

INVERTEBRADOS II

Celso Feitosa Martins

Nesta disciplina serão estudados os animais protostômios celomados (Moluscos, Anelídeos e Artrópodes, além de grupos menores). Esses invertebrados agrupam os filos mais diversificados e abundantes de todos os animais, particularmente os artrópodes. Neste espaço restrito serão apresentadas, de modo resumido, a forma (morfologia), função e origem evolutiva desses animais, incluindo seus hábitos, modos de vida, comportamento e aspectos ecológicos.

UNIDADE 1 FILO MOLLUCA

1.1 CARACTERES GERAIS DOS MOLLUSCA

Os moluscos são animais celomados não deuterostomados, tais como ostras, mexilhões, caramujos, lulas e polvos (Fig. 1). São animais muito conhecidos, pois, além de serem economicamente importantes, são muito abundantes, habitando ambientes terrestres e aquáticos, tanto marinhos como de água doce. Constituem, portanto, um grupo muito bem sucedido na natureza. Ocupam vários ambientes e exibem hábitos de vida bastante diversificados. Os bivalves, que vivem na água do mar ou dos rios e lagos, podem viver fixos ou enterrados. Muitos podem perfurar rochas e substratos duros. Alguns, como os *Pecten*, podem deslocar-se fechando rapidamente a concha, expulsando a água do seu interior em jato, dessa forma, o animal move-se no sentido oposto ao do jato da água.

Figura 1 - Diversidade de Mollusca.

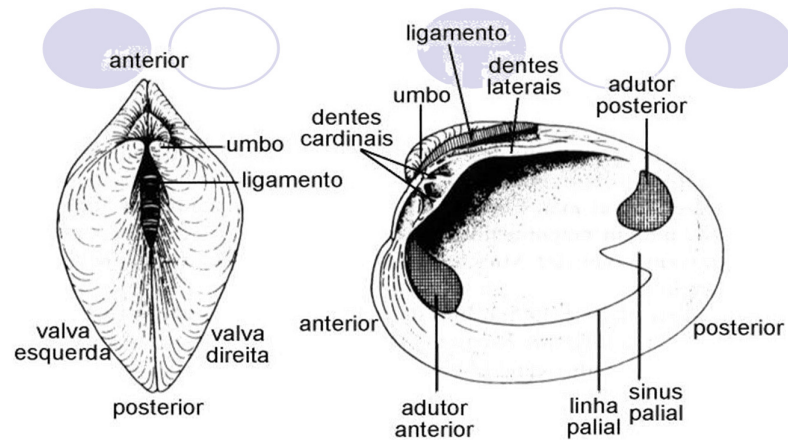


Fonte: <http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/9/9e/Mollusca.jpg>

Os moluscos são celomados. A cavidade delimitada pela mesoderme dos sacos celomáticos é o celoma, que é uma cavidade secundária dos moluscos. Em consequência do desenvolvimento de um maciço e musculoso parênquima, o celoma dos moluscos restringe-se, em geral, a um espaço que encerra as gônadas e o coração; na maioria dos casos sobra como resto do celoma só a parte que circunda o coração, isto é, o pericárdio. São animais esquizocelomados, protostômios e dotados de simetria bilateral. Tem corpo mole (daí o nome do grupo, *mollis* = mole) que pode ou não estar recoberto por concha calcária.

A concha (Fig. 2) consiste de uma camada orgânica externa (perióstraco) e de camadas predominantemente calcárias subjacentes, das quais a mais interna pode ter a natureza de uma camada madrepérola. O crescimento em espessura da concha dá-se em toda região do manto, enquanto que o crescimento em extensão só ocorre ao longo do bordo do manto; a concha pode deslocar-se secundariamente para o interior do corpo e sofrer uma redução quase total.

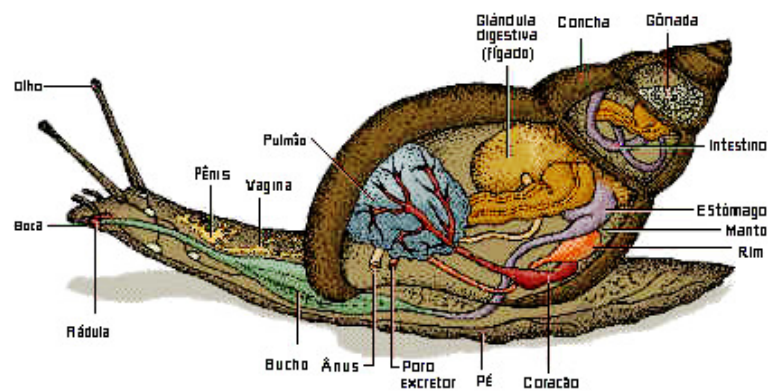
A pele dos moluscos, uma região não coberta pela concha, é muitas vezes provida de um revestimento ciliar e muito rica em células glandulares, cujas secreções tornam o tegumento úmido e mole. O exoesqueleto duríssimo (concha) que apareceu nos moluscos durante a evolução, desempenha várias funções: confere resistência ao organismo; permite que o corpo se sustente contra a ação da gravidade; serve como ponto de inserção dos músculos; protege contra a dessecação e representa uma armadura que protege o animal dos predadores. Portanto, o aparecimento do exoesqueleto resolveu muitos problemas da sobrevivência no meio terrestre.

Figura 2 - Concha de Mollusca.

Fonte: <http://wikipedia.org/wiki/moluscos>

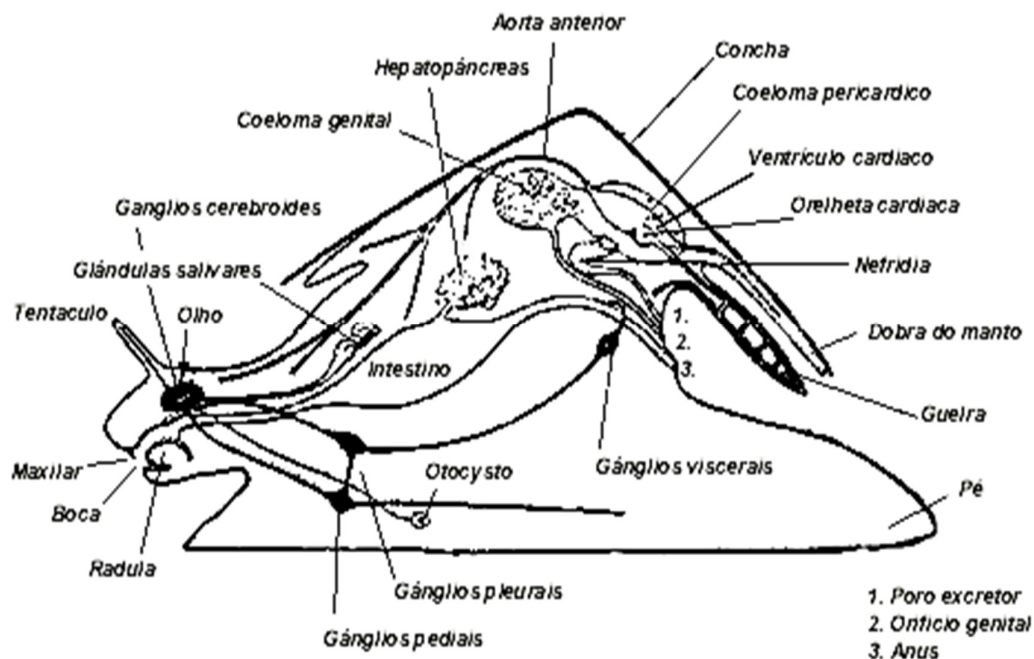
1.2 ANATOMIA

Embora entre os moluscos haja uma grande diversidade de formas, eles são constituídos por três partes: cabeça, pé e massa visceral (Figs. 3 e 4).

Figura 3 - Anatomia interna de Mollusca.

Fonte: <http://wikipedia.org/wiki/moluscos>

Figura 4 - Esquema geral de um molusco.



Fonte: <http://pt.wikipedia.org/wiki>

-Cabeça aloja os gânglios cerebroides, é portadora dos órgãos dos sentidos (tentáculos e olhos) e inclui a abertura bucal.

-Pé representa a região ventral da massa visceral, particularmente musculosa, forte, e muitas vezes prolongada.

-Massa visceral é uma volumosa protuberância da região dorsal, que aloja a maioria dos órgãos.

Além disso, há uma região da pele que secreta a concha e cobre a massa visceral denominada manto (ou pálio); o manto desenvolve uma dobra saliente (prega do manto), que forma o teto de um sulco ou de uma cavidade denominada palial, onde estão localizados os órgãos respiratórios.

Essas partes básicas variam quanto à forma e função dentro do filo, por exemplo: em animais terrestres, como o caramujo (também denominados caracóis), que exploram o ambiente à procura de alimento, a cabeça, sede dos órgãos sensoriais, é bastante desenvolvida, bem como a musculatura do pé, que permite a movimentação do animal. A massa visceral, em um caramujo de jardim, é reduzida em relação ao resto do corpo. Em animais como os mexilhões, que vivem no mar e filtram seu alimento da água circundante, a cabeça é muito reduzida, bem como o pé, sendo a maior parte do corpo constituída pela massa visceral. Essas modificações refletem adaptação aos diversos ambientes e aos hábitos de vida adotados pelos moluscos.

1.3 SISTEMA NERVOSO

A maioria dos moluscos tem dois gânglios cerebroides na região da cabeça que controlam a maioria das atividades corporais. Na região dorsal, existem os gânglios viscerais que controlam as vísceras, e na região ventral, os gânglios pedais, que controlam as atividades do pé ventral. Na classe Cephalopoda, os gânglios cerebroides formam um verdadeiro cérebro que controla todas as atividades corporais.

A configuração do sistema nervoso central é muito característica. Dos gânglios cerebróides, situados por cima da faringe, partem para trás dois pares de cordões: os cordões pedálicos (ventralmente) e os cordões pleuroviscerais (lateralmente). Quanto aos órgãos do sentido encontra-se com regularidade os olhos, estatocistos e um tipo especial de órgãos olfativos instalados na câmara palial.

Os olhos são habitualmente estruturas simples, com a forma de fossetas ou vesículas, porém atingem um alto grau de diferenciação nos representantes da classe cefalópodes.

1.4 SISTEMA RESPIRATÓRIO

Os moluscos possuem respiração branquial; as brânquias apresentam forma característica e são denominadas ctenídios; consistem de um septo mediano e de lamelas triangulares, que se inserem em um ou em ambos os lados do septo. Nos moluscos que passaram para a vida terrestre, os ctenídios são substituídos pelo pulmão; constituído por um sistema de vasos sanguíneos muito ramificados e que se espalham no teto da câmara palial.

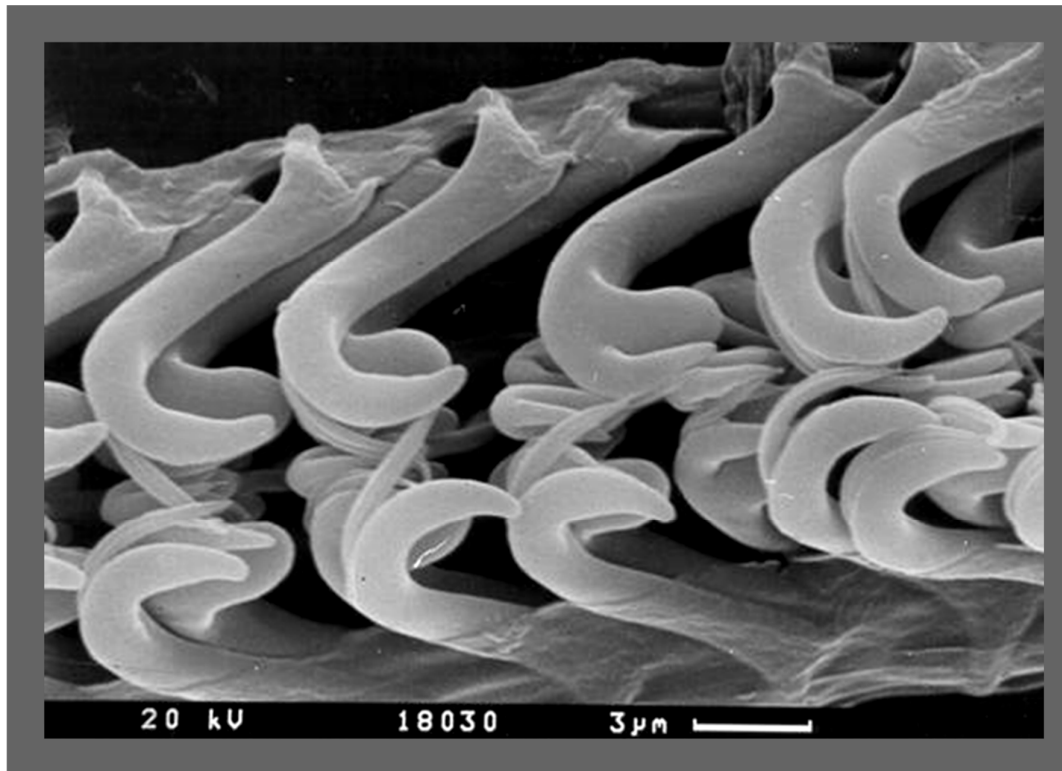
As classes mais representativas do filo Mollusca são: Bivalvia (= Pelecypoda), Gastropoda e Cephalopoda. Os bivalves (ostras, mexilhões etc.) são dotados de concha externa com duas valvas. Os gastrópodes têm uma concha externa única (espiralada) e os cefalópodes tem concha interna ("pena") ou não tem concha.

1.5 SISTEMA DIGESTÓRIO

A parte anterior do tubo digestório dos moluscos diferencia-se em uma faringe musculosa, cuja parede basal segrega uma lâmina quitinosa, denominada rádula, portadora de denticúlos dirigidos para trás e própria para raspar os alimentos à maneira de uma lima; é um órgão exclusivo dos moluscos. O intestino médio é dotado de uma glândula digestiva (fígado), composta de numerosos tubos glandulares; o ânus abre-se na cavidade palial.

O alimento cai na boca onde tem a rádula (Fig. 5), cuja função é a raspagem do alimento. Nem todos os moluscos possuem a rádula, na classe Bivalvia não existe a rádula, pois são filtradores. Da boca o alimento passa para faringe que possui uma glândula salivar, em sua porção posterior, que produz secreções lançadas no interior do sistema digestório. Nos moluscos predadores, a glândula salivar produz substâncias que paralisam as presas. Da faringe o alimento passa para o papo, onde é armazenado e amolecido. Do papo o alimento passa para o estômago, local em que o hepatopâncreas e o fígado liberam secreções que promovem a digestão química dos alimentos. Nos bivalves, existe o estilete cristalino que armazena enzimas digestivas, produzidas nos cecos intestinais, que são liberadas durante a digestão química no estômago. Do estômago as partículas passam para o intestino onde ocorre absorção com digestão intracelular. Nos cefalópodes a digestão é apenas extracelular.

Figura 5 - Microfotografia de uma rádula de molusco.



Fonte: <http://wikipedia.org/wiki/moluscos>

1.6 SISTEMA CARDIOVASCULAR

O sistema cardiovascular, apesar do desenvolvimento das artérias, veias e capilares, é sempre aberto (exceto nos cefalópodes), comunicando-se com lacunas sanguíneas situadas entre vários órgãos. O coração dos moluscos tem posição dorsal, é saquiliforme e recebe o sangue proveniente dos órgãos respiratórios por intermédio de veias; compõe-se de um ventrículo e um número de aurícula que varia com o número das brânquias. O sangue é azul pela presença da hemocianina, que é um pigmento respiratório rico em cobre.

Nos gastrópodes e nos bivalves a circulação é aberta ou lacunar. O coração dorsal, com uma ou duas cavidades, bombeia o sangue até as lacunas que estão entre os tecidos; das lacunas ocorre a distribuição dos nutrientes para os tecidos. Se o molusco for aquático, o sangue passa das lacunas para a brânquia onde é oxigenado. Se for terrestre, o sangue é oxigenado nos pulmões; da brânquia ou do pulmão o sangue retorna para o coração, sendo bombeado novamente para as lacunas. Nos cefalópodes a circulação é fechada. Este é o grupo mais evoluído com o coração formado por três cavidades: duas aurículas e um ventrículo. O coração bombeia o sangue diretamente para os tecidos; dos tecidos o sangue passa para o coração branquial; deste o sangue passa para as brânquias onde é oxigenado; das brânquias o sangue retorna para o coração, sendo bombeado novamente para os tecidos.

1.7 SISTEMA URINÁRIO

Os órgãos excretores são metanefrídios transformados (na maioria um par), iniciam com uma abertura (nefrostômio) no pericárdio e os canais de saída dilatam-se em sacos e deságuam na cavidade palial. A excreção dos moluscos é feita por um conjunto de metanefrídios que se

unem para formar um ou dois rins esponjosos, que retiram excretas da cavidade pericárdica. Nos moluscos aquáticos o excreta principal é a amônia, enquanto nos terrestres é a ureia.

1.8 RELAÇÃO COM O HOMEM

Moluscos e a saúde humana. Os moluscos interferem na saúde humana de forma positiva, pois há várias espécies que são utilizadas como alimentos. No entanto, muitas delas podem ser contaminadas pela água poluída do mar e, assim, podem representar risco para a saúde humana, causando intoxicações alimentares, além de outros distúrbios e doenças. Embora sejam bons alimentos, é importante estarmos seguros de sua procedência.

De acordo com dados da organização mundial de saúde, cerca de 200 milhões de pessoas são infectadas por ano pela esquistossomose, popularmente chamada de barriga d'água, atingindo principalmente as populações de países subdesenvolvidos. A doença é causada por vermes do gênero *Schistosoma*. Ela atinge as veias de homens e animais paralisando-as. No Brasil a principal espécie é o *Schistosoma mansoni*. A água é o meio que o verme utiliza para infectar o homem, que é o hospedeiro principal. O verme utiliza como hospedeiro intermediário caramujos do gênero *Biomphalaria*, cuja principal espécie no Brasil é a *Biomphalaria glabrata*. Outros caracóis também podem servir de hospedeiro para outros vermes. É o caso da *Achatina fulica*, introduzida no Brasil como substituta do *escargot*. Esses caracóis podem transmitir *Angiostrongylus costaricensis*, causador da angiostrongilíase abdominal.

Muitos moluscos têm grande aplicação econômica. Dentre eles estão os bivalves que são capazes de produzir pérolas (Fig. 6). A produção das pérolas é iniciada quando uma partícula estranha, como um grão de areia, penetra acidentalmente entre a concha e um tecido que recebe o corpo do animal chamado manto. Essa partícula estranha é então envolvida por camadas de nácar, que é uma substância brilhante produzida pelo animal e que também recobre o interior das conchas. Assim, a produção de pérolas consiste num mecanismo de defesa do bivalve contra elementos intrusos. Trata-se de processo muito lento, de deposição de sucessivas camadas de nácar. Na produção das pérolas cultivadas é colocada uma pequena bolota do mesmo material da pérola, o que estimula a ostra a secretar mais nácar. Assim, a produção é rápida e a diferenciação é bem difícil, confundindo-se facilmente com a pérola natural. Grandes cultivos de ostra têm aparecido com esta finalidade (Fig. 7).

1.9 CLASSIFICAÇÃO

Existem dez classes de moluscos, oito com espécies viventes e duas que só são conhecidas através de fósseis.

Essas classes contêm as mais de 50000 espécies de moluscos:

Caudofoveata (habitantes de águas profundas; 70 espécies conhecidas);

Aplacophora (parecidos com minhocas; 250 espécies);

Polyplacophora (cabeça pequena, sem tentáculos nem olhos; 600 espécies);

Monoplacophora (habitantes de fundos oceânicos; 11 espécies);

Bivalvia (ostras, amêijoas, mexilhões, conquilhas etc.; 10000 espécies);

Scaphopoda (concha carbonatada aberta dos dois lados; 350 espécies, todas marinhas);

Gastropoda (corpo protegido por concha e cabeça bem definida; entre 40000 e 50000 espécies);

Cephalopoda (lula, polvo, nautilus; 786 espécies, todas marinhas);

Rostroconchia † (prováveis ancestrais dos bivalves; cerca de 1000 espécies);

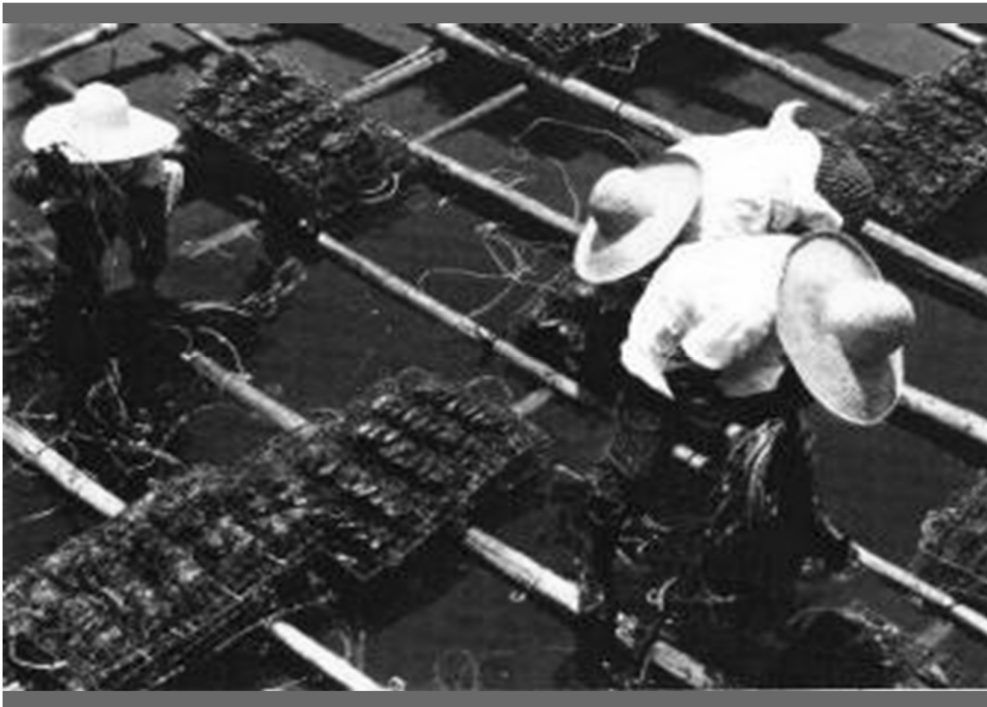
Helcionelloida † (fósseis; parecidos com caracóis).

Figura 6 - Ostra com pérola em seu interior.



Fonte: http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/8/83/Pearl_Oysters.jpg

Figura 7 - Cultivo de ostras.



Fonte: <http://wikipedia.org/wiki/Moluscos>

1.9.1 CLASSE CAUDOFOVEATA

É uma classe pequena do filo Mollusca. São vermiformes, cilíndricos e sem concha. Habitam águas profundas, enterrados no sedimento. Não possuem pé nem estruturas sensoriais como tentáculos, olhos e estatocistos. Conhecem-se cerca de 70 espécies.

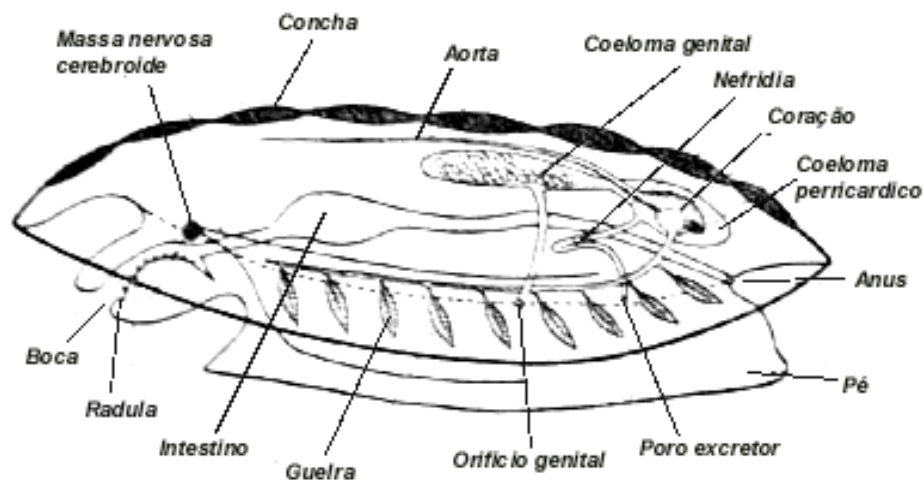
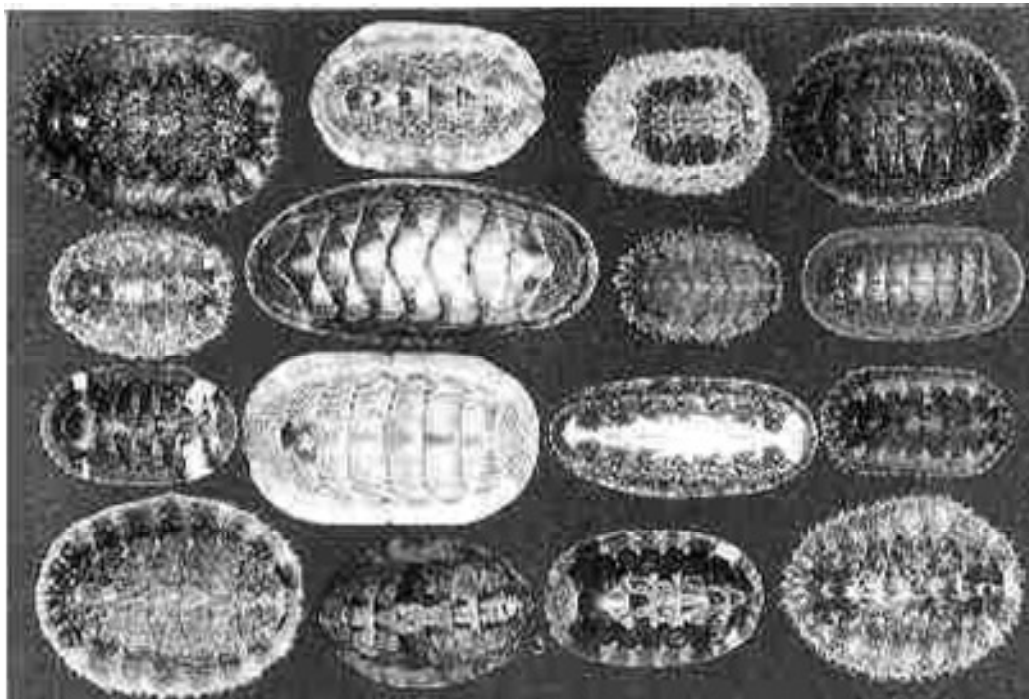
1.9.2 CLASSE APLACOPHORA (A = SEM; PLACO = VALVAS; PHORA = PORTADOR)

Existem cerca de 250 espécies. Têm espículas calcárias e carecem de olhos e tentáculos. Têm uma estrutura que se pensa ter a mesma origem que o pé nos outros moluscos. Alguns destes moluscos vivem em anêmonas do mar e corais e encontram-se a mais de 200 metros de profundidade. São animais carnívoros e/ou onívoros que se alimentam de foraminíferos, detritos e cnidários.

1.9.3 CLASSE POLYPLACOPHORA (FIG. 8)

É uma classe de moluscos marinhos, com cabeça minúscula, revestidos por uma concha com oito partes ou valvas sobrepostas, desprovidas de tentáculos e olhos. Ex.: quítons.

Figura 8 - Diversidade de Polyplacophora; Abaixo, esquema de *Amphineura*.



Fonte: www.conchasbrasil.org.br/materias/moluscos

1.9.4 CLASSE MONOPLACOPHORA (FIG. 9)

É uma classe de moluscos que se julgava extinta, até que em 1952 foi recolhido de sedimentos marinhos de grande profundidade um espécime vivo. O nome "Monoplacophora" significa 'portador de uma placa'. Vivem em fundos oceânicos profundos. Muito pouco é conhecido acerca deste grupo de animais. Possuem uma única concha arredondada de simetria bilateral e assemelham-se aos quítons (Classe Polyplacophora). A sua concha é muitas vezes fina e frágil. O *apex* da concha é anterior. Os segmentos corporais apresentam uma repetição primitiva, com órgãos similares em vários segmentos. Esta organização assemelha-se à existente em alguns anelídeos, sugerindo assim uma ligação evolutiva entre este e os moluscos. Movimentam-se através de um pé circular. A respiração é executada por 5 ou 6 pares de guelras, existentes de

cada lado do corpo. A sua cabeça é reduzida e não possui olhos nem tentáculos. Alimentam-se de lama e detritos. *Neopilina galathea* foi a primeira espécie a ser descoberta. Espécimes anteriores datavam esta espécie do Paleozóico. Estes moluscos têm entre 0,5 e 3,0 cm de comprimento.

Figura 9 - Exemplar de Monoplacophora.

