

TETRAPODA – ANFÍBIOS

Sarcopterygii e a origem dos Tetrapoda: Sarcopterygii é um grupo atualmente pequeno, mas extremamente relevante para a compreensão da evolução dos Tetrapoda. Aliás, na sistemática filogenética os Tetrapoda são Sarcopterygii.

FILO CHORDATA

Clado Craniata

Infrafilo Gnathostomata

Classe Sarcopterygii

Subclasse Dipnoi (= Dipnomorpha)

Subclasse Tetrapodomorpha

Superclasse Tetrapoda

Classe Amphibia

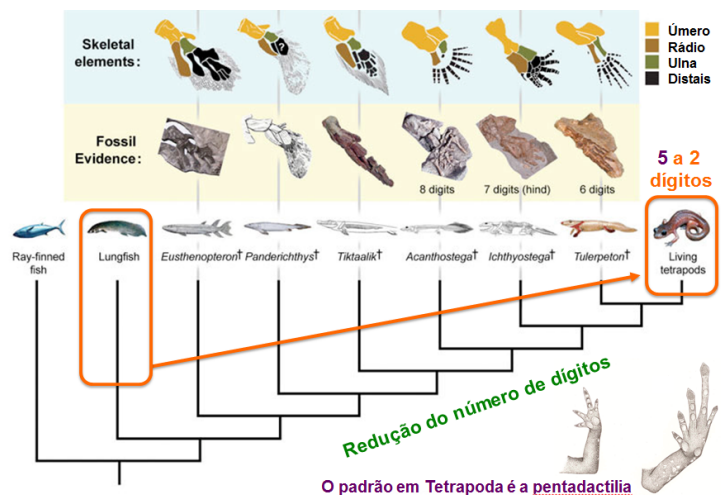
Ordem Anura

Ordem Caudata

Ordem Gymnophiona

Dentre os Sarcopterygii, os **peixes pulmonados** (Dipnoi) possuem **pulmão** (1 ou 2), **circulação dupla**, **nadadeiras pares lobadas**, são **dulcícolas**, e podem realizar **trocãs gasosas pela pele**. Estas são algumas das características similares às dos Amphibia. A similaridade é tão grande, que 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 (anatomista Inglês) constatou que as narinas não abriam em **coanas**, assim era um peixe. De fato é o grupo vivente mais próximo (grupo irmão com mesmo ancestral comum) dos anfíbios.

Entre os **Dipnoi** e os **primeiros Tetrapoda** (como o *Acanthostega* e *Ichthyostega*) encontramos diversos fósseis intermediários mostrando uma evolução gradual principalmente dos ossos do crânio e dos membros, a partir de nadadeiras com muitos ossos distais, até formas com menos de 10 ossos distais 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.



Cenário (Devoniano), **Pressões seletivas** e **pré-adaptações** que contribuíram para a saída da água...

TETRAPODA – ANFÍBIOS

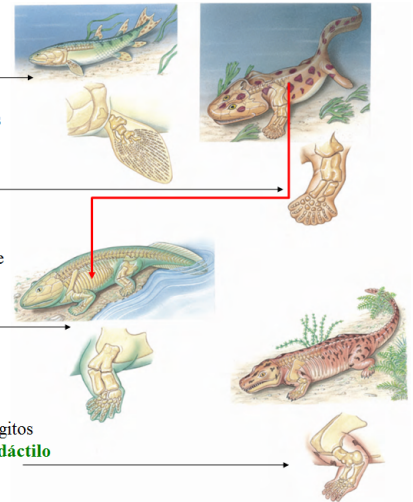
Os anfíbios ocupam uma posição central entre os vertebrados no que diz respeito ao modo de vida. Os peixes, quase que em sua totalidade (exceto alguns como os *mudskipper*), vivem na água, ao passo que os Amniotas na terra (em sua maioria, com exceções dos mamíferos e répteis aquáticos, por exemplo). Para a maioria dos anfíbios existe uma fase larval aquática e uma fase pós-metamórfica terrestre, daí a etimologia da Classe Amphibia. Assim, também são típicos dos anfíbios caracteres tanto de peixes (como linha lateral) como dos Amniota, como os 4 membros para locomoção terrestre (porção proximal dos apêndices com osso único e 2 ossos na porção distal); sendo essa a **principal sinapomorfia dos Tetrapoda**.

