

### (3) OSTEICHTHYES: ACTINOPTERYGII E SARCOPTERYGII BASAIS

Como sabemos a sistemática até mesmo dos grandes grupos de vertebrados ainda gera discussão. Nesta aula não vamos ver todos os Osteichthyes, visto que os Tetrapodomorpha (ver abaixo) ficarão de fora. Serão apresentados os Actinopterygii (principalmente) e serão introduzidos os Sarcopterygii basais vivos (Actinistia e Dipnoi). Veja que até mesmo recentemente [ver artigo publicado por Amemiya et al. em abril 2013] somente após uma filogenia dos grandes grupos de peixes com base no genoma (sequência completa de DNA) das espécies (chamada de análise filogenômica) é que ficou consagrado Dipnoi como o grupo mais derivado de “peixes” e grupo irmão dos Tetrapoda.

#### FILO CHORDATA

##### Clado Craniata

##### Infrafiló Agnatha

Classe Myxini

Classe Cephalaspidomorphi

##### Infrafiló Gnathostomata

Classe Chondrichthyes

##### Superclasse Osteichthyes

Classe Actinopterygii

Classe Sarcopterygii

##### Subclasse Actinistia

Subclasse Dipnoi (= Dipnomorpha)

Subclasse Tetrapodomorpha (= inclui superclasse Tetrapoda)

**Osteichthyes:** a tradução direta deste nome refere-se a “peixes ósseos”. Mas, sabemos também que diversas linhagens de “peixes ósseos” existiram antes dos Osteichthyes, como os **Ostracodermi** (Agnatha), **Placodermi** ou **Acandodii** (todos extintos no final do Devoniano). Desta forma, ter ossos não é uma sinapomorfia (enquanto caráter derivado) de Osteichthyes, assim como o esqueleto cartilaginoso dos Chondrichthyes não é plesiomórfico, é na realidade um caráter derivado (e não ancestral em relação ao esqueleto ósseo dos Osteichthyes). O caráter que os une, como uma sinapomorfia, é a presença de **osso endocondral**: o osso que substitui a cartilagem ontogeneticamente.

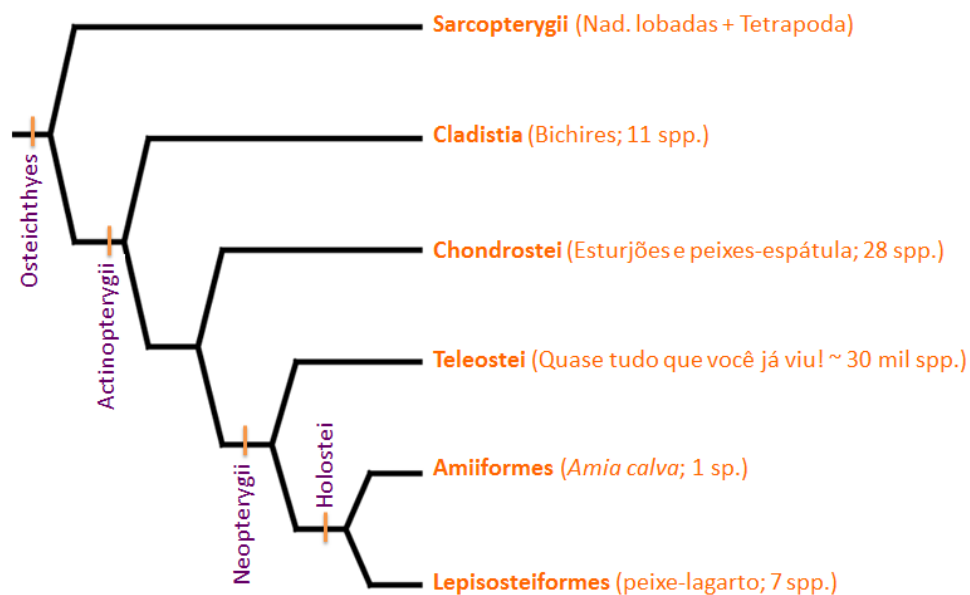
Uma outra característica que é apontada como sinapomorfia do grupo são as **bexigas natatórias** ou **pulmões derivados do tubo digestivo**. Parece ser um traço universal entre os Osteichthyes, mas há evidências em alguns Agnatha, assim, poderia ser um caráter plesiomórfico. Ainda em discussão dado o parco registro fóssil das partes moles dos animais.

