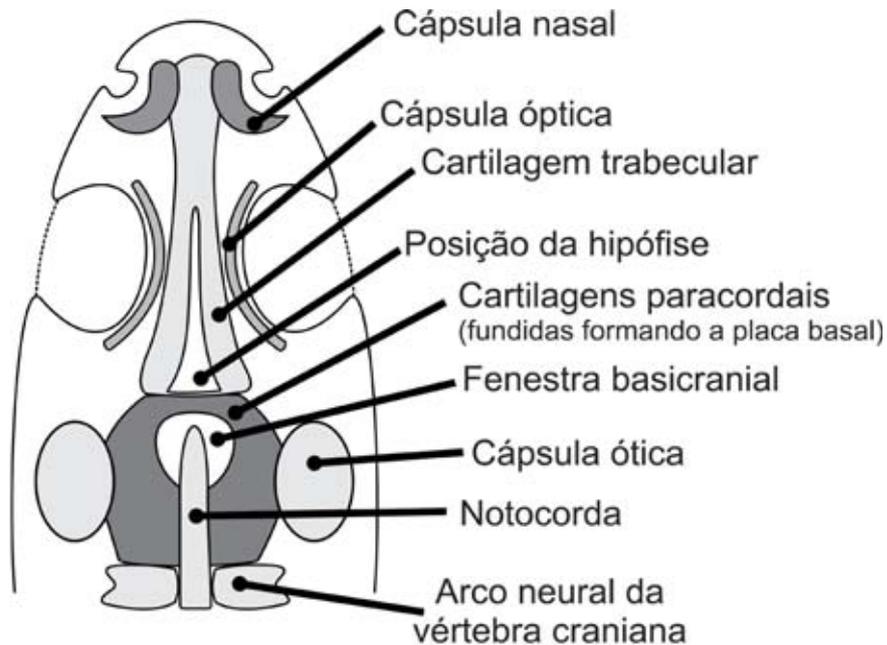
Parte cranial da vesícula cerebral anterior do embrião

Cordados I

à notocorda origina a placa basal. Na parte caudal da placa basal há uma ou duas projeções conhecidas como côndilos occipitais. Estas projeções servem de ponto de articulação com a primeira vértebra da coluna vertebral;

- cápsulas sensoriais – alojam as câmaras nasais e a orelha interna.

As cápsulas nasais fundem-se à extremidade rostral das trabéculas e as óticas ou auditivas às margens da placa basal imediatamente à frente do arco occipital. As cápsulas óticas permanecem livres, de forma a permitir os movimentos dos olhos independentes da cabeça.



Modificado de: Hildebrand & Goslow JR. 2006

Estrutura inicial do condrocrânio de um vertebrado generalizado.

Em seguida está um resumo das estruturas derivadas dos componentes do condrocrânio dos vertebrados (embrião generalizado).

Quadro 1. Estruturas derivadas do condrocânio.

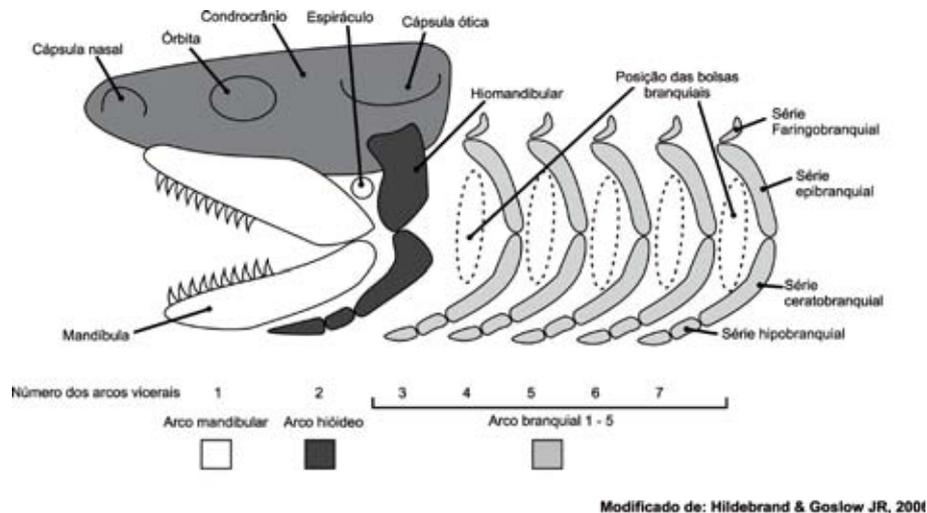
EMBRIÃO	ESTRUTURAS DERIVADAS
TRABÉCULAS	Esfenetmoide
	Pré-esfenoide
	Orbitoesfenoide
	Mesentmoide
PLACA BASAL	Basisfenoide
ARCO OCCIPITAL	Supra-occipital
	Exoccipital
	Basioccipital
CÁPSULAS-NASAIS	Permanecem como cartilagem (etmoide)
CÁPSULAS ORBITAIS (ÓPTICAS)	Esclerótica, sem ou com ossificação (anel esclerótico)
CÁPSULAS ÓTICAS	Proótico
	Opistótico

ESQUELETO VISCERAL (ESPLANCNOCRÂNIO) E DERIVADOS

Nos primeiros estágios da evolução dos cordados, a faringe era toda perfurada por dezenas de fendas faríngeas, utilizadas na captação de alimento e oxigênio por filtração. À medida que os hábitos alimentares foram se modificando, os organismos passaram a consumir presas cada vez maiores, com conseqüente alteração da faringe. Parte da faringe ainda contribui com os mecanismos de alimentação dos gnatostomados, e a função respiratória é mantida em peixes e larvas de anfíbios. Nos tetrápodes a faringe deixa de ter uma função respiratória, passando a assumir outros papéis como o controle e sustentação da língua, do aparelho vocal e de estruturas relacionadas. Os vertebrados mais antigos reduziram o número de fendas faríngeas para algo em torno de 5 a 15 pares.

Na região da faringe, barras de tecidos constituídas de elementos esqueléticos são também formadas. Cada barra é chamada de arco visceral, por ser originada de uma parte especializada do tubo digestório. O número básico de arcos viscerais dos gnatostomados é sete. O esqueleto de cada arco visceral dos gnatostomados é articulado com a região dorsal, recebendo o nome de epibrânquial, e a ventral de ceratobranquial.

