

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

MATHEUS ALVES DE PAULA

COMPARAÇÃO DAS DUAS PRIMEIRAS VÉRTEBRAS PÓS-CRANIANAS ENTRE PEIXES OSTEICHTHYES (ACTINOPTERYGII E SARCOPTERYGII) E CHONDRICHTHYES, E APLICAÇÃO DE MODELOS EM *PEPAKURA* PARA ENSINO E PESQUISA DE VERTEBRADOS

CURITIBA

2021

MATHEUS ALVES DE PAULA

COMPARAÇÃO DAS DUAS PRIMEIRAS VÉRTEBRAS PÓS-CRANIANAS ENTRE
PEIXES OSTEICHTHYES (ACTINOPTERYGII E SARCOPTERYGII) E
CHONDRICHTHYES, E APLICAÇÃO DE MODELOS EM *PEPAKURA* PARA
ENSINO E PESQUISA DE VERTEBRADOS

Dissertação apresentada ao curso de Pós-Graduação em Zoologia, Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Zoologia.

Orientador: Prof. Dr. Paulo de Tarso da Cunha Chaves

CURITIBA

2021

Universidade Federal do Paraná.
Sistema de Bibliotecas.
Biblioteca de Ciências Biológicas.
(Rosilei Vilas Boas – CRB/9-939).

Paula, Matheus Alves de.

Comparação das duas primeiras vértebras pós-cranianas entre peixes osteichthyes (Actinopterygii e Sarcopterygii) e Chondrichthyes, e aplicação de modelos em pepakura para ensino e pesquisa de vertebrados. / Matheus Alves de Paula. – Curitiba, 2021.

103 f. : il.

Orientador: Paulo de Tarso da Cunha Chaves.

Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal do Paraná, Setor de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Zoologia.

1. Variação (Biologia). 2. Fotogrametria. 3. Coluna vertebral. 4. Modelos animais em pesquisa. 5. Peixes. I. Título. II. Chaves, Paulo de Tarso da Cunha. III. Universidade Federal do Paraná. Setor de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Zoologia.

CDD (20.ed.) 597



MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
SETOR DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO ZOOLOGIA 40001016008P4

TERMO DE APROVAÇÃO

Os membros da Banca Examinadora designada pelo Colegiado do Programa de Pós-Graduação em ZOOLOGIA da Universidade Federal do Paraná foram convocados para realizar a arguição da Dissertação de Mestrado de **MATHEUS ALVES DE PAULA** intitulada: **COMPARAÇÃO DAS DUAS PRIMEIRAS VÉRTEBRAS PÓS-CRANIANAS ENTRE PEIXES OSTEICHTHYES (ACTINOPTERYGII E SARCOPTERYGII) E CHONDRICHTHYES, E APLICAÇÃO DE MODELOS EM PEPAKURA PARA ENSINO E PESQUISA DE VERTEBRADOS**, sob orientação do Prof. Dr. PAULO DE TARSO DA CUNHA CHAVES, que após terem inquirido o aluno e realizada a avaliação do trabalho, são de parecer pela sua APROVAÇÃO no rito de defesa.

A outorga do título de mestre está sujeita à homologação pelo colegiado, ao atendimento de todas as indicações e correções solicitadas pela banca e ao pleno atendimento das demandas regimentais do Programa de Pós-Graduação.

CURITIBA, 28 de Junho de 2021.

Assinatura Eletrônica

28/06/2021 16:14:29.0

PAULO DE TARSO DA CUNHA CHAVES

Presidente da Banca Examinadora (UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ)

Assinatura Eletrônica

28/06/2021 16:19:04.0

EMYGDIO LEITE DE ARAUJO MONTEIRO FILHO

Avaliador Interno (UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ)

Assinatura Eletrônica

29/06/2021 08:55:23.0

ANDREA DESIDERATO

Avaliador Externo (UNIVERSITY OF LODZ)

Avenida Cel Francisco H Santos, s/n - CURITIBA - Paraná - Brasil
CEP 81531-980 - Tel: (41) 3361-1641 - E-mail:
pgzoo@ufpr.br
Documento assinado eletronicamente de acordo com o disposto na legislação federal Decreto 8539 de 08 de outubro de
2015.

Gerado e autenticado pelo SIGA-UFPR, com a seguinte identificação única: 98518
Para autenticar este documento/assinatura, acesse
<https://www.pppg.ufpr.br/siga/visitante/autenticacaoassinaturas.jsp>
e insira o código 98518

DEDICATÓRIA

Dedico esse trabalho ao Senhor, àquele que desde o início desse projeto esteve comigo, que me permitiu viver toda essa experiência de maneira genuína. O Senhor me deu a oportunidade de começar e me sustentou, agora pois, devolvo a Ele esse trabalho finalizado.

In memoriam de Alessandro Danelichen

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a Deus pela oportunidade e por toda a experiência vivida nesses anos. Obrigado Pai, pelo sangue no nosso Senhor Jesus.

Ao meu querido orientador professor Paulo de Tarso, quem primeiro me acolheu com a ideia das dobraduras, me encorajou e me incentivou do começo ao fim, foi um imenso prazer trabalhar ao seu lado.

A minha banca avaliadora, prof. Dr. Emigdio e Dr. Andrea Desiderato por todas as orientações, correções e sugestões que contribuíram para meu aperfeiçoamento e refinamento desse trabalho.

Ao meu querido aluno Mateus Henrique Bedin que comprou a ideia desde o início, minha gratidão pelos peixes que limpamos, a máquina que construímos, as fotos que tiramos, testes, peças e finalmente pelas vértebras de papel que montamos! É um prazer poder chamar-te amigo, eu louvo a Deus pelo homem que és.

Ao meu companheiro e melhor amigo Danilo, que desde o início esteve ao meu lado, cuidou de mim, acreditou em mim e teve toda a paciência ao me ouvir falar de peixes e vértebras, minha eterna gratidão a sua existência, eu louvo a Deus pela sua vida.

Minha família, onde sempre encontrei refúgio, amor e suporte. Essa conquista é, também, reflexo dos anos de dedicação e investimentos que a mim dispensaram. Todo amor do mundo a vocês.

Agradeço a cada um e todos os amigos que estiveram ao meu lado, oraram por mim e acreditaram no meu potencial. Não irei citar nomes, mas saiba que estou falando de você que está lendo esses agradecimentos, saiba que eu trouxe você comigo até aqui.

Aos meus colegas mestrandos e doutorandos que deixaram