Eusthenopteron, peixe de nadadeiras lobadas do Devoniano (385 Mi)

Acanthostega, um dos primeiros Tetrapoda do Devoniano (360 Mi). Aquático por não ter os membros completamente desenvolvidos

Ichthyostega, contemporâneo de *Acanthostega*, membros completamente formados: pode andar em terra firme. Número de dígitos incerto

Limnoscelus, um anfíbio do Carbonífero (300 Mi). Com 5 dígitos em todas as patas, padrão pentadátilo básico dos Tetrapoda



Amphibia é o único grupo de Tetrapoda anamniota, isto é, com ovos sem casca calcária e sem os 3 anexos embrionários. E os anfíbios possuem algumas **sinapomorfias**, como:

- **Dentes pedicelados** (pedicelo e coroa separados por zona de tecido fibroso)
- **Complexo “OPAB” opérculo-pectro (columela) e papilas basilar e amphibiorum** (2 canais de audição com sensibilidade distinta). Na realidade a autapomorfia do grupo é o conjunto opérculo (ligado à cintura escapular)-papila amphibiorum, que capta sinais acústicos de baixa frequência ou sísmicos.
- **Glândulas** de veneno na pele (**mucosas, granuladas e hedônicas**)
- **Corpos adiposos** situados anteriormente às gônadas (ciclo inversamente proporcional ao gonadal = energia para produção de gametas)
- Ausência de **osso pós-frontal** (maior órbita)
- **Respiração predominantemente cutânea** (visto que simplesmente cutânea ocorre em todos os grupos de vertebrados)
- **Músculo levator-bulbi** (campo visão, deglutição, ampliação cavidade bucal)

Novidades evolutivas:

- Coração com 3 câmaras
- Circulação dupla (já presente em peixes pulmonados)
- Pálpebras e glândulas lacrimais
- Ouvido com membrana timpânica
- 2 côndilos occipitais (ausente em peixes)
- Órgão vomeronasal (Jacobson)

Classificação: Relações emotivas e crenças religiosas (Amphibia, Linnaeus), Morfologia, Anatomia, Comportamento, Embriologia, Citogenética, Análise Molecular, Análises de evidencia total. A sistemática (que é uma hipótese) se modifica conforme evolui nossa compreensão da natureza.

Marco na sistemática recente é o trabalho de Frost (2006), na época com 36 famílias, passaram a 60. Hoje (abril 2013) são 72 famílias. Isso mostra o constante rearranjo

dos grupos de anfíbios em tempos recentes, muito marcado pelo avanço da sistemática molecular. A mesma **instabilidade** está sendo observada nos Taxa inferiores, como subfamílias, gêneros e até mesmo espécies (muitos complexos de espécies estão sendo descobertos por conta dos avanços dos estudos). Isto certamente dificulta o trabalho dos museus científicos, mas incrementa nossa compreensão sobre a variação na natureza. E a instabilidade varia com o grupo de Amphibia que estamos tratando. Os Caudata possuem mais de 80% das espécies sequenciadas (provavelmente pela distribuição setentrional da Ordem, próxima aos grandes centros de pesquisa molecular – EUA e Europa), ao passo que os anuros tem menos da metade e as cecílias menos de ¼. Assim, a instabilidade futura deve ser maior nas cecílias do que nas salamandras.

Mesmo a **relação entre as 3 ordens** de anuros ainda é **controversa**. Existe bastante evidência de que Anura e Caudata sejam grupos irmãos dentro dos Temnospondyli (no subgrupo Lissamphibia). Todavia, um estudo de 2008 e outro de 2013 coloca os Gymnophiona em Lepospondyli (grupo irmão de répteis e mamíferos). Assim, as cecílias estariam mais aparentadas aos répteis do que aos próprios anfíbios. Esta questão ainda está em discussão e a escassez de fósseis contribui para dificultar o consenso entre os pesquisadores. Até mesmo as espécies atuais são muito mal conhecidas... em 2012 uma nova família de cecília foi descoberta no sul da Ásia.

Gymnophiona: grupo menos diverso, menos conhecido, cerca de 200 espécies, distribuição pantropical. **Caracteriza-se** pela ausência de membros e cinturas, corpo cilíndrico e a maioria de hábito fossorial ou aquática (dulcícola). Os modos de vida estão diretamente relacionados à morfo-anatomia do corpo: olhos reduzidos ou ausentes, tentáculos sensoriais (olfatório/paladar) no focinho, corpo anelado, órgão copulatório (falodeu) eversível (fertilização interna), crânio compacto. As espécies aquáticas possuem a cauda lateralmente achatadas em forma de remos. Neste grupo está também o maior vertebrado sem pulmão do mundo (~1 m), encontrado recentemente na Amazônia Brasileira. **3 modos reprodutivos:** Ovíparas desenvolvimento indireto, Ovíparas com desenvolvimento direto, vivíparas. Cuidado parental: dermatofagia em algumas espécies.