Cordados I



Esquema dos arcos viscerais e de seus derivados.

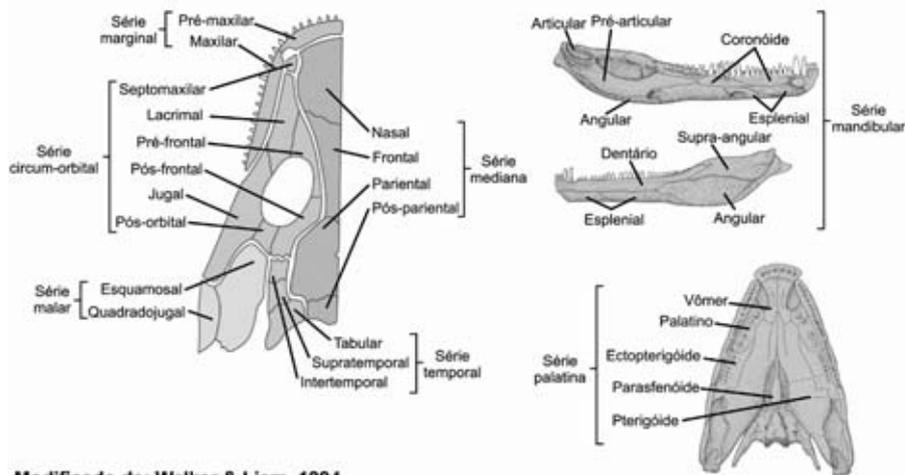
O primeiro arco visceral expande-se para formar as maxilas, recebendo o nome de arco mandibular. Seu epibrânquial dá origem à maxila superior (palatoquadrado), e provavelmente o ceratobranquial à estrutura da maxila inferior, sendo denominada de cartilagem mandibular. As maxilas se apoiam no condrocânio, podendo o segundo arco visceral ou hióideo auxiliar nesta fixação. O epibrânquial é denominado de hiomandibular. Os arcos viscerais de 3 a 7 estão relacionados principalmente à respiração, e por isso são denominados de arcos branquiais. O terceiro arco visceral compõe o primeiro arco branquial e assim sucessivamente.

ELEMENTOS DÉRMICOS (DERMATOCRÂNIO)

Complementando a arquitetura mais superficial do crânio, temos a participação de elementos dérmicos, que surgem de vários centros isolados que iniciam o processo de ossificação, levando à formação de ossos contíguos. Em ostracodermos são representados por placas ósseas que formavam suas carapaças. Os ossos que compõem o dermatocrânio podem ser individualizados por meio de suas suturas. Esses ossos são frequentemente agrupados em sete séries como se segue:

- série marginal - representada pelos ossos pré-maxilar e maxilar;
- série circum-orbital - lacrimal, pré-frontal, pós-frontal, pós-orbital, jugal e septomaxilar;
- série mediana - nasal, frontal, parietal, pós-parietal;
- série temporal - intertemporal, supratemporal e tabular;
- série malar - esquamosal e quadradojugal;

- série mandibular – dentário, esplenial, coronoide, angular, supra-angular, articular e pré-articular;
- série palatina: vômer, palatino, ectopterigoide, pterigoide e parasfenoide.



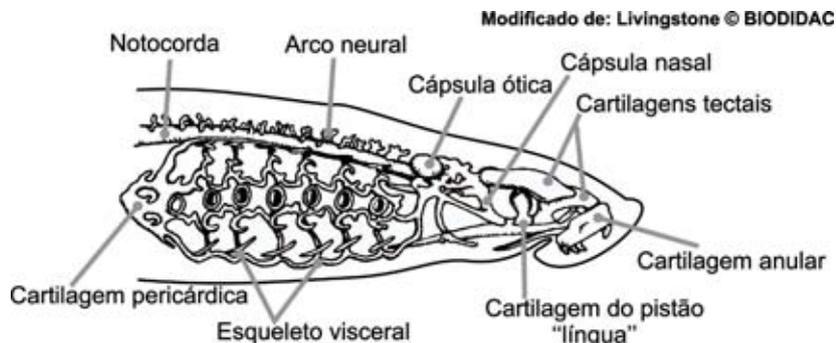
Modificado de: Walker & Liem, 1994

Ossos que compõem as séries ósseas que formam o dermatocrânio dos vertebrados.

EVOLUÇÃO DO ESQUELETO CEFÁLICO

Veremos agora as principais variações e inovações do esqueleto cefálico, observadas nos vários grupos de vertebrados.

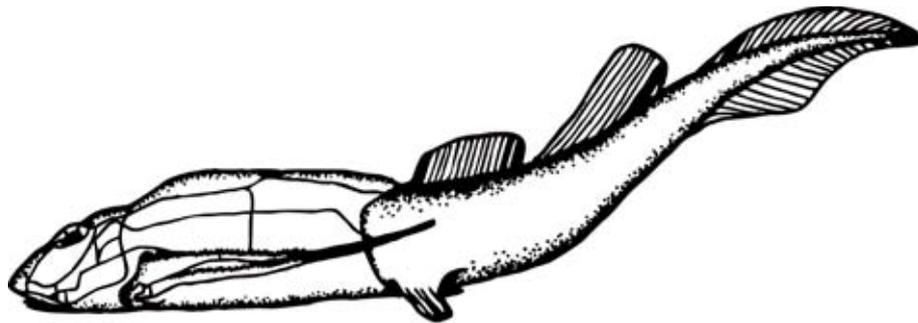
Nos agnatos o esqueleto visceral apresenta-se sob a forma de uma unidade contínua de cartilagem. Os arcos viscerais em geral se unem acima e abaixo das fendas branquiais e a estrutura formada dessa união se adere ao condrocrânio, que permanece cartilaginoso por toda a vida. Nesse grupo todos os arcos possuem função branquial, uma vez que não apresentam mandíbula. Com relação ao esqueleto cefálico dérmico, este se encontra ausente nas formas viventes, ou variam de armaduras a pequenas escamas nos representantes extintos.



Condrocrânio de um peixe agnato.