**Irradiação:** Este é um grupo **altamente diversificado**, sendo atualmente o maior grupo de vertebrados em número de espécies. Das quase 60 mil espécies viventes, aproximadamente 30 mil são de Osteichthyes (sem considerar os Tetrapoda). Isto é, 50% dos vertebrados são “peixes ósseos”. Isto certamente reflete em grande variedade de formas (apesar das limitações e convergências impostas pelo meio aquático), comportamentos (como por exemplo, a maior variedade de modos reprodutivos conhecidos entre os vertebrados) e uma gama enorme de problemas

### (3) OSTEICHTHYES: ACTINOPTERYGII E SARCOPTERYGII BASAIS

taxonômicos e sistemáticos! O programa “*census of the marine life*” descreve 2 espécies por semana = **200 espécies de peixes por ano**. Assim, esses números são aproximados e alguns sugerem que menos da metade das espécies foram descritas.

O devoniano é conhecido como a **era dos peixes** (que durou 48 m.a.), pois todos os grupos, atuais e extintos, coexistiram nessa época e tiveram grande irradiação (especialmente os **Sarcopterygii**: peixes de nadadeiras lobadas). Contudo a irradiação dos **Actinopterygii**: peixes de nadadeiras raiadas - foi mais marcante no Cenozoico mesmo (período mais recente).



**Teleostei = 37 superordens**

**Identificação:** Normalmente feita através de chaves de identificação locais, pois não existe uma chave universal. Estas se baseiam em caracteres morfológicos internos ou externos e para muitas espécies e regiões não há chaves disponíveis.

**Pq da irradiação?:** Alguns autores atribuem à grande variabilidade do aparato bucal (incluindo diferentes níveis de cinose craniana) e estratégias alimentares como fator que promoveu a **irradiação dos peixes**. Posições e formas de boca (terminal, inferior, suctorial, em bico, tubular, superior, protrátil, etc.) = diferentes hábitos alimentares e substratos de forrageio. A capacidade de **protrair as peças bucais** pode ser muito eficiente para capturar alimento flutuante na água, pois ao abrir a boca rapidamente, ou protrair as partes bucais, a água circundante é sugada para dentro da boca, junto com seu alimento. É um método inclusive observado (provavelmente convergente) em anfíbios e mamíferos aquáticos. Outras espécies mordem ativamente suas presas e em alguns casos possuem até um segundo par de mandíbulas (faringeas) como no caso das moreias; ou dentes faríngeos no peixe-dourado, que pressionam o alimento contra uma placa dentígera na base do crânio. Os tambaquis e pacus possuem dentes com coroas largas para trituração de frutos (sendo até importantes na dispersão de sementes). Em algumas espécies as brânquias estão modificadas em rastros para

### (3) OSTEICHTHYES: ACTINOPTERYGII E SARCOPTERYGII BASAIS

filtração (caso das anchovas e peixes espátula; Chondrostei). Além dessas **estruturas morfoanatômicas**, os peixes também empregam diversas **táticas alimentares alternativas**. Este é o caso dos peixes eletrogênicos (como o poraquê), que disparam cargas elétricas para atordoar ou matar os peixes que vão ingerir na sequência (sem estragar suas lamelas respiratórias orais). Em muitos peixes essas descargas podem servir para comunicação intraespecífica (caso do peixe-elefante) ou defesa (poraquê). O aruanã pode saltar da água e abocanhar invertebrados pousados em folhas sobre os rios. De maneira similar pode fazer o peixe-arqueiro da também da Amazônia, que também tem a capacidade de cuspir água de maneira certa em invertebrados arborícolas, fazendo-os cair na água para serem apresados. Assim, estes exploram recursos alimentares não disponíveis para a maioria dos peixes.