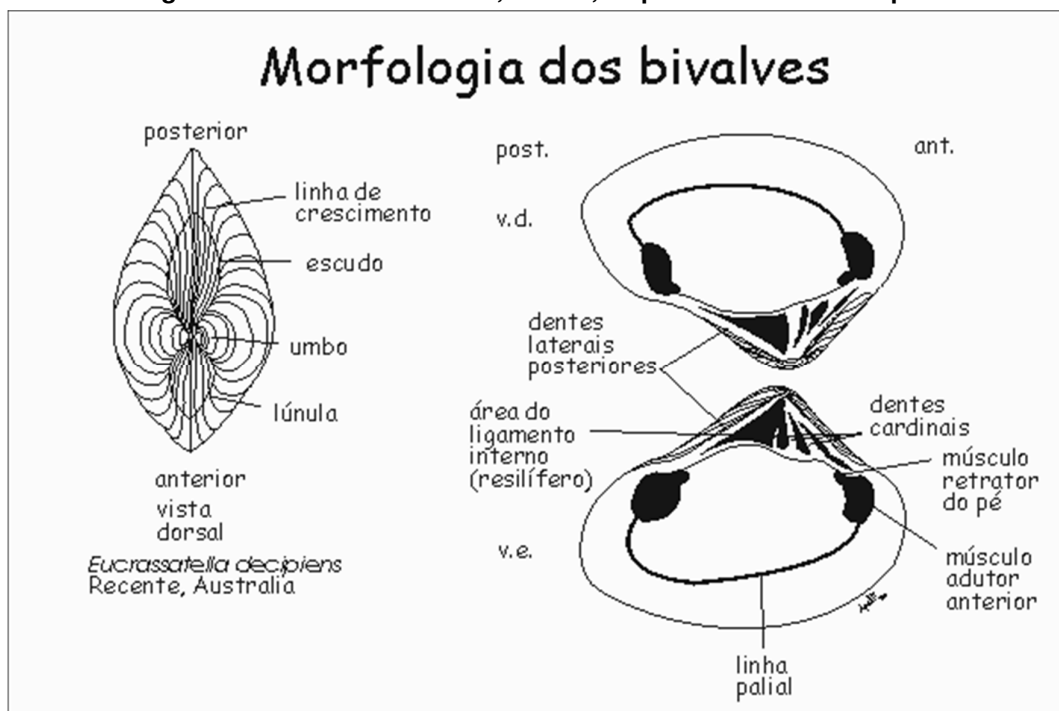


Fonte: <http://wikipedia.org/wiki/moluscos>

1.9.5 CLASSE BIVALVIA (ANT. PELECYPODA OU LAMELLIBRANCHIA) (FIG. 10)

É a classe do filo Mollusca que inclui os animais aquáticos popularmente designados por **bivalves**. Estes organismos caracterizam-se pela presença de uma concha carbonatada formada por duas valvas. Esta concha protege o corpo do molusco, entre elas há o pé muscular e os sífones inalante e exalante para a entrada e saída de água, que traz oxigênio e partículas em suspensão. O oxigênio é absorvido por difusão direta pelas lâminas branquiais, e as partículas de alimento são filtradas e transportadas através do batimento de cílios até a boca. A alimentação por filtração aumenta o risco de intoxicações, pois este tipo de alimentação é comum em animais fixos representando um grande risco, caso a ostra e/ou marisco entre em contato com água poluída. O grupo surgiu no Período Cambriano e é atualmente muito diversificado, com cerca de 10000 espécies. A separação das diferentes subclasses faz-se pelo tipo e estrutura das guelras nos organismos vivos, e pelas características das valvas nos bivalves fósseis. O mexilhão é um exemplo popular de bivalves que servem como alimento ao Homem. As ostras originam as pérolas.

Figura 10 - Concha de Bivalve; abaixo, esquema de lamelibrânquio.



Fonte: <http://www2.igc.usp.br/replicas/morfobivalve.gif>
<http://wikipedia.org/wiki/moluscos>

1.9.6 CLASSE SCAPHOPODA (FIG. 11)

É uma classe de moluscos marinhos, caracterizada pela presença de uma concha carbonatada em forma de cone e aberta dos dois lados. A maioria das espécies é pequena, as maiores medem 15 cm de comprimento, e tem modo de vida bentônico. A concha destes organismos é ligeiramente recurvada, lembrando as presas de um elefante, apresenta duas aberturas, uma basal mais larga e a outra terminal bem mais estreita. As partes moles do animal estão confinadas à concha. O pé é alongado, cilíndrico e pontiagudo e usado para cavar, fixando o molusco na areia. Da abertura basal da concha, junto do pé saem vários tentáculos

denominados captáculos que funcionam como órgãos tácteis e adesivos, para apreensão de alimentos. Não existe cabeça nem sistema cardiovascular organizado. Os escafópodes alimentam-se de detritos microscópicos existentes no fundo do oceano e de pequenos organismos como foraminíferos. Os primeiros registros geológicos da ordem Scaphopoda surgiram no Ordoviciano. Esta foi a última classe de moluscos a aparecer durante a evolução do grupo.

Figura 11 – Scaphopoda (*Antalis vulgaris*).



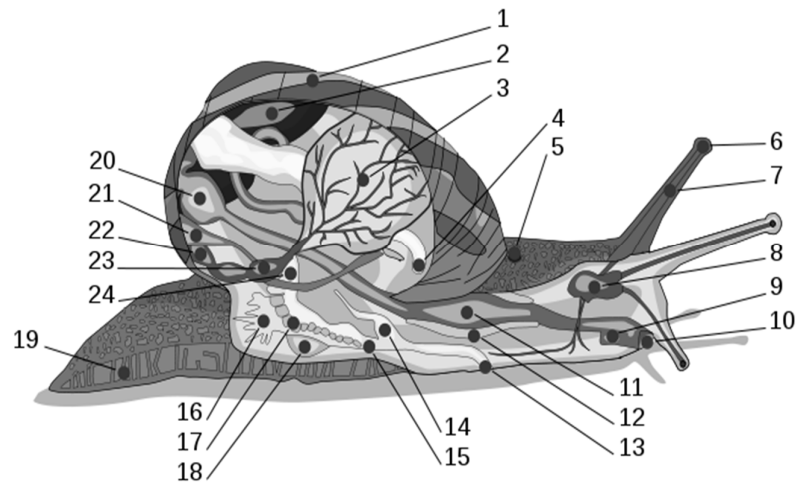
Fonte. http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/6/68/Antalis_vulgaris.jpg

1.9.7 CLASSE GASTROPODA (FIG. 12) (GASTROPODA, DO GREGO *GASTER*, ESTÔMAGO + *POUS*, *PODOS*, PÉ)

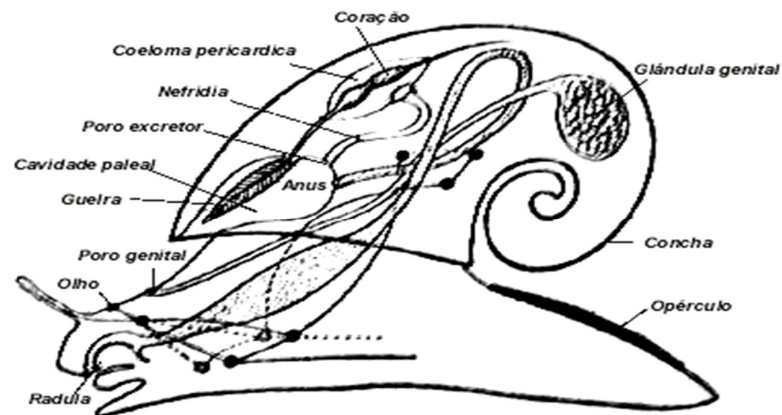
A grande maioria dos gastrópodes tem o corpo protegido por uma *concha*, geralmente espiralada sobre o lado direito embora algumas formas (como as lapas) tenham evoluído uma concha mais simples. Os gastrópodes apresentam uma *cabeça* bem marcada, munida de dois ou quatro tentáculos sensoriais e uma boca com rádula. A cabeça encontra-se unida a um *pé ventral* musculado em forma de pala. O seu desenvolvimento embrionário caracteriza-se por torção da massa visceral, coberta pelo *manto*, que surge no adulto enrolada sobre um dos lados de forma a ser acomodada na concha. As lesmas têm uma concha apenas vestigial e, em consequência, os efeitos deste enrolamento são diminutos sendo o corpo linear.

O modo de alimentação dos gastrópodes é bastante variado e controla o tipo de rádula presente em cada espécie. Os gastrópodes herbívoros têm rádulas fortes que usam para raspar algas do substrato rochoso ou triturar folhas e caules. As formas detritívoras e filtradoras têm uma rádula simples ou ausente. Os gastrópodes carnívoros têm peças bucais sofisticadas e algumas formas, como os *Conus*, são predadores activos que caçam pequenos peixes com uma espécie de arpão. Muitos dos gastrópodes marinhos têm modo de vida endobentónico, isto é, vivem enterrados no subsolo. Estas formas apresentam um sifão extensível que actua como um respirador, permitindo ao animal o contacto com a água carregada de oxigênio.

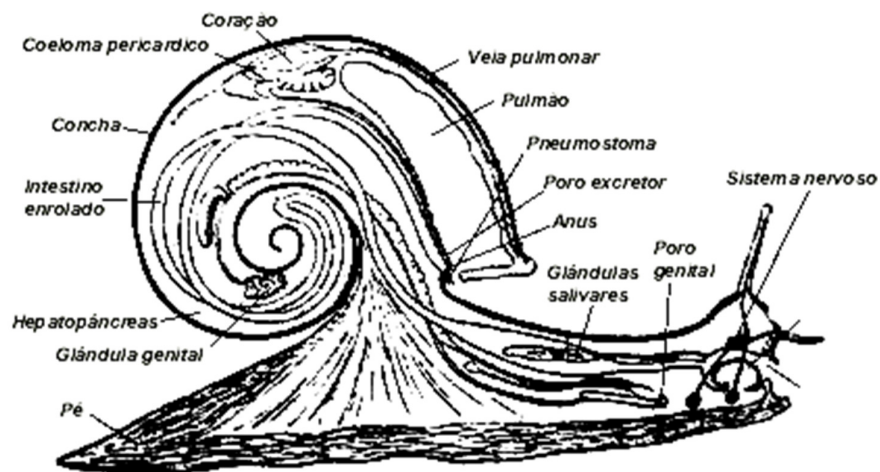
Figura 12 - Anatomia interna de um Gastropoda (a); esquema de Prosobranchia (b); e esquema de Pulmonado (c). 1-concha, 2-fígado, 3-pulmão, 4-ânus, 5-poro respiratório, 6-olho, 7-tentáculo, 8-gânglios cerebrais, 9-duto salivar, 10-boca, 11-, 12-glândula salivar, 13-poro genital, 14-pênis, 15-vagina, 16-glândula mucosa, 17-oviduto, 18-saco de dardos, 19-pé, 20-estômago, 21-rim, 22-manto, 23-coração e 24-vasos deferentes



(a)



(b)

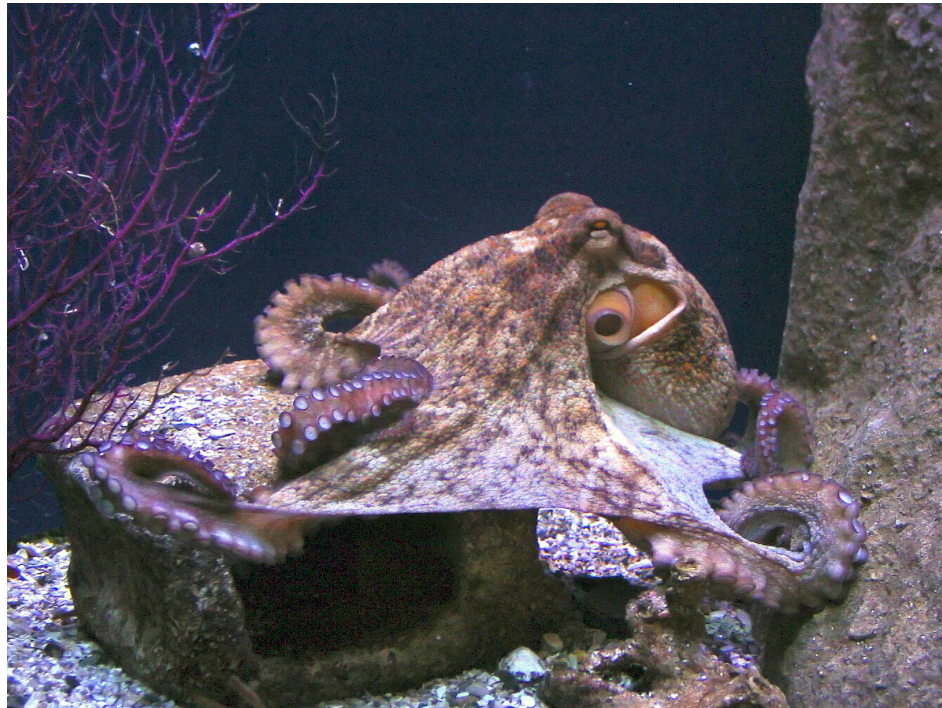


(c)

1.9.8 CLASSE CEPHALOPODA QUE SIGNIFICA "PÉS-NA-CABEÇA"

É a classe de moluscos marinhos a que pertencem os polvos (Fig. 13), as lulas (Fig. 14) e os chocos. Os cefalópodes apresentam um corpo com simetria bilateral, uma cabeça e olhos bem desenvolvidos, a boca armada de um bico quitinoso e rodeada por uma coroa de tentáculos, é também na boca que existe a característica mais marcante dos cefalópodes, a rádula (espécie de lixa). São animais extremamente rápidos, tendo desenvolvido um sistema de propulsão na forma de funil (jato-propulsão), que é uma modificação do pé dos restantes moluscos. A pele contém células pigmentadas, chamadas cromatóforos, que mudam de cor para efeitos de comunicação e camuflagem; esta mudança de cores é dada por ações nervosas diretas. Os estatocistos são os órgãos de equilíbrio. A concha está ausente nos polvos, é interna nos chocos e lulas e é externa no nautilus e no argonauta. Muitos cefalópodes possuem uma bolsa de tinta que produz um líquido escuro. Ao ser lançada, a tinta forma uma nuvem, servindo como proteção contra os predadores. São conhecidas cerca de 800 espécies atuais de cefalópodes e duas importantes subclasses de cefalópodes fósseis, incluindo os amonóides extintos.

Figura 13 - Classe Cephalopoda. Polvo.



Fonte: http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/4/49/Polbo_pulpo_galicia.jpg

Figura 14 - Classe Cephalopoda: Lula.



Fonte: http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/7/72/Giant_squid1.jpg

AREGAÇANDO AS MANGAS!!!



Construa um Quadro Comparativo descrevendo as classes viventes de moluscos quanto aos seguintes aspectos: concha, rádula, pé, cabeça, cavidade do manto e brânquias, sistema cardiovascular, reprodução, alimentação e hábitat.

(Construa uma tabela colocando as classes de moluscos nas colunas e as características nas linhas)

UNIDADE 2

FILO ANNELIDA

2.1 INTRODUÇÃO

Se pedirmos às pessoas para citar o nome de um verme, com certeza uma minhoca será um dos primeiros animais lembrados. As minhocas, tão populares pelo seu uso como iscas de pesca e ocorrência comum nos quintais, pertencem ao filo Annelida. Porém, também pertencem a esse grupo as famosas sanguessugas e inúmeras espécies de vermes marinhos, conhecidos como poliquetos, frequentemente de hábitos crípticos (animais que vivem enterrados, ou debaixo de pedras etc.), de enorme beleza e diversidade de formas.

Os anelídeos são animais comuns, diversificados e abundantes que ocorrem em todos ambientes (marinho, terrestre e de água doce). Contém cerca de 16.500 espécies cujo tamanho pode chegar a 3 metros de comprimento nas minhocas gigantes da Austrália e quase 1 metro de comprimento nas famosas minhocuçus (do tupi açu = grande) da Mata Atlântica e Floresta Amazônica brasileira [para maiores informações sobre essas espécies, inclusive ameaçadas em algumas regiões devido ao seu uso como iscas, veja <http://pt.wikipedia.org/wiki/Minhoca%C3%A7u> e <http://www.seb-ecologia.org.br/viiiiceb/pdf/915.pdf>]. Porém, de modo geral, suas espécies apresentam tamanhos iguais ou menores que 10 cm de comprimento e 2 a 3 mm de diâmetro. Sua característica principal é o corpo segmentado, ou seja, dividido em segmentos contendo estruturas que se repetem ao longo do corpo.

São animais bilaterais, triblásticos, celomados e segmentados. O celoma origina-se por esquizocelia e a segmentação é teloblástica.

Espécies de anelídeos são importantes para seres humanos como fonte alimentar indireta, por exemplo, farinha de minhoca usada em ração animal, as minhocas e seus parentes marinhos usadas como iscas, e na reciclagem da matéria orgânica dos solos, aumentando sua fertilidade. As sanguessugas medicinais foram muito utilizadas em tratamentos de edemas e ferimentos e, atualmente, são usadas para regeneração em enxertos e implantes de dedos e outros apêndices (Ruppert *et al.* 2005).

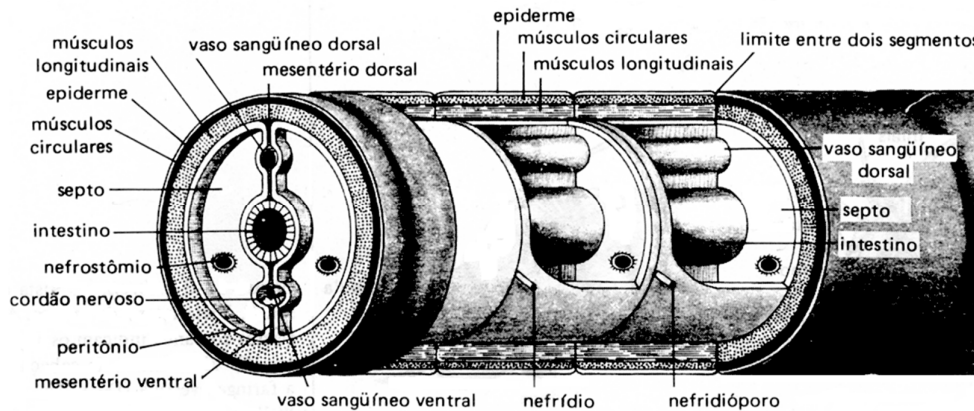
2.2 SEGMENTAÇÃO E ESTRUTURA DO CORPO (PLANO BÁSICO)

Os anelídeos apresentam o corpo dividido em segmentos, ou anéis (de onde vem o nome do grupo). Os dois primeiros segmentos do corpo, denominados prostômio (=antes da boca) e peristômio (=em volta da boca), assim como o último, denominado pigídio, não apresentam celoma. Como ocorre nos animais de simetria bilateral, os órgãos sensoriais concentram-se no prostômio e nos segmentos anteriores do corpo. Os outros segmentos corporais apresentam celoma (por isso são denominados metâmeros) e estruturas externas e internas que se repetem ao longo do corpo (também chamada de homologia seriada). Desse modo, cada segmento geralmente apresenta pares de metanefrídios, gônadas, parapódios etc.

A segmentação provavelmente apareceu em animais ancestrais dos anelídeos no período pré-cambriano, conforme o registro fóssil de Ediacara na Austrália, há cerca de 600 milhões de anos atrás (ver <http://www2.igc.usp.br/replicas/ediacara.htm>), como uma adaptação para cavar o solo do fundo do mar.

A parede do corpo é constituída de uma cutícula, secretada pela epiderme, debaixo da qual se encontra uma camada de músculos circulares e outra de músculos longitudinais. A seguir, encontra-se o celoma, compartimento revestido por mesoderme e cheio de líquido, que se delimita externamente com a parede do corpo e internamente com a endoderme (cavidade intestinal). O celoma apresenta várias funções, além de servir como meio de transporte de substâncias (O_2 , CO_2 , nutrientes e excretas), sustentação e proteção dos órgãos internos, nos anelídeos em particular pode funcionar como local de armazenamento e amadurecimento de gametas e como esqueleto hidrostático. O celoma é segmentado internamente pela presença de septos entre cada segmento (Fig. 15). A segmentação do celoma, aliada à segmentação do corpo e à musculatura circular e longitudinal, possibilita um grande controle da força muscular aplicada em diferentes regiões do corpo e da pressão do líquido celômico que funciona como esqueleto hidrostático. Essa novidade evolutiva proporciona maior habilidade para cavar e, provavelmente, possibilitou aos primeiros anelídeos explorarem o pouco habitado fundo dos oceanos rico em matéria orgânica no período pré-cambriano.

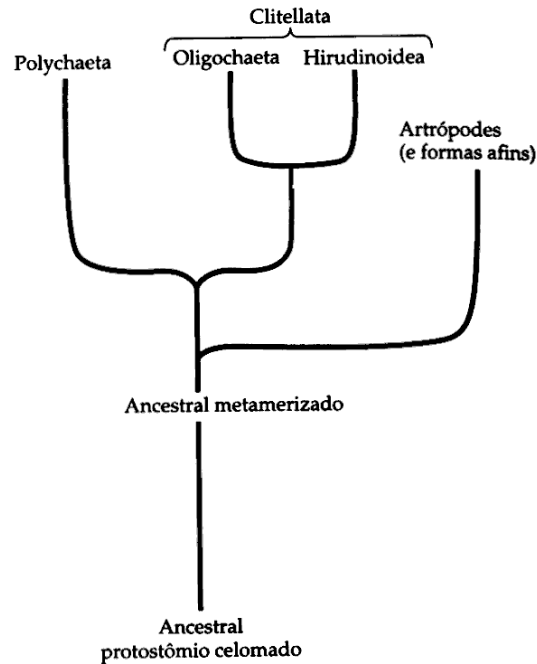
Figura 15 - Vista tridimensional em corte transversal (à esquerda) e sagital de um anelídeo generalizado.



Fonte: Modificado de Kaestener 1967

Os Annelida, devido à presença de segmentação metamérica, metameria teloblástica, gânglios cerebrais contendo corpos em forma de cogumelos, vaso sanguíneo dorsal associado a um “coração” tubular dorsal, entre outras características, atualmente são agrupados no táxon Articulata juntamente com os Panarthropoda (formado pelos filos Onychophora, Tardigrada e Arthropoda) (Fig. 16). Alguns resultados de estudos macroevolutivos ainda são controversos e estão em andamento, existindo outras hipóteses sobre a evolução dos animais invertebrados. Para conhecer uma excelente discussão sobre outras hipóteses baseadas na aplicação da abordagem filogenética e os recentes estudos de filogenética molecular, associados à biologia do desenvolvimento, veja Brusca & Brusca (2007). Os Annelida, por sua vez, contêm duas classes: Polychaeta e Clitellata.

Figura 16. Relações filogenéticas entre os grupos de Annelida e o clado Articulata (hipotético ancestral metamerizado que teria originado os anelídeos, artrópodes e formas relacionadas).



Fonte: Modificado de Brusca & Brusca, 2007

2.3 CLASSE POLYCHAETA

Os poliquetos apresentam a maior diversidade de formas e hábitos alimentares entre os anelídeos. Suas cerca de 10.000 espécies ocorrem em praticamente todos os ambientes marinhos, podendo ser sésseis ou errantes. Existem poucas espécies de água doce e duas terrestres, restritas a ambientes úmidos (Fig. 26A, B).

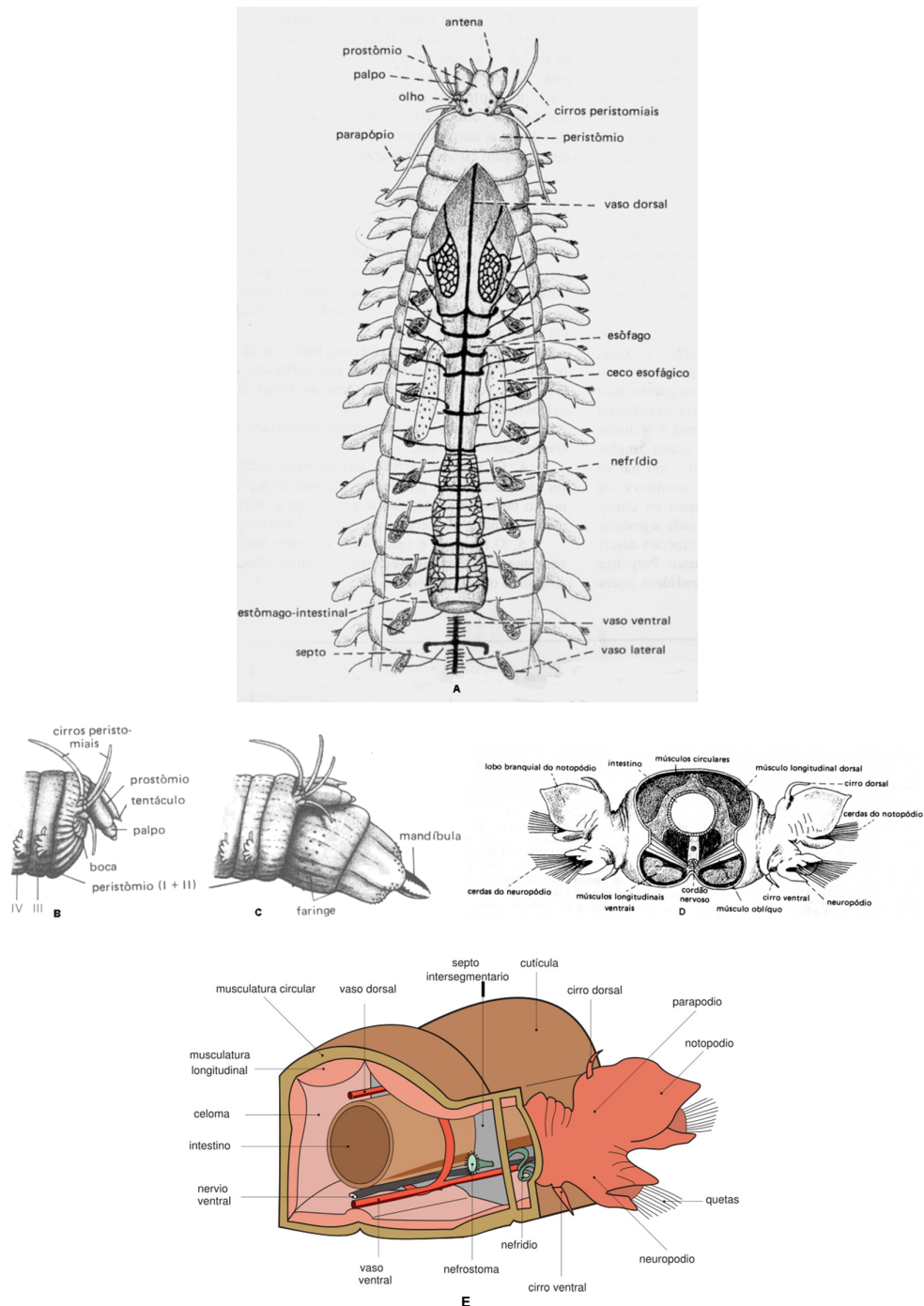
Em formas errantes como espécies de *Nereis* (Nereidae), o prostômio apresenta um ou dois pares de olhos, um par de antenas (chamados de tentáculos quando longos) e um par de palpos. O peristômio normalmente possui inúmeros cirros e contém a boca ventral (Fig. 17).

Cada segmento do corpo pode apresentar um par de parapódios divididos em um ramo dorsal e um ventral, cada um contendo um cirro e tufo de cerdas.

Os apêndices cefálicos e os parapódios são mais desenvolvidos nas espécies de poliquetos que caminham sobre a superfície do fundo do mar e nas espécies pelágicas.

As espécies cavadoras, habitantes de galerias, como as minhocas terrestres, e as tubícolas (construtoras de tubos de calcário, ou de grãos de areia, juntamente com uma matriz orgânica) possuem os apêndices cefálicos e os parapódios menos desenvolvidos ou até mesmo ausentes.

Figura 17 - A, Vista dorsal de *Nereis* sp. Note os apêndices cefálicos e órgãos internos após remoção da parede dorsal. B e C, Vistas laterais (C, com a faringe evertida). D, Corte transversal, incluindo os parapódios.