Cordados I

A partir dos agnatos, a grande inovação foi a transformação do primeiro arco visceral em maxilas (palatoquadrado e cartilagem mandibular), encontradas nos extintos peixes Placodermi. Estes animais possuíam condrocrânio semelhante ao dos agnatos, podendo ter sido completamente cartilaginoso ou parcialmente ossificado. O segundo arco permanece ainda como um típico arco branquial. O palatoquadrado e a cartilagem mandibular desses animais ficavam presos ao condrocrânio por meio de ligamentos, caracterizando um tipo de sustentação da mandíbula conhecido como autostílico.



Modificado de: Livingstone © BIODIDAC

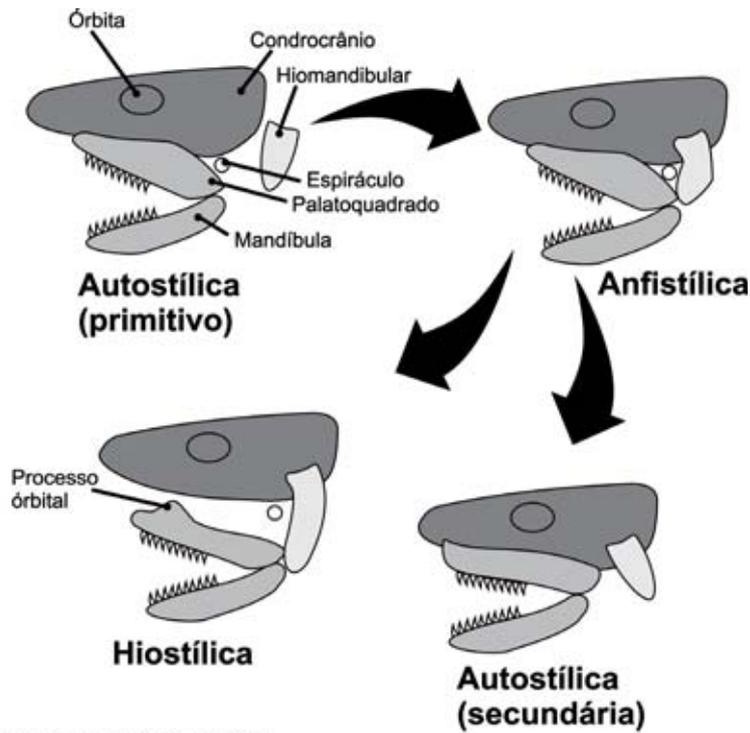
Reconstrução de um Placodermi.

Com a diversificação dos modos de obtenção do alimento, novas formas de sustentação da mandíbula foram surgindo. Como vimos anteriormente, o epibranquial do segundo arco visceral se modifica no osso hiomandibular, que inicialmente participa de alguns dos modos de suspensão das maxilas.

As formas de sustentação das maxilas estão descritas abaixo e ilustradas na figura que se segue.

TIPOS DE SUSPENSÃO DAS MAXILAS

- Autostílica – arco mandibular não sustentado pelo hiomandibular (ex. tetrápodes não mamalianos, Holocephali, Dipnoi, Placodermi e alguns peixes primitivos);
- Anfistílica – arco mandibular sustentado em parte pelo hiomandibular (ex. Sarcopterygii, Chondrichthyes e alguns Osteichthyes e Acanthodii);
- Hioestílica - arco mandibular sustentado primariamente pelo hiomandibular (ex. a maioria dos Osteichthyes).



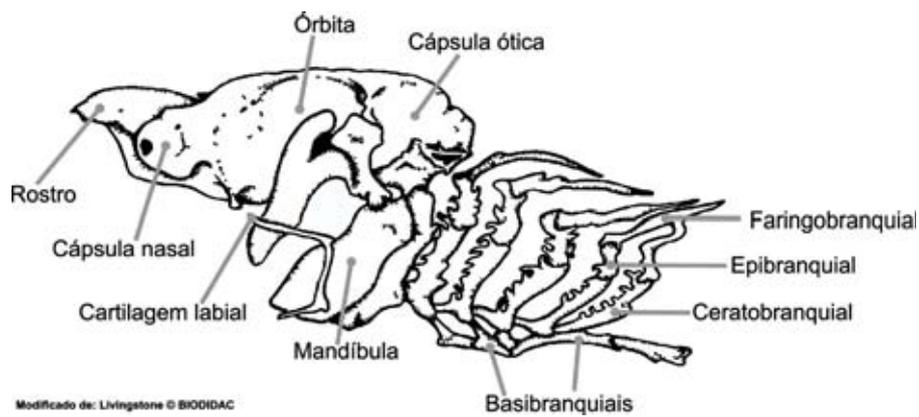
Modificado de: Walker & Liem, 1994

Formas de sustentação das maxilas.

O condrocrânio dos peixes cartilagosos (tubarões, raias e quimeras) nunca sofre ossificação, porém muitas vezes se apresenta enrijecido devido à deposição de sais de cálcio nesta estrutura. Neste grupo a suspensão das maxilas pode ser anfistílica (nos mais primitivos), hiostílica (formas mais derivadas) e autostílica (**Holocephali**)

Holocephali

Subclasse de Chondrichthyes (peixes cartilagosos) caracterizada pela presença de apenas um par de aberturas branquiais, que é recoberto por um opérculo membranoso.

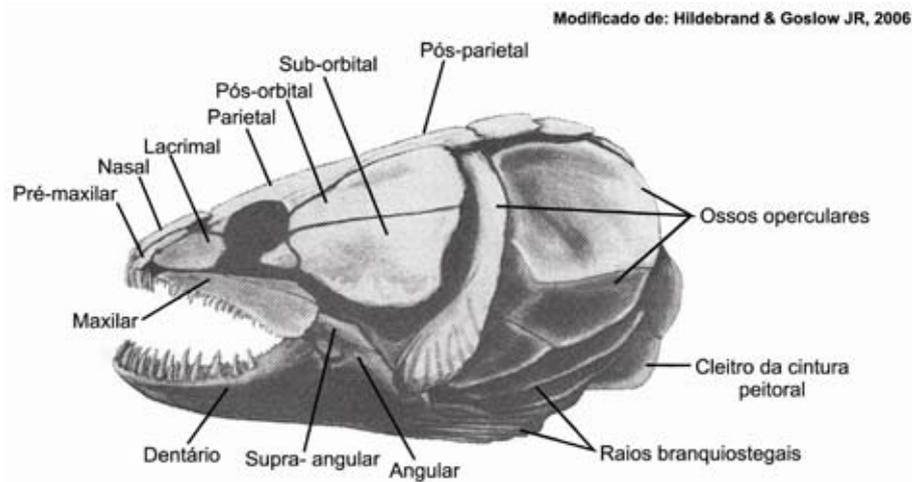


Modificado de: Livingstone © BIODIDAC

Condrocrânio de um tubarão.