Mas, veremos que não podemos atribuir apenas um fator a isto, sendo que diversos fatores ecológicos e biológicos são responsáveis por tamanha irradiação. Alguns sugerem que o **tempo evolutivo** explica a grande variação. Isto é, tiveram mais tempo na Terra, assim teriam mais tempo para diversificar que os Tetrapoda, por exemplo. Todavia, Rabosky et al. (2012) não encontraram relação entre idade do Clado (Actinopterygii) com riqueza de espécies. Isto pode ser verdade para a Classe, mas algumas ordens e famílias sim responderam a este fator (**tempo**).

Outra questão importante é **oportunidade ecológica**. Peixes vivem num ambiente tridimensional, podendo explorar desde áreas abissais até recifes superficiais nos mares, ou mesmo lagos nos topos de montanhas, ou no meio de desertos (como o Death Valey, um dos locais mais secos e quentes, logo inóspitos, do mundo). Isto deixa à disposição uma miríade de nichos ecológicos para especiação do grupo. Em alguns casos podemos nós mesmos ver isto acontecendo como com bagrinhos cegos de cavernas e suas espécies irmãs fora das cavernas, muitas vezes nos mesmos riachos (um caso observado no PETAR no sul de São Paulo: *Pimelodella kronei* (bagre-cego) e espécie provavelmente ancestral: *Pimelodella transitoria*). Recentemente (2012) um grupo de pesquisadores avaliou os peixes ciclídeos de lagos africanos e verificou-se que somente é possível explicar a irradiação do grupo quando as **oportunidades ecológicas** (sítios disponíveis nos lagos) são analisadas em conjunto com pressão de **seleção sexual**. Isto é, a forte pressão exercida pelas fêmeas para escolha dos machos contribui para a irradiação adaptativa dos peixes.

**Ambiente:** Atualmente estima-se que **60 % dos peixes são marinhos e 40% dulcícolas**. Estes valores também podem mudar, especialmente com relação à fauna marinha que é muito menos conhecida do que a dulcícola, especialmente as espécies bentônicas dos fundos dos mares. Isto também não quer dizer que a fauna dulcícola careça de esforços de taxonomia e sistemática, sendo que muitas espécies ainda estão sendo descritas inclusive em áreas bem amostradas. Deserto, polo sul (proteínas anticongelantes), cavernas, regiões abissais afóticas, no topo de montanhas, e até mesmo fora d'água – são locais onde podemos encontrar os peixes.

### (3) OSTEICHTHYES: ACTINOPTERYGII E SARCOPTERYGII BASAIS

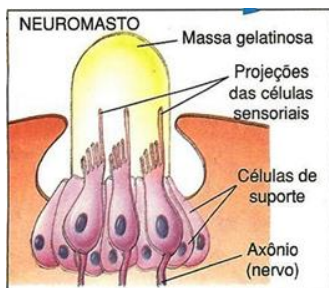
**Morfologia e Anatomia:** diversas estruturas básicas também ilustram a variabilidade desse grupo:

