

ALIMENTAÇÃO EM VERTEBRADOS

Definições:

Alimentação: é o processo pelo qual os organismos obtêm e assimilam alimentos ou nutrientes para as suas funções vitais, incluindo manutenção do metabolismo basal, crescimento, movimento, reprodução e **caça**.

É um sistema altamente eficiente e tal eficiência pode ser explicada por diversas teorias, como a do **fORAGEIO ÓTIMO** MacArthur e Pianka (1966), na qual os organismos tendem a maximizar a absorção de energia por unidade de tempo. Essa teoria então se baseia em dois fatores: **E** é a quantidade de energia (calorias) vinda de uma presa; e **h** é o tempo de manuseio que inclui captura, subjugação, ingestão e digestão. **h** se inicia a partir do momento em que a presa foi avistada. Neste caso desconsidera-se o tempo de procura por presas, que é o **s**. Assim, **$E/(h+s)$** é a equação do forrageio ótimo.

Assim, existem predadores especializados (maximizando o **E**, mas com ônus em **h** ou **s**), ou predadores generalistas (maximizando as variáveis tempo, normalmente consumindo diversas presas abundantes do ambiente). Um exemplo claro de como os vertebrados podem variar nesse sentido são as táticas de **senta-e-espera** e **busca ativa por alimento**. As duas táticas são empregadas por todos os grupos de vertebrados e pode ser considerado uma convergência ecológica entre os animais. E, claro, este é um contínuo entre energia e tempo, com a maioria espécies agindo de forma intermediária.

O grau de sociabilidade (solitários x sociais) ou presença de alguma tática especial (como uso de veneno) permite os animais capturarem presas de diferentes tamanhos. Animais solitários (como um leopardo) deve capturar uma presa menor do que um bando de cachorros-selvagens-africanos ou um bando de leões consegue em grupo. Animais solitários e venenosos (como uma serpente viperídea) também são capazes de predação de presas maiores do que animais solitários e não venenosos (como uma serpente colubrídea).

Por outro lado, vejam que essa teoria não explica por si só o padrão de alimentação dos vertebrados. Predadores não consomem apenas as presas mais rentáveis. Outros tipos de variável podem estar relacionadas. Por exemplo, **toxinas** podem estar presentes em muitos tipos de presa (isto pode ser **evitado** ou **procurado**... explicar). Ainda, a variabilidade da dieta previne tais toxinas de chegarem a níveis perigosos. Dentro deste contexto diversas estratégias alimentares existem entre os vertebrados vivos, sendo que discutirei sobre casos do Brasil e do Mundo por ordem sistemática.

Casos:

a) **Agnatha:** esses animais não possuem mandíbulas, o que limita um pouco as formas de alimentação das espécies. As 2 classes (Myxini e Cephaspidomorphi) apresentam similaridades. Os Myxini são saprófagos ou predadores de moluscos, crustáceos, peixes moribundos ou mortos. Possui **2 fileiras** de **dentes** queratinizados eversíveis na **língua** que raspam e dilaceram suas presas. Para dilaceração se prendem à presa fazendo um nó com o próprio corpo. Os Cephaspidomorphi em sua maioria não são parasitas nem se alimentam de peixes, mas as mais conhecidas são

as espécies dulcícolas e parasitas. Possuem um disco oral em forma de ventosa e uma **língua com dentículos queratinizados desenvolvidos**, que usam para retirar um pedaço de carne de um peixe, despeja um anticoagulante e sugam os fluidos corpóreos da presa. Eles são semelhantes no sentido de possuírem dentículos nas línguas, mas o modo de alimentação das lampreias poderia ser convergente com o de morcegos hematófagos que também possuem substâncias anticoagulantes em sua saliva para facilitar beber o sangue de seus hospedeiros.