Cordados I

Os peixes ósseos possuem a maior diversificação de crânios, o que já era esperado, visto que representam o grupo majoritário de vertebrados, com mais de 50% das espécies reconhecidas. Este grupo apresenta também grande diversificação em suas dietas e dois tipos básicos de sustentação das maxilas: hioestílica em actinoptérgios (subclasse que apresenta nadadeiras raiadas) e anfistílica nos sarcoptérgios (peixes de nadadeiras carnosas). O condrocânio dos primeiros peixes ósseos apresentava-se relativamente bem ossificado. O esqueleto visceral é semelhante nas duas subclasses. Vários elementos dérmicos (ossos de membrana) estão presentes formando uma diversidade de ossos nesses animais. A presença de um opérculo ósseo móvel recobrendo as brânquias é um caráter distintivo do grupo.

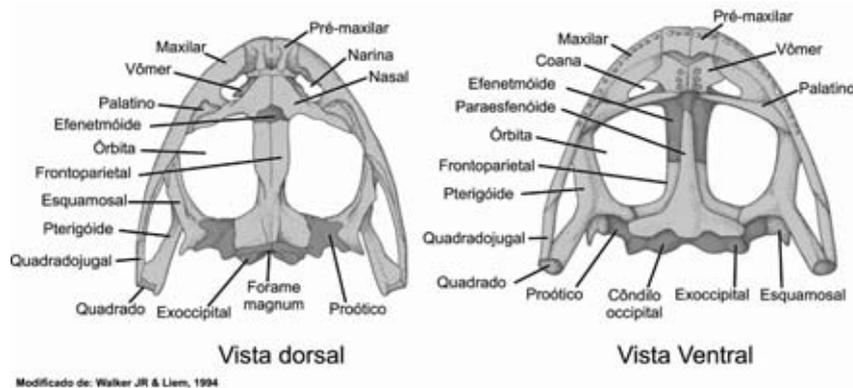


Crânio de um peixe ósseo.

O próximo passo foi a conquista do ambiente terrestre pelos ancestrais dos Amphibia. Neste processo os caracteres piscianos do crânio como barras branquiais e opérculo foram perdidos. As maiores mudanças ocorreram no esqueleto visceral. O osso quadrado presente na maxila superior articula-se agora com o esquamosal sem o auxílio do hiomandibular, retornando assim à condição autostílica, condição essa que permanece na evolução subsequente dos vertebrados. Acredita-se que a maioria dos Amphibia extintos apoiava a cabeça no substrato de modo a captar vibrações, que eram transmitidas à orelha interna pelos ossos que compõem a maxila inferior. Com o tempo, o hiomandibular foi se modificando, sendo incorporado à linha de transmissão de som, compondo agora um ossículo da orelha média conhecido como columela ou estribo.

Um complexo de ossos, denominado de aparelho hióideo, surge também de modificações dos arcos posteriores, que perderam a função branquial e passaram a participar da movimentação da língua e suspensão da laringe. A função branquial dos arcos posteriores só é mantida nos girinos e nas

espécies que mantêm brânquias na fase adulta, como algumas salamandras. Dois côndilos occipitais, pontos de inserção da primeira vértebra no crânio, estão presentes nos anfíbios, e são formados pelos ossos exoccipitais. O palato apresenta-se incompleto, permitindo que os olhos protraídos possam ser retraídos para o interior da cabeça para evitar danos ou para auxiliar na deglutição.



Crânio de um anfíbio anuro.

Modificações importantes nos ossículos do ouvido, palato e mecanismos mandibulares surgiram nos répteis e serão discutidos a seguir. O esqueleto visceral permanece essencialmente o mesmo que o dos Amphibia, e um único côndilo occipital está presente nos demais.