- Os Sarcopterygii possuem **nadadeira** caudal **Dificerca** ao passo que os Actinopterygii possuem **Homocerca** (em múltiplas configurações: truncada, arredondada, côncava, convexa, etc.) ou até **Heterocerca**, como no caso do peixe voador (hipocerca, ao contrário dos tubarões: epicerca).
- As **nadadeiras** ainda apresentam diversas formas e foram modificadas para diversos fins: no peixe voador, as nadadeiras peitorais foram modificadas para planar fora d'água, nas rêmoras as nadadeiras dorsais modificadas em ventosas, no peixe-leão as dorsais auxiliam no aposematismo ou camuflagem, no peixe-pescador-abissal, estão modificadas em iscas para suas presas (e em alguns casos associadas a bactérias bioluminescentes); e em alguns as anais são diferenciadas em gonopódios (cláspes=pélvica) nos machos para fertilização interna.
- A **bexiga natatória** geralmente é um órgão de regulação de flutuabilidade. Existem 2 tipos básicos de bexiga: **Fisóstoma**: duto pneumático entre esôfago e bexiga (caráter ancestral) e **Fisoclista**: duto pneumático ausente, difusão de ar via **rete mirabile** (caráter derivado). Nos **Ostariophysi** (2ª maior Superordem de peixes, onde estão os bagres e 80% das espécies dulcícolas) a bexiga está associada ao **órgão de Weber** que conecta a bexiga ao ouvido (orelha) interno(a), permitindo que esses animais ouçam bem e até se comuniquem por tamborilamentos. Vale ressaltar que não é o único sistema auditivo em peixes, como aquele relacionado a bulas auditivas que conectam a bexiga aos canais da linha lateral.
- As **escamas** podem ser **gnoides** (geralmente encontradas nos grupos basais como Cladistia: Bichires e Chondrostei: Esturjões), **cicloides** ou **ctenoides**, ambas imbricadas, mas leves e flexíveis (dos teleósteos). Existem peixes sem escamas (bagres) ou com dois tipos delas (linguado: cicloides dorsal e ctenoides ventral).
- O **formato do corpo** varia entre totalmente achatado dorso-ventralmente (rajiforme, como linguados - se bem que são os lados neste caso), mais hidrodinâmicos e fusiformes (como atum) e achatados lateralmente (anguiliformes, como enguias; ou como o peixe-lua). Estas variações também estão relacionadas ao hábito das espécies, modos e velocidades de natação. Encontramos também, desde formas diminutas como Gobídeos de 8 mm (2º menor vertebrado) até peixes enormes, como o Marlim-azul, pesando quase 1 ton, ou o peixe-remo atingindo até 17 m (Guinness Book!).
- **Coloração.** Espécies transparentes (geralmente larvas; e.g., enguias e moreias) e muito coloridas (aposemáticas; peixe-escorpião; ou fruto de seleção sexual; ciclídeos africanos e sailfin blenny), camufladas (peixe-sapo e cavalos-marinhos). Muitos são vermelhos, mas não são aposemáticos.
- **Respiração e Circulação.** A maioria dos peixes troca gases pelas brânquias através de **difusão com a água** e um sistema de contracorrente. Os peixes mais ativos tem maior área proporcional de rastros branquiais. Alternativamente, existem peixes que realizam **respiração aérea**, com trocas gasosas pelo epitélio bucal (e.g., poraquê), ou pelo intestino (*Hoplosternum littorale*; Tamoatá – norte do Brasil e países vizinhos). Existe também respiração cutânea (como no muçum) ou mesmo no mudskipper que se

### (3) OSTEICHTHYES: ACTINOPTERYGII E SARCOPTERYGII BASAIS

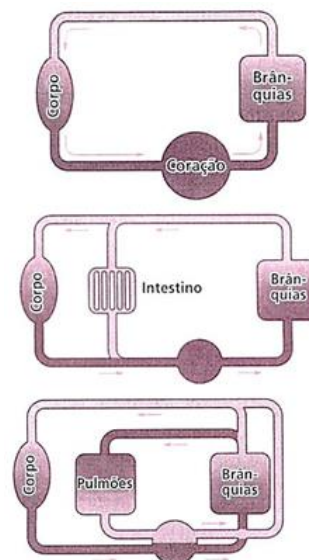
locomove fora da água. Finalmente existem os peixes pulmonados (caso dos Sarcopterygii). O sistema circulatório é adaptado.