b) **Gnathostomata: Chondrichthyes:** este próximo grupo de 'peixes' já possui mandíbulas, derivadas dos 2 primeiros arcos branquiais ao longo da evolução (o 1º dando **origem às mandíbulas** e o segundo ao aparelho hioide). Muito do sucesso adaptativo do grupo é atribuído às mandíbulas (especialmente em Osteichthyes; ver abaixo). Nos **tubarões [Squalea e Galea]**, é marcante a presença de séries grandes e rotativas de dentes pontiagudos e afiados, especializados para predação de outros peixes (principalmente). Mas, além dos grandes predadores, é possível encontrarmos espécies parasitas, de certa forma convergentes com os Agnatha. É este o caso do **tubarão-boquita (*Isistius brasiliensis*)**, de distribuição Pantropical, arranca pedaços de carne circulares de peixes e mamíferos aquáticos. Dependendo da quantidade de mordidas a presa pode acabar morrendo e ser caracterizado um caso de predação, mas geralmente é considerado parasita, uma vez que apenas retira alguns pedaços de sua presa, que continua viva. Temos também o tubarão ***Heterodontus spp.*** (Heterodontiformes). Dentição em placas dentíferas e crânio robusto para trituração de ouriços-do-mar. Este tipo de dentição (em placas dentíferas de crescimento contínuo) também é recorrente em **raias [Batoidea]** e **quimeras [Holocephali]** que se alimentam de peixes, moluscos e crustáceos, esmagando-os com as mandíbulas. Um mecanismo mandibular peculiar é o do tubarão ***Mitsukurina* sp.** que tem a capacidade de deslocar seu maxilar para frente no momento de captura das presas. Este tipo de cinese mandibular é visto em peixes (ver adiante). Mas não só as mandíbulas são utilizadas para captura de presas em Chondrichthyes; o **tubarão-raposa (Alopias)** tem uma singular longa nadadeira caudal que usa para cercar pequenos cardumes de peixes, facilitando sua captura. O **tubarão-martelo**, por sua vez, utiliza um refinado sistema de eletorreceptores (ampolas de Lorenzini) para localizar suas presas (comuns em todos os tubarões), as quais podem até estar enterradas. Mas, além disso, para auxiliar na localização das presas possui um sistema de olfação 3D (comparável ao de serpentes com língua bífida e órgão vomeronasal), explicando a morfologia da cabeça. Outra impressionante convergência (morfológica e alimentar) é dos **tubarões-serra (Pristiophoriformes) e das raias-serra (Pristiformes)**. Além de carnívoros ativos, os peixes cartilagosos podem ser filtradores (**raias-manta, tubarão-baleia**), prendendo a comida em rastros branquiais (também observado em peixes como a anchova ou com as barbatanas das baleias Mysticeti). As presas são capturadas tanto por abocanhá-las, como abrindo a boca, criando uma sucção (comportamento também convergente ao de peixes e anfíbios aquáticos). Este tipo de filtração remete a função original das fendas faríngeas na origem dos Chordata.

c) **Osteichthyes:** Alguns autores atribuem à grande variabilidade do aparato bucal (incluindo diferentes níveis de cinese 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 (esta estratégia, como observada no peixe-beijador ***Epibulus*** pode ser considerada homoplástica àquela dos tubarões do gênero ***Mitsukurina***). Este comportamento de criar **sucção ao abrir ou expandir a cavidade oral** é convergente em diversos organismos aquáticos, como tubarões-baleia (estratégia alternativa à filtração promovida por natação), diversos peixes ósseos, girinos, anfíbios aquáticos (Pipidae, que não possuem língua, ao contrário dos demais Anura, ver adiante) e mamíferos aquáticos, como as baleias. Como espécies filtradoras, bem conhecidas são as **anchovas e os Chondrostei** (peixes-espátula), ambos com rastros branquiais modificados para filtração, mas não são grupos relacionados; assim é outro caso de convergência dentro de Osteichthyes.

As **moreias** possuem um 2º par de **mandíbulas (faríngeas)** que são articuladas e podem puxar o alimento para dentro; estas mandíbulas são homólogas aos **dentes faríngeos do peixe-dourado (Cyprinidae)**, por exemplo, mas com função um pouco distinta (assim não convergente). Os peixes-dourados não possuem dentes na mandíbula (nem estômago), assim, utilizam os faríngeos para pressionar o alimento contra uma placa dentígera na base do crânio.

Não só são carnívoros os peixes, como alguns, como **tambaquis** e **pacus** incluem frutas em sua dieta e possuem dentes com coroas largas para trituração de frutos. Assim, participam do processo de dispersão de sementes. Um caso interessante relatado no centro-oeste do Brasil (Bonito) mostra que os primatas (**macaco-prego**) ao se alimentarem de frutos nas matas ciliares acabam derrubando muitos frutos na água. Estes são prontamente abocanhados por espécies de peixes principalmente frugívoras (**piraputanga**), ilustrando assim uma interação entre peixes e primatas no momento da refeição.