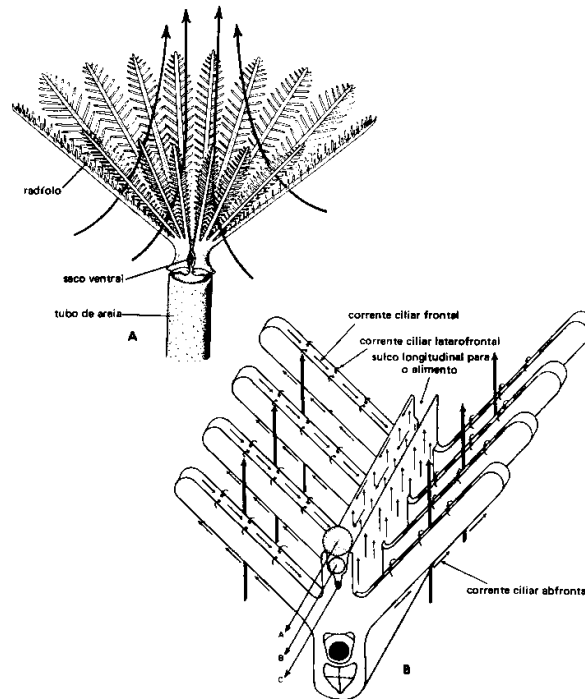
Fonte: A a D Modificado de Barnes, 1984. E, Esquema tridimensional de um poliqueto.
http://pt.wikipedia.org/wiki/Ficheiro:Polychaeta_anatomy_en.svg.

2.3.1 ALIMENTAÇÃO

Os poliquetos podem ser herbívoros, carnívoros, detritívoros, comedores de depósitos (seletivos ou não), filtradores de suspensão (suspensívoros) e até parasitas. Frequentemente, apresentam uma faringe eversível que possui um par de mandíbulas usadas para captura dos alimentos (Fig. 17C).

Alguns poliquetos tubícolas, como os sabelídeos, possuem os palpos e antenas do prostômio modificados em uma estrutura que lembra uma “peteca”, denominada radiolo (Fig. 18). Os radiolos produzem muco em abundância e sua superfície é recoberta de cílios que criam correntes de água e transportam até o saco bucal as partículas em suspensão que ficam aderidas ao muco.

Figura 18 - Alimentação de um sabelídeo, *Sabella*. A, Correntes de água (setas grandes) através do radiolo projetado para fora do tubo. B, Correntes de água (setas grandes) e batimentos ciliares que transportam as partículas (setas pequenas). Note os tamanhos das partículas selecionadas (A, B e C).



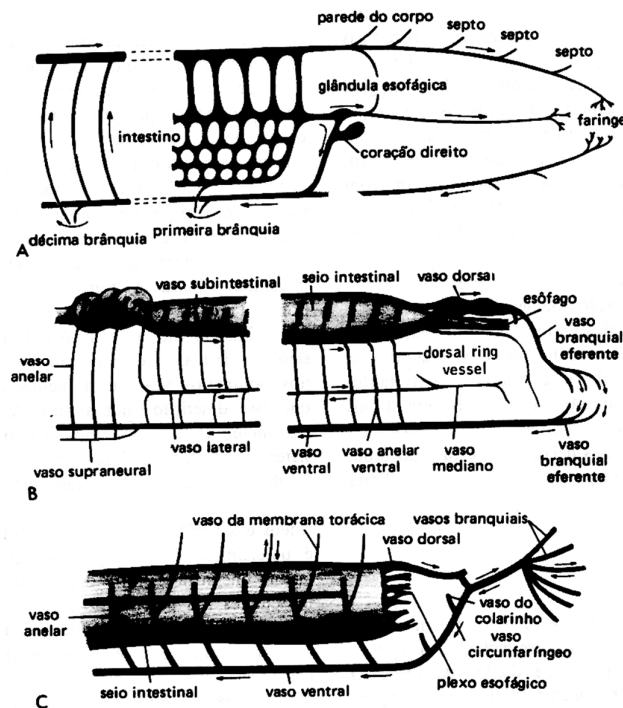
Fonte: Modificado de Newell, 1970 de Barnes, 1984

2.3.2 CIRCULAÇÃO E TROCAS GASOSAS

Além do líquido celômico que funciona no transporte de substâncias, os poliquetos possuem um sistema cardiovascular composto basicamente de um vaso dorsal e um vaso ventral conectados por vasos dorsoventrais. Assim como em muitos invertebrados, o sangue circula dorsalmente no sentido ântero-posterior e retorna para a região posterior do corpo pelo vaso ventral. Associado ao tamanho relativamente grande dos anelídeos, em comparação com os protostômios acelomados, e com a compartimentação do celoma, e regiões do trato digestório especializadas na absorção de nutrientes, é essencial a presença de um sistema cardiovascular adaptado ao transporte e distribuição dos nutrientes (Fig. 19).

Devido ao seu tamanho pequeno, a maioria dos poliquetos satisfaz as suas necessidades de oxigênio apenas através de respiração cutânea. Todavia, os animais maiores ou mais ativos apresentam brânquias que, frequentemente, são modificações dos ramos dorsais dos parapódios (notopódios). Além da captura de alimento, os radiolos dos Sabelídeos também funcionam como brânquias (Fig. 18 e 19B e C). Nos animais maiores ou mais ativos, é comum a presença de pigmentos respiratórios, destacando-se a hemoglobina, porém também pode ocorrer a presença de clorocruorina e hemoeritrina.

Figura 19 - A, Sistema cardiovascular fechado em *Arenicola*; e sistema com seios intestinas em B, *Amphitrite*; e C, *Pomatocerus*.

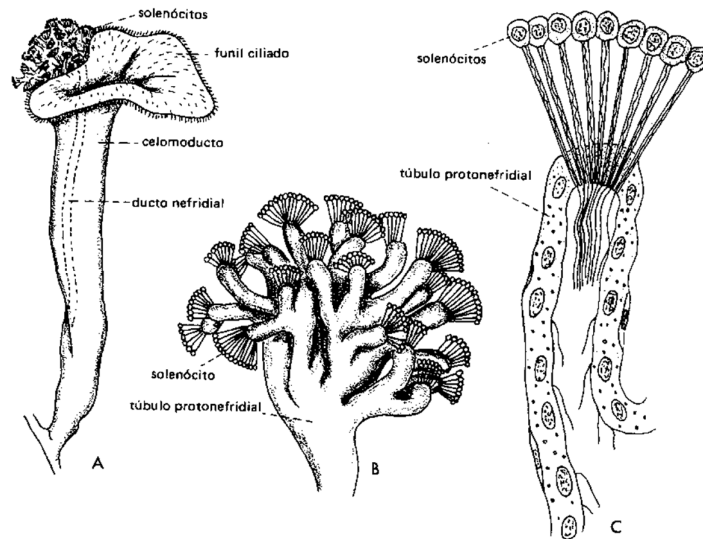


Fonte: Modificado de Bullough (A) e Thomas (B e C), modificado de Barnes, 1984

2.3.3 EXCREÇÃO

Em conformidade com o plano corporal básico dos anelídeos, é necessário o controle das condições internas de cada segmento do corpo, como a eliminação das excretas nitrogenadas e o controle osmótico e iônico. De modo geral, o sistema urinário dos poliquetos é composto por um par de metanefrídios distribuídos em cada segmento, constituídos de um nefrostômio ciliado que se abre no celoma, um nefridioduto e um nefridióporo (Fig. 20). Algumas espécies e, principalmente, as formas larvais, podem apresentar protonefrídios do tipo solenócitos. Os solenócitos são constituídos de microtubos contendo um ou dois flagelos.

Figura 20 - A, Metanefrídio e protonefrídios (do tipo solenócitos) associados em *Phyllodoce paretii*. B e C, Extremidade do protonefrídio e solenócitos em detalhe.



Fonte: Modificado de Goodrich de Barnes, 1984.

Muitas espécies são osmoconformistas, porém, principalmente as espécies estuarinas, são capazes de regulação osmótica e iônica através da reabsorção de substâncias ao longo do nefridioduto. Os poliquetos são animais amoniotéticos, ou seja, excretam principalmente amônia.

2.3.4 SISTEMA NERVOSO E ÓRGÃOS DOS SENTIDOS.

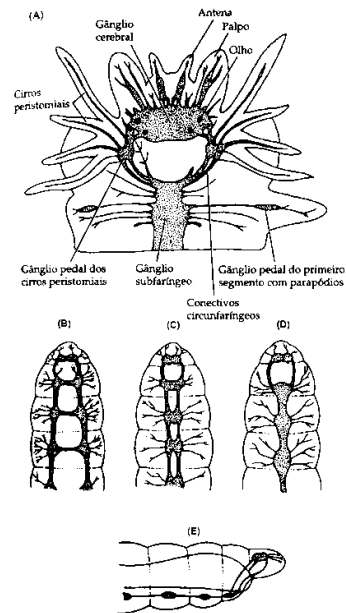
O sistema nervoso dos poliquetos segue o plano básico dos Articulata, com a presença de um gânglio cerebral dorsal localizado anteriormente, no caso no prostômio, um par de anéis circum-enterícos (em volta da faringe ou esôfago), ligados a um par de gânglios subentéricos e um par de cordões nervosos longitudinais que apresentam um par de gânglios em cada segmento. Há uma tendência evolutiva de fusão dos cordões nervosos longitudinais. Desse modo, os cordões longitudinais podem estar separados até totalmente unidos, formando um único cordão em diferentes espécies de poliquetos (Fig. 21).

O gânglio cerebral inerva as antenas, tentáculos, palpos, olhos e o trato digestório, anterior como faringe. Os gânglios segmentares inervam os parapódios e o intestino.

Como animais de simetria bilateral, há uma concentração de órgãos sensoriais na região anterior do corpo. Além de inúmeros receptores sensoriais, sensíveis ao toque e quimiorreceptores localizados principalmente na região anterior e/ou nos parapódios, os poliquetos podem apresentar órgãos nucais, olhos e estatocistos, localizados no prostômio (Fig. 22).

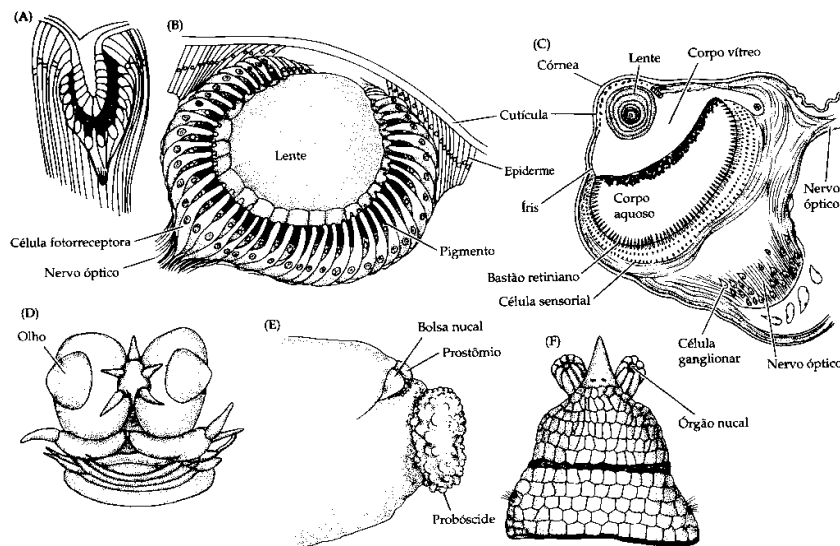
Os órgãos nucais são formados um par de fendas contendo cílios eversíveis que provavelmente funcionam como quimiorreceptores, ou seja, suas terminações nervosas são estimuladas por substâncias químicas dissolvidas na água, desde variações de pH até presas e alimento em potencial.

Figura 21 - A, Gânglio cerebral e nervos de *Nereis*. B, C e D, Fusão de cordões e gânglios em espécies diferentes. E, Vista lateral esquemática do sistema nervoso.



Fonte: Modificado de Brusca & Brusca, 2007

Figura 22 - A, Olho simples de Chaetopteridae. B, Olho lenticulado de Nereidae. C e D, Olho complexo e região anterior do corpo de *Vanadis*, respectivamente. E e F, Órgãos nucais de *Arenicola* e *Notomastus*, respectivamente.



Fonte: A, B e E, segundo Favel et al., 1959; C, D segundo Herman & Eakin, 1974; F, segundo Barnes, 1980, modificados de Brusca & Brusca, 2007

Os olhos variam desde manchas oclares, olhos simples diretos (com as terminações das células fotorreceptoras diretamente voltadas para a fonte luminosa) até olhos mais complexos contendo lentes presentes em poliquetos pelágicos. Os olhos mais simples percebem a presença ou ausência de luz, por exemplo, possibilitando aos poliquetos se esconderem durante

aproximação de predador em potencial. Os olhos mais complexos provavelmente possuem a capacidade de formar imagens (Figs. 22B e C).

Estatocistos são órgãos georreceptores formados por uma bolsa contendo uma pedra de calcário (estatolito) ou grãos de areia que, devido à ação da gravidade, informam ao animal sua posição no espaço.

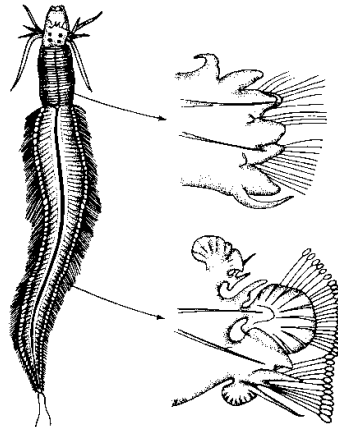
2.3.5 REPRODUÇÃO

Quanto à reprodução, os poliquetos são, em sua maioria, dióicos. Associada à grande capacidade de regeneração dos poliquetos, pode ocorrer reprodução assexuada por brotamento e fissão múltipla ou binária.

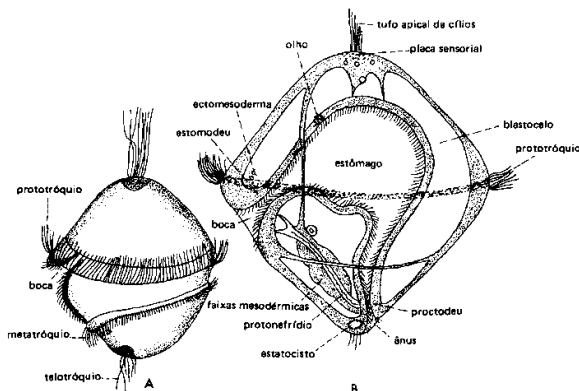
De modo geral, os poliquetos possuem gônadas pouco diferenciadas (praticamente uma massa de células sem formar tecidos definidos) que liberam os gametas no celoma. Via de regra, os gametas são liberados através dos nefrídios, celomodutos, ou por ruptura da parede do corpo. Algumas espécies possuem gonodutos diferenciados.

Um fenômeno interessante que ocorre nos poliquetos é a enxameagem e epitoquia. Associada com as fases da lua no início do verão, muitas espécies de poliquetos cavadores, tubícolas e algumas espécies epibentônicas desenvolvem os parapódios, geralmente da região anterior do corpo, e migram em conjunto durante o crepúsculo para a superfície do mar. As formas modificadas para a reprodução são chamadas epítocas e as formas não modificadas de átocas (Fig. 23). Os gametas são liberados na água e, após a formação do zigoto, desenvolve-se uma larva do tipo trocófora (de troco + fora + que possui cílios) (Fig. 24). Essa larva, após algumas semanas de vida planctônica, migra para o fundo mar e sofre metamorfose produzindo os segmentos, parapódios e outros apêndices dos poliquetos adultos.

Figura 23 - Forma epítoca de um Nereidae. Note o dimorfismo dos parapódios.



Fonte: Modificado de Fauvel et al., 1959, de Brusca & Brusca, 2007

Figura 24 - Trocófora, vista externa (A) e em corte (B).

Fonte: Modificado de A, segundo Dawydoff e B, segundo Shearer, modificados de Barnes, 1984

2.4 CLASSE CLITELLATA

2.4.1 SUBCLASSE OLIGOCHAETA

Os oligoquetos são animais bem conhecidos através das minhocas terrestres, porém existem inúmeras espécies de água doce e algumas marinhas. Possuem cerca de 6.000 espécies descritas, cuja característica principal é a presença de um clitelo, associado à reprodução (Fig. 26C). Essa característica fez com que os oligoquetos fossem agrupados juntamente com as sanguessugas em um táxon denominado Clitellata.

De modo geral, o tamanho do corpo dos oligoquetos é semelhante ao dos poliquetos, porém alcançam extremos maiores, como uma espécie australiana que pode chegar a 3 metros de comprimento e suas cerdas são curtas e enfileiradas (Fig. 25).

O celoma e os septos entre os segmentos são bem desenvolvidos nos oligoquetos funcionando como um esqueleto hidrostático durante a locomoção. A alternância de contrações da musculatura longitudinal e circular, associada à protração das cerdas, e à compartimentação das cavidades celômicas, propicia um grande controle da pressão hidrostática em cada segmento do corpo e uma grande habilidade para cavar e se locomover.

2.4.1.1 Alimentação

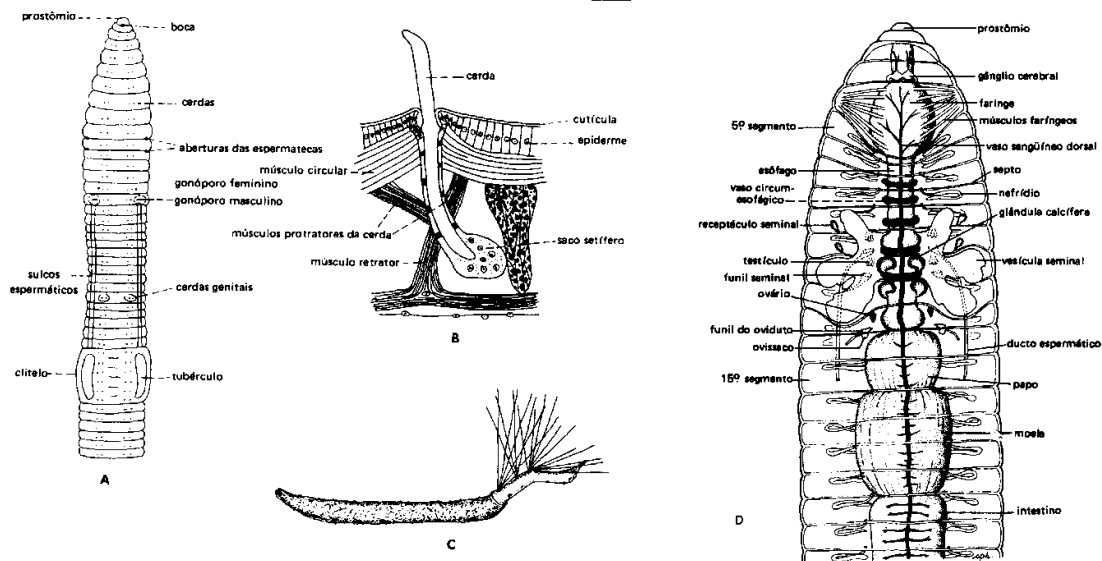
A maioria dos oligoquetos são comedores de depósitos (matéria orgânica em decomposição depositada na superfície do substrato) alimentando-se basicamente de detritos com auxílio da faringe muscular sugadora. Além da matéria orgânica ingerida juntamente com a terra, também são digeridos e de grande importância nutritiva os microorganismos decompositores presentes no solo, como bactérias e fungos.

O sistema digestório dos oligoquetos é basicamente um tubo reto apresentando algumas especializações na região anterior (Fig. 25D). A boca leva a uma cavidade bucal seguida por uma faringe muscular e pelo esôfago. Frequentemente, há uma dilatação, o papo, que serve como local de armazenamento do alimento. A seguir há uma moela revestida por cutícula e de paredes musculosas que serve para triturar os alimentos.

Pode haver um ou dois pares de glândulas calcíferas, que retiram da corrente sanguínea o excesso de cálcio ingerido do solo e excretam-no sob a forma de calcita através do trato digestório. Por ser quimicamente estável, a calcita é eliminada junto com as fezes sem ser absorvida ao longo do intestino. As glândulas calcíferas também podem regular o pH do sangue

controlando os níveis de cálcio e carbonato. Deve-se lembrar que em animais que ingerem uma quantidade muito grande de solo diariamente, essa glândula tem um papel muito importante em sua adaptação nesse habitat e tipo de alimentação.

Figura 25 - A, Vista antero-ventral de *Lumbricus terrestris*. B, Parede do corpo de *Pheretima*. C, Oligoqueto de água-doce (Naididae). D, Vista dorsal de *Lumbricus terrestris*.



Fonte: Modificado de Barnes, 1984

O restante do tubo digestório é denominado intestino e apresenta uma região anterior com função mais secretora e uma posterior mais voltada à absorção dos nutrientes. A região secretora apresenta glândulas produtoras de carboidrases, proteases, celulase e quitinase. A digestão é principalmente extracelular. Em espécies terrestres, a superfície de absorção é grandemente aumentada pela presença de uma dobra dorsal do intestino, denominada tiflosole (Fig. 26D).

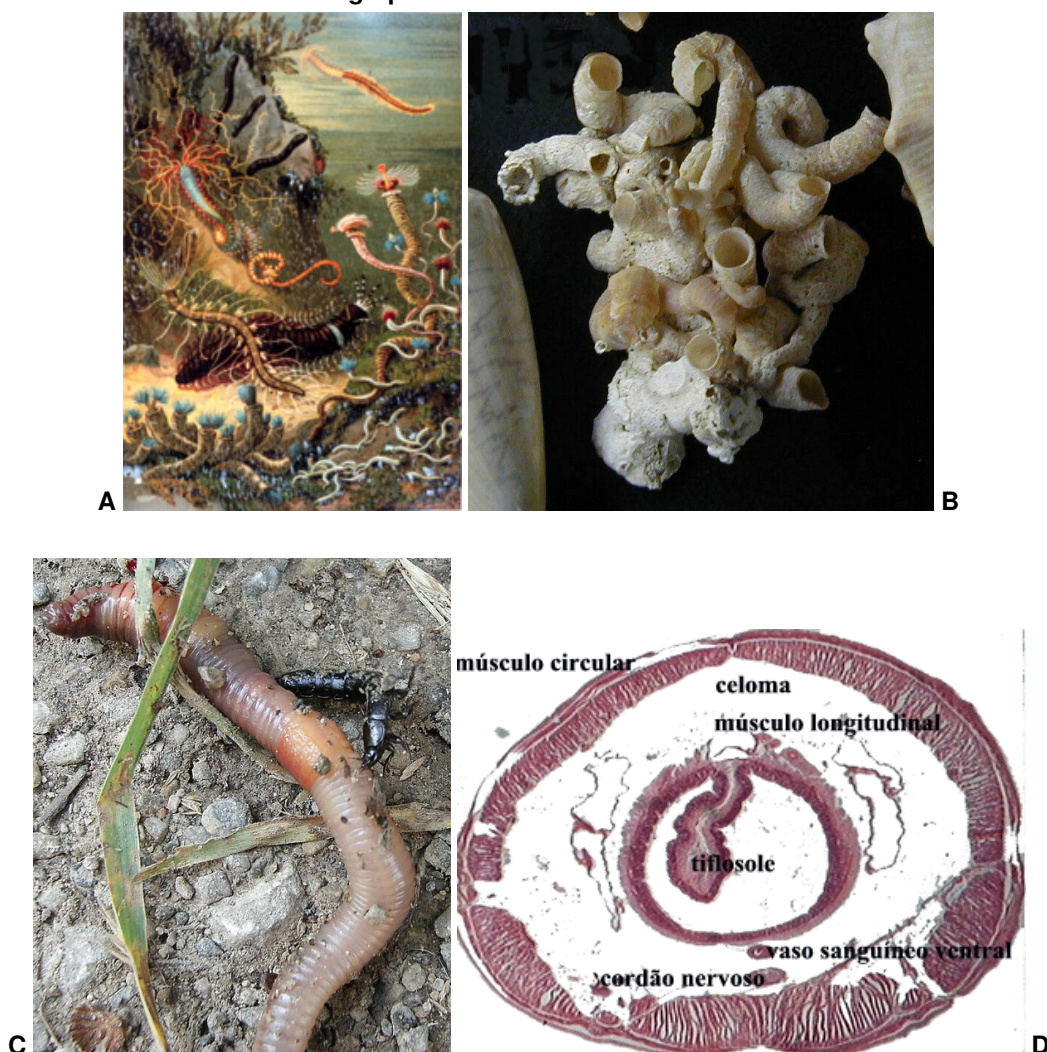
Muitas espécies apresentam um conjunto de células frouxamente associadas chamado de tecido cloragógeno, localizado dentro do celoma, mas apoiado sobre a região dorsal do intestino. Esse tecido está associado com o metabolismo intermediário, como síntese e armazenamento de glicogênio e lipídios e desaminação de proteínas. O nome desse tecido está relacionado a sua coloração amarelo-esverdeada devido ao acúmulo de lipídios.

2.4.1.2 Circulação e Trocas Gasosas

O sistema cardiovascular dos oligoquetos é semelhante ao dos poliquetos, porém nas espécies conhecidas o sangue sempre circula dentro de vasos. O vaso dorsal tem grande capacidade de contração, devido à presença de músculos circulares, e válvulas que garantem um fluxo em uma única direção. Além disso, existem dois a cinco pares de vasos dorsoventrais circum-esofágicos que também ajudam na propulsão sanguínea.

A maioria dos oligoquetos possui hemoglobina dissolvida no plasma. Umas poucas espécies de água doce apresentam expansões laterais da parede do corpo que funcionam como brânquias, porém a maior parte das trocas gasosas ocorre pela superfície do corpo. Glândulas de muco ou celomodutos mantêm a superfície úmida facilitando as trocas e animais de porte maior podem apresentar uma rede de capilares epidérmicos.

Figura 26 - A, Diversidade de poliquetos marinhos, do livro Das Meer de M. J. Schleiden (1804–1881). B, Tubos calcários construídos por poliquetos. C, Minhoca *Lumbricus terrestris* sendo atacada por um besouro estafilínídeo. Note o clitelo bem desenvolvido. D, corte transversal de oligoqueto destacando a tiflosole.



Fonte: A, <http://en.wikipedia.org/wiki/Annelid>

B, <http://www.nucleodeaprendizagem.com.br/tubopoliqueta.jpg>

C, <http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Staphylinus.olens.vs.lumbricus.terrestris.jpg>

D, <http://www.curlygirl.no.sapo.pt/imagens/minhocacorte.gif>

2.4.1.3 Excreção

O sistema urinário dos oligoquetos é semelhante ao dos poliquetos. Uma modificação secundária existente é a disposição do nefrostômio em um segmento e o nefridióporo no segmento seguinte, consequentemente o nefridioduto atravessa o septo. Esse arranjo pode estar associado às diferenças na concentração de solutos, facilitando o controle osmótico e o balanço de sais. A entrada de materiais é parcialmente não seletiva nas espécies com nefrostômios abertos, e parcialmente seletiva nas regiões de contato do nefridioduto com vasos sanguíneos. Grande quantidade de substâncias são reabsorvidas ao longo do nefridioduto, principalmente em sua região distal proporcionando o controle osmótico e o balanço de sais. Embora os oligoquetos de água doce sejam amoniotéticos, os terrestres são, pelo menos parcialmente, ureotéticos.

2.4.1.4 Sistema nervoso e órgãos dos sentidos.

O sistema nervoso dos oligoquetos segue o plano básico dos Articulata, com a presença de um gânglio cerebral dorsal localizado anteriormente, ligado a um par de anéis circum-entéricos (em volta da faringe ou esôfago) que se conectam com um gânglio subentérico e um par de cordões nervosos longitudinais ventrais que apresentam um par de gânglios em cada segmento. Devido à redução da “cabeça”, o gânglio cerebral não está localizado no prostômio, mas no segundo ou terceiro segmento. Os cordões longitudinais estão quase sempre fundidos e podem apresentar fibras nervosas gigantes como nos poliquetos.

O gânglio cerebral apresenta diversos nervos prostomiais dirigidos ao prostômio, geralmente de função sensorial. Assim como nos poliquetos, o gânglio subentérico é o centro de controle motor dos movimentos corporais. O estímulo inicial para os movimentos parece começar nesse gânglio. Caso o gânglio subentérico seja removido, o movimento cessa, enquanto a remoção do gânglio cerebral não afeta os movimentos do corpo, porém o animal para de responder aos estímulos externos.

Os órgãos sensoriais estão organizados em estruturas chamadas genericamente de órgãos sensoriais epiteliais. Essas estruturas podem ser terminações nervosas simples distribuídas pela epiderme (como os fotorreceptores) ou agrupamentos de células em pequenos tubérculos. Várias funções como sensibilidade tátil e quimiorrecepção parecem estar associadas a essas estruturas sensoriais. Os oligoquetos são sensíveis às mudanças de pH e geralmente são fototáteis negativos.

2.4.1.5 Reprodução

A capacidade de regeneração varia entre as espécies, porém muitas espécies conseguem regenerar qualquer parte do corpo. Entretanto, outras espécies regeneram mais facilmente os segmentos posteriores que os anteriores.

A maioria dos oligoquetos de água doce apresenta reprodução assexuada por fissão, múltipla ou binária, ou por brotamento. Algumas espécies apresentam alternância sazonal de reprodução assexuada e sexuada, reproduzindo-se assexuadamente da primavera até o meio do verão e depois sexuadamente no final do verão.