- **Sistema sensorial** também é diversificado, como presença de **eletrorreceptores** (peixe-espátula); assim como outras classes de peixes, eles possuem o sistema de **linha-lateral** na cabeça e no corpo. Alguns peixes que habitam cavernas com diferentes



forças de correnteza possuem **denticulos dérmicos** que sentem a velocidade da água e assim regulam a força com que devem se segurar nas pedras do fundo do riacho. Alguns bagres possuem **botões gustativos** ao longo do corpo, para o paladar; e a **visão** mostra-se muito variada: desde espécies troglóbias cegas, até peixes com **globo ocular especializado**, como o do tralhoto, com uma parte da retina para

visão aérea e outra subaquática; espécies abissais que possuem o olho dividido em duas partes, uma para receber luz do fundo e outra da superfície; ou ainda uma espécie que possui a cabeça transparente permitindo que seu olho rotacione dentro da cabeça ampliando o campo de visão. Alguns peixes também possuem **olho pineal** e algumas possuem bolsas com bactérias **bioluminescentes** para facilitar a visão em zonas afóticas (como peixe-lanterna).



**Reprodução:** Este é um tópico particularmente surpreendentes nos peixes ósseos. A variação compreende espécies ovíparas ou ovovivíparas.

Modo	Fertilização	# ovos	Tamanho ovo	Vantagem	Desvantagem	OBS
<b>Oviparidade</b>	Externa	Grande	Pequeno	Alta dispersão	Jovens pequenos + predação de ovos	Mais comum Ancestral
<b>Oviparidade</b>	Interna	Pequeno	Grandes	Alta dispersão	Jovens pequenos	Incomum
<b>Ovoviviparidade</b>	Interna	Pequeno	Grandes	Juvenil maior e mais avançado	Baixa dispersão + Morte da mãe afeta filhotes	+ Celacanto + Peixes-pedra

O modo mais comum é a oviparidade que varia entre o ambiente. Para os **marinhos**: a desova da maioria é **pelágica**, muitos ovos pequenos, sempre sem cuidado parental. Para os **dulcícolas**: a maioria é não pelágico (**demersal**), poucos ovos

### (3) OSTEICHTHYES: ACTINOPTERYGII E SARCOPTERYGII BASAIS

grandes, com cuidado parental (pode não haver também). E por fim existe a **desova assistida** pelos peixes-chocadeiros, que guardam os ovos na boca, no corpo ou em bolsas especializadas. Quando existe cuidado parental ela pode ser **maternal**, **paternal** ou **biparental**.

O **ciclo de vida** básico consiste no ovo-larva/alevino-pós-larva-juvenil-subadulto-adulto. Nem todas as fases precisam estar representadas. E cada fase dessa pode ser vivida em um ambiente distinto. Como exemplo de espécies com ciclos um pouco mais complexos, posso citar o salmão que sai dos mares, sobe os rios até locais de desova. Nesta subida já não se alimentam mais. Os ovos eclodem nas cabeceiras e os alevinos vão descendo o rio. Chegam jovens nos estuários, quando os subadultos partem para o oceano e o ciclo se completa. Ciclos parecidos são observados em Robalo. Estas são espécies **anádromas**, que sobem para desovar. Existem as **catádromas** (como as enguias) que descem aos mares para desovar.

A **corte** pode ser elaborada nos peixes. Incluindo displays de nadadeiras dorsais conspícuas, como dos Sailfins (recifais) ou dos Mudskipper (estuarinos). Pode envolver também exibição de arenas e construção de ninhos, como aqueles dos ciclídeos africanos (neste caso a fêmea também vai escolher o macho pelo seu ninho construído).

Em algumas espécies existe **fecundação interna**. Esta pode se dar por inserção de gonopódios, por inserção de papilas genitais, ou até mesmo por fertilização com uma papila genital localizada abaixo da cabeça. Na maioria essas espécies não incubam os ovos, apenas os depositam já fertilizados.

A **desova** pode ser aderida nas rochas, em algas, em ocos de raízes escora (como no macaquinho-do-mangue), em ninhos de bolhas (beta), folhas sobre corpos d'água (peixe amazônico *Copella arnoldi* - Piratantã). Em um caso extremo de peixes abissais, machos são atraídos por feromônio, mordem fêmeas, fundem-se à pele + conexão sanguínea, degeneram corpo e órgãos internos, reduzidos a gônadas. Quanto mais ovos põem, menores são (r estrategistas), quanto menos, maiores (K).