Além dessas **estruturas morfo-anatômicas**, 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). A presença de órgãos eletrogênicos em peixes é disseminada em diversos grupos não relacionados, inclusive em raias. Até mesmo os grupos musculares envolvidos na produção de cargas elétricas são distintos. Assim, é um bom exemplo de homoplasias relacionadas à atividade alimentar.

O **aruanã pode saltar** da água e abocanhar invertebrados pousados em folhas sobre os rios. De maneira similar (convergente) 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 caírem na água para serem apresados. Assim, estes exploram recursos alimentares não disponíveis para a maioria dos peixes.

As rêmoras podem aproveitar restos de tubarões e tartarugas marinhas - pode atrapalhar a locomoção dos grandes, mas existe uma relação que pode ser ainda mais prejudicial: um **Isopoda** (*Cymothoa exigua*) parasita bocas de peixes (entra pelas brânquias e fixa-se na língua do peixe). Ele destrói a língua do peixe e fica no seu

ALIMENTAÇÃO EM VERTEBRADOS

lugar (tongue replacement), inclusive se associando aos músculos remanescentes da língua e funcionando como nova língua do peixe (e se alimentando de muco e sangue do hospedeiro e comida que o peixe abocanha). Em um estudo recente (2012) pesquisadores reconheceram que dependendo do tamanho do parasita (*Paracymothoa astyanaxi*), a relação massa-comprimento (condição corpórea) do **lambari** (*Astyanax intermedius*) é sim prejudicada (Sta Virgínia / ao contrário do observado na Am. Central).

Existem peixes, como o candiru (***Vandellia cirrhos***) que se alimenta de sangue das brânquias de outros peixes também, sendo assim um peixe parasita de peixes. Também chamado de peixe-vampiro, pelo convergente hábito hematófago.

d) Amphibia: Via de regra os anfíbios, em especial os Anuros, possuem duas fases bem distintas: girinos aquáticos e pós-metamórficos terrestres (adultos). Desta forma, estas duas fases possuem hábitos alimentares bastante distintos, sendo que a maioria dos girinos é herbívora (existe muita variação, veja a seguir) e os adultos insetívoros (existe muita variação, veja a seguir). Assim, os girinos possuem fileiras de dentículos e bichos córneos para raspar algas do substrato. oofagos, carnívoros, filtradores, etc... usam fileiras superiores para e inferiores para = de forma convergente aquela de **cascudos** com suas bocas suctoriais. Alguns girinos (*Hymenochirus*: Pipidae) também captam partículas na coluna d'água por **sucção** (assim como **peixes** e **salamandras gigantes**).

Nos adultos é mais difundido o uso da língua para captura de alimentos (tanto por anuros como por salamandras). O uso de línguas pode ocorrer de diferentes formas, quanto ao **mecanismo de projeção da língua**, nos **anuros**, que pode ser: mecânico, inercial ou hidrostático (estes tipos evoluíram diversas vezes na árvore dos anuros; então podem haver convergências aqui). Mas, não só os anfíbios usam a língua para capturar presas (ou para alimentação de forma geral). O uso é reconhecido também em todos os grupos de **Amniota: camaleões (Squamata), pica-paus** (compridas com espinhos córneos para perfurar cascas de árvores e capturar os insetos. Este sistema é também acompanhado de um aparelho hioide especializado), **Tamanduás, pangolins, numbats, morcegos (Mammalia) e beija-flores (Aves)**. Existe incrível semelhança entre as táticas dos **tamanduás e pangolins** (sem dentes e com patas dianteiras para cavar), nem tanto com os Numbats (que já possuem dentes, mas são marsupiais). Por outro lado, algumas parecem muito similares quando não o são: este é o caso dos **morcegos** (2013: possuem papilas na ponta da língua que ficam eretas com preenchimento de sangue na sua base; néctar fica preso entre as papilas eretas) e dos **beija-flores** (2011: mas foi demonstrado um elaborado sistema de captura de néctar, no qual a língua se divide em 2, quando imersa no néctar, e cada metade possui lamelas curvadas que envolvem o néctar e o trazem para dentro do bico). Acreditava-se que as línguas retiravam o néctar por capilaridade até recentemente. De qualquer maneira, **beija-flores e morcegos são convergentes no hábito nectarívoro**. Este é só um exemplo de como o avanço da tecnologia (no caso, câmeras de alta velocidade e análise microscópica) podem aumentar nosso conhecimento sobre a morfologia dos vertebrados.