Os clitelados (oligoquetos e hirudinóideos) apresentam estratégias reprodutivas muito diferentes dos poliquetos. Os oligoquetos são monícos (= hermafroditas), apresentando gônadas e gonodutos bem definidos. As gônadas e estruturas associadas do sistema genital estão localizadas em segmentos definidos, servindo inclusive para a classificação e separação de famílias do grupo. O sistema masculino inclui um ou dois pares de testículos localizados no interior de estruturas celômicas modificadas, denominadas vesículas seminais. As vesículas seminais (um a três pares) armazenam os espermatozóides que são liberados através dos dutos espermáticos pareados (= canais deferentes) até os gonóporos masculinos (Fig. 25).

O sistema feminino consiste em um par de ovários, localizado atrás do sistema masculino. Os óvulos são liberados na cavidade celômica, entram nos ovidutos através de um funil ciliado e são transportados até o gonóporo feminino.

Além disso, a maioria dos oligoquetos possui um a três pares de spermatecas (= receptáculos seminais), localizadas anteriormente ao sistema masculino que se abrem independentemente ao exterior.

Normalmente, a fecundação cruzada é a regra. Os indivíduos no período reprodutivo são atraídos através de feromônios e aderem suas regiões ventrais com o auxílio de muco. Durante a cópula, cada animal se posiciona com a região anterior voltada para a região posterior do outro e

os pares de gonóporos dos sistemas masculinos injetam sêmen nos primeiros pares de espermatecas de cada indivíduo. Após a transferência dos espermatozóides, os indivíduos se separam e o clitelo começa a produzir o casulo. As paredes do clitelo contêm glândulas que, além de muco e da parede do casulo, produzem grande quantidade de albumina que servirá como nutriente para os embriões.

Através de contrações bruscas da musculatura longitudinal, o casulo vai sendo deslocado para a região anterior do corpo. Ao passar pelo gonóporo feminino, os óvulos são injetados no casulo, ocorrendo o mesmo com o sêmen quando o casulo atravessa a região das espermatecas. Portanto, a fecundação é externa. Cada casulo pode conter de 1 a 20 ovos e, após alguns dias ou meses, dependendo das condições ambientais, eclodem minhocas jovens, ou seja, o desenvolvimento é direto.

2.4.2 SUBCLASSE HIRUDINOIDEA

A maioria das cerca de 500 espécies de hirudinóideos são sanguessugas, portanto ectoparasitas, embora existam espécies predadoras e algumas poucas espécies detritívoras no grupo. Ocorrem principalmente em água doce, mas existem espécies marinhas e restritas a ambientes terrestres úmidos. Seu tamanho varia entre 0,5 a 2 cm, porém existe uma espécie amazônica com até 45 cm de comprimento. Com exceção de uma única espécie, *Acanthobdella peledina*, os hirudinóideos apresentam uma ventosa anterior e outra posterior, não possuem cerdas e seu corpo possui um número fixo de 34 segmentos (Fig. 27). Externamente cada segmento apresenta anelações superficiais que mascaram a segmentação verdadeira e seu corpo é achatado dorsoventralmente, provavelmente uma adaptação ao hábito ectoparasita.

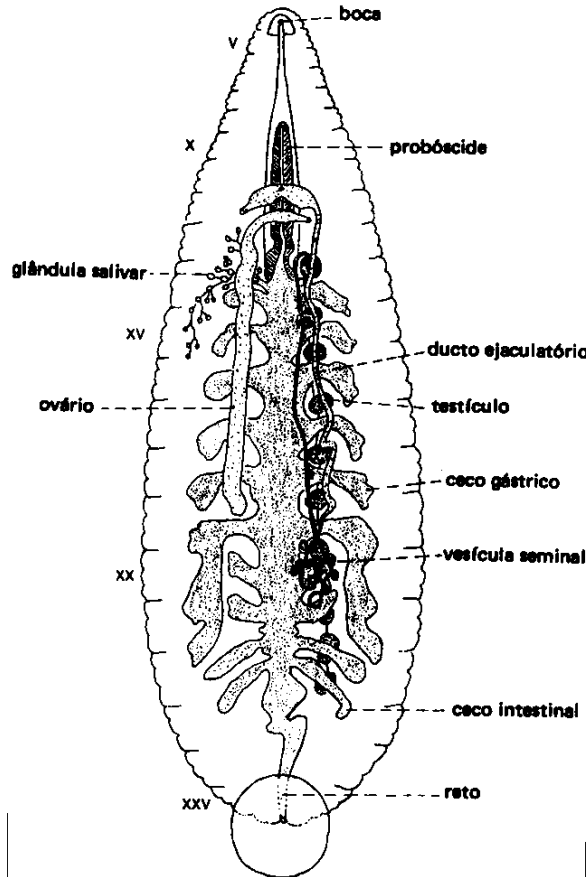
2.4.2.1 Locomoção

As sanguessugas não cavam e, sim, se movem sobre o substrato. A redução do celoma a um sistema de canais, sem septos segmentares, impossibilita o seu uso como esqueleto hidrostático como em muitos poliquetos e nos oligoquetos. A locomoção se inicia com a fixação da ventosa posterior, seguida pela contração da musculatura circular, que causa o alongamento do animal, e posterior fixação da ventosa anterior. Em seguida, a ventosa posterior é solta e ocorre a contração da musculatura longitudinal que desloca o animal para frente. Esse tipo de locomoção é conhecido como mede-palmos.

2.4.2.2 Alimentação

O sistema digestório dos hirudinóideos, assim como outros anelídeos, tem uma região anterior estomodeal (derivada da ectoderme), uma região mediana de origem endodérmica e uma curta região posterior proctodeal. O estomodeu inclui a boca, no meio da ventosa anterior, mandíbulas, probóscide, faringe e esôfago. Existem glândulas salivares que secretam hirudina, um eficiente anticoagulante, e substâncias anestésicas e vasodilatadores (Fig. 27). A sanguessuga *Hirudo medicinalis* ainda é usada hoje em dia para redução de hematomas e para evitar a formação de cicatrizes pós-cirúrgicas.

Figura 27 - Vista dorsal de hirudinóideo *Glossophonia complanata*.



Fonte: Modificado de Harding & Moore de Barnes, 1984

O estômago de origem endodérmica apresenta numerosos cecos gástricos que possibilitam a ingestão de quantidades de alimento de até 10 vezes o próprio peso do animal. Não se conhece plenamente o processo de digestão, mas supõe-se que a presença apenas de exopeptidases contribua para a digestão lenta. Algumas espécies podem se alimentar apenas 3 a 4 vezes por ano, fazendo a digestão do sangue ingerido nesse longo intervalo de tempo.

2.4.2.3 Circulação e Trocas Gasosas

Provavelmente, em associação com o aparecimento de ventosas, e consequente modificação da locomoção, o celoma sofreu grande redução sendo invadido por tecido conjuntivo e ficando restrito a canais celômicos associados com os antigos vasos sanguíneos. Em alguns hirudinóideos esse sistema hemocelômico perdeu os vasos sanguíneos, restando apenas os canais celômicos, responsáveis pelo transporte e circulação de substâncias.

Algumas espécies possuem hemoglobina dissolvida no plasma que auxilia no transporte de oxigênio e poucas espécies de água doce apresentam brânquias.

2.4.2.4 Excreção

Embora os nefrídios dos hirudinóideos sejam derivados de metanefrídios, eles são estruturalmente diferentes. Os nefrídios de sanguessugas estão distribuídos aos pares ao longo dos segmentos, porém estão ausentes em diversos segmentos da região anterior e posterior do corpo. Os nefrídios estão associados aos canais hemocelômicos, provavelmente em decorrência

da redução do celoma e perda dos septos. Os nefrostômios são funis ciliados, porém pode haver vários nefrostômios agrupados em estruturas denominadas órgãos ciliados. Cada nefrostômio conduz a uma cápsula nefridial de fundo cego conectada ao nefridioduto. O nefridioduto é formado por uma única fileira de células contendo um canal intracelular. Tal arranjo sugere uma grande capacidade de reabsorção e seletividade principalmente devido à associação do sistema urinário com o fluido sanguíneo. Os hirudinóideos são animais amoniotéticos.

2.4.2.5 Reprodução

Até onde se sabe, os hirudinóideos não apresentam reprodução assexuada (Brusca & Brusca, 2007).

Os hirudinóideos são hermafroditas e seu sistema reprodutor é complexo e semelhante ao dos oligoquetos. Apresentam 5 a 10 pares de testículos e um par de ovários. As espécies da família Arhynchobdellae possuem um pênis eversível e durante a cópula os espermatozoides podem ser inseridos diretamente no gonóporo feminino. As espécies da família Rhynchobdellae produzem espermatóforos (grupos de espermatozoides envolvidos por uma membrana) que são injetados diretamente na região do clitelo do parceiro (impregnação hipodérmica). Os espermatozoides atravessam os tecidos e migram até os ovários pelos canais e seios celômicos. A formação dos casulos é semelhante aos oligoquetos, porém durante o seu deslocamento pelo corpo da sanguessuga são injetados zigotos ou embriões jovens em seu interior ao invés de gametas. O desenvolvimento é direto.

AREGAÇANDO AS MANGAS!!!



- Descreva o funcionamento do esqueleto hidrostático.
- Compare o desenvolvimento do celoma em cada um dos três grupos de anelídeos (Polychaeta, Oligochaeta e Hirudinoidea), relacionando o seu desenvolvimento e sua utilização como esqueleto hidrostático com as estruturas locomotoras.
- Descreva a reprodução dos Polychaeta e Clitellata e destaque as características mais primitivas observadas nos poliquetos.

UNIDADE 3

FILO ARTHROPODA: Introdução e Trilobitomorpha

3.1 INTRODUÇÃO

Muitos artrópodes são espécies comuns e familiares como as aranhas, escorpiões, caranguejos, camarões, insetos, lacraias, imbuás e centopeias, entre uma vasta gama de animais segmentados que apresentam exoesqueleto e apêndices articulados (Fig. 28). Cerca de 85% de todas as espécies animais conhecidas são artrópodes. Apesar de existirem cerca de 1.100.000 espécies descritas, alguns entomólogos acreditam que existam mais de 30 milhões de espécies de insetos (hexápodes) a serem descobertas. Sua enorme diversidade adaptativa, associada à presença de um exoesqueleto rígido e segmentado, possibilitou sua sobrevivência em praticamente todos os ambientes. Frequentemente, são dominantes em habitats marinhos, de água doce, terrestres e aéreos. Artrópodes são animais triblásticos, bilaterais, protostômios e segmentados interna e externamente.

Os artrópodes surgiram nos antigos mares do Pré-cambriano há mais de 600 milhões de anos. Os artrópodes e anelídeos, juntamente com os onicóforos, têm sido incluídos em um único táxon, os Articulata, porque provavelmente descendem de um ancestral comum metamerizado (segmentos contendo celoma). As principais sinapomorfias entre esses animais seriam a metamerização do corpo, a organização geral do sistema nervoso, e o desenvolvimento embrionário, incluindo a origem dos segmentos do corpo de uma zona teloblástica (do grego *télos* = fim, posterior + *blástos* = broto, embrião). Todavia, outros autores agrupam os anelídeos com os moluscos e outros filos em um táxon chamado Spiralia, enquanto os artrópodes são agrupados em outro táxon, juntamente com onicóforos, tardígrados, nemátodos etc, os Ecdysozoa (por exemplo, ver Nielsen, 2012). Nesse caso, a metameria é considerada como tendo aparecido independentemente em cada um desses dois táxons.

De qualquer modo, a linhagem que originou os artrópodes apresentou, como diferença principal, o aparecimento de um exoesqueleto quitinoso rígido, também denominado cutícula.

O aparecimento do exoesqueleto quitinoso rígido é considerado como o principal fator na irradiação adaptativa dos artrópodes, também conhecido como artropodização. Imagine um animal como um anelídeo de corpo mole que passou a estar envolvido por uma armadura rígida. Nitidamente, essa armadura além de fornecer proteção contra predadores e variações ambientais, como temperatura, pH etc., aparentemente levou ao aparecimento de mudanças relacionadas à locomoção e necessidades fisiológicas desses animais. Desse modo, os artrópodes apresentam músculos estriados em feixes (e não mais em camadas circular e longitudinal como os anelídeos) que se prendem no exoesqueleto, um celoma reduzido e uma hemocele aberta, além de apêndices articulados. Por outro lado, a armadura dificulta o crescimento, surgindo a necessidade de o animal trocar ou mudar de exoesqueleto (ecdise) à medida que seu corpo aumenta de tamanho. Durante a muda os artrópodes ficam mais vulneráveis à ação dos predadores, porém o enorme sucesso do grupo revela que a artropodização foi um evento muito bem sucedido no curso da evolução.

No artrópode ancestral, todos os segmentos e seus apêndices eram similares ou idênticos em estrutura, forma e função, uma condição conhecida como homonomia.

Durante a evolução, o corpo dos artrópodes apresentou uma tendência à diferenciação dos apêndices (heteronomia), redução do número e fusão de segmentos e tagmose. Tagmose é a

organização dos segmentos em regiões que apresentam estrutura e função. Cada grupo de segmentos semelhantes forma um tagma. A tagmose mais simples e inicial foi a divisão do corpo em uma cabeça, de posição anterior, e um tronco, de posição posterior. Essa condição inicial dos artrópodes foi modificada na maioria dos táxons modernos e o tronco foi dividido em tórax e abdome, perfazendo um total de três tagmas. Entretanto, alguns grupos, como, por exemplo, os crustáceos, podem apresentar grande variação no número de tagmas.

3.2 PAREDE DO CORPO E EXOESQUELETO (CUTÍCULA)

O exoesqueleto, ou cutícula, é uma característica que define os artrópodes e sua presença resultou em efeitos profundos na anatomia, fisiologia, ecologia e comportamento desses animais. A cutícula é composta de proteínas e polímeros de α -quitina. A quitina é um polissacarídeo formado por monômeros repetidos de N-acetilglicosamina que é composta de glicosamina, uma molécula de glicose com um grupo amina.

Em condições naturais, a cutícula é macia e flexível, porém pode ser endurecida. Esse endurecimento ocorre por esclerotização ou mineralização. A esclerotização ocorre por meio de uma reação química conhecida como tanagem, que endurece e escurece a cutícula através da formação de ligações cruzadas covalentes entre moléculas de proteína após a liberação de fenóis. A cutícula também pode ser endurecida por incorporação de sais de cálcio, um processo denominado mineralização. A esclerotização ocorre em todos os artrópodes e é o único processo de endurecimento de quelicerados e hexápodes. Nos crustáceos e diplópodes, a esclerotização pode ser complementada com mineralização.

A cutícula de cada segmento do corpo é dividida em quatro regiões principais, articuladas entre si e entre cada segmento. Os quatro escleritos que compõem cada segmento são um tergito (dorsal), dois pleuritos (laterais) e um esternito (ventral). Primitivamente, cada segmento do corpo apresenta os quatro escleritos, porém esse padrão pode ser modificado através da fusão, subdivisão ou perda de escleritos. Entre dois escleritos há uma articulação que frequentemente é flexível graças à presença de uma proteína elástica chamada resilina.

O exoesqueleto é secretado pela epiderme localizada logo abaixo (por isso é chamada de hipoderme por muitos morfologistas) e apresenta camadas de composição química e função distintas. Basicamente, existem duas camadas: a epicutícula, mais fina e externa, e a procutícula, mais grossa e interna. A epicutícula é uma camada fina e complexa, formada por proteínas, lipoproteínas, lipídios e, às vezes, cera, mas sem quitina. Nos insetos e aracnídeos terrestres, a epicutícula inclui uma camada mais externa de cera que a torna impermeável à água e gases. A cera é secretada por células glandulares localizadas na ou próximo à epiderme e levada até a superfície através de dutos. Em ambientes secos, a cera protege o organismo contra a perda de água e, na água doce, restringe a entrada de água no organismo por osmose. Nos locais de trocas de substâncias como gases e excretas, a epicutícula é fina e a camada de cera está ausente. A procutícula é composta por proteína e quitina ligadas entre si e formando uma glicoproteína complexa. Essa camada é muito mais espessa que a epicutícula e é a principal responsável pela resistência do exoesqueleto. A procutícula é dividida em uma camada mais externa, a exocutícula, e uma camada mais interna, a endocutícula. Normalmente, a exocutícula apresenta maior quantidade de proteínas e sofre o processo de tanagem, responsável por sua esclerotização (Fig. 29).

Figura 28 - A, Lagosta. B, Borboleta *Morpho*. C, Exúvia de cigarra. D, Caranguejo ermitão (*Paguro*). E, Espécie de vaga-lume (Coleoptera). F, Imbuá com glândulas repugnatórias (Diplopoda). G, cigarra (Hemiptera). H Bicho-folha (Orthoptera). I, Traquéias associadas com tecidos do sistema digestório de barata.



A



B



C



D



E



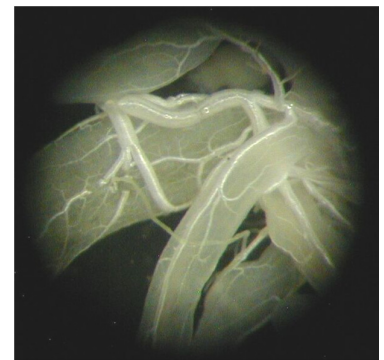
F



G



H



I

Fontes: A, <http://www.nucleodeaprendizagem.com.br/lagosta.jpg>

B, <http://en.wikipedia.org/wiki/Morpho>

C, <http://www.nucleodeaprendizagem.com.br/exuvia.jpg>

D, <http://www.nucleodeaprendizagem.com.br/paguro2.jpg>

E, http://pt.wiktionary.org/wiki/Ficheiro:Lampyris_noctiluca.jpg

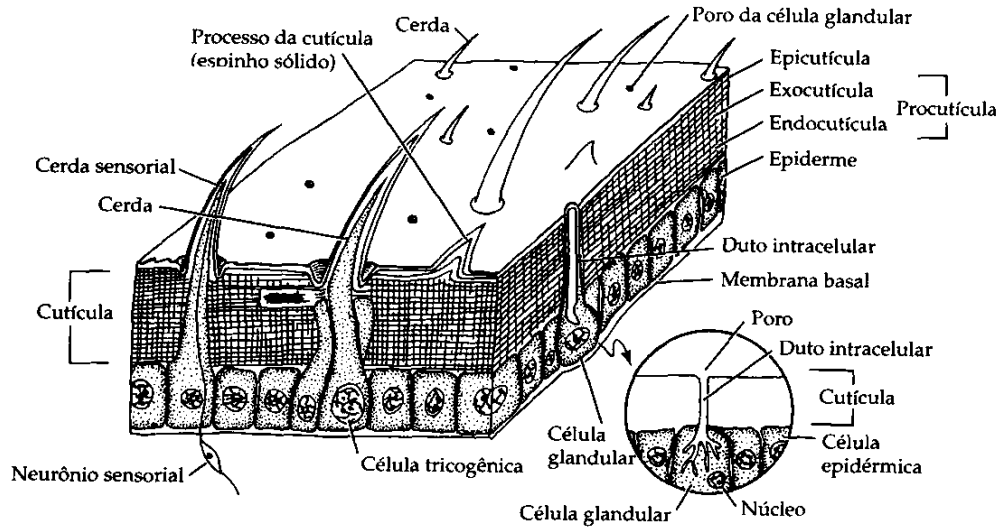
F, <http://www.nucleodeaprendizagem.com.br/diplopode.jpg>

G, <http://www.nucleodeaprendizagem.com.br/homoptera.jpg>

H, <http://en.wikipedia.org/wiki/File:LeafInsect.jpg>

I, <http://www.nucleodeaprendizagem.com.br/traqueias1.jpg>

Figura 29 - Cutícula (exoesqueleto) de um inseto. À direita, embaixo, detalhe de um poro cuticular e uma glândula unicelular.



Fonte: Modificado de Brusca & Brusca, 2007

Como a cutícula é secretada pela epiderme, ela cobre toda a superfície externa do corpo, assim como a superfície das estruturas que se estendem para dentro do corpo. As estruturas internas derivadas de invaginações da ectoderme (que origina a epiderme do adulto) como as partes anterior e posterior do tubo digestivo (estomodeu e proctodeu) e as traqueias, por exemplo, são revestidas por exoesqueleto, o qual deve ser trocado a cada muda.

Por sua rigidez, o exoesqueleto dos artrópodes precisa ser trocado à medida que o animal cresce. Esse processo é chamado de muda, ou ecdise. Após um período de intermuda, em que o animal está realizando suas atividades fisiológicas e comportamentais normais diárias, como busca de alimento e alimentação, excreção, respiração etc., o indivíduo atinge um tamanho em que se torna necessária a troca da cutícula por um exoesqueleto maior. O animal entra então na fase de pré-muda na qual será produzida a maior parte da nova cutícula. Durante a pré-muda, o animal não se alimenta e utiliza as reservas de alimento acumuladas na intermuda. Inicialmente, a epiderme secreta uma nova epicutícula e libera o líquido exuvial (ou de muda) entre a nova epicutícula e a cutícula velha. O líquido exuvial é uma mistura de quitinases e proteases que separa a cutícula velha da cutícula nova e reabsorve os açúcares e aminoácidos resultantes da digestão da endocutícula velha. A nova epicutícula protege a epiderme da ação das enzimas digestivas. Simultaneamente, uma nova procutícula é secretada logo abaixo da nova epicutícula. Nesse momento, o animal está coberto por dois exoesqueletos, o novo e o velho. A muda (ou ecdise) é o momento em que ocorre a eliminação do exoesqueleto velho. Apesar de rápida, é delicada e perigosa, por isso geralmente ocorre em locais abrigados e à noite. Logo atrás da cabeça há uma zona de fratura por onde o animal inicia a saída do exoesqueleto antigo. Após a muda, o animal ingere água e/ou ar, dilatando seu corpo, ao mesmo tempo em que libera fenóis na porção mais distal da procutícula. Os fenóis são responsáveis pela esclerotização da parte externa da procutícula, diferenciando-se em exocutícula e endocutícula. Após o enrijecimento do exoesqueleto, o animal libera o excesso de água e ar ingeridos o que produz um espaço disponível para o crescimento no período intermuda (Fig. 30).

O exoesqueleto antigo é chamado de exúvia e contém, além da superfície externa, as porções anterior e posterior do trato digestório, assim como as traqueias ou pulmões dos insetos e aracnídeos (Fig. 28C).

O processo de muda é complexo e controlado por hormônios como a ecdisona e hormônio juvenil. Alguns crustáceos sofrem mudas ao longo de toda a vida, embora a duração da fase de intermuda aumente com a idade, enquanto os insetos apresentam número fixo de mudas.

3.3 MUSCULATURA, LOCOMOÇÃO E APÊNDICES

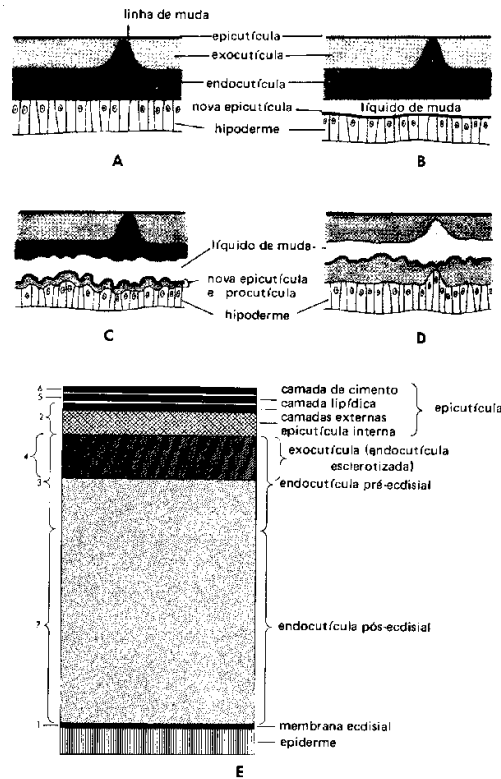
Um das grandes novidades evolutivas do aparecimento do exoesqueleto foi a possibilidade dos músculos se apoiarem na cutícula. Ao mesmo tempo, o exoesqueleto rígido impossibilita a locomoção através de um esqueleto hidrostático. Desse modo, o celoma sofreu enorme redução, restringindo-se às gônadas e nefrídios e a musculatura está organizada em feixes em vez de camadas como nos anelídeos (Fig. 31A, B). Além de feixes de músculos longitudinais, existem músculos dorsoventrais e oblíquos enquanto a musculatura circular é praticamente restrita aos vasos sanguíneos e tratos digestórios.

Diferentemente dos anelídeos, os artrópodes apresentam músculos intrínsecos nos apêndices articulados (que dá nome ao grupo, de arthros = articulado e podos = pés) que são segmentados (Fig. 31B). Para evitar confusão com os segmentos do corpo, os segmentos dos apêndices são denominados artículos. Grande parte da evolução dos artrópodes está associada à diferenciação dos apêndices. A presença de um exoesqueleto e os apêndices articulados permitiram aos artrópodes a evolução de inúmeros modos de locomoção, captura de alimento e, conseqüentemente, diferentes tipos de alimentação não realizados pelos outros metazoários.

Primitivamente, os apêndices dos artrópodes apresentam dois grupos de artículos: o grupo mais basal (protopodito) e o grupo mais apical (telopodito) (Fig. 32). O protopodito geralmente está dividido em dois artículos: a coxa (coxopodito) e a base (basipodito). A partir da base, aparecem dois lobos: lateralmente, o exópodo (= exopodito) e medianamente, o endópodo (= endopodito). Além do endópodo e do exópodo, podem existir outros ramos. Frequentemente, os exópodos dos crustáceos estão modificados em brânquias, muitas vezes chamados de epipoditos. O apêndice unirreme dos quelicerados e traqueados modernos provavelmente surgiu a partir desse padrão ancestral através da perda do exópodo.

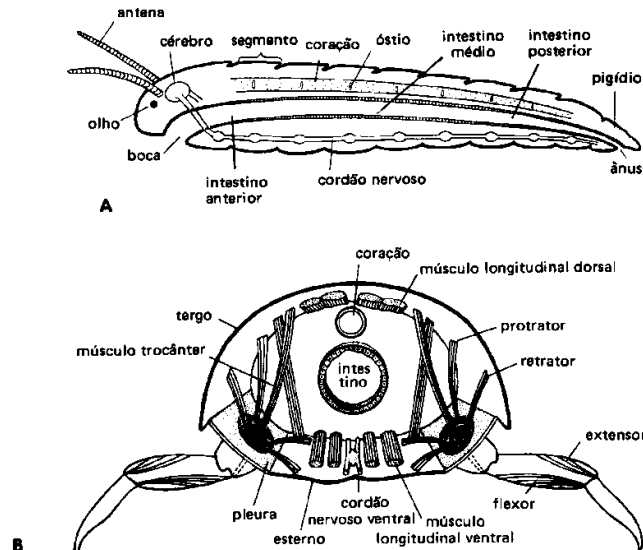
Recentemente, foi descoberto que o desenvolvimento dos apêndices é controlado por genes reguladores denominados genes homeobox (Hox). Os genes Hox determinam quais segmentos do corpo dos artrópodes irão formar apêndices, assim como sua forma ou tipo morfofuncional. Esses genes ajudam a explicar a enorme diversidade morfofuncional que aparentemente evoluiu através de pequenas variações em genes reguladores. Revelam também que apesar dessa riqueza de formas e tipos os apêndices dos artrópodes evoluíram a partir de um plano básico comum determinado por mecanismos genéticos semelhantes.

Figura 30 - Etapas da ecdise de um artrópode. A, período intermuda. B, Início da pré-muda com secreção da nova epicutícula e do líquido da muda. C, Digestão e reabsorção da endocutícula velha e secreção da nova procutícula. D, Animal contendo dois exoesqueletos pronto para a muda. E, Números indicam a sequência na qual as camadas são depositadas.

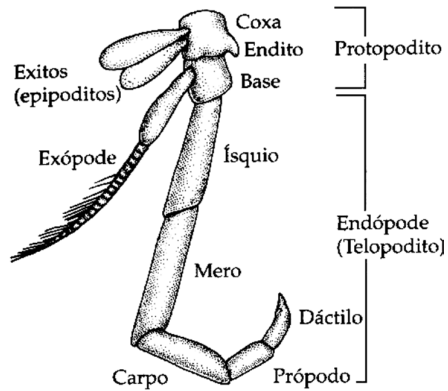


Fonte: Modificado de Hackman, 1971, de Barnes, 1984

Figura 31 - Artrópode generalizado. A, corte sagital. B, corte transversal.