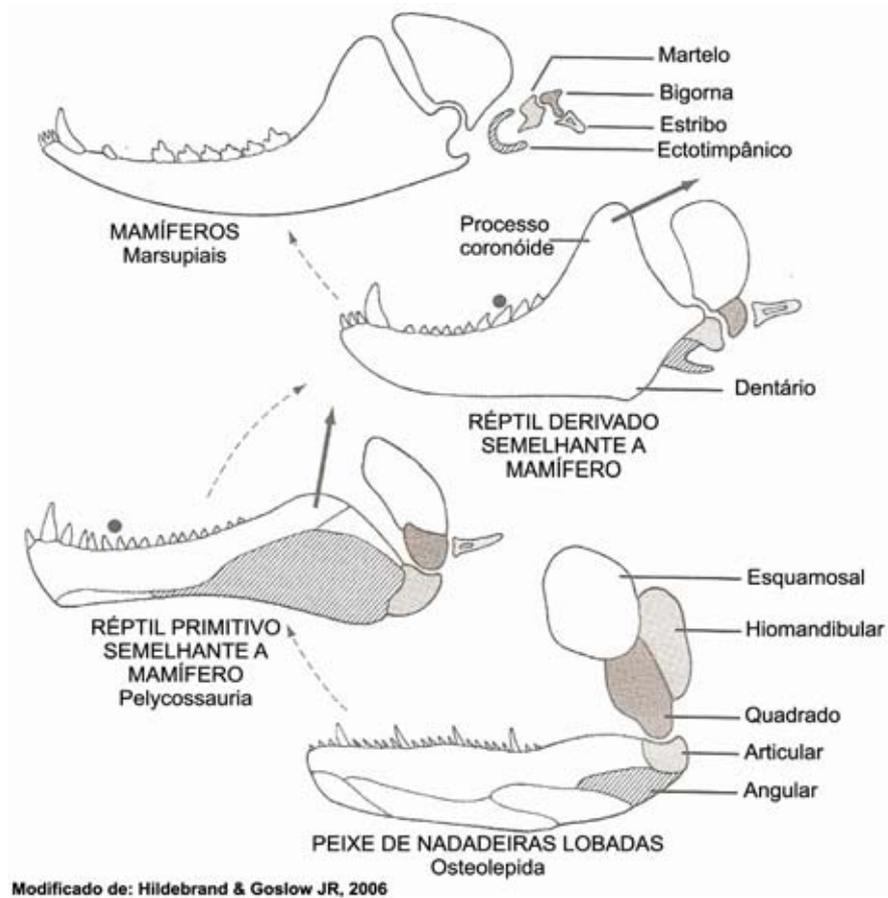
EVOLUÇÃO DOS OSSOS DO OUVIDO

Durante a evolução, certos ossos das maxilas de répteis semelhantes a mamíferos foram transformados em ossículos da orelha e estruturas relacionadas. Com a evolução da mastigação e da **heterodontia**, o ponto no qual era aplicada a máxima força na mordida moveu-se para a parte mais posterior da boca. Houve então uma ampliação do osso dentário e a formação de um processo coronoide proeminente, acompanhado de um reposicionamento, divisão e especialização dos músculos relacionados à mastigação. O osso articular diminuiu e se desloca, perdendo sua posição como elemento ventral da articulação da mandíbula. A redução foi também verificada no osso quadrado, que perde sua posição como elemento dorsal dessa articulação. Acredita-se que o crescimento desproporcional da região do encéfalo, conhecida como neocórtex, tenha contribuído para o reposicionamento destes ossos. O articular e o quadrado, assim como ocorreu com o hiomandibular, passam a compor os ossículos da orelha, recebendo, respectivamente, os nomes de martelo e bigorna. Da mesma

Heterodontia

Condição em que os dentes possuem forma e funções distintas.

forma, o angular deixa as maxilas e se transforma no ectotimpânico que circunda a entrada para a orelha média e, em muitos Mammalia aumenta, formando a bula timpânica.

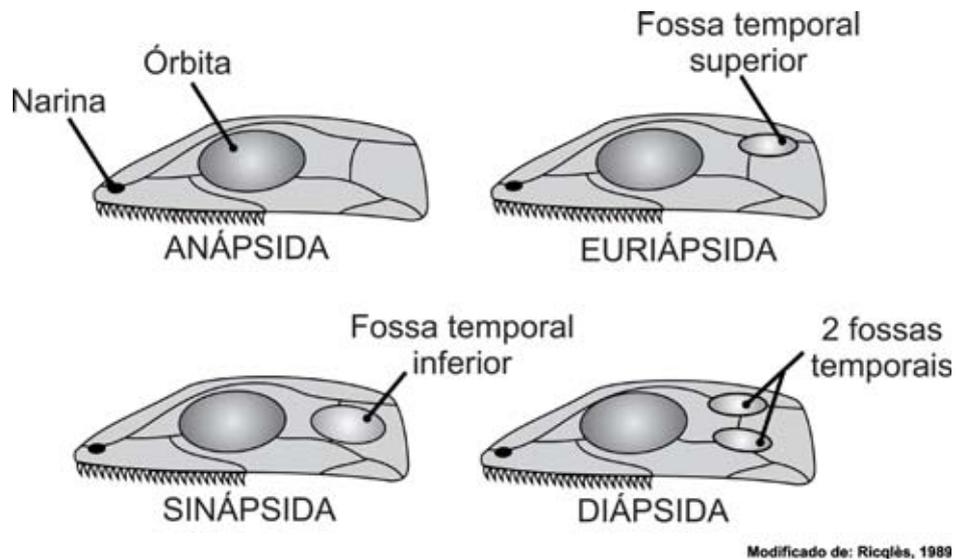


Evolução dos ossículos do ouvido dos mamíferos.

EVOLUÇÃO DAS ABERTURAS TEMPORAIS DO CRÂNIO

A acomodação dos músculos mandibulares de anfíbios e peixes se dá ao lado da caixa craniana e abaixo dos ossos mais superficiais do teto cranial. A partir destes grupos, maxilas mais fortes surgiram como aquelas encontradas nos répteis, gerando novas necessidades em termos de pontos de inserção da musculatura envolvida na movimentação da mandíbula. Nos répteis mais antigos, o crânio permanece solidamente ossificado, não apresentando outros orifícios além dos nasais e orbitais. Essa condição, onde não encontramos aberturas temporais laterais, é conhecida como anápsida, conservada nos quelônios com poucas modificações.