ALIMENTAÇÃO EM VERTEBRADOS

Não só de insetos vivem os anuros, mas também apresam outros vertebrados e sabe-se de apenas uma espécie frugívora (*Xenohyla*) e uma folívora (*Euphlyctis*). Existe especialização alimentar individual...

Os anfíbios podem realizar **engodos** com dedos do pé e mãos em *Phyllomedusa* ou da *Rhinella marina* (neste caso até envolvendo canibalismo); Mas diversas outros são os exemplos do uso de engodos: língua de tartaruga, nadadeiras dorsais de peixe-sapo ou do anglerfish (peixe-pescador com espinhos (o 1º ou os 3 1ºs) da nadadeira dorsal modificados em varinhas e na ponta é possível simbiose com bactérias bioluminescentes nas espécies abissais); rabo das jararacas (*Bothrops* ou *Cerastes*). Um caso interessante é o de aves que atraem peixes com pão ou sementes atiradas na água.

Sequestro de veneno Dendrobatidae, Bufonidae e Mantelidae + aves, serpentes.

A presença de **2 côndilos occipitais** em anfíbios é uma novidade, mas ele é provavelmente homoplástico com o dos mamíferos, visto que Reptilia (incluindo aves) só tem 1, e a condição de 2 côndilos em Mammalia **é derivada (= reversão)**. Isto tem relação com a mobilidade da cabeça tipos de presas capturadas.

e) Répteis: geralmente com crânio compacto, maximizam a força, ao invés da flexibilidade. Contudo aves e serpentes diferem nesse aspecto (ver adiante). As fenestras cranianas servem para fixação de grandes músculos (masseter e temporal); **cristas sagitais em mamíferos**, podem ser comparadas à **extensão do supraoccipital dos quelônios**.

Em serpentes **Quadrado móvel**; fundido na maioria dos répteis, **Sínfise mandibular** (conexão entre as maxilas inferiores) **por ligamento (óssea nos demais répteis)**. Até mesmo ovos: umas 6 vértebras com processos. Comer presas inteiras e grandes; abertura da glote; Alguns lagartos com 1 articulação transcraniana (melhor acomodar os alimentos). Aves podem ter duas.

Como as serpentes podem ficar tanto tempo sem comer?

Veneno de serpentes, mostro de Gila, dragão de Comodo, musaranhos de Bornéu = dentes sulcados.

f) Aves: “Você é o que você come”. Nunca fez tanto sentido quando olhamos para as aves. Basta analisar o formato dos bicos para inferir sobre sua dieta. Existem espécies especialistas (estenófagas – com bicos especializados – como do flamingo e pelicano) e generalistas (eurífagas – com bico forte e pontiagudo como do corvo), insetívoras (acredita-se que as primeiras aves eram insetívoras), frugívoras, predadoras, carniceiras, nectarívoras (quase 1/5 das aves são nectarívoras), etc....

Uma convergência que posso enaltecer é o rostro filtrador do flamingo e de um Pterosauro (*Pterodaustro guinazui*). Ambos com lamelas filtradoras e bico com formato similar.

Bico do tucano... temperatura além de pegar frutos longe?

Cigana...

Penas especiais em aves de rapina.

Tática de refração da água... mergulhar verticalmente (martim-pescador ou atobás), ou produzir uma sombra (também para evitar que o peixe identifique o predador: *Egretta ardesiaca*). Redução de penas a praticamente as raques em pinguins pode ser comparada a redução ou ausência de pelos em mamíferos aquáticos.

ALIMENTAÇÃO EM VERTEBRADOS

Empalar em **Picanço-Real** (*Lanius meridionalis*) e Elasmobranchii - tubarões-serra (Pristiophoriformes) e das raias-serra (Pristiformes).

Ordem de alimentação entre espécies de urubus. Organização social: Os urubus localizam a carcaça, normalmente, por possuírem um ótimo sentido de olfato, sendo muito mais desenvolvido no urubu-de-cabeça-vermelha e de-cabeça-amarela, estes localizam primeiro a carcaça e assim são seguidos pelas outras espécies. Para que possam ter uma boa visão de para onde os urubus-de-cabeça-vermelha e de-cabeça-amarela estão voando, as outras espécies procuram atingir grandes altitudes aproveitando as correntes térmicas para planar, e muitas vezes somem de nossas vistas tornando-se um ponto minúsculo no céu. (rei-amarelo/vermelho-preto). Hierarquia na hora de comer também é observada em outros grupos, como mamíferos, onde por exemplo, o **leão** come primeiro, depois as **leas** e depois os **filhotes**. Os filhotes não conseguiriam abrir as carcaças (como as de **gnus**) e os restos deixados pelos pais são mais facilmente aproveitados por eles.