Fonte: Modificado de Barnes, 1984

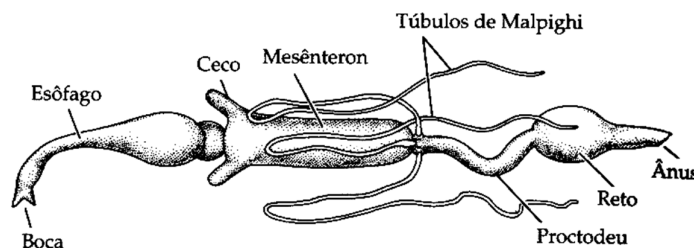
Figura 32 - Apêndice generalizado de um artrópode.

Fonte: Modificado de Brusca & Brusca, 2007

Os apêndices funcionam como alavancas que são muito funcionais do ponto de vista mecânico. Nos artrópodes, os apêndices com artículos rígidos possuem músculos estriados capazes de se contrair muito mais rapidamente que os músculos estriados oblíquos dos anelídeos. As articulações entre os segmentos do corpo e entre os artículos dos apêndices possibilitaram o aparecimento de músculos antagônicos semelhantes aos dos vertebrados. Desse modo, grande parte da musculatura funciona aos pares com músculos extensores e flexores. Os primeiros são mais desenvolvidos e associados diretamente à função, ou ação ambiental, como andar, mastigar, segurar etc., enquanto os últimos estão associados aos movimentos de recuperação dos apêndices, sendo, portanto menos desenvolvidos.

3.4 SISTEMA DIGESTÓRIO

O trato digestório dos artrópodes é um tubo reto, apresentando uma boca ventral localizada na cabeça e um ânus geralmente localizado no télson ou no segmento anterior. Os artrópodes possuem um estomodeu e proctodeu de origem ectodérmica, portanto revestidos por cutícula, e um mesênteron (às vezes, denominado intestino médio) de origem endodérmica. De modo geral, o estomodeu possui glândulas salivares e atua na ingestão, trituração ou digestão mecânica, digestão química inicial e armazenamento dos alimentos. O mesênteron atua na síntese de enzimas digestivas, digestão química e absorção dos nutrientes, enquanto o proctodeu é responsável pela absorção de água e formação do bolo fecal. Como regra, existem evaginações no mesênteron formando cecos digestivos ou divertículos, muitas vezes denominados de glândulas digestivas, hepatopâncreas e até “fígado” (Fig. 33).

Figura 33 - Intestino generalizado de um artrópode.

Fonte: Modificado de Brusca & Brusca, 2007

3.5 CIRCULAÇÃO E TROCAS GASOSAS

Associado ao desenvolvimento do exoesqueleto e da consequente ausência de um celoma segmentado, os artrópodes apresentam um sistema cardiovascular aberto. A hemolinfa é bombeada em direção à cabeça por um coração dorsal, homólogo ao vaso dorsal dos anelídeos. A hemolinfa banha os tecidos diretamente e retorna pela região ventral até o seio pericárdico. O coração contém pequenos orifícios (óstios) que permitem a passagem da hemolinfa para o interior do coração. Quando o coração contrai os óstios se fecham e hemolinfa é bombeada para a região anterior (Fig. 31A).

Os artrópodes pequenos apresentam hemolinfa incolor que transporta os gases em solução, sem pigmentos respiratórios. Os animais maiores geralmente apresentam hemocianina e, alguns, hemoglobina, sempre extracelulares.

Os artrópodes aquáticos menores, com uma baixa relação entre superfície e volume, realizam as trocas gasosas por simples difusão. As formas aquáticas maiores geralmente apresentam brânquias que são evaginações dos apêndices contendo hemolinfa em seu interior. As espécies terrestres desenvolveram diferentes adaptações que são invaginações do exoesqueleto como as traqueias dos insetos e pulmões foliáceos dos aracnídeos. Essas estruturas propiciam que o oxigênio do ar entre em contato direto com a hemolinfa ou os tecidos através de paredes finas mantidas úmidas.

3.6 EXCREÇÃO

Com o surgimento de um sistema cardiovascular hemocelômico, não é possível a utilização de nefrídios com nefrostômios abertos para retirada de excretas o que exigiria grande esforço de reabsorção. Desse modo, os artrópodes apresentam diversas estruturas para eliminação de excretas, mas que tem em comum o fato de serem fechadas internamente.

No geral, houve uma redução do número de unidades excretoras que, geralmente, são reminiscências do celoma e estão localizadas na base de apêndices específicos. Nos crustáceos, existem as conhecidas glândulas antenais e/ou maxilares, enquanto nos aracnídeos encontram-se até quatro pares de glândulas coxais que se abrem na base das pernas locomotoras.

Um outro tipo de estrutura excretora são os túbulos de Malpighi, observados em insetos, miriápodes e alguns aracnídeos terrestres (Fig. 33). Essas estruturas são túbulos de fundo cego, imersos na hemolinfa que se abrem no intestino médio. Entretanto, evidências anatômicas e embrionárias, sugerem que essas estruturas surgiram independentemente em cada um desses grupos, tratando-se de convergência evolutiva.

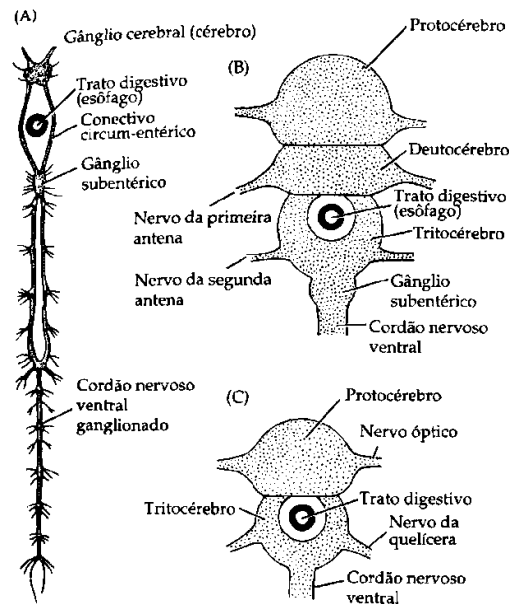
Os artrópodes aquáticos excretam principalmente amônia e os terrestres, principalmente ácido úrico.

3.7 SISTEMA NERVOSO E ÓRGÃOS DO SENTIDO

O sistema nervoso de artrópodes segue o mesmo plano básico dos anelídeos. O sistema nervoso central de um artrópode é constituído por um gânglio cerebral dorsal supraentérico, localizado na cabeça, um par de conectivos circum-entéricos, que envolvem o tubo digestório formando um anel nervoso, e um par de cordões nervosos ventrais longitudinais com gânglios segmentares pares e nervos motores e sensoriais segmentares. O gânglio cerebral dos artrópodes é o resultado da fusão de dois ou três gânglios pares dos segmentos anteriores da cabeça. O gânglio cerebral apresenta três regiões: protocérebro, deutocérebro e tritocérebro. O

protocérebro, mais anterior, recebe os nervos sensoriais ópticos e processa os estímulos ópticos. O deutocérebro funciona como centro de integração e conecta-se aos nervos motores e sensoriais das antenas de crustáceos e traqueados. Os quelicerados não apresentam antenas nem deutocérebro. O tritocérebro inerva as quelíceras dos quelicerados, e o segundo par de antenas dos crustáceos, e nenhum apêndice nos traqueados. A morfologia do gânglio cerebral e seus pares de nervos sugerem a homologia entre o primeiro par de antenas dos crustáceos e as antenas dos insetos, assim como entre o segundo par de antenas dos crustáceos e as quelíceras dos quelicerados (Fig. 34).

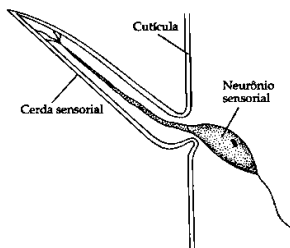
Figura 34 - A, Sistema nervoso central de lagostim. Note semelhança com o padrão de um anelídeo. B, Gânglio cerebral de crustáceo. C, Gânglio cerebral de quelicerado.



Fonte: Modificado de Barnes, 1980 de Brusca & Brusca, 2007

Os cordões nervosos longitudinais, assim como os gânglios pares de cada segmento, podem estar separados até completamente fundidos, como nos anelídeos (ver Fig. 21B, C, D).

A estrutura rígida do exoesqueleto impõe uma barreira natural ao sistema sensorial dos artrópodes. Essa questão foi solucionada através do desenvolvimento de processos cuticulares (projeções da cutícula), como cerdas, fendas e poros, denominados coletivamente de sensilas. Essas estruturas contêm terminações nervosas capazes de percepção tátil, química e mecânica, entre outras. É interessante notar que os artrópodes perderam os cílios, porém, parece que as cerdas sensoriais são na verdade cílios modificados (Fig. 35).

Figura 35 - Cerda tátil típica de um artrópode.

Fonte: Modificado de Brusca & Brusca, 2007

Geralmente, os mecanorreceptores (receptores táteis) são formados por cerdas associadas a neurônios em sua base. Ao serem tocadas, as cerdas se movimentam e estimulam o neurônio sensorial que gera um impulso nervoso. Com estrutura semelhante, cerdas finas e ocas, permeáveis ou contendo poros, funcionam como quimiorreceptores.

Com relação aos fotorreceptores, os artrópodes podem apresentar ocelos e olhos compostos. Os ocelos já foram descritos anteriormente em outros grupos de animais. Embora possam existir pequenas variações estruturais, o funcionamento básico é o mesmo em todos invertebrados. Entretanto, os olhos compostos são estruturas únicas e restritas aos artrópodes, merecendo maior detalhamento.

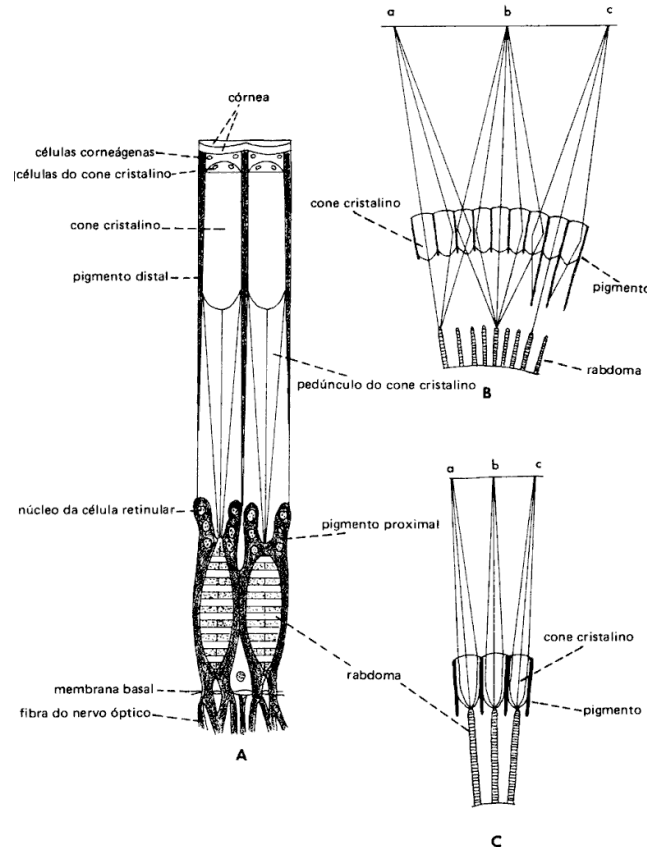
Como o nome indica, os olhos compostos apresentam unidades fotorreceptoras repetidas, chamadas omatídios. Cada omatídio é uma unidade anatômica e funcional independente.

Externamente, cada omatídio tem uma córnea (ou lente) transparente, quadrada ou hexagonal, que faz parte do exoesqueleto e funciona como um sistema de foco. Sendo cuticular, é eliminada com o resto do exoesqueleto durante a ecdise. Logo abaixo da córnea estão as células epidérmicas corneágenas, que a secretam. A seguir há um cone cristalino transparente que também faz parte do sistema de foco, funcionando como uma segunda lente. Algumas espécies possuem um pedúnculo do cone cristalino que liga o cone à retínula. O pedúnculo do cone transmite luz da córnea até o rabdômero, e é sensível à luz, funcionando como uma fibra óptica. O cone e o pedúnculo do cone estão envolvidos por células pigmentares distais que contêm pigmento que serve para filtrar ou bloquear a luz (veja adiante). A porção fotossensível é formada por células fotorreceptoras, denominadas células retinulares, que se localizam na base do omatídio. Embora possam variar de 5 a 13, geralmente existem 8 células retinulares. Cada célula retinular possui microvilosidades (chamadas de rabdômeros) direcionadas para o centro do omatídio e intercaladas em ângulos retos. O conjunto de rabdômeros é chamado rabdômero. As células retinulares estão rodeadas por células pigmentares proximais também com função de isolar cada omatídio. Cada célula retinular tem um axônio em sua porção proximal e faz sinapse com o gânglio óptico localizado no protocérebro. O conjunto de axônios provenientes de todos os omatídios forma o nervo óptico. A luz passa através da córnea cuticular, do cone cristalino e do pedúnculo do cone (quando presente) até atingir o rabdômero (Fig. 36).

Sob luz intensa, os pigmentos das células pigmentares distais e proximais se distendem e cada omatídio responde a um único ponto de luz refletido por um objeto posicionado no campo de visão (olho de aposição). O cérebro combina todos os pontos recebidos de cada omatídio e forma uma imagem composta. Como o tamanho dos omatídios é muito maior que o de cones e bastonetes dos olhos dos vertebrados, a imagem formada tem uma granulação mais grosseira. Entretanto, sob condições de pouca luminosidade, como no crepúsculo, os pigmentos das células pigmentares distais e proximais podem se retrair. Nessa circunstância, a luz pode atravessar os

omatídios e atingir vários omatídios vizinhos. Nesse caso, a imagem formada é o resultado de grupos de omatídios estimulados pelo mesmo ponto do objeto visualizado (olho de superposição). Consequentemente, essa imagem é mais borrada, ou nem se forma uma imagem, porém produz uma percepção importante para um animal em condições de penumbra. As espécies noturnas e crepusculares normalmente apresentam olhos de superposição, enquanto as espécies diurnas, olhos de aposição. Todavia, algumas espécies conseguem adaptar seus olhos às condições de luminosidade.

Figura 36 - A, Olho composto de lagostim. B, Imagem do tipo superposição. Note que a luz refletida pelos pontos a, b e c superpõe-se no rabdoma central. C, Visão do tipo aposição.



Fonte: A, Segundo Bernhards, B e C segundo Kuhn, modificados de Barnes, 1984

3.8 REPRODUÇÃO

A maioria dos artrópodes é dióica (com exceção das cracas, por exemplo) e geralmente há algum tipo de acasalamento. De modo geral, os machos apresentam estruturas para a cópula, como um pênis associado ao gonópore masculino ou apêndices modificados. Desse modo, a fertilização, geralmente é interna, embora em algumas espécies aquáticas a fecundação ocorra na água. As fêmeas fecundadas armazenam os espermatozóides em espermatecas (receptáculos seminais) para uso posterior. O cuidado parental é comum e o desenvolvimento inclui estádios larvais, embora muitas espécies tenham desenvolvimento direto.

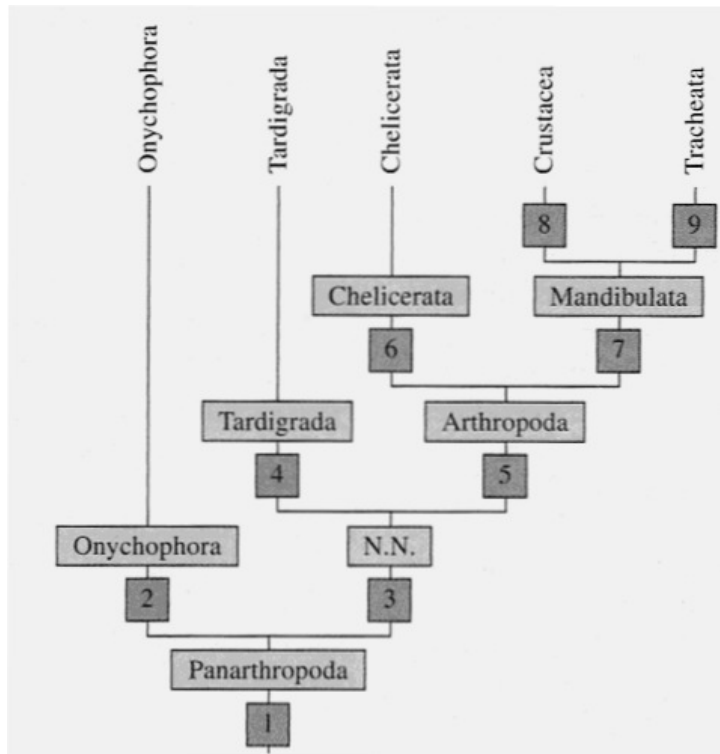
3.9 FILOGENIA DOS ARTHROPODA

Como salientado anteriormente, atualmente há um consenso de que o filo Arthropoda é monofilético e que deve ter existido um ancestral comum que originou os Arthropoda, Tardigrada e Onychophora. Esse grupo é chamado de Panarthropoda e suas principais sinapomorfias são a presença de um exoesqueleto contendo quitina, sem colágeno, que sofre mudas, perda de cílios e redução do celoma.

Entretanto, a relação entre os grupos de artrópodes é controversa, existindo pelo menos cinco hipóteses a respeito. A hipótese mais difundida divide os Arthropoda em três subfilos (Trilobita, Chelicerata e Mandibulata). O subfilo Trilobita contém os trilobitos que só possui espécies fósseis. O subfilo Chelicerata (definido pela presença de quelíceras) agrupa os *Límulus*, escorpiões, aranhas etc. Por fim, o subfilo Mandibulata (que possui mandíbulas) agrupa a classe Crustacea (animais com 5 pares de apêndices cefálicos e apêndices birremes; crustáceos) e a classe Tracheata (que possui traqueias; também denominados Uniramia, por possuírem apêndices unirremes e Atelocerata, por possuírem uma única antena). A classe Tracheata contém as subclasses Hexapoda (animais com seis pernas, incluindo os insetos) e Myriapoda (animais com “milhares” de pernas, incluindo as lacraias, imbuás ou piolhos de cobra etc.). Estas relações estão representadas na Figura 37.

Todavia, sabe-se que os Crustacea provavelmente formam um grupo parafilético e hipóteses mais recentes sugerem que linhagens de crustáceos ancestrais teriam originado os diversos subfilos de artrópodes atuais (Brusca & Brusca, 2007). Nesse sentido, as aranhas, os imbuás e insetos seriam crustáceos que invadiram o meio terrestre independentemente. Os insetos seriam, portanto, crustáceos voadores, do mesmo modo que as aves são répteis que adquiriram asas. A maior dificuldade nessa classificação é que as traqueias, os apêndices unirremes etc. dos Tracheata teriam surgido independentemente mais de uma vez, sendo resultado de homoplasias (convergência evolutiva). Todavia a plasticidade dos genes Hox e semelhanças do olho composto entre crustáceos e hexápodes são, entre outras, evidências nesse sentido (para uma discussão detalhada ver Brusca & Brusca, 2007). Desse modo, com o propósito exclusivamente didático, aqui será utilizada a divisão dos artrópodes em cinco subfilos para facilitar o seu estudo, conforme o quadro a seguir.

Figura 37 - Relações filogenéticas entre artrópodes e grupos aparentados.



Fonte: Modificado de Rupert et al., 2005

HIERARQUIA FILOGENÉTICA DOS ARTHROPODA

“Superfilo” Panarthropoda

Filo Onychophora

Filo Tardigrada

Filo Arthropoda

Subfilo Trilobitomorpha

Subfilo Cheliceriformes

Classe Chelicerata

Subclasse Merostomata

Ordem Eurypterida

Ordem Xiphosura

Subclasse Arachnida

Classe Pycnogonida

Subfilo Crustacea

Subfilo Hexapoda

Classe Entognatha

Classe Insecta

Subfilo Myriapoda

Classe Chilopoda

Classe Diplopoda

Classe Pauropoda

Classe Symphyla

3.10 SUBFILO TRILOBITOMORPHA

O subfilo Trilobitomorpha contém o grupo mais primitivo de artrópodes. Foram espécies marinhas, extremamente abundantes na era Paleozóica (período em que a maior parte da Terra estava coberta por água salgada), porém todas as espécies são extintas. Entretanto, por terem uma carapaça rígida, foram encontrados muitos fósseis (cerca de 4.000 espécies) que permitiram uma excelente reconstrução da biologia do grupo. Até os estádios larvais deixaram registros fósseis possibilitando a descoberta de que as espécies apresentavam três períodos larvais, com muitos ínstaes, antes de se tornarem adultas.

O corpo dos adultos era constituído por três tagmas (cabeça, tronco e pigídio) cada um composto por vários segmentos (Figura 38A). Além disso, apresentavam três sulcos longitudinais dividindo o corpo em três lobos, de onde vem o nome do grupo (Figura 38A, B). O primeiro apêndice da cabeça era constituído por um par de antenas, provavelmente homóloga à primeira antena dos crustáceos e à antena dos hexápodes. Cada segmento do corpo apresentava pares de apêndices ramificados semelhantes na forma, mas diminuindo de tamanho em direção posterior. O ramo interno funcionava como uma perna e os externos apresentavam franjas e talvez fossem brânquias. Porém nos poucos registros fósseis com os ramos externos preservados seus espinhos duros sugerem que também poderiam ser usados para cavar, filtrar ou nadar, dependendo da espécie.

Além disso, a cabeça apresentava uma carapaça dorsal, em forma de escudo, que se projetava sobre grande parte do corpo. A cabeça possuía também um par de olhos compostos dorsais, cuja estrutura foi revelada através de estudos com raios X.

A forma do corpo e os olhos dorsais sugerem que a maioria das espécies de trilobitas habitava o fundo do mar. Algumas espécies podiam enrolar o seu corpo como os tatuzinhos de jardim. As espécies bentônicas provavelmente eram saprófagas ou se alimentavam do sedimento como os anelídeos atuais. As brânquias ramificadas talvez fossem usadas para realizar algum tipo de filtração de partículas orgânicas.

AREGAÇANDO AS MANGAS!!!



- A aquisição de um esqueleto rígido nos artrópodes ocasionou uma série de modificações morfológicas e fisiológicas nos mesmos. Esse processo é conhecido como “artropodização”. Quais foram as consequências morfológicas e fisiológicas desse processo?

- Alguns zoólogos consideram os artrópodes como um grupo polifilético. Quais são as características que sugerem a monofilia dos Arthropoda e sua subdivisão em grupos (subfilos e classes)?

UNIDADE 4

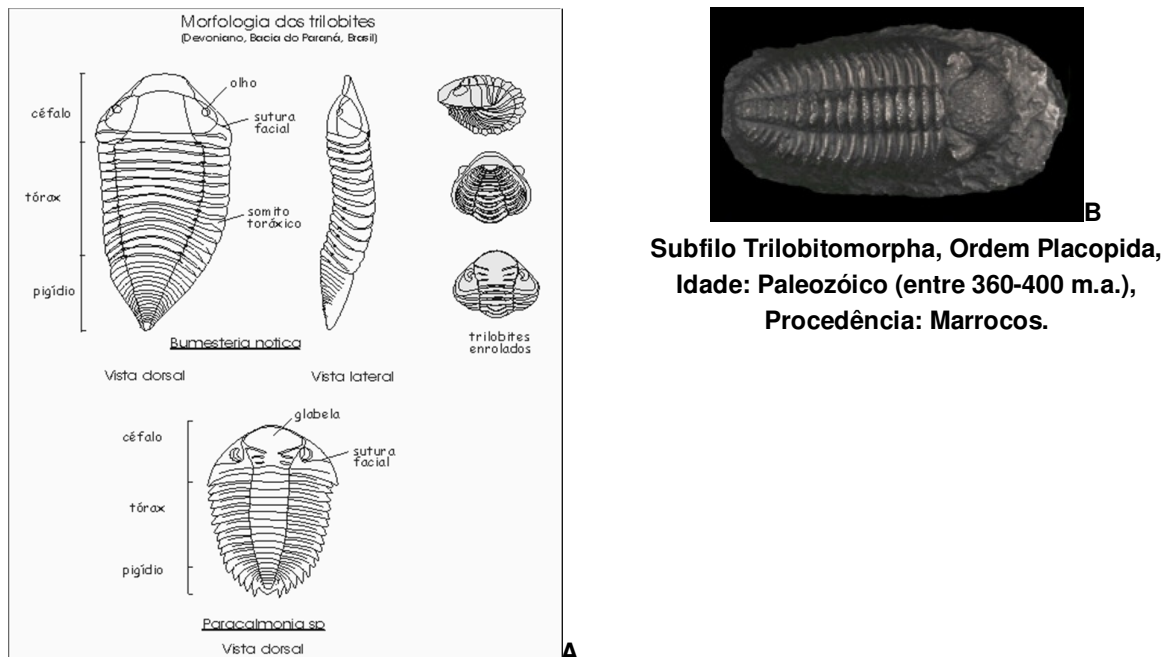
FILO ARTHROPODA: Cheliceriformes

4.1 SUBFILO CHELICERIFORMES

O subfilo Cheliceriformes inclui as classes Chelicerata (aranhas, escorpiões, ácaros, carrapatos, límulos e outros grupos menos familiares) e Pycnogonida (aranhas-do-mar). A maioria das 70.000 espécies viventes habita ambientes terrestres. Entretanto, existiram muitas outras espécies extintas que viviam no mar, como escorpiões marinhos (euriptérides) que tinham quase três metros de comprimento no Paleozóico! Assim como os hexápodes, os queliceriformes invadiram os ambientes terrestres e hoje compõem o segundo grupo de Metazoa mais diversificado nesse ambiente.

Os Cheliceriformes apresentam, além das características comuns aos artrópodes, o corpo dividido em duas regiões (tagmas): um cefalotórax (= prossoma) e um abdômen (= opistossoma). O primeiro par de apêndices do cefalotórax são as quelíceras, e o segundo, os pedipalpos. Além disso, o cefalotórax possui quatro pares de pernas. Geralmente, o cefalotórax está coberto por uma carapaça rígida, sem uma cabeça definida. Além disso, os queliceriformes não tem mandíbulas e são o único grupo de artrópodes que não possuem antena. São animais dióicos e muitas espécies terrestres apresentam rituais de acasalamento elaborados, transferência direta de espermatozóides ou espermatóforos.

Figura 38 - A, Morfologia e tagmose de um trilobita coletado no Brasil. B, Exemplar de *Trilobita* do Marrocos.



**Subfilo Trilobitomorpha, Ordem Placopida,
Idade: Paleozóico (entre 360-400 m.a.),
Procedência: Marrocos.**

Fonte: A, <http://www2.igc.usp.br/replicas/trilobites.gif>. B, <http://www2.igc.usp.br/replicas/trilo-grande.jpg>

Atualmente, os Cheliceriformes estão hierarquicamente agrupados conforme o quadro a seguir.

Subfilo Cheliceriformes
Classe Chelicerata
Subclasse Merostomata
Ordem Eurypterida
Ordem Xiphosura
Subclasse Arachnida
Classe Pycnogonida

A seguir, serão tratados mais detalhadamente alguns desses grupos de Cheliceriformes.

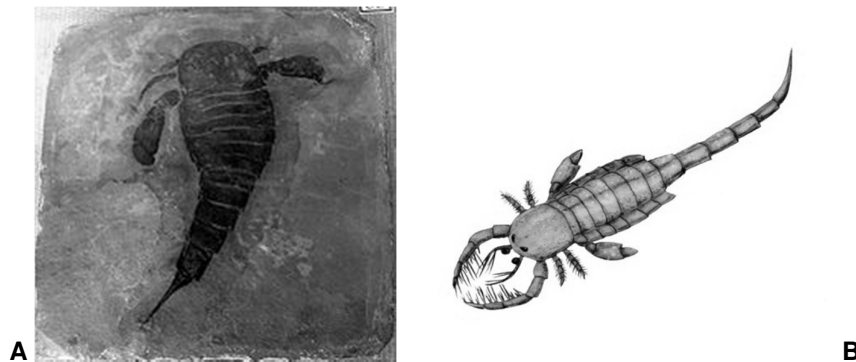
4.2 CLASSE CHELICERATA

4.2.1 SUBCLASSE MEROSTOMATA

4.2.1.1 Ordem Eurypterida

Os euriptérides, também chamados de escorpiões marinhos, são todos extintos e provavelmente estão relacionados à origem dos escorpiões atuais através de um ancestral comum. A maioria tinha cerca de 30 cm, porém existiram espécies com 3 metros de comprimento. Habitaram ambientes marinhos e de água doce, mas algumas espécies provavelmente se tornaram anfíbias. Eram predadores, apresentando quelíceras reduzidas, ou grandes e queladas; e o último par de pernas era dilatado e funcionava como um remo em diversas espécies (Fig. 39A, B).

Figura 39 - Quelicerados Euriptérides (grupo fóssil) A, *Eurypterus* sp. B, *Mixopterus* sp.