Cordados I



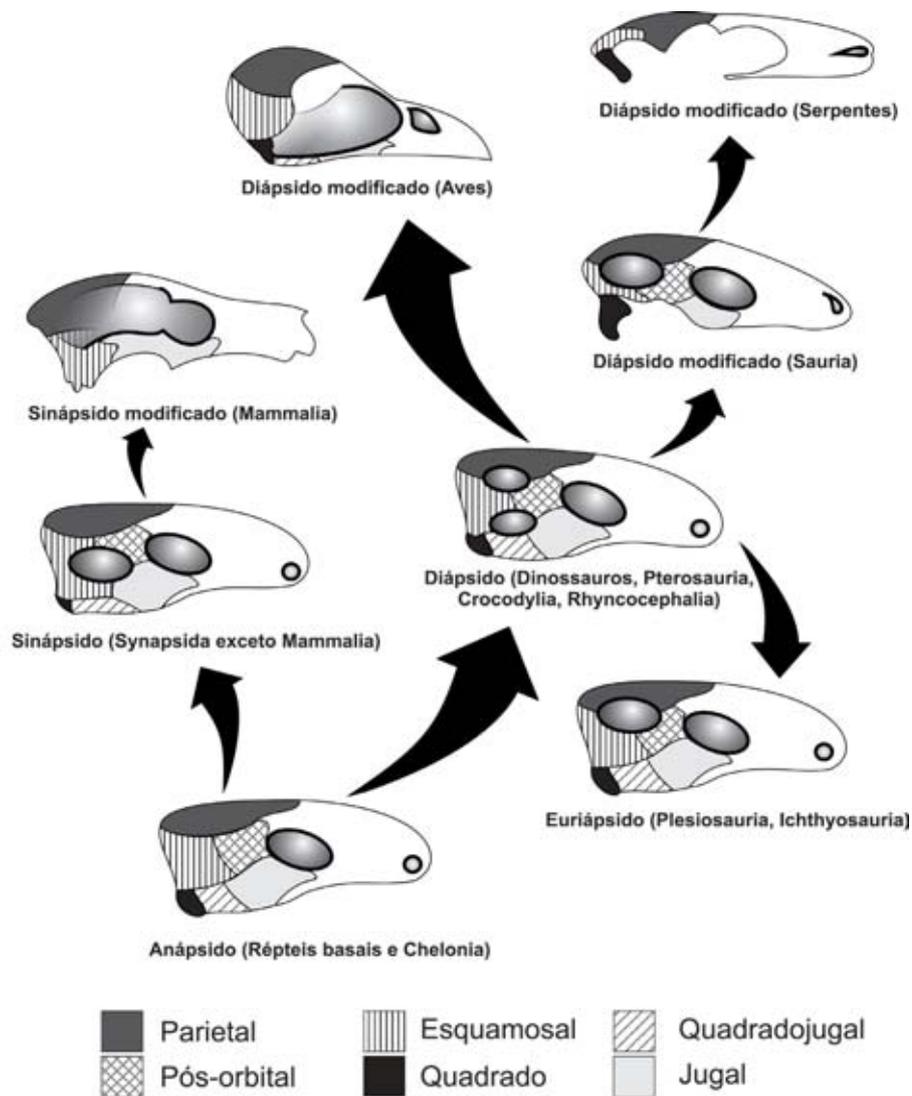
Tipos de crânios dos amniotas.

O tuatara (*Sphenodon* spp.)

Único representante de répteis da ordem Sphenodontia (ou Rynchocephalia) e família Sphenodontidae, sendo endêmico da região das ilhas da Nova Zelândia.

Nos Synapsida, linhagem de répteis fósseis que deu origem aos mamíferos, a condição de crânio observada é a sinápsida, caracterizada por uma abertura temporal inferior, limitada ventralmente por uma barra óssea formada pelo jugal e pelo quadradojugal.

A condição diápsida, apresenta duas aberturas temporais, uma superior e outra inferior. Entre essas aberturas, temos a barra temporal superior, constituída pelos ossos pós-orbital e esquamosal. Ventralmente à abertura inferior está presente a barra temporal inferior, formada pelos ossos jugal e quadradojugal. Essa condição é observada nos crocodilianos e nos **tuatara**. Foi a partir do grupo de répteis, com a condição diápsida, que se originaram as aves e o grupo extinto de euriápsidos (Plesiosauria e Ichthyosauria).



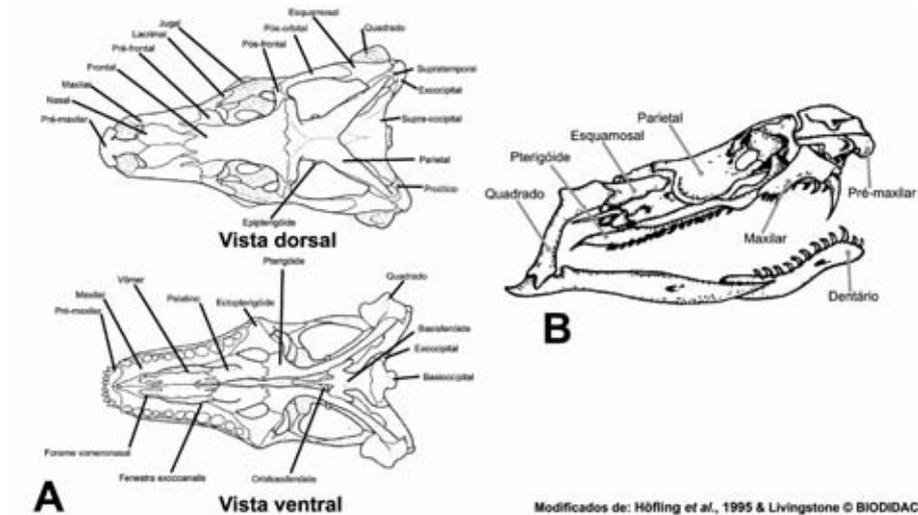
Modificado de: Höfling et al., 1995

Evolução das aberturas temporais nos crânios de Amniota.

Nos Squamata, ocorreram importantes modificações derivadas da condição diápsida típica. Nos lagartos, a perda do quadradojugal levou ao desaparecimento da barra temporal inferior, e nas serpentes, além desta, a barra temporal superior também foi perdida, ampliando a capacidade de abertura da boca, o que facilitou a ingestão de grandes presas.

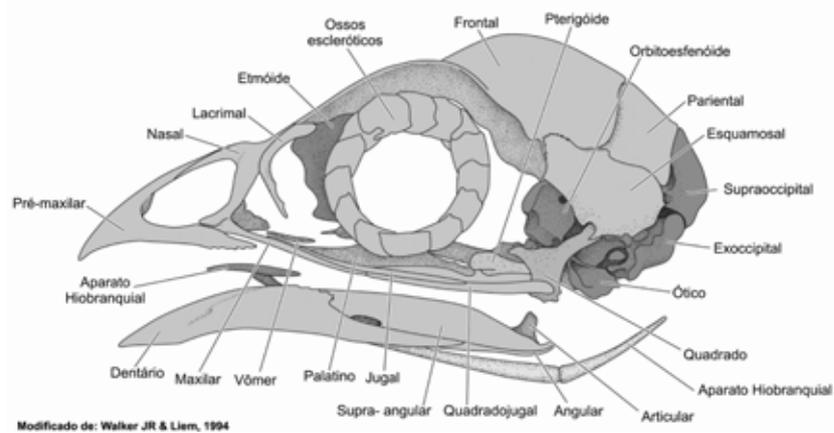
Os répteis apresentam apenas um côndilo occipital formado pela união do basioccipital e pelos dois exoccipitais.