Caudata: Cerca de 650 espécies, distribuição essencialmente temperada norte e nas Américas chega até a região Neotropical com baixa diversidade (5 espécies no Brasil). **Plano corporal** primitivo (membros perpendiculares ao eixo dorsoventral, cauda durante todas as fases da vida), de 6 cm a quase 2 m (*Andrias japonicus*), ausência de pulmão (caso das brasileiras, Plethodontidae), modos de vida (troglóbios, aquáticos, ou terrestres). O sulco nasolabial, entre boca e narinas, transporta substâncias químicas da boca para o nariz = olfato completando o paladar. Grande diversidade de **comportamentos** defensivos (rolar, costelas, Unken, aposematismo, esguichar veneno), incluindo muitas associações com venenos. Alimentação por sucção e línguas compridas. Recentemente foi descoberta uma intrigante interação entre ovos de salamandras e algas fotossintetizantes – as algas fornecem O₂ e se alimentam das excretas do embrião – além disso, estas algas podem vir diretamente do trato reprodutivo dos adultos, isto é, não é uma ‘contaminação’ posterior. **Reprodução:** fertilização externa (ovos O e larvas L aquáticas), fertilização interna (O e L aquáticas; O terrestres e L aquáticas; O e L terrestres endotróficas; O terrestres desenvolvimento

TETRAPODA – ANFÍBIOS

direto; Ovos retidos no oviduto (ovovivíparos e vivíparos), incluindo espermatozóides e plugue reprodutivo. Corte e glândula mental (feromônio). Cuidado parental dos ovos para evitar canibalismo.

Anura: grupo mais diverso (especialmente nos trópicos) com cerca de 6200 espécies. A diversificação não é só em riqueza, mas em comportamento (quase 40 modos reprodutivos [fertilização interna, externa, marsúpio, intestino, ovi, ovovi e vivíparos, etc...], mais de 30 classes de comportamentos defensivos), plasticidade fenotípica (morfologia girinos e comportamento adultos), metamorfose drástica, hábitos, habitats, criogenia, casulos em desertos (*Neobatrachus* e *Ceratophrys*), franjas para oxigenação (*Telmatobius*), altas taxas de descida. Morfologia adaptada aos saltos (vértebras reduzidas, ausência de costelas, fusões ósseas, alongamento de membros), planadores, aquáticos, cavadores. **Caracterizam-se** por ausência de cauda no adulto (na maioria dos casos), olhos grandes voltados para frente (na maioria dos casos), membros posteriores mais longos que anteriores, coluna vertebral com 9 vértebras ou menos, ausência de costelas. Os girinos também apresentam grande variedade de formas (suspensívoros filtradores, carnívoros, herbívoros raspadores, sugadores, oófagos...). Estão neste grupo os menores vertebrados do mundo (1,8 cm), redução de dedos (2 ou 3) e artelhos (4). Muitos (geralmente arborícolas) possuem discos adesivos nas pontas dos dedos, que diferentemente dos outros vertebrados, consistem de milhares de mano-colunas preenchidas com muco, uma combinação extremamente aderente ao substrato. Algumas espécies com olho pineal (assim como tritões). **Dimorfismo sexual...** Anuros possuem um repertório de **comunicação** complexo, sendo que machos possuem saco vocal, que também pode ser usado como sinal visual ou químico. Algumas espécies aparentemente são mudas e não se sabe como atraem as fêmeas. Existe também comunicação sísmica. A vocalização é a principal forma de comunicação (ou pelo menos a mais conhecida). **visão:** os olhos dos anfíbios divergiram muito pouco daqueles dos peixes, com as mesmas lentes inflexíveis que se acomodam deslocando-se para frente e para trás dentro do globo ocular. A membrana (transparente) nictitante (bastante útil em baixo da água) também permaneceu nos anfíbios. Os olhos dos anfíbios podem ver tanto fora quanto dentro da água. Eles não possuem fóveas (áreas com maior acuidade visual), e a maioria das espécies estudadas até hoje são tetracromáticas (possuem 4 tipos fotorreceptores para cores [cones], portanto podem ver cores num espectro maior que os humanos). Dois cones são exclusivos dos anfíbios: o verde (que absorve luz no comprimento de onda azul) e um tipo de cone que contém uma porfiropsina sensível ao violeta (que permite visão no ultravioleta – UV). Este tipo de cone é mais comum em girinos e larvas e espécies que permanecem na fase aquática por toda vida, como algumas salamandras. **Dieta** é basicamente insetívora, ou carnívora. Apenas 1 sp. come frutos na Mata Atlântica (*Xenohyla truncata*) e 1 apresenta folivoria em (*Euphlyctis hexadactylus*). Para se alimentar usam a língua, que pode ser projetada de diferentes maneiras, e as espécies aquáticas (Pipidae), não têm língua, se alimentando por sucção, assim como peixes. **Reprodução:** 39 modos reprodutivos (local desova, tipo desova, tipo desenvolvimento, local girinos, cuidado parental)... *Rheobatrachus* (extinto – deextinção) no estômago das fêmeas, *Pipa*, Brachycephalidae,... pedomorfose por pedogênese (desenvolvimento sexual acelerado) em *Sphaenorhynchus*, ... As **secreções cutâneas**, usadas naturalmente para defesa, comunicação e umidificação, também são de interessa da indústria