Fonte: A, <http://pt.wikipedia.org/wiki/ficheiro:eurypterus.jpg>

B, http://pt.wikipedia.org/wiki/ficheiro:mixopterus_BW.jpg

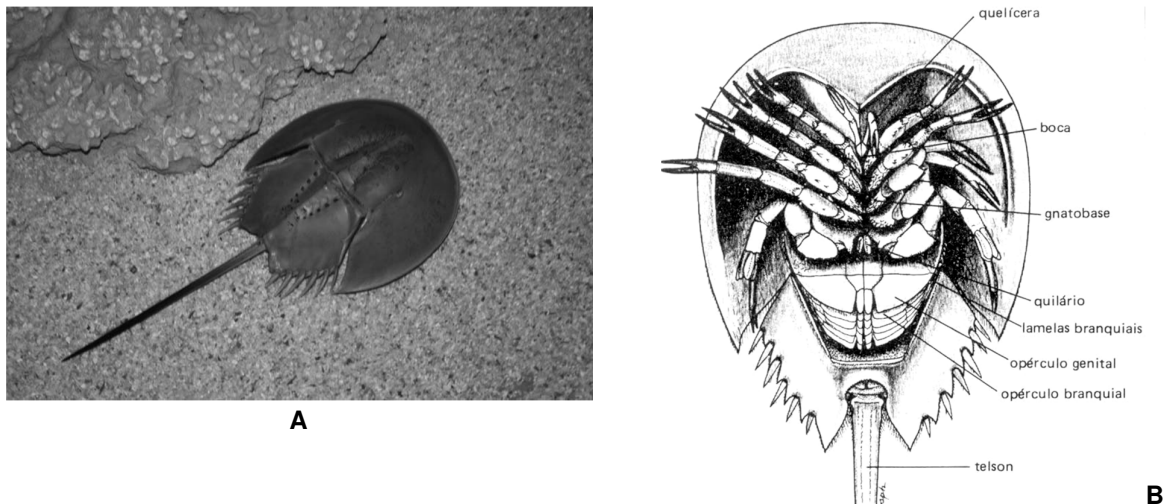
4.2.1.2 Ordem Xiphosura

Os Xiphosura contêm animais conhecidos como límulos, também conhecidos como caranguejo-ferradura ou caranguejo pata de cavalo. Apesar do nome, esta espécie está mais próxima das aranhas e escorpiões que dos caranguejos (Crustacea). A maioria das espécies é extinta, porém existem cinco espécies viventes, consideradas fósseis vivos. Como característica principal, possuem apêndices abdominais modificados em brânquias, além de quelíceras e os

quatro apêndices anteriores do cefalotórax quelados. Na região dorsal do cefalotórax apresentam um par de olhos medianos simples e um par de olhos compostos laterais. Apesar de sua aparência assustadora, são inofensivos e alimentam-se de moluscos, poliquetos e outros invertebrados. Vivem em águas marinhas costeiras rasas, sobre fundos arenosos e lodosos, distribuídos no Atlântico Norte e Ásia (Fig. 40).

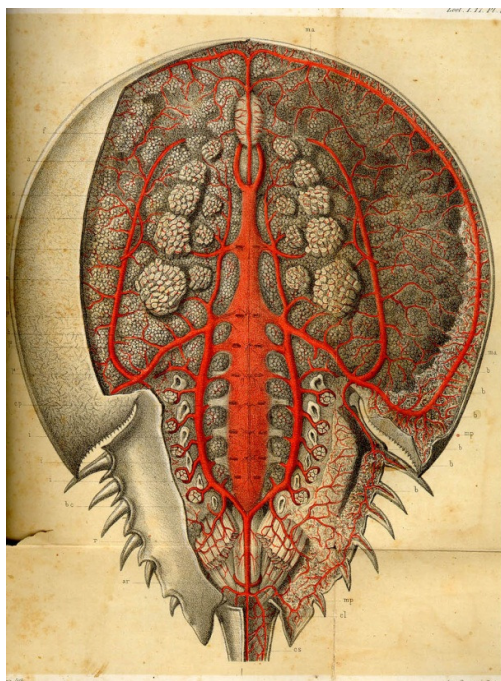
Um aspecto interessante da biologia dos límulus é o uso de amebócitos do sangue de *Limulus polyphemus* para retirar substâncias usadas em testes de presença de endotoxinas bacterianas. Os animais são devolvidos à água após a extração de parte de seu sangue, sem grande impacto à sobrevivência desses animais (3% de mortalidade). Essas substâncias promovem a coagulação do sangue quando em contato com toxinas bacterianas. Essa adaptação, provavelmente, está relacionada ao grande tamanho da cavidade cardiovascular dos *Limulus*, servindo como defesa às injúrias e contaminações (Fig. 41). O sangue dos límulus é azul, devido à presença de hemocianina. O fato de os límulus terem evoluído tão pouco ao longo de 300 ou 400 milhões de anos torna-os tão interessantes quanto diferentes dos outros animais.

Figura 40 - Quelicerado Xiphosura: *Limulus*. A, vista dorsal. B, vista ventral.



Fonte: A, <http://planeta-neptun.com/img/flash/limulus00.jpg>. B, Modificado de Störmer de Barnes, 1984

Figura 41 - Ilustração do sistema cardiovascular de *Limulus*, feita por Edwards em 1873 publicada em Milne, Edwards, H., L'Anatomie des Limules, Paris.



Fonte: http://www.mbl.edu/marine_org/images/animals/Limulus/blood/Milne_Edwards/1.jpg

4.3 CLASSE CHELICERATA

4.3.1 SUBCLASSE ARACHNIDA

Os aracnídeos são familiares, pois agrupam os escorpiões, aranhas, ácaros e carrapatos, opiliões etc. Como os outros quelicerados, possuem o corpo dividido em cefalotórax, com 6 pares de apêndices, e abdômen. Entretanto, o abdômen apresenta os apêndices reduzidos, ausentes ou modificados em fiandeiras e pentes; e as trocas gasosas são efetuadas por traqueias, pulmões ou ambos.

Os aracnídeos foram um dos primeiros grupos de metazoários a viverem e se adaptarem a ambientes verdadeiramente terrestres. Para isso, desenvolveram adaptações estruturais, fisiológicas e comportamentais para sobreviverem nesse ambiente. O principal produto de excreção é a base nitrogenada guanina; as trocas gasosas são efetuadas por pulmões foliáceos e/ou traqueias; a cutícula apresenta uma camada de cera impermeável; a transferência de espermatozoides, pelo menos primitivamente, é feita através de espermatóforos; e os animais têm hábitos noturnos. Muitas espécies que vivem em desertos têm a capacidade de manter seus corpos elevados de modo a não tocarem no solo, devido à inserção das pernas. Esse comportamento possibilita a passagem de ar por baixo do corpo, resfriando-o, e também diminui a perda de água por evaporação. Além disso, durante o dia os animais protegem-se debaixo de pedras e troncos em lugares mais úmidos, ou se enterram nos períodos mais secos.

4.3.1.1 Ordem Scorpiones

Os escorpiões, com cerca de 1500 espécies, são temidos devido à sua picada dolorosa. Entretanto, apenas umas 20 espécies têm veneno tóxico para o homem. Muitas vezes conhecidos

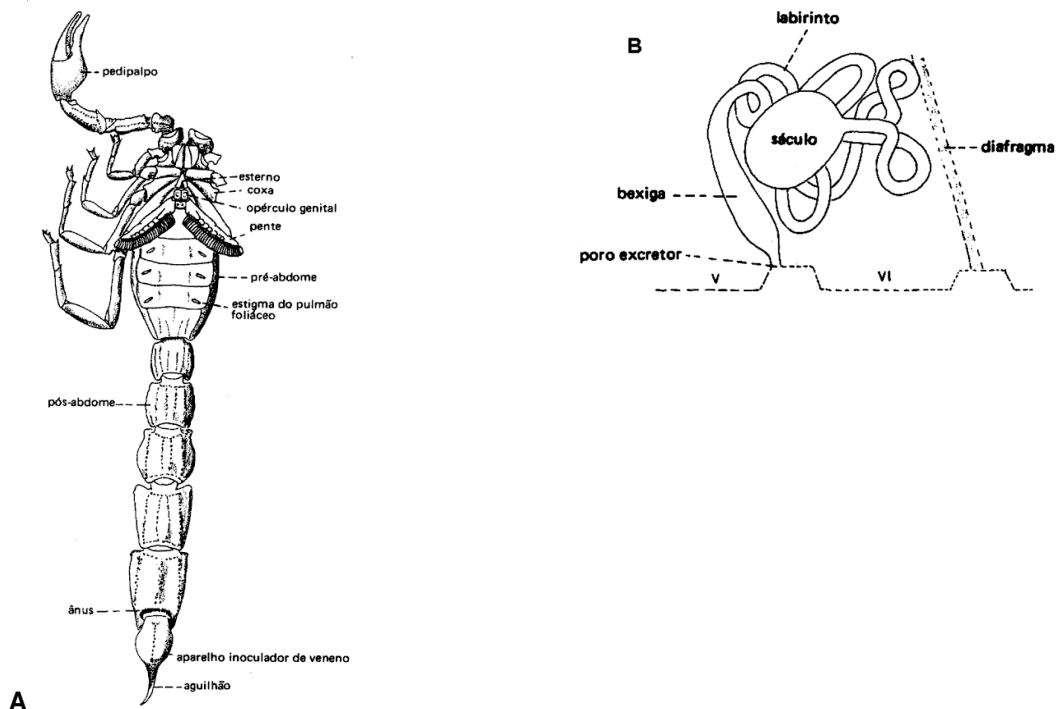
como animais de desertos, na verdade apresentam distribuição tropical e subtropical, e muitas espécies vivem em florestas úmidas.

Sua principal característica é terem a quelícera triarticulada quelada, o pedipalpo quelado, usado para captura e imobilização das presas, e o abdômen dividido em pré e pós-abdômen (ou cauda), com o télson em forma de um aguilhão contendo a glândula de veneno (Fig. 42A). Apesar de terem até 8 olhos simples no cefalotórax, utilizam principalmente finas cerdas nos pedipalpos, chamadas de tricobótrios, muito sensíveis à vibração, para localizarem suas presas. No abdômen encontra-se também um par de apêndices modificados em pentes que funcionam como mecanorreceptores (tato) e, provavelmente, quimiorreceptores também.

Os escorpiões excretam através de glândulas coxais, localizadas na base das pernas (Fig. 42B) e as trocas gasosas são realizadas pelos pulmões foliáceos localizados no pré-abdômen (Fig. 43B).

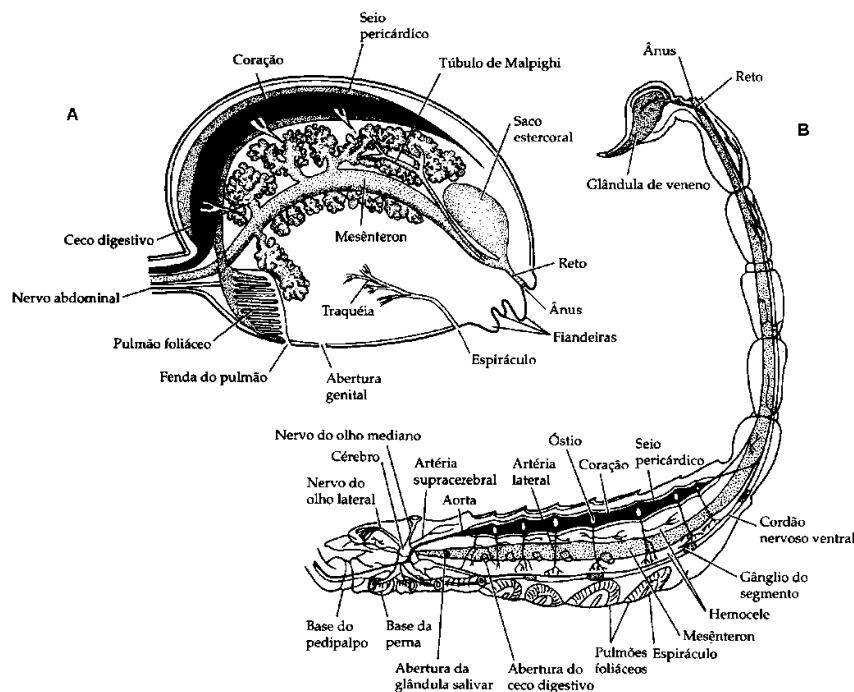
Como todos quelicerados, são dióicos e algumas espécies apresentam dimorfismo sexual. Durante a corte, os escorpiões fazem um tipo de dança muito curiosa, em que o macho segura a fêmea com os pedipalpos e ambos movem-se para frente e para trás. Esse comportamento, geralmente noturno, pode durar horas. De vez em quando, os indivíduos “repousam” e o macho toca a região genital da fêmea com as pernas e os indivíduos trocam feromônios. Esse comportamento deve ajudar o macho a confirmar a receptividade da fêmea. Em seguida, o macho deposita um espermatóforo no solo e puxa a fêmea em sua direção, até que o espermatóforo encaixe no opérculo genital da fêmea liberando os espermatozóides. Os escorpiões têm desenvolvimento direto e a maioria das espécies é vivípara, nascendo entre 5 a 90 jovens.

Figura 42 - A, Vista ventral de um escorpião. Note que as quelíceras não estão representadas, devido à escala. B, Glândula coxal de um escorpião.



Fonte: A, segundo Lankester, e B, segundo Millot e Vachon, ambos modificados de Barnes, 1984

Figura 43 - A, Vista em corte sagital do abdômen de uma aranha. B, Vista ventral em corte sagital do abdômen de um escorpião.



Fonte: Modificado de Foelix, 1982 de Brusca & Brusca, 2007

4.3.1.2 Ordem Araneae

As aranhas, com mais de 35.000 espécies, são o maior grupo de quelicerados junto com os ácaros. As aranhas possuem quelíceras biarticuladas, com o artícolo apical em forma de um agulhão contendo um canal por onde o veneno é inoculado. O artícolo basal apresenta projeções internas utilizadas para dilacerar as presas, chamadas gnátobases. O pedipalpo, não quelado, tem função sensorial e, nos machos, serve para transferência de espermatozóides. Quatro pares de pernas locomotoras complementam os apêndices do cefalotórax. O abdômen está ligado ao cefalotórax por um pedúnculo estreito e não apresenta segmentos visíveis externamente. Como salientado na introdução, a fusão ou perda dos segmentos é uma tendência evolutiva dos artrópodes.

As estruturas excretoras das aranhas são os túbulos de Malpighi, descritos anteriormente que, provavelmente, não são homólogos aos dos hexápodes (Fig. 43A).

As trocas gasosas são realizadas pelos pulmões foliáceos ou por traqueias, ou ambos (nas aranhas mais ativas) localizados no abdômen (Fig. 43A).

Um aspecto interessante das aranhas, determinante de grande parte dos comportamentos do grupo é a produção de seda. A seda é produzida na forma líquida, solúvel em água, e endurece pela tração ao abandonar o corpo. Existem até seis tipos de seda, produzidos em diferentes glândulas, localizadas na base das fiandeiras abdominais. As fiandeiras ocorrem aos pares e são apêndices modificados. A seda é mais resistente que o aço e duas vezes mais elástica que o náilon. Os diferentes tipos de seda propiciam inúmeras estratégias para captura de presas, com a construção de diferentes tipos de teias verticais e horizontais (irregulares, orbiculares, alçapão etc.). Algumas espécies não constroem teias com essa finalidade e caçam ativamente, como as inofensivas aranhas caranguejeiras. Geralmente, as teias também são utilizadas para envolverem os ovos (ooteca).

Como todos os quelicerados, as aranhas são dióicas. O dimorfismo sexual é comum e frequentemente os machos são menores que as fêmeas. Os machos constroem uma teia espermática, onde depositam o sêmen que é coletado através de um complexo sistema de sucção localizado nos pedipalpos. A seguir, os machos são atraídos por fêmeas no cio, e após rituais de aproximação, injetam o sêmen no opérculo genital da fêmea localizado na região anterior do abdômen. Em muitas espécies, os machos são predados pelas fêmeas após a cópula. Esse comportamento, apesar de bizarro do ponto de vista humano (portanto antropomórfico), é extremamente adaptativo ao fornecer alimento para fêmeas que irão produzir grande quantidade de ovos.

Embora todas as aranhas sejam venenosas, poucas espécies são tóxicas para o homem. No Brasil, destacam-se as espécies de aranha-marrom (*Loxosceles* spp.) e de aranha-armadeira (*Phoneutria* spp.). O veneno da aranha-marrom é hemolítico e proteolítico, podendo causar feridas médias a graves e, ocasionalmente, o óbito. As aranhas-armadeiras (e.g. *Phoneutria fera*) têm veneno neurotóxico e são muito agressivas, ocorrendo frequentemente em cachos de banana nas plantações.

4.3.1.3 Ordem Acari

Os ácaros estão em toda parte, suas cerca 30.000 espécies apresentam distribuição ampla. Além disso, alguns especialistas estimam que pode haver quase um milhão de espécies não descritas. Os ácaros são extremamente importantes por transmitirem doenças aos seres humanos (carrapatos) e vegetais e causarem reações alérgicas. A sarna humana, de cães e de aves também é causada por ácaros. Todavia, existem também inúmeras espécies predadoras e algumas invadiram os ambientes aquáticos. Porém, sem dúvida, os ácaros são os quelicerados de maior importância médica e econômica. Seu pequeno tamanho, menos de 1 mm a 3 cm, provavelmente favoreceu a enorme diversidade de adaptações do grupo que ocorrem em todos os ambientes, inclusive em desertos e áreas polares.

O cefalotórax e abdômen dos ácaros encontram-se fundidos, sem segmentação aparente na maioria das espécies, sugerindo que o grupo seja o mais evoluído, ou seja, recente, entre os quelicerados (Fig. 44). As quelíceras têm a forma de estiletes e estão transformadas em um aparelho perfurador (Fig. 45A, B). Desse modo, a região anterior do corpo, com as peças bucais modificadas recebe o nome de capítulo ou gnatosomo. Entretanto, há grande variação nas modificações, dependendo dos hábitos: predadores, parasitas ou onívoros.

Os ácaros podem realizar as trocas gasosas através de traqueias, porém em outras espécies, devido ao tamanho pequeno, ocorre difusão.

Muitas espécies de ácaros transmitem os espermatozóides diretamente através de um pênis, mas existem espécies que produzem espermatóforos. Podem existir vários estádios larvais, sendo o primeiro com apenas 3 pares de pernas.

SAIBA MAIS!!!



Veja neste quadro e nas figuras. 44 e 45C os carrapatos mais comuns no Brasil, e algumas doenças transmitidas pelos mesmos.

- Carrapato-de-boi (*Boophilus microplus*) que transmite ao gado a doença "Tristeza Bovina".
- Carrapato-de-cavalo ou carrapato Estrela (*Amblyomma cajennense*) é o que mais comumente parasita o homem. Infesta mamíferos domésticos e silvestres e aves. Em sua forma adulta, é conhecido como carrapato estrela. Fica grande, do tamanho de um feijão verde, ou até maior. A sua forma larval, o micuim, vive nos pastos no período de março a julho. O micuim pode ficar até 24 meses sem se alimentar, no homem causa terrível coceira e inflamação que pode durar mais de um mês.
- Carrapato-de-galinha (*Argas miniatus*), que transmite aos galináceos a boubia, doença infecciosa semelhante à sífilis.
- Carrapato-vermelho-do-cão (*Rhipicephalus sanguineus*), típico de cães e gatos. Os adultos preferem instalar-se na pele, entre o coxim plantar e as orelhas do cão. Sobem pelas cercas, muros, e espalham-se pelo canil, casa etc. É de difícil controle.

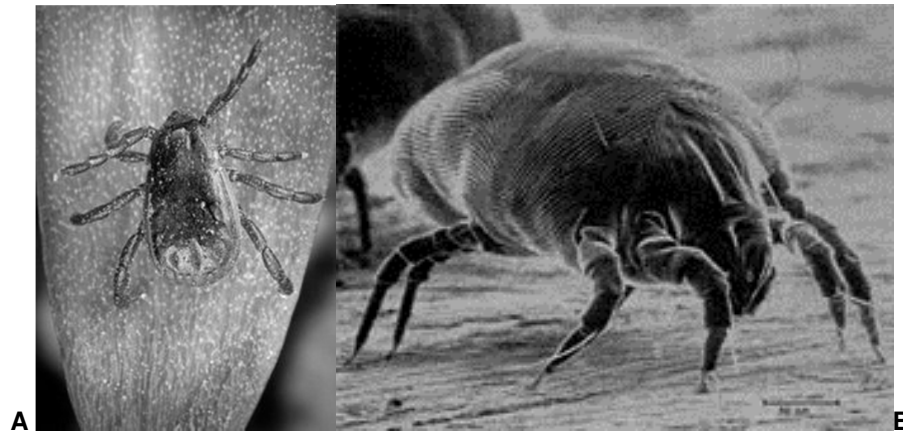
Algumas doenças transmitidas ao ser humano:

A encefalite humana pode ser transmitida inclusive por carrapatos, a partir de portadores do vírus, tais como toupeira, ratos e aves, ao serem sugados sangues contaminados.

A espécie *Ixodes ricinus*, assim como outras espécies do gênero *Dermacentor*, são os causadores de paralisia (paralisia por carrapatos) em várias espécies animais, sobretudo na ovelha e no homem, especialmente em crianças. Transmitida pela fêmea, a doença é causada por uma toxina presente na saliva do carrapato, atingindo o sistema nervoso, como a região occipital próximo a coluna vertebral e centro respiratório, podendo provocar falta de coordenação motora no ato de andar, tombos e mesmo incapacidade de permanecer em pé, seguindo-se vômitos e até a morte do doente.

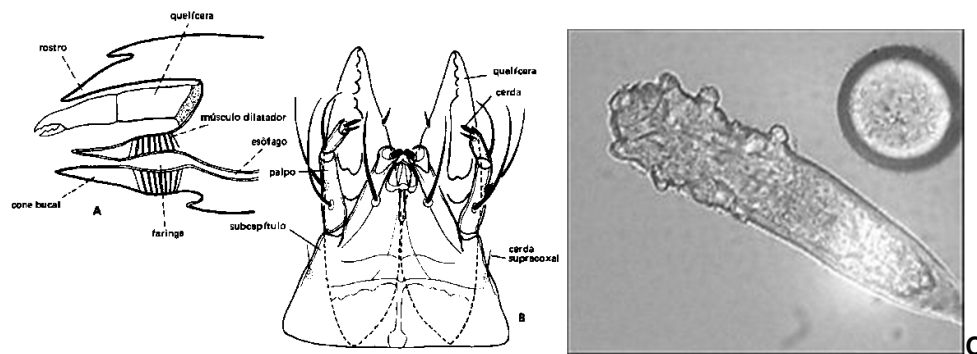
Fonte: modificado de <http://pt.wikipedia.org/wiki/carrapato>

Figura 44 - A, Carrapato vermelho de cães e gatos. B, Ácaro comedor de matéria orgânica encontrada na poeira de residências. Os excrementos dos ácaros e os ácaros mortos, se inalados, podem provocar alergias.



Fonte: A, [http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/thumb/8/81/Rhipicephalus_sanguineus.jpg/220px-Rhipicephalus sanguineus.jpg](http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/thumb/8/81/Rhipicephalus_sanguineus.jpg/220px-Rhipicephalus_sanguineus.jpg); B, <http://pt.wikipedia.org/wiki/-ácaro>.

Figura 45 - A, Cabeça de um ácaro em seção sagital. B, Vista ventral. C, Ácaro comensal causador de um dos tipos de cravos que se alimenta de lipídios do folículo piloso, geralmente da face e do tronco.



Fonte: A, Modificado de Snodgrass de Barnes, 1984, C, <http://pt.wikipedia.org/wiki/Demodex>

Existem diversas outras ordens de Arachnida (Amblypygi, amblipígeos; Opiliones, opiliões, aranha-alho ou temenjoá; Palpigradi, muito pequenos, raramente encontrados; Pseudoscorpiones, pseudoescorpiões; Ricinulei, ricinuleídeos; Schizomida, esquizomídeos; Solifugae, solífugos ou solpugídeos e Uropygi, escorpiões-vinagre) que serão estudadas presencialmente em laboratório.

4.4 CLASSE PYCNOGONIDA

Os Pycnogonida (do grego *pyknós* = grosso, nodoso + *góny* = joelho; note as pernas dilatadas de algumas espécies, Fig.46A), também chamadas aranhas-do-mar por sua semelhança com aranhas, formam um grupo de animais controvertido e enigmático. Já foram relacionados com outros grupos de artrópodes, porém, atualmente, não resta dúvida de seu parentesco com os queliceriformes. Todavia, ainda é discutido se suas adaptações são primitivas ou derivadas. De outro modo, se o grupo contém espécies primitivas, mais próximas do ancestral de queliceriformes, ou se o grupo contém espécies mais evoluídas que surgiram em tempos mais recentes.

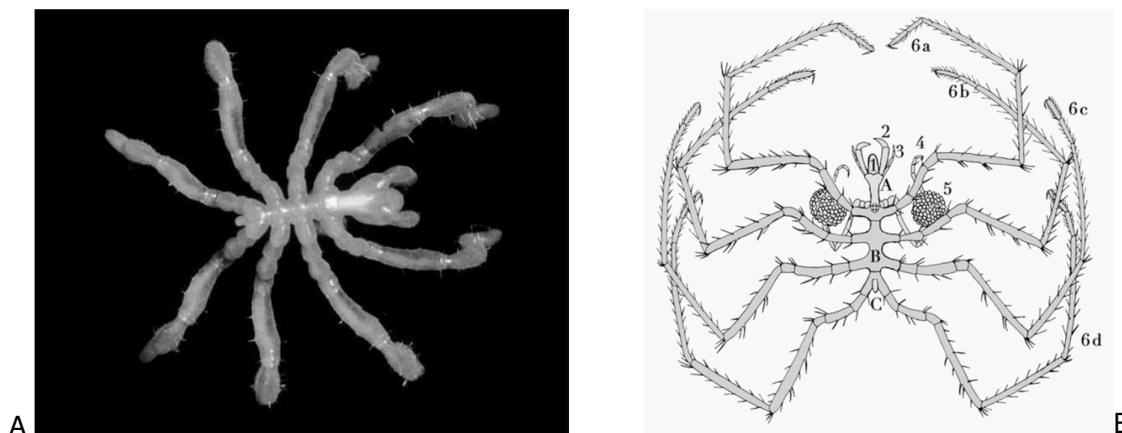
Suas cerca de 1.000 espécies são exclusivamente marinhas e têm diâmetros entre 2 mm a 60 cm. Suas espécies ocorrem desde a região intertidal (entremarés) até 7.000 m de profundidade e a maioria é carnívora alimentando-se de corais, hidrôides, poliquetos e outros pequenos invertebrados.

O corpo dos pycnogônides não é claramente dividido em tagmas como nos outros artrópodes. Por isso, geralmente, divide-se o corpo em duas regiões. A primeira (às vezes, denominada cabeça) contém uma probóscide, um par de quelíforos (provavelmente homólogos às quelíceras; quelados ou não; e às vezes ausentes) um par de palpos e um par de pernas ovígeras. As pernas ovígeras podem estar ausentes em algumas espécies, ou apenas nas fêmeas. As pernas ovígeras podem ser usadas para limpeza, alimentação, transferência de gametas e, nos machos, para transportar os ovos. Essa região contém um tubérculo dorsal com quatro olhos medianos simples (Fig. 46B). A segunda região, chamada de tronco, apresenta quatro a seis pares de pernas locomotoras. Provavelmente, o número de pernas acima de quatro pares está associado a eventos de poliploidia (duplicação do número de cromossomos) resultando em duplicação de segmentos. Na extremidade posterior do tronco existe um tubérculo contendo a abertura anal que pode ser um abdômen reduzido.

Não apresentam estruturas para excreção nem trocas gasosas, provavelmente pelo pequeno tamanho. Uma sinapomorfia interessante do grupo é a presença de cecos gástricos que se projetam dentro das pernas, assim como as gônadas. Como os queliceriformes, são dióicos, mas destacam-se pelo cuidado parental dos machos transportando os ovos com as pernas ovígeras.

O sistema nervoso segue o padrão típico dos Arthropoda. A ausência de um deutocérebro e a inervação dos quelíforos pelo tritocérebro são fortes evidências de parentesco com os queliceriformes.

Figura 46 - A, Exemplar com artículos inchados. B, Vista dorsal de um exemplar típico de Pycnogonida: A, cabeça; B, tronco; C, tubérculo posterior; 1, probóscide; 2, quelíforo; 3, palpo; 4, perna ovígera; 5, massa de ovos; 6a a 6d, pernas locomotoras. Note os olhos medianos na região anterior do tronco.



Fonte: A, http://www.discoverlife.org/IM/I_PA/0000/640/Seaspider,I_PA2.jpg. B, http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/thumb/7/73/Pycnogonida_Nymphon_s_Sars.png/662px-Pycnogonida_Nymphon_s_Sars.png

UNIDADE 5

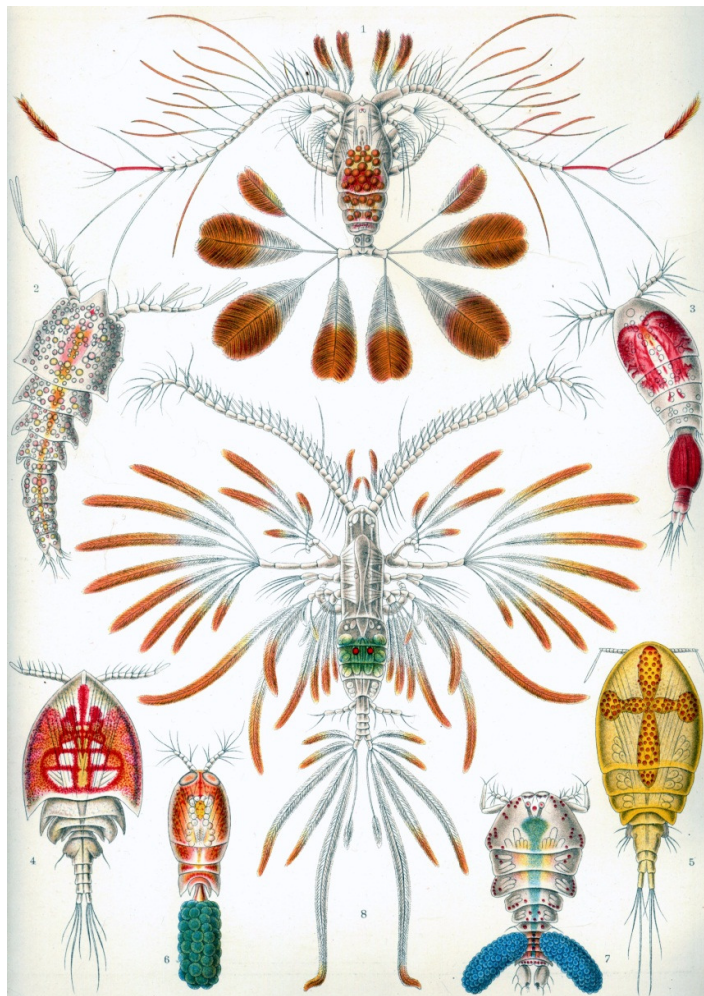
FILO ARTHROPODA: Os mandibulados aquáticos

5.1 SUBFILO CRUSTACEA

Os crustáceos apresentam grande importância ecológica e econômica. Muitas espécies de crustáceos como o krill e os copépodos geralmente são os organismos mais abundantes do zooplâncton marinho, servindo como alimento a diversos animais da cadeia alimentar (Fig. 47). Por outro lado, lagostas, camarões e caranguejos são importantes itens na alimentação humana e seu comércio envolve cifras consideráveis (Fig. 28A).

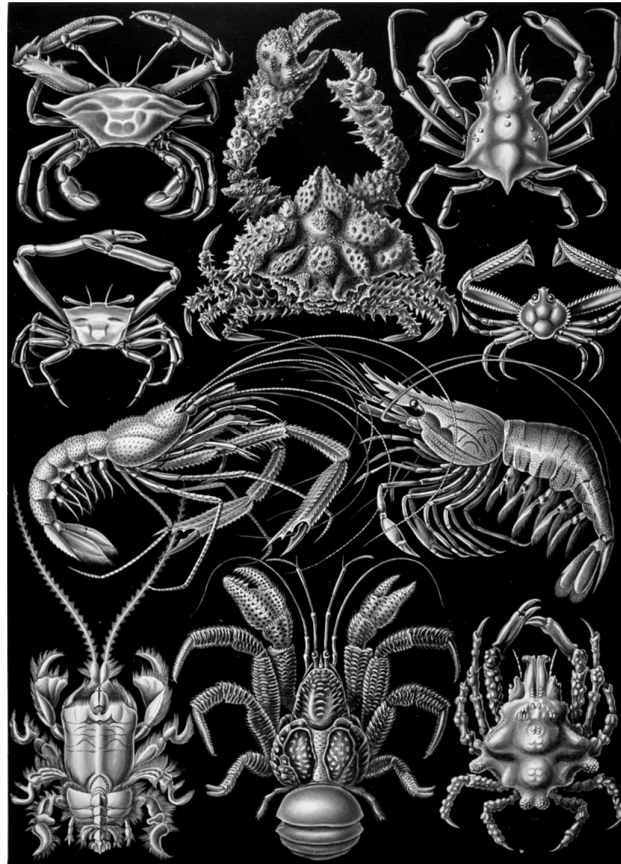
O táxon Crustacea possui cerca de 68.000 espécies, predominantemente aquáticas. Vários táxons, como os que contêm os camarões, os caranguejos, as pulgas-d'água (dáfias), os copépodos, as artêmias etc., invadiram a água doce independentemente. Algumas espécies, como os tatuzinhos-de-jardim (Isopoda) e alguns caranguejos (Decapoda) colonizaram o ambiente terrestre, mas são restritos aos ambientes úmidos, diferentemente dos aracnídeos e traqueados (Hexapoda e Myriapoda).

Figura 47 - Ilustração científica de copépodos do livro *Kunstformen der Natur* (Formas de Arte da Natureza) de autoria do biólogo alemão Ernst Haeckel, em 1904.



Fonte: http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/9/97/Haeckel_Copepoda.jpg

Figura 48 - Ilustração científica de decápodes do livro *Kunstformen der Natur* (Formas de Arte da Natureza) de autoria do biólogo alemão Ernst Haeckel, em 1904.



Fonte: http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/4/44/Haeckel_Decapoda.jpg

Muitos autores agrupam os crustáceos, hexápodes e miriápodes no táxon Mandibulata (presença de mandíbula). Outros consideram que os crustáceos contêm as espécies ancestrais que originaram os outros subfilos de Arthropoda, sendo, portanto, parafiléticos. Porém, todos ainda mantêm o táxon Crustacea ao menos com propósitos didáticos.

Os mandibulados possuem antenas no primeiro segmento cefálico; um cérebro tripartido (com proto, deuto e tritocérebro); mandíbulas no terceiro segmento cefálico e maxilas no quarto. Acredita-se que os ancestrais mandibulados provavelmente eram filtradores aquáticos com um sulco alimentar ventral para transportar as partículas de alimento até a boca. Os apêndices eram birremes ou multirremes (polirremes), com gnatobases, e um trato digestivo em forma de J (Figs. 32 e 33).

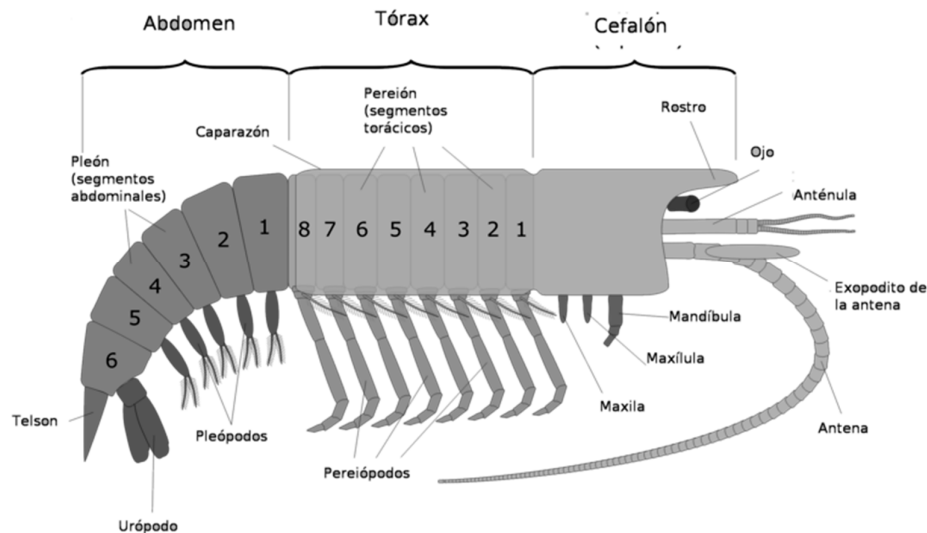
Tipicamente, os crustáceos têm o corpo dividido em cabeça e tronco. O tronco pode estar dividido em tórax e abdômen, ou a cabeça pode estar unida ao tórax, através de uma carapaça, formando um cefalotórax. A cabeça é constituída pelo ácron mais 5 segmentos fundidos formando uma cápsula cefálica. Os apêndices da cabeça são um par de antênulas (primeiro par de antenas), um par de antenas (segundo par de antenas), um par de mandíbulas, um par de maxílulas (primeiro par de maxilas) e um par de maxilas (segundo par de maxilas). Como salientado, os apêndices são birremes (com dois ramos). Características gerais dos crustáceos são também a presença de olhos simples e compostos na maioria dos grupos, e a presença de uma larva náuplio.

As homologias entre os apêndices dos grupos de crustáceos ainda é bem controversa, existindo discordâncias até quanto ao número de classes. Porém, de modo geral, os crustáceos são agrupados nas seguintes classes e subgrupos, além de diversos subgrupos menores:

- Classe Remipedia (remipédios)
- Classe Cephalocarida (cefalocáridos)
- Classe Branchiopoda (artêmias, pulgas-d'água ou *Daphnia*)
- Classe Maxillopoda
 - Subclasse Mystacocarida
 - Subclasse Copepoda (copépodos)
 - Subclasse Branchiura
 - Subclasse Ostracoda
 - Subclasse Pentastomida
 - Subclasse Tantulocarida
 - Subclasse Thecostraca (Cirripedia - cracas e afins)
- Classe Malacostraca
 - Subclasse Eumalacostraca
 - Superordem Eucarida (além de outras três superordens)
 - Ordem Decapoda (caranguejos, camarões, lagostas etc.)
 - Subclasse Phyllocarida

A diversidade morfológica e a irradiação adaptativa dos crustáceos são enormes. Esses animais ocupam praticamente todos os habitats e nichos do ambiente marinho, apresentando inúmeros tipos de alimentação e adaptação. Eles são o grupo de artrópodes dominante no ambiente marinho e compartilham com os insetos a dominância em ambientes de água doce. Entre os crustáceos, a Classe Malacostraca contém mais de 40.000 espécies, ou seja, cerca de 2/3 do total. Por isso, devido à falta de espaço, será enfocada a biologia dos Malacostraca, particularmente dos Decapoda (caranguejos, camarões e lagostas; com cerca de 14.000 espécies).

Os crustáceos primitivos apresentavam numerosos apêndices homônimos, birremes e multifuncionais, especializados para natação, locomoção e alimentação. Um apêndice birreme característico possui um protopodito basal (Fig. 32) e duas ramificações ou ramos. O protopodito pode apresentar dois artículos, a coxa proximal e a base distal. A coxa pode funcionar como uma gnatobase, com espinhos ou dentes na sua superfície interna que servem para mastigar o alimento. Cada ramo é composto por vários artículos. O ramo externo é o exópodo (=exopodito) e o interno é o endópodo (=endopodito). Ambos podem estar modificados de várias maneiras. Um apêndice com ramos estreito e semelhante a uma perna é chamado estenopódio, enquanto um apêndice largo e foliáceo, de filopódio. Um mixopódio é uma combinação de ambos. É comum um dos ramos das pernas locomotoras estar ausente. Por exemplo, as pernas locomotoras unirremes dos malacóstracos (localizadas no tórax) perderam o exopodito e consistem em um endopodito do tipo estenopódio. Além disso, podem existir processos laterais, não chamados de ramos, como exitos, enditos e epipoditos. Frequentemente, os epipoditos estão transformados em brânquias (Fig. 32).

Figura 49 - Esquema de um malacóstraco generalizado.

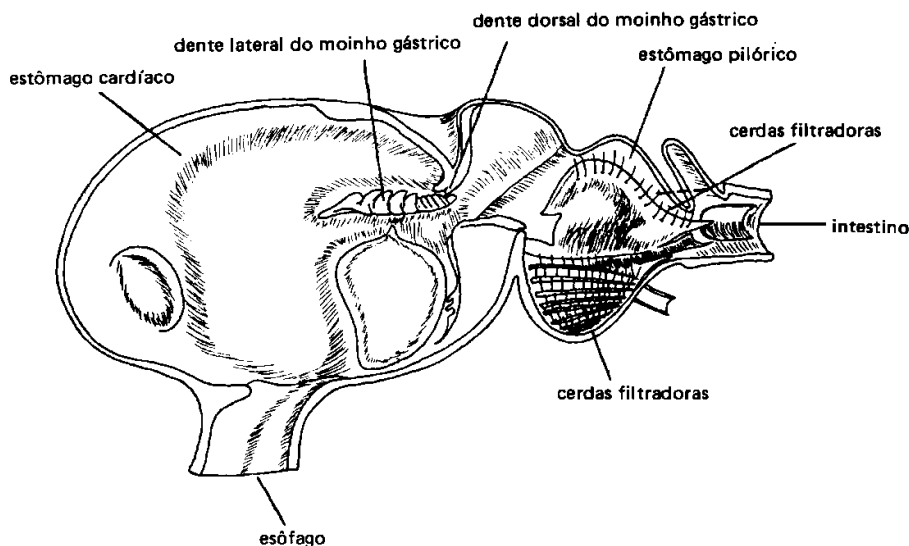
Fonte: http://commons.wikimedia.org/wiki/File:General_malacostracan_es.png

Os malacóstracos apresentam o corpo dividido em cefalotórax e abdômen. Como padrão típico dos crustáceos, a cabeça apresenta dois pares de antenas, um par de mandíbulas e dois pares de maxilas, portanto cinco segmentos mais o ácron. O tórax apresenta oito segmentos, todos com apêndices, chamados de pereópodos (do grego *péreon* = tórax + *podos* = pés). O abdômen possui seis segmentos, mais o télson, sendo os cinco primeiros chamados de pleópodos (do grego *pléon* = abdômen + *podos* = pés) e o último par de urópodos (do grego *ura* = cauda + *podos* = pés) (Figs. 48 e 49). Por sua vez, na ordem Decapoda (do grego *deka* = dez + *podos* = pés), pertencente à classe Malacostraca, os três primeiros pares de pereópodos passaram a ter funções relacionadas à manipulação do alimento, por isso são denominados maxilípedes (= pés ou apêndices com função de maxilas). Desse modo, o tórax possui apenas cinco pares de apêndices locomotores, de onde vem o nome Decapoda (Fig. 48).

5.1.1 ALIMENTAÇÃO

Os crustáceos apresentam dieta e mecanismos de alimentação muito variados. O crustáceo ancestral era provavelmente um animal epibentônico pequeno e que se alimentava de partículas em suspensão, utilizando as cerdas de seus apêndices natatórios para filtrar as partículas. Nos crustáceos atuais, de modo geral, os apêndices posteriores da cabeça (mandíbulas, maxílulas e maxilas), e os anteriores do tronco (maxilípedes) são adaptados para a alimentação.

A boca dos crustáceos localiza-se na região ventral da cabeça e o trato digestório é geralmente reto com uma dobra ventral no final da porção anterior, conferindo-lhe uma forma semelhante à letra J ou L (Fig. 33). O trato digestório anterior geralmente consiste em um esôfago e um estômago. Nos Decapoda macrófagos, crustáceos que consomem partículas grandes de alimento, o estômago é adaptado para triturar e dividido em estômago cardíaco e estômago pilórico. O alimento é armazenado no estômago cardíaco e triturado pela ação de músculos e dentes esclerotizados do moinho gástrico. Cerdas do estômago pilórico permitem a passagem para o intestino médio apenas das partículas menores (Fig. 50).

Figura 50 - Estômagos cardíaco e pilórico de Decapoda.

Fonte: Modificado de Kaestner de Barnes, 1984

Nos crustáceos pequenos que tipicamente se alimentam de partículas pequenas, sem necessidade de trituração, o estômago não apresenta especialização para essa função. O intestino médio, de origem endodérmica, é responsável pela secreção de enzimas digestivas, hidrólise e absorção dos produtos da hidrólise. Essas funções são, em grande parte, realizadas em um ou mais pares de cecos digestivos que podem formar um hepatopâncreas. De modo geral, de acordo com o nome, essa estrutura apresenta funções relacionadas ao metabolismo de açúcares e lipídios e produção de enzimas digestivas, respectivamente análogas ao fígado e pâncreas dos vertebrados.

5.1.2 SISTEMA CARDIOVASCULAR E TROCAS GASOSAS

Os crustáceos possuem um coração tubular dorsal com ostíolos pares, típico dos artrópodes, que pode estar ausente nas espécies diminutas, ou concentrado na região torácica, de forma globular e número reduzido de ostíolos em muitos decápodes. O coração bombeia a hemolinfa para a cabeça e essa retorna pelas cavidades da hemocele. Os malacóstracos de grande porte apresentam um sistema de vasos sanguíneos bem desenvolvido.

A hemolinfa contém uma variedade de células do tipo amebócitos granulares e fagocitários (que englobam partículas ou células invasoras) e células explosivas que causam a coagulação do sangue em casos de ferimentos ou autotomia (perda voluntária de apêndices, total ou parcial). Os não-malacóstracos geralmente transportam o oxigênio dissolvido no plasma sanguíneo ou em moléculas de hemoglobina em solução no plasma. A maioria dos malacóstracos possui hemocianina dissolvida no plasma. Note que os pigmentos respiratórios não estão dentro de células, como nos vertebrados, mas diluídos no plasma sanguíneo.

Os crustáceos pequenos realizam as trocas gasosas por simples difusão cutânea. Entretanto, a maioria dos crustáceos maiores apresenta brânquias que geralmente são modificações dos epipoditos. Embora representem diversas formas de modificações dos apêndices, as brânquias fornecem uma ampla área de superfície, geralmente delgadas e ricamente banhadas pela hemolinfa responsável pelo transporte de oxigênio.

5.1.3 EXCREÇÃO

A excreção nos crustáceos é feita por nefrídios denominados glândulas antenais (= glândulas verdes) e/ou glândulas maxilares, semelhantes às glândulas coxais dos aracnídeos (Fig. 42B). Essas glândulas recebem o nome correspondente ao apêndice no qual estão localizadas e por onde liberam os produtos da excreção. Sua estrutura tem a forma de uma bolsa com fundo cego, o sáculo, e um ducto com diferentes graus de enovelamento (relacionado com a reabsorção) que se abre através de um nefridiópore. O sáculo é um dos poucos remanescentes do celoma dos artrópodes, fica em contato direto com a hemocele, retirando as excretas da hemolinfa. Os crustáceos, inclusive os terrestres, excretam principalmente amônia.

Grande parte do balaço hídrico e iônico também é realizado pelos nefrídios, principalmente durante a reabsorção de substâncias ao longo do túbulo enovelado. Muitas espécies também eliminam excretas através das brânquias..

5.1.4 SISTEMA NERVOSO E ÓRGÃOS DO SENTIDO

O sistema nervoso apresenta o padrão típico de artrópodes com um cérebro dorsal anterior formado pela fusão de gânglios (proto, deuto e tritocérebro) e um cordão nervoso ventral com um par de gânglios por segmento. A tendência de redução de segmentos também ocorre com o sistema nervoso. Por exemplo, nos decápodes de corpo longo (camarões e lagostas) o cordão ventral apresenta gânglios fundidos, porém ocorre em todos os segmentos do tórax e abdômen (Fig. 34 A). Todavia, nos decápodes de corpo curto (caranguejos e siris) todos os gânglios torácicos estão fundidos em uma grande placa neural ventral e os abdominais são muito reduzidos.

O sistema sensorial em grande parte é constituído por cerdas inervadas de função mecanorreceptora e quimiorreceptora. A maioria dos crustáceos também apresenta processos cuticulares espiniformes, localizados nas antenas, chamados estetos, de função quimiorreceptora.

Os crustáceos podem ter dois tipos de fotorreceptores, olhos simples e olhos compostos. Os olhos compostos podem ser sésseis ou pedunculados. Os olhos compostos de crustáceos e insetos (mas não dos miriápodes) são semelhantes e diferem daqueles encontrados nos quelicerados. Cada omatídio tem um cone cristalino (perdido nos miriápodes) formado originalmente de quatro células e a retínula tem oito células retinulares. A córnea é secretada por duas células corneágenas (Fig. 36).

Os crustáceos também possuem proprioceptores que fornecem informações sobre a posição e movimentos do corpo. Diversos malacóstracos possuem estatocistos que podem ser fechados com um estatólito secretado, ou abertos sendo preenchidos com grãos de areia.

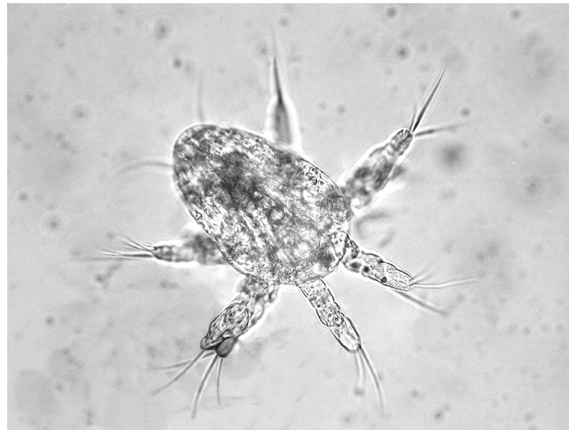
O sistema endócrino é bem desenvolvido, complexo e pouco conhecido. Sabe-se que a muda é controlada por ecdisona e mecanismos de retroalimentação envolvendo células neurosecretores localizadas no órgão X (na base do olho ou nervo ótico). Os cromatóforos, células com pigmentos que possibilitam a mudança de cor através de sua distensão ou contração, também são controlados por neurosecreções e hormônios. É interessante notar que muitas espécies de crustáceos apresentam bioluminescência, principalmente decápodes pelágicos e larvas de copépodos.

5.1.5 REPRODUÇÃO E DESENVOLVIMENTO PÓS-EMBRIONÁRIO

Embora existam espécies hermafroditas (remipédios, cefalocáridos, cracas ou cirripédios e alguns decápodes), a maioria dos crustáceos é dióica. O sistema genital geralmente é simples. As gônadas se desenvolvem de fragmentos celômicos localizando-se primitivamente em pares ao longo dos segmentos do abdômen. Frequentemente apêndices estão modificados para a transferência dos espermatozóides e muitas espécies incubam seus ovos.

Em todos crustáceos, eclode uma larva com os três primeiros segmentos, portando os dois pares de antenas e as mandíbulas, chamada de náuplio (Fig. 51). Em algumas espécies com muito vitelo essa fase transcorre dentro do ovo. Os náuplios de vida livre nadam e se alimentam de plâncton. O desenvolvimento pode ser direto em muitas espécies, porém a maioria apresenta diversos estádios larvais. Existe uma infinidade de nomes dados às fases larvais e não se conhece a sua correspondência entre as diferentes espécies. As fases mais comuns são náuplio, zoé e pós-larva. A fase de zoé caracteriza-se por apresentar os apêndices cefálicos e torácicos. Enquanto a pós-larva é semelhante a um jovem, apresentando todos os apêndices, porém de tamanho menor, e sem maturidade sexual.

Figura 51 - Larva náuplio, característica da maioria dos crustáceos.



Fonte: http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Nauplius_larva_of_a_cyclops_copepod.jpg

UNIDADE 6**FILO ARTHROPODA: Os mandibulados terrestres (Tracheata)****6.1 SUBFILO HEXAPODA****6.1.1 INTRODUÇÃO**

Tradicionalmente, o subfilo Hexapoda, que inclui a classe Insecta e outros grupos menores, é agrupado com o subfilo Myriapoda, devido à presença compartilhada de traqueias (por isso o uso do nome Tracheata), apêndices unirremes (Uniramia), perda da segunda antena dos crustáceos (Atelocerata, do grego *atelo* = imperfeito, *cerata* = antena) e túbulos de Malpighi. Aqui será mantida a classificação mais utilizada, porém sabe-se que principalmente evidências de sequências de genes sugerem que tanto os hexápodes quanto os miriápodes tenham surgido diretamente de ancestrais crustáceos, talvez, independentemente. Nesse caso, as características citadas acima não seriam sinapomorfias dos Tracheata, mas caracteres convergentes entre Hexapoda e Myriapoda. Devido ao fato dessa proposta ser recente e ainda em discussão, aqui será mantida a classificação mais aceita atualmente (e encontrada na maioria dos livros didáticos) até que a nova proposta seja mais detalhada e formalizada.

Os hexápodes formam um grupo monofilético, facilmente reconhecido pela divisão do corpo em três tagmas: cabeça, tórax e abdômen; e três pares de pernas torácicas (do grego, *Hexa* = seis + *podos* = pernas) (Fig. 52). A cabeça contém cinco segmentos além do ácron, apresentando um par de antenas, um par de mandíbulas e dois pares de maxilas. O segundo par de maxilas encontra-se fundido em uma estrutura denominada lábio (Fig. 53).

Os hexápodes são principalmente terrestres, embora existam espécies que invadiram secundariamente ambientes aquáticos. O grupo contém duas classes Entognatha, que possuem as peças bucais escondidas dentro da cápsula cefálica, e Insecta, com as peças bucais expostas.

As vantagens adaptativas conferidas pela artropodização, destacadas na introdução aos artrópodes, foram notadamente expressadas nos insetos. Os insetos foram os hexápodes que apresentaram a maior irradiação adaptativa no ambiente terrestre que se conhece. Vivem em praticamente todos os lugares e habitats, apresentando diversidade e adaptações espetaculares (Fig. 28). Apesar de quase 1.000.000 de espécies descritas (mais de 2/3 de todas as espécies de seres vivos!) estima-se que possam existir entre 3 a 100 milhões de espécies desconhecidas.

Além da diversidade, sua abundância também é impressionante. Calcula-se que para cada ser humano existam 200 milhões de insetos no mundo. Apenas para as formigas, E.O. Wilson estimou a existência de 10^{15} indivíduos (1 quatrilhão) em cada momento.

Devido à sua abundância e riqueza de espécies, os insetos são muito importantes ecologicamente, sendo frequentemente os mais importantes predadores, recicladores de matéria orgânica, polinizadores e dispersores de sementes, entre outros. Ou seja, animais extremamente relevantes e influentes nos ciclos de matéria orgânica e fluxo de energia dos ecossistemas terrestres. Além de sua influência benéfica no equilíbrio dos ecossistemas, alguns insetos se tornaram pragas das monoculturas cultivadas pela espécie humana e são transmissores de doenças perigosas (como a dengue e a malária transmitidas por mosquitos, a doença de Chagas, transmitida pelo barbeiro etc.). Espécies de Isoptera (cupins) e Hymenoptera (abelhas, vespas e formigas) apresentam comportamento social e desenvolveram sociedades altamente complexas e elaboradas sem equivalente em outros grupos de invertebrados.

São reconhecidas cerca de 33 ordens de insetos. É importante lembrar que o estudo dos insetos é por si só uma disciplina, a Entomologia, que demandaria vários livros para sua apresentação. Devido à diversidade do grupo e falta de espaço, apenas as ordens mais comuns e importantes serão citadas no texto e, posteriormente, apresentadas em laboratório. Desse modo, recomendamos aos estudantes interessados em Entomologia a realização da disciplina optativa, assim como a leitura das referências bibliográficas sugeridas. Além disso, aqui somente serão destacadas as principais diferenças e adaptações em relação aos outros artrópodes.

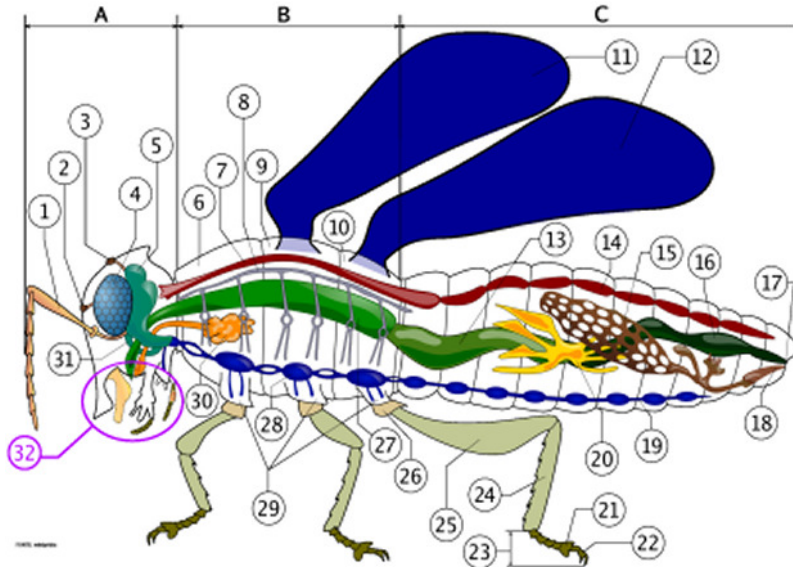
6.1.2 MORFOLOGIA GERAL (PLANO BÁSICO)

Apesar de poderem ter uma grande variedade de adaptações e modificações morfológicas, os hexápodes apresentam constância no número de tagmas e apêndices do corpo, bem diferente do ocorrido nos crustáceos. O corpo dos hexápodes possui três tagmas: cabeça, tórax e abdômen, com 5, 3 e 11 segmentos, respectivamente. A cabeça possui um par de antenas, um par de mandíbulas e dois pares de maxilas. O segundo par de maxilas encontra-se fundido em uma estrutura denominada lábio. Além disso, na cabeça existem olhos simples e compostos (Figs. 51 e 52).