Cordados I



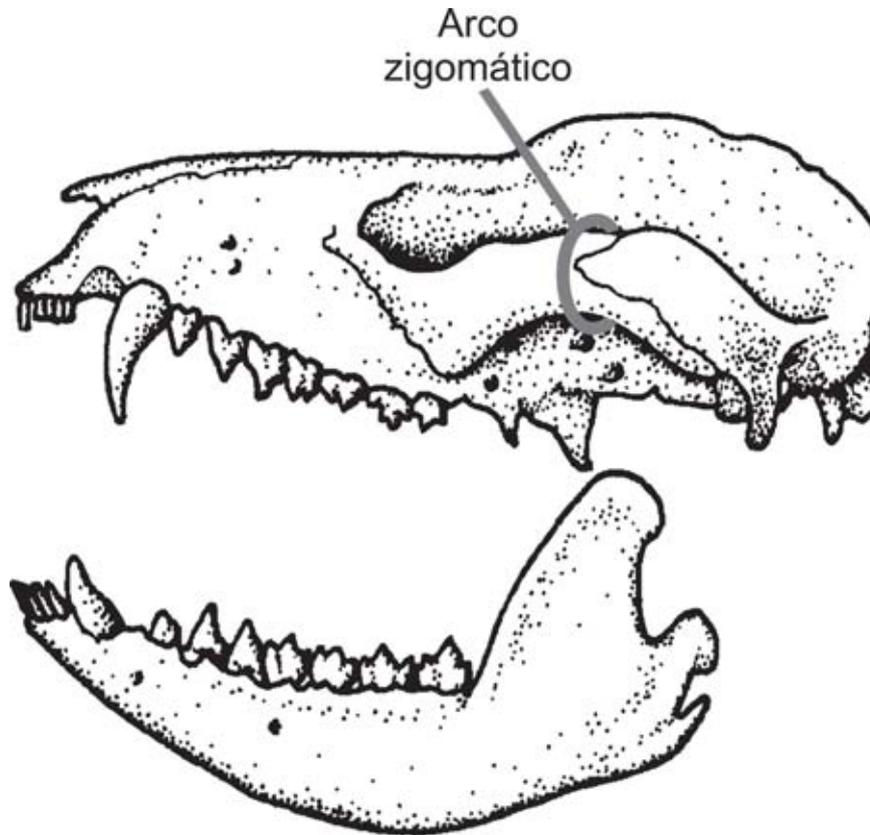
Formas cranianas de um lagarto (A) e de uma serpente (B).

Nas aves, a condição diápsida modificada ocorre principalmente em razão da ampliação dos olhos com conseqüente deslocamento do encéfalo para uma região mais posterior, proporcionando uma melhor acomodação dos mesmos. A perda e pneumatização de alguns ossos levaram também à redução do peso, importante no vôo. Nas aves encontramos apenas um côndilo occipital.



Crânio de uma ave.

Durante a evolução dos mamíferos, as aberturas temporais, inicialmente pequenas, ampliaram-se em direção à linha mediana dorsal do crânio, permitindo o desenvolvimento da musculatura temporal. Com o desaparecimento do osso quadradojugal neste grupo, a barra óssea antes formada pelo mesmo e pelo jugal, passa a ser constituída pelos ossos jugal e esquamosal, recebendo o nome de arco zigomático. Dois côndilos occipitais estão presentes formados pelos exoccipitais.



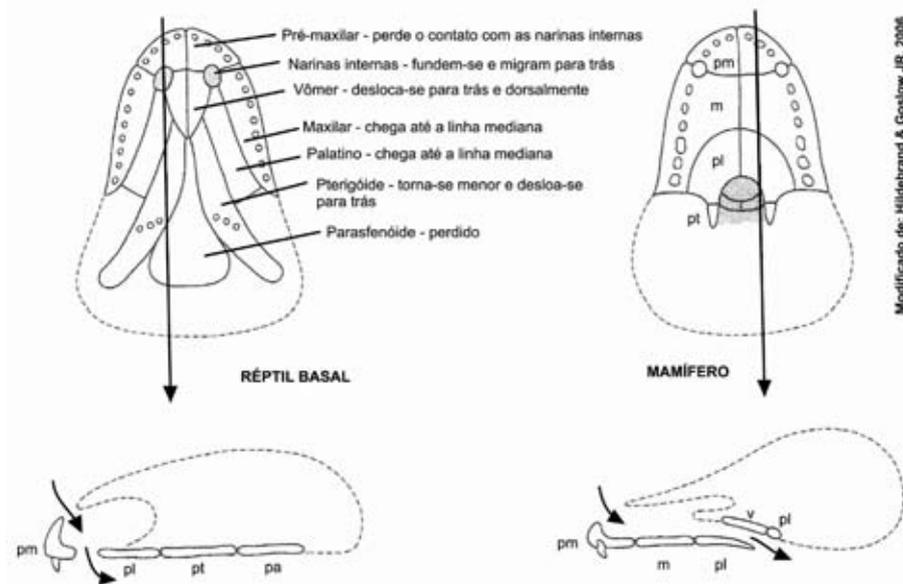
Modificado de: Livinastone © BIODIDA

Crânio de um mamífero.

OUTRAS MODIFICAÇÕES IMPORTANTES

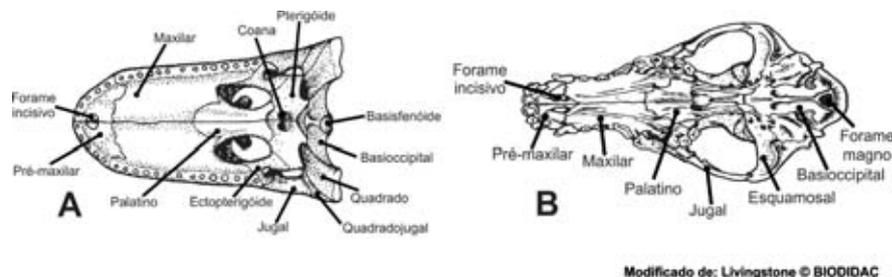
Modificações dos hábitos alimentares levaram a mudanças também na estrutura do palato. Anfíbios e grande parte dos répteis ingerem presas inteiras. Nesses animais, o ar passa das narinas para a parte rostral da boca sem trazer problemas. Já outros grupos de répteis, particularmente aqueles semelhantes a mamíferos (Synapsida), tinham o hábito de rasgar, triturar, ou mesmo mastigar o seu alimento antes de ingerir. Para evitar que a passagem do ar fosse interrompida durante esses processos, tornou-se vantajoso transportar o ar inspirado até a faringe, localizada atrás do aparelho mastigador. Essas mudanças foram importantes também para o estabelecimento da endotermia, com conseqüente aumento das taxas respiratórias. Os vômeres, que inicialmente formavam as margens caudais das narinas internas, uniram-se e migraram para trás. Perde-se o parasfenoide e há um encurtamento da parte caudal dos pterigoides. Processos laminares dos maxilares e dos palatinos formaram-se em direção à linha mediana, na frente das narinas deslocadas, para formar um novo palato ou palato secundário.