Como **cuidado parental** temos desovas assistidas, como aqueles que guardam os ovos nos locais de depósito, aderidos sob o próprio corpo (como cascudos e peixes dragão), na boca (como o bocão). Até mesmo os alevinos podem ser transportados na boca dos pais, como no caso das tilápias. As fêmeas de cavalos-marinhos depositam ovos não fertilizados na bolsa de machos. Estes ejaculam na água, e os espermatozoides são atraídos para os óvulos – que secretam substâncias atrativas. Após isso a bolsa é fechada até que os ovos eclodam. Algumas espécies de peixe-disco vão além e secretam substâncias nutritivas pela pele para os alevinos – e como este muco é mais nutritivo no início, foi comparado ao colostro dos mamíferos.

Existem também casos de **hermafroditismo** (com vantagem de fitness = encontrar e disputar o sexo oposto, que as vezes ocorre numa RSO desfavorável, e desvantagens de dimorfismo, variabilidade e trapaça) e **mudança de sexo** (condições ambientais) ontogenética (proginia x protrândria), como nos peixes-palhaço. E por fim, existe uma espécie que 97% dos indivíduos realizam **autofecundação** (*Kryptolebias marmoratus*).

### (3) OSTEICHTHYES: ACTINOPTERYGII E SARCOPTERYGII BASAIS

**Sarcopterygii:** Este é um grupo atualmente pequeno, apenas 2 espécies **ameaçadas** de *Latimeria* (celacanto) e 6 ou 7 espécies de peixes pulmonados (Dipnoi). No entanto, é um grupo extremamente relevante para a compreensão da evolução dos vertebrados.

Os **celacantos** são marinhos e vivem em profundidade na costa da África e da Oceania. Ovovivíparos, sendo que o 1º exemplar foi coletado em 1938 e a segunda espécie descrita em 1999. São noturnos, abrigam-se em cavernas durante o dia, carnívoro, e seus ancestrais são de água doce. Usam suas nadadeiras lobadas para caminhar no fundo dos recifes.

Os **peixes pulmonados** possuem **1 pulmão** (resp. aérea facultativa – Austrália/basal) ou **2 pulmões dorsais** (resp. aérea obrigatória), **circulação dupla**. Distribuição Gondwanica, dulcícolas, nadadeiras lobadas e estivam na seca em **casulos de muco**. No Brasil: piramboia. Os Dipnoi são os representantes mais próximos dos Tetrapoda atualmente, no entanto diversas formas fósseis são intermediárias entre os peixes pulmonados e os primeiros anfíbios, ocorrendo, entre outros redução de dígitos, de mais de 8 a menos de 4 nas mãos (5 nos pés). A **filogenia** do grupo tem alto suporte e sua **biogeografia** é exemplo didático em muitos livros-texto; já que a ordem de separação dos continentes [(América do Sul, África), Oceania] **coincide** com a filogenia. Estes possuem larvas com **brânquias externas** (semelhantes a salamandras) que são perdidas ou parcialmente retidas quando adulto. Desovam em túneis pré-escavados e os machos tomam conta e aeram os ovos; e pode haver um breve **cuidado paternal** das larvas. O epíteto específico da piramboia (*Lepidosiren paradoxa*) refere-se ao paradoxo de quando descobriram o animal (coletado por Natterer e descrito por Fitzinger). Havia uma discussão se era um peixe ou um anfíbio. Somente Owen constatou que as narinas não abriam em coanas, assim era um peixe. De fato é o grupo vivente mais próximo dos anfíbios.

Entre os **Dipnoi** e os **primeiros Tetrapoda** (como o *Acanthostega* e *Ichthyostega*) encontramos diversos fósseis intermediários mostrando uma evolução gradual principalmente dos membros, a partir de nadadeiras com muitos ossos distais, até formas com menos de 10 “dedos” nas patas. Os outros elementos ósseos, como úmero, rádio e ulna, estão registrados nos fósseis e também mostram a evolução do grupo baseando-se em caracteres claramente homólogos.