O tórax apresenta a característica distintiva dos hexápodes em relação aos outros artrópodes, cada segmento possui um par de pernas. Além disso, a maioria dos insetos possui dois pares de asas, com exceção das ordens mais primitivas que surgiram antes do aparecimento das asas (os apterigotos), e outras que perderam ou modificaram funcionalmente um dos pares. Nos Coleoptera, besouros, o primeiro par foi modificado em uma estrutura protetora, os élitros; nos Diptera, moscas e muriçocas, o segundo par foi modificado em uma estrutura de equilíbrio, os halteres ou balancins. Em outras espécies como, por exemplo, pulgas, Siphonaptera, e cochonilhas, Hemiptera, as asas foram perdidas secundariamente. Os insetos foram os primeiros animais a voar, capacidade responsável por grande parte de seu sucesso reprodutivo e irradiação adaptativa. As asas são extensões da cutícula formadas pela epiderme.

O abdômen possui 11 segmentos, porém em muitas espécies esse número foi secundariamente reduzido para 10 a 9. O 11º segmento, quando presente, apresenta um par de cercos de função sensorial.

Figura 52. Anatomia de um inseto adulto.



Fonte: <http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/thumb/0/0a/Robal.png/350px-Robal.png>

A Cabeça, B Tórax, C- Abdômen				
1.			antena	17. ânus
2.	ocelo	(inferior)		18. vagina
3.	ocelo	(superior)		19. gânglios abdominais
4.	olho	composto		20. túbulos de Malpighi
5.	cérebro	(gânglios cerebrais)		21. tarsômero
6.		protórax		22. tarsais
7.	artéria	dorsal		23. tarso
8.	tubos traqueais e	espiráculos		24. tibia
9.		meso-tórax		25. fêmur
10.		meta-tórax		26. trocanter
11.	asa	(1ª)		27. intestino anterior (estomodeo)
12.	asa	(2ª)		28. gânglios torácicos
13.	intestino médio	(mesêntero)		29. coxa
14.		coração		30. glândula salivar
15.		ovário		31. gânglio sub-esofágico
16.	intestino posterior	(proctodeo)		32. peças bucais

As peças bucais apresentam grande variação morfológica associada aos hábitos alimentares. As ordens geralmente são classificadas com base nas peças bucais e no tipo de asas. Similarmente, há grande variação na estrutura das antenas, pernas e formato do corpo como resultado de adaptações a diferentes habitats e nichos.

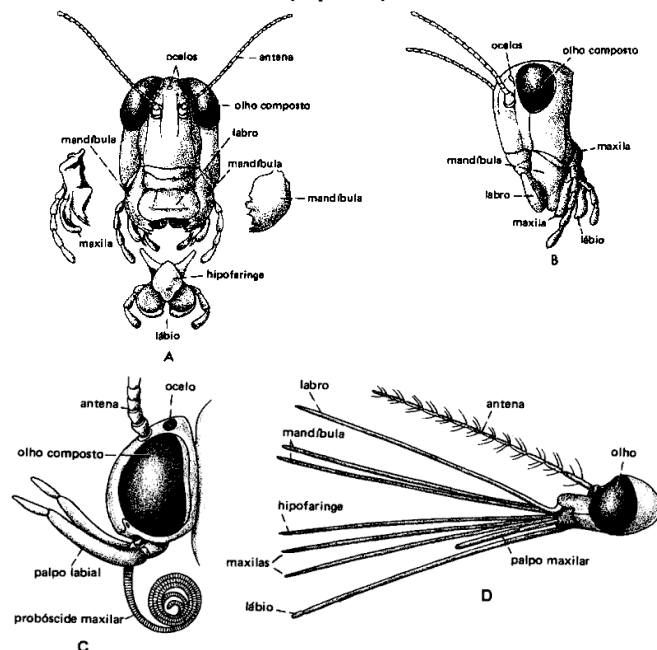
Os músculos do vôo localizam-se no tórax e podem ser diretos, aderidos às asas, ou indiretos, modificam a forma do tórax resultando em movimento das asas. Os músculos indiretos são os principais responsáveis pela força de batimento e os indiretos por ajustes de direção. Há dois tipos de controle neural sobre a contração dos músculos do vôo. O sincronizado, em que os neurônios estimulam diretamente e alternadamente os músculos antagonísticos, ou seja, os

músculos longitudinais dorsais que abaixam a asa e os músculos dorso-ventrais que suspendem a asas. O mecanismo não-sincronizado é mais complexo e envolve a grande quantidade de resilina presentes na articulação das asas e a capacidade de contração miogênica dos músculos. Basicamente, a contração de um músculo provoca a distensão, seguida de contração, do músculo antagonístico sucessivamente. Nesse caso, impulsos nervosos não-sincronizados são enviados apenas para manter os movimentos. Através do tipo sincrônico os batimentos são da ordem de 100/seg., enquanto no outro tipo chegam entre 300 a 1000/seg. Com isso, há insetos como as mariposas esfingídeas (Lepidoptera), e os zig-zig, ou libélulas (Odonata), que podem voar, respectivamente, a 48 Km/hora e 40 Km/hora

6.1.3 NUTRIÇÃO E PEÇAS BUCAIS

Os insetos têm enorme diversidade de tipos de alimentação. Muitos se alimentam de líquidos e/ou tecidos vegetais, com uma infinidade de tipos de herbivoria, mas há espécies carnívoras, detritívoras (incluindo saprófagas), além de parasitas e comensais. Embora existam padrões mistos, de modo geral as peças bucais podem ser classificadas como sugadoras (e.g. gafanhotos, besouros), sugadoras (e.g. abelhas, borboletas, muricocas) e embebedoras (e.g. moscas) (Fig. 53).

Figura 53 - A, Peças bucais mastigadoras de gafanhoto (ortóptero), vista frontal. B, Vista lateral. C, Peças bucais sugadoras de mariposa (lepidóptero). D, Peças bucais picadoras de muricoca (díptero).



Fonte: A, B, e C segundo Snodgrass, D, segundo Waldbauer, modificadas de Barnes, 1984

O trato digestório dos hexápodes é semelhante ao de outros artrópodes. Apresenta um estomodeu contendo a faringe, esôfago, papo e proventrículo (Fig. 33). De modo geral, o estomodeu possui glândulas salivares e atua na ingestão, trituração ou digestão mecânica, digestão química inicial e armazenamento dos alimentos. O mesênteron (intestino médio) atua na síntese de enzimas digestivas, digestão química e absorção dos nutrientes, e pode apresentar um par de cecos gástrico para retardar a passagem dos alimentos. O proctodeu é responsável pela absorção de água e formação do bolo fecal.

6.1.4 CIRCULAÇÃO E TROCAS GASOSAS

Devido ao seu tamanho relativamente pequeno (menos de 1mm a 20 cm, embora a maioria tenha menos de 3cm de comprimento) os hexápodes não apresentam grandes modificações no padrão básico do sistema cardiovascular dos artrópodes. Há um coração dorsal com ostíolos pares que geralmente se estende pelos nove segmentos abdominais. Na base das asas pode haver órgãos pulsáteis que funcionam como bombas acessórias.

A maior modificação dos hexápodes ocorreu no sistema de trocas gasosas, devido à necessidade de adaptação ao ambiente terrestre. O sistema traqueal é composto pelas traqueias que são invaginações em forma de tubo da cutícula. As traqueias se abrem através de espiráculos localizados na superfície do corpo que podem estar protegidos por pelos abrigados em átrios e possuírem válvulas. Devido à necessidade de manter o sistema úmido, esse mecanismo ajuda a evitar a perda de água.

Internamente as traqueias se ramificam, diminuindo de calibre, e levam o ar atmosférico diretamente aos tecidos (Fig. 28I). Podem existir bolsas, os sacos aéreos, e todo o sistema é periodicamente ventilado pela ação de músculos. A porção mais interna das traqueias é chamada de traquéola que é um canal de parede fina preenchida por fluido. Desse modo, as trocas gasosas são feitas por difusão entre as células dos tecidos e o líquido traqueal. O tamanho diminuto ($0,2$ a $1,0\ \mu\text{m}$) das traquéolas impede sua ventilação, podendo ser um fator limitante que explicaria o porquê dos insetos não terem desenvolvido tamanhos maiores.

Muitas espécies com larvas aquáticas apresentam brânquias associadas a um sistema traqueal interno que se mantém no adulto. As ninfas de zig-zig (Odonata) apresentam um órgão retal, cujas paredes finas permitem a realização de trocas gasosas através de bombeamento de água pelo ânus.

6.1.5 EXCREÇÃO E OSMOREGULAÇÃO

Os Hexapoda apresentam evaginações da parede do tubo digestório entre o intestino médio e o proctodeu (Fig. 33). Essas centenas de evaginações não ramificadas e de fundo cego, banhadas pela hemolinfa, são os túbulos de Malpighi. Para facilitar a passagem de substâncias da hemolinfa para dentro dos túbulos de Malpighi, células da parede bombeiam potássio ativamente, aumentando a pressão osmótica interna. O produto de excreção é ácido úrico que evita a perda de água e glândulas retais, localizadas no reto, realizam absorção de água e nutrientes.

6.1.6 SISTEMA NERVOSO E ÓRGÃOS DOS SENTIDOS

O sistema nervoso central dos hexápodes é semelhante ao dos crustáceos maiores com uma tendência similar à fusão de gânglios (Fig. 34A). O gânglio cerebral está dividido em protocérebro, deutocérebro e tritocérebro que na verdade representam gânglios coalescidos. O protocérebro processa os estímulos ópticos, o deutocérebro funciona como centro de integração e conecta-se aos nervos motores e sensoriais das antenas e o tritocérebro inerva a musculatura e outras estruturas da região do clipeo e labro (nos crustáceos o tritocérebro inerva o segundo par de antenas, Fig. 34B). O gânglio subesofágico, também resultado da fusão de gânglios segmentares, inerva as mandíbulas e maxilas. Os insetos apresentam um sistema de inervação estomodeal bem desenvolvido e podem possuir fibras nervosas gigantes. Há, ainda, um gânglio posterior hipocerebral, associado a células neurosecretoras que funciona como um centro endócrino controlador da muda e crescimento.

Muitos órgãos sensoriais dos hexápodes são microscópicos e associados à cutícula. Na cabeça encontram-se olhos simples, geralmente três ocelos, que não formam imagem e um par de olhos compostos semelhantes aos dos crustáceos (Fig. 36).

Os mecanorreceptores (receptores táteis e de vibração) são formados por cerdas associadas a neurônios em sua base, denominados sensilas, presentes nas antenas, pernas e no corpo. Essas estruturas podem estar associadas formando órgãos mais complexos. Sensilas em formas de placas têm função quimiorreceptora, e localizam-se principalmente nas antenas e peças bucais. A capacidade olfativa é muito desenvolvida, alguns insetos podem sentir odores a quilômetros de distância.

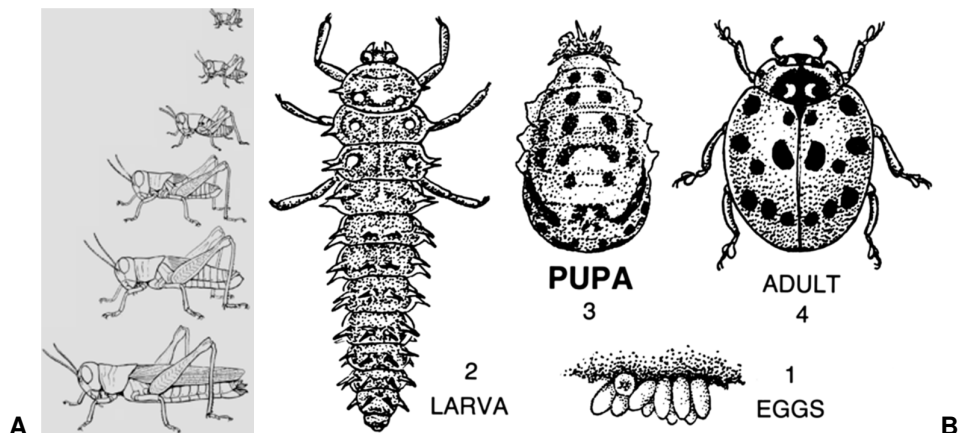
Órgãos proprioceptores também são bem desenvolvidos, como os órgãos cordotonais. Muitos insetos, como grilos e gafanhotos, utilizam o som para comunicação entre os sexos, possuindo fonorreceptores. Os fonorreceptores podem ser cerdas simples que percebem vibração até órgãos timpânicos contendo membranas associadas a neurônios. Os órgãos timpânicos geralmente são modificações das traqueias e cutícula associada formando uma membrana timpânica que vibra devido ao som. Esses órgãos podem ocorrer nas pernas anteriores, no tórax e abdômen. Por exemplo, muitas mariposas utilizam essa capacidade auditiva para tentarem se esquivar de morcegos insetívoros.

6.1.7 REPRODUÇÃO E DESENVOLVIMENTO

Os hexápodes são dióicos e a maioria é ovípara, embora existam espécies ovovivíparas e também partenogenéticas (ovos não fecundados que se desenvolvem). A maioria apresenta fertilização interna, primitivamente através de espermatóforos como alguns aracnídeos, e secundariamente os machos apresentam complexas genitálias incluindo um pênis ou endofalo. Tipicamente existe um par de ovários ou testículos no abdômen e glândulas acessórias. As fêmeas possuem uma spermateca para armazenar os espermatozóides e frequentemente a cópula ocorre em vôo.

Os insetos mais primitivos (apterigotos) apresentam desenvolvimento direto, em que os jovens emergem com forma semelhante aos adultos, ou imagos. Esse tipo de desenvolvimento é chamado de desenvolvimento ametábolo. Nos insetos alados (pterigotos) os jovens emergem como ninfas, cujas asas se desenvolvem a cada muda até se transformarem em adultos, chamado de desenvolvimento hemimetábolo; ou emergem larvas vermiformes muito imaturas que após um número variável de mudas se transformam em pupas (com primórdios das asas e geralmente protegidas por um casulo) e após uma muda final, em adultos, chamado de desenvolvimento holometábolo (Fig. 54).

**Figura 54 - A, Desenvolvimento pós-embriônico do tipo hemimetábolo em gafanhotos (ortópteros).
B, Desenvolvimento pós-embriônico do tipo holometábolo em besouros (coleópteros).**



Fonte: A, http://en.wikipedia.org/wiki/file:Snodgrass_Melanoplus_atlanus.png

B, [http://commons.wikimedia.org/wiki/file:pupa_\(psf\).png](http://commons.wikimedia.org/wiki/file:pupa_(psf).png).

6.2 SUBFILO MYRIAPODA

6.2.1 INTRODUÇÃO

Os Myriapoda (que significa milhares de pernas, embora os milípedes apresentem no máximo “apenas” 375 pares de pernas) agrupam as Classes Chilopoda (lacrarias e centopeias), Diplopoda (imbuás, piolhos-de-cobra, e milípedes), Pauropoda (paurópodes) e Symphyla (sínfilos) (Fig. 28F). São terrestres, embora existam fósseis marinhos, e possuem cerca de 12.000 espécies viventes.

Apresentam o corpo dividido em dois tagmas: cabeça e tronco. A cabeça possui quatro pares de apêndices como os insetos: um par de antenas, um par de mandíbulas, e dois pares de maxilas. O tronco é pouco diferenciado, contendo segmentos homônimos e os apêndices locomotores.

Além dos tagmas e apêndices cefálicos, outras características dos miriápodes são: os apêndices são unirremes e articulados; de modo geral apresentam a cutícula com pouca cera, sendo restritos a ambientes úmidos; possuem túbulos de Malpighi e traqueias (talvez de evolução independente daqueles dos hexápodes); possuem apenas olhos simples, sem olhos compostos; o trato digestório é simples, sem cecos; são dióicos, com transferência indireta de espermatozoides através de espermatóforos, e o desenvolvimento é direto. O sistema nervoso e órgãos dos sentidos segue o padrão típico dos artrópodes. Como novidade, muitas centopeias e imbuás apresentam pequenos discos perfurados na cutícula associados com uma célula nervosa sensorial, localizados na base das antenas. Essas estruturas, denominadas órgãos de Tömösvary, têm função desconhecida. Especula-se que sejam quimiorreceptores, detectores de pressão, umidade ou audição (som e vibrações). A última hipótese parece ser a mais provável, embora ainda seja questionado se o tipo de estímulo captado são vibrações do ar (som) ou vibrações do solo.

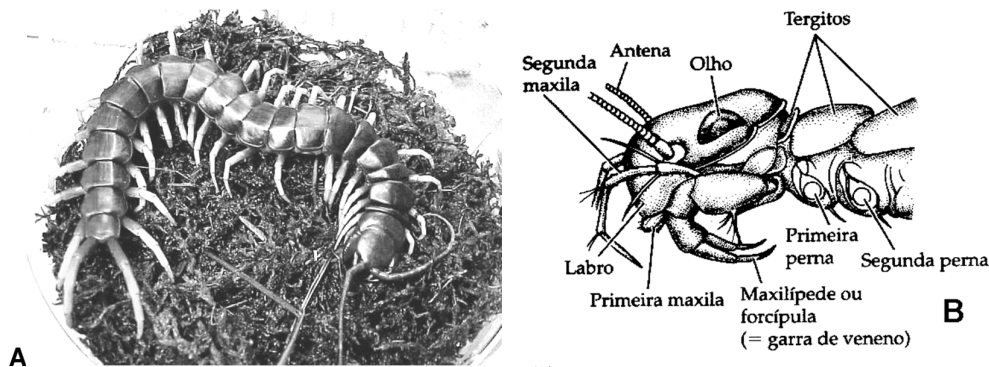
6.2.2 CLASSE CHILOPODA

Existem cerca de 2.800 espécies de centopeias com comprimento entre 1 a 30 cm. O corpo das centopeias apresenta entre 15 a 193 segmentos. Cada segmento do tronco possui um par de pernas. São achatados dorso-ventralmente e as pernas são laterais de modo que o corpo

fica próximo do solo (Fig. 55A). O primeiro par de pernas é transformado em uma estrutura inoculadora de veneno, a forcípula ou maxílpede (Fig. 55B). São carnívoros, alimentando-se de minhocas, artrópodes e as espécies grandes com cerca de 30 cm conseguem capturar até pequenos vertebrados e seus filhotes, como lagartos, roedores e pássaros. O último par de pernas não é utilizado na locomoção.

Possuem apenas dois pares de túbulos de Malpighi desembocando na porção final do intestino. O coração apresenta ostíolos pares em cada segmento, assim como os espiráculos das traqueias que se abrem lateralmente nas pleuras e apresentam válvulas.

Figura 55 - A, Chilopoda Scolopendromorpha (*Scolopendra gigantea*). B, Detalhe da cabeça e região anterior do tronco de uma centopeia escutigeromorfa. Note os apêndices cefálicos e a forcípula (=maxílpede, primeiro par de pernas do tronco).



Fonte: A, http://pt.wikipedia.org/wiki/ficheiro:Scolopendra_gigantea.jpg. B, Modificado de Snodgrass de Brusca & Brusca, 2007

Os gonóporos estão localizados no último segmento do corpo. Existem espécies ovíparas e vivíparas.

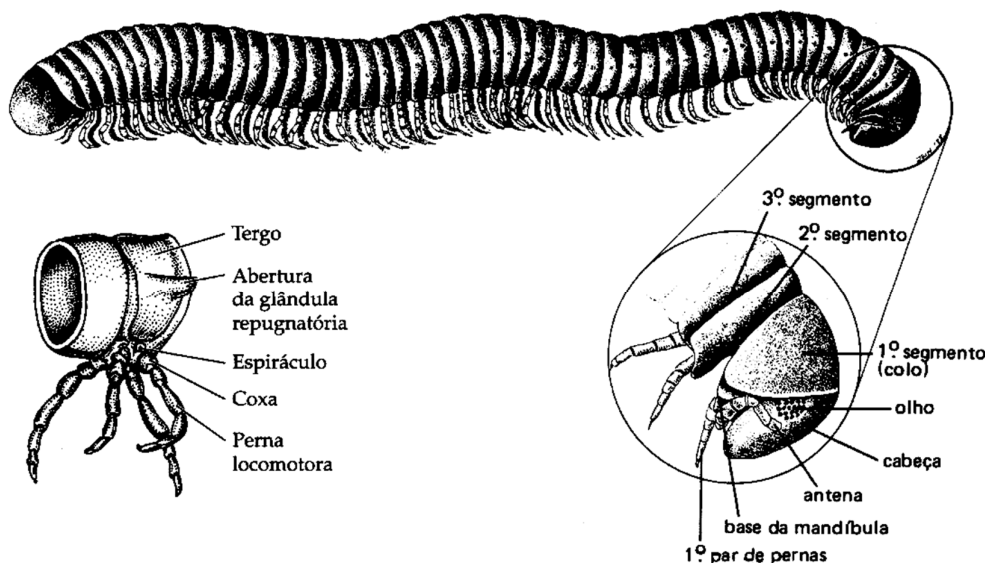
6.2.3 CLASSE DIPLOPODA

As cerca de 8.000 espécies de diplópodes têm esse nome por possuírem segmentos duplos que se fundiram (diplosegmentos). Desse modo, cada diplosegmento apresenta dois pares de pernas, de gânglios nervosos, de ostíolos e de espiráculos. O primeiro segmento do tronco é modificado em um colo e não apresenta pernas. Geralmente, os quatro primeiros segmentos do tronco apresentam apenas um par de pernas. As antenas são simples e as primeiras maxilas estão fundidas, formando um gnatoquilário, e as segundas, estão ausentes. A maioria das espécies é detritívora, alimentando-se de detritos vegetais, embora existam umas poucas espécies carnívoras (Fig. 56).

A cutícula geralmente é calcificada (com deposições de cálcio, como nos crustáceos), seu corpo é cilíndrico e muitas espécies se enrolam em uma espiral característica. Muitas espécies possuem glândulas repugnatórias que se abrem lateralmente e secretam substâncias nocivas. Geralmente essas espécies têm coloração de advertência (aposematismo) como os coloridos diplópodes polidésmidos que secretam cianureto.

Os espiráculos das traqueias abrem-se ventralmente e não apresentam válvulas, portanto não podem ser fechados. Os gonóporos são anteriores, localizados nas coxas do segundo par de pernas (terceiro segmento do tronco).

Figura 56 - Um diplópode juliforme (imbuá), mostrando os apêndices da cabeça. Note que os primeiros segmentos do tronco apresentam apenas um par de pernas. Os outros segmentos (diplosegmentos) apresentam dois pares de pernas (destaque à esquerda).



Fonte: Modificado de Barnes, 1984; destaque segundo Manton de Brusca & Brusca, 2007

6.2.4 CLASSE PAUPODA

Os paurópodes (do grego *pauros*, pequeno, + *podos* = pés) contêm cerca de 500 espécies cujo tamanho varia entre 0,5 a 1,5 mm. Não possuem olhos e seu tronco tem 12 segmentos com 9 pares de pernas, ou seja, o primeiro e os dois últimos segmentos são ápodos. Os tergitos frequentemente são grandes e cobrem dois segmentos (Fig. 57A). As antenas são ramificadas, e, como nos diplópodes, as primeiras maxilas estão fundidas, formando um gnatoquilário, e as segundas, estão ausentes. São detritívoros.

Relacionado ao pequeno tamanho do corpo, não possuem coração nem sistema traqueal. Como nos diplópodes, os gonóporos são anteriores, localizados nas coxas do segundo par de pernas (terceiro segmento do tronco).

Os paurópodes provavelmente são parentes próximos dos diplópodes. Vivem em lugares úmidos, ricos em detritos vegetais, mas são raros.

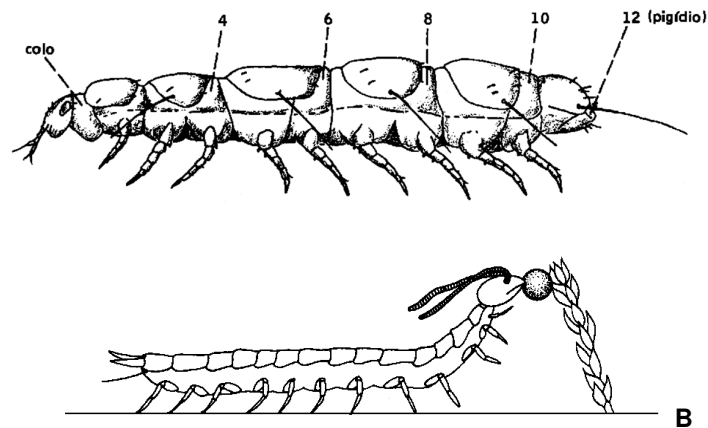
6.2.5 CLASSE SYMPHYLA

Os sínfilos formam um grupo de animais pequenos (0,5 a 8 mm), de cutícula mole, não calcificada, corpo semelhante às centopeias, com 14 segmentos no tronco, sendo os 12 primeiros segmentos portadores de um par de pernas cada. O penúltimo segmento apresenta fiandeiras e pelos sensoriais. As antenas são longas e simples e as primeiras maxilas estão fundidas na linha mediana, e as segundas totalmente fundidas, formando um lábio complexo (Fig. 57B).

Apresentam um par de espiráculos na cabeça e as traqueias suprem apenas os três primeiros segmentos do tronco. Os gonóporos são anteriores e também localizados no terceiro segmento do tronco.

Suas cerca de 160 espécies também vivem em solos úmidos, ricos em detritos vegetais, e são relativamente raros. São herbívoros e algumas espécies são pragas de plantas e flores cultivadas em estufas.

Figura 57 - A, Um paurópode. Note que cada tergito cobre dois segmentos do tronco que possui 12 segmentos. B, Um sínfilo *Scutigera*. As fêmeas de *Scutigera* coletam espermatóforos depositados pelos machos no ambiente e guardam os espermatozoides em bolsas bucais. Ao depositar os óvulos com a boca na vegetação os mesmos são fecundados.



Fonte: A, Segundo Tieg; B. segundo Juberthie-Jupeau, modificados de Barnes, 1984

AREGAÇANDO AS MANGAS!!!



Devido à enorme diversidade e abundância de artrópodes, pode-se facilmente elaborar uma coleção desses animais. Muitos desses animais são encontrados próximos às residências e outros são pragas.

Esse material, após sua coleta pode ser utilizado para a visualização e comparação de diversas estruturas entre os diferentes grupos, como a tagmose, as peças bucais e asas, no caso dos insetos etc.

Além disso, formas imaturas como ninfas de grilos e gafanhotos e larvas de borboletas e mariposas podem ser criadas com facilidade para a observação do desenvolvimento pós-embriônico desses animais.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BARNES, R. D. *Zoologia dos Invertebrados*. 4ª Ed., Editora Roca, São Paulo. 1179p. 1984.
- BRUSCA, R. C. & BRUSCA, G. J. *Invertebrados*. 2ª. Edição, Editora Guanabara Koogan, Rio de Janeiro. 1098 p. 2007.
- COSTA, C. S. R. & ROCHA, R. M. *Invertebrados: manual de aulas práticas*. 2a. Edição, Holos Editora, São Paulo. 271p. 2006.
- HICKMAN, C. P., ROBERTS, L. S. & LARSON, A. *Princípios integrados de Zoologia* 11ª Ed. Editora Guanabara-Koogan. 2004.
- MATHEWS-CASCON, H. XAVIER MARTINS, I. *Práticas de Zoologia de Protozoários a Moluscos*. Série didática 6. UFC Edições, 4ª Edição Fortaleza. 2006.

- NIELSEN, C. Animal Evolution: Interrelationships between the living phyla. 3ª. Edição. Oxford University Press, New York. 464 p. 2012.
- PAPAVERO, N. Fundamentos práticos de taxonomia zoológica. UNESP. 1994.
- RUSSEL-HUNTER, W.D. Uma Biologia dos Invertebrados Superiores. Editora da Universidade de São Paulo, Editora Polígono, São Paulo. 1969.
- RUPPERT, E. E., FOX, R. S. & BARNES, R. D. Zoologia dos Invertebrados: Uma Abordagem Funcional-evolutiva. 7a. Edição, Editora Roca Ltda., São Paulo. 2005.