Cordados I



Evolução do palato secundário.

Palatos secundários evoluíram independentemente várias vezes, como em algumas tartarugas que apresentam um palato secundário incompleto e os crocodilianos que possuem uma forma completa. Abaixo seguem duas imagens para comparação dos palatos secundários de crocodilianos e mamíferos.



Palatos secundários de crocodilianos (A) e mamíferos (B).

Nos mamíferos, as suturas cranianas quase sempre são mais evidentes que nas aves, e normalmente um pouco menos do que as nos Reptilia. Característica também dos Mammalia é a sua estrutura nasal, formada por narinas ósseas rostrais que se unem para formar uma abertura comum. Uma câmara nasal relativamente grande está presente, sendo preenchida por delicadas lâminas ósseas, os ossos turbinados. Essas lâminas são recobertas com um epitélio responsável pelo aquecimento e limpeza do ar inspirado antes que ele chegue aos pulmões.

CONCLUSÃO

Como foi visto, várias modificações do crânio estão relacionadas a adaptações específicas do mecanismo alimentar, do encéfalo e dos órgãos dos sentidos. Os primeiros cordados eram organismos filtradores, que com o decorrer da evolução se modificaram em formas predatórias. O estudo da origem e evolução do crânio permite a compreensão de como os elementos esqueléticos somáticos e viscerais, que originalmente desempenhavam papéis tão distintos, passaram a interagir em diferentes momentos da história evolutiva dos vertebrados. Embora as tendências evolutivas do crânio tenham sido tratadas separadamente, não podemos esquecer que este não se encontra isolado. Dessa forma, para um melhor entendimento, precisamos buscar relações do mesmo com outros sistemas.

RESUMO

Neste capítulo vimos um pouco sobre a origem do sistema esquelético, suas principais estruturas e processos de formação dos ossos. O esqueleto dos vertebrados pode ser dividido em: esqueleto axial, constituído pelo crânio, coluna vertebral, esterno e costelas; e esqueleto apendicular, formado pelos membros (ou nadadeiras, ou asas) e as cinturas peitoral e pélvica. Nesta aula foi dada uma ênfase maior à região cefálica. O esqueleto cefálico encerra e protege o encéfalo e os órgãos dos sentidos, contribuindo para a eficiência dos mecanismos alimentares e respiratórios. A partir dos primeiros vertebrados, os modos de obtenção do alimento foram gradualmente mudando, passando de filtradores a predadores ativos. Os mecanismos alimentares e órgãos dos sentidos passaram a se concentrar na extremidade cranial. Essa mudança foi acompanhada por alterações do sistema de controle, decorrente das novas exigências, resultando no aumento da parte cranial do tubo nervoso central para formar o encéfalo. O esqueleto cefálico é derivado de três componentes: condrocânio, esplancnocânio e dermatocânio. As estruturas resultantes do condrocânio dão suporte ao encéfalo e aos órgãos especiais dos sentidos. Já o esplancnocânio sustenta os arcos branquiais e seus derivados. Por último temos as estruturas derivadas do dermatocânio, que completam a arquitetura relativamente superficial do crânio. A partir do primeiro arco visceral deu-se a origem das maxilas e do segundo arco, o hiomandibular, inicialmente envolvido na sustentação das maxilas, mas que passa a compor parte da orelha média dos tetrápodes. Outros ossos originalmente formadores da mandíbula são convertidos nos mamíferos em regiões da orelha média, como o articular que forma o martelo, o quadrado que gera a bigorna e o angular que deriva na bula timpânica. Quanto às aberturas temporais, observadas a partir dos répteis, encontramos quatro possíveis formas: anápsida, onde as aberturas estão ausentes, diápsidas que apresenta dois pares de aberturas, sinápsida com uma abertura expandida em uma posição inferior, e euriápsida, também com um único par de aberturas, só que superiores. As aberturas temporais fornecem diferentes pontos de inserção da musculatura envolvida com a movimentação da mandíbula.





ATIVIDADES

Baseado em crânios de representantes dos vertebrados e de bibliografia especializada responda:

1. Caracterize o crânio de um réptil e de um mamífero.
2. Quais ossos de substituição podem ser observados no crânio de um jacaré? E no de um cão?
3. Em que crânios o arco zigomático está presente? Que ossos o formam?
4. Qual a vantagem do aparecimento do palato secundário? Em que animais está presente? Que ossos estão envolvidos na formação em cada um deles?
5. Discorra sobre as modificações dos crânios a partir do grupo dos répteis. A que elas são normalmente atribuídas?



PRÓXIMA AULA

Na próxima aula daremos continuidade ao estudo do sistema esquelético, dando ênfase às partes axial pós-cranial e apendicular.



AUTO AVALIAÇÃO

Antes de passar ao próximo conteúdo procure avaliar mentalmente o que foi visto em cada tópico, as principais características e adaptações aos ambientes em que os animais estão inseridos. Só passe para a aula seguinte quando realmente estiver seguro sobre o conteúdo trabalhado.

REFERÊNCIAS

- HILDEBRAND, M.; GOSLOW-JR, G.E. **Análise da estrutura dos vertebrados**. 2 ed. São Paulo, Atheneu Editora São Paulo Ltda. 2006.
- HÖFLING, E.; et al. **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.
- WALKER-JR, W.F.; LIEM, K.F. **Functional Anatomy of the Vertebrates**. 2 ed. Saunders College Publishing. Orlando, Florida. 1994.