Aprendizado em aves (altriciais e superaltriciais), mesmo após começar a voar, ainda podem não se alimentar. E também os casos de nido-parasitismo com alimentação posterior.

Aves oferecem presentes pré-copulatórios (sapo e anu-branco).

g) Mamíferos: Os mamíferos tem um ancestral morfológicamente similar a um musaranhos atual. Este animal tinha um crânio de um animal insetívoro e com dentição generalizada. Desta forma todas as demais formas dos atuais Synapsida divergiram e atualmente encontramos crânios tão variados quanto de um morcego ou um roedor. Os dentes desse animais são distintos adaptando-se às respectivas dietas. Por exemplo, um morcego hematófago (*Desmodus*) pode ter dentes afiados para abrir um corte na pele de seu hospedeiro, por outro lado, os incisivos de um roedor, de crescimento contínuo, servem para roer frutos, grãos, matéria vegetal, ou mesmo animal. Tanto o tamanduá (*Myrmecophaga tridactyla*) quanto a baleia não possuem dentes, mas as dietas são completamente distintas. O *Myrmecophaga* alimenta-se de formigas e cupins, assim como o Numbat (*Myrmecobius*) na África (que também captura cupins com a língua, mas os mastiga com seus dentes) / e o Pangolin (*Manis*)? Os frugívoros têm dentes com coroas largas, lembrando aqueles dos tabaquis. É algo bastante convergente nos vertebrados durófagos, até mesmo as placas dentígeras de raias e tubarões podem ser comparadas.

Uma convergência entre aves e mamíferos são suas unhas e garras: estruturas derivadas da queratina; são muito similares entre os grupos (especialmente aves de rapina e felinos) e usadas da mesma forma na alimentação = Captura, subjugação e dilaceração.

Comportamentos sociais, caça em grupo, aprendizado, orcas brincando com focas, biguás brincando com peixes,

Ursos comendo salmão durante a piracema; jacarés fazem o mesmo em rios brasileiros.

h) Alimentação de filhotes: Fêmeas adultas de anuros podem depositar **ovos tróficos** (junto com a desova ou após a eclosão) dos quais os girinos irão se alimentar. Peixes e tubarões também desenvolveram sistemas similares para nutrir seus embriões, mas no caso dos tubarões isto pode ocorrer dentro dos ovários.

ALIMENTAÇÃO EM VERTEBRADOS

Existe o caso dos ciclídeos que secretam substâncias nutritivas para seus filhotes, com composição variável ao longo do tempo. **Similar ao colostro das fêmeas lactantes dos mamíferos.** Aves também podem produzir o leite-de-pombo (geralmente células do epitélio do papo regurgitadas; para algumas aves ainda há adição de substâncias provenientes de glândulas), mas este não possui variação temporal na composição.

- **Matrotrofia** (Peixes, Anfíbios, Répteis e Mamíferos): Alguns ou todos os nutrientes para o desenvolvimento são proporcionados pela fêmea durante a gestação

Várias fontes para estes nutrientes:

- **Oofagia** (ovos irmãos ou tróficos): salamandras, anuros e peixes Jenynsiideos
- **Adelfogagia** (fetos de irmãos): Osteichthyes, tubarões e *Salamandra salamandra*.
- **Secreções maternas:**
 - **Histofagia:** cecílias, salamandras vivíparas, anuros e peixes Brotulidae
 - **Histotrofia:** absorção de secreções maternas pelas brânquias em cecílias tiftonectídeas e papilas em volta da boca de *Nectophrynoides* (Bufonidae)
 - **Placentotrofia:** 2 famílias de tubarões (Carcharinidae e Sphyrnidae), répteis Squamata com placenta e mamíferos placentários; não é comer a placenta! É receber nutrientes por ela!
- **Patrotrofia** (Anfíbios): Macho proporciona nutrientes para girinos em desenvolvimento: girinos de *Rhinoderma darwinii*, carregados saco vocal do pai

Outros tipos de alimentação: O único alimento dos **coalas** são as folhas e brotos de *Eucalyptus*, que são uma fraca fonte de nutrientes e de difícil digestão. Para conseguir digerir esta folha o coala precisa de uma bactéria especial em seu aparelho digestório, a qual é adquirida nos primeiros meses de vida, **através da ingestão das fezes da mãe.** Após amamentação.