TETRAPODA – ANFÍBIOS

farmacêutica. Algumas espécies apresentam **importância econômica**, seja como recurso alimentar, seja como controladores de pragas, ou mesmo como interessantes como bichos de estimação. O grupo de vertebrado **mais ameaçado** de extinção, sendo a principal causa a destruição do hábitat, mas também... diversas outras causas.

A **metamorfose** existe nas 3 ordens, mas ocorre em intensidades distintas. Nas **Gymnophiona**, com larvas aquáticas com brânquias externas, apenas perdem as brânquias deciduas e passam a respirar pela pele. As espécies ovíparas com desenvolvimento direto também respiram por brânquias dentro dos ovos. Nos **Caudata** a metamorfose ocorre também nas espécies com desenvolvimento indireto. Uma peculiaridade é a ocorrência de pedomorfose por neotenia em algumas salamandras, que nunca completam a metamorfose. Por outro lado algumas espécies podem sofrer diversas metamorfoses ao longo da vida, como no caso da salamandra *Notophthalmus viridescens*. Já nos anura é mais drástica:

Característica	Girino	Adulto
Locomoção	Natação	Saltos
Alimentação	Herbívoro	Carnívoro
Intestino	Comprido	Curto
Boca	Dentículos + bico córneo	Simples + Língua desenv.
Respiração	Brânquias + Pele	Pulmões + Pele
Visão	Subaquática	Terrestre + Aquático
Sentidos	Linha lateral	Audição

TETRAPODA – ANFÍBIOS

Características gerais	Amphibia
Pele	Sem anexos epidérmicos, com glândulas diversas
Glândulas cutâneas de veneno	Presente (autapomorfia) dos tipos: mucosa, granular, hedônica
Pálpebras e glândulas lacrimais	Presente (novidade em vertebrados)
Metamorfose	Geralmente presente: desenvolvimento indireto
Reprodução	Ovíparos (maioria), ovovivíparos ou vivíparos (raros)
Fertilização	Externa (anura), Interna (Salamandras e Cecílias) - com exceções
Olfato	Epitélio vomeronasal (Órgão de Jacobson)
Côndilos occipitais	2 (ausente em peixes)
Osso pós-frontal	Ausente (autapomorfia)
Dentes	Pedicelados (autapomorfia)
Dígitos	Geralmente 4 dedos e 5 artelhos (exceção espécies diminutas)
Membros	4 (anuros e salamandras) ou ausentes (cecílias)
Notocorda	Não persiste em todas as fases da vida
Costelas	Ausentes (geralmente), presentes ou fusionadas às vértebras
Vértebras	Número variável, reduzido em Anura
Respiração	Pulmonar (quando presente), Cutânea (maioria), brânquias (principalmente em girinos e salamandras)
Audição	Ouvido médio com membrana timpânica (novidade em vertebrados)
Ouvido interno	Complexo opérculo-pectro (columela) e papilas basilar e amphibiorum (autapomorfias); sem cóclea
Músculo <i>levator bulbi</i>	Presente (autapomorfia)
Bastonetes	Verdes (autapomorfia) e Vermelho + Cones (PB)
Sistema nervoso	10 pares de nervos cranianos
Sistema excretor	Rins mesonéfricos ureotélicos
Excretas nitrogenadas	Amônia (girinos) e Ureia (pós-metamórficos)
Temperatura	Ectotérmicos
Circulação sanguínea	Dupla (novidade em vertebrados)
Coração	3 câmaras (2 átrios, 1 ventrículo) - novidade em vertebrados
Corpos adiposos associados à gônadas	Presentes (autapomorfia)
Cloaca	Presente
Termorrecepção	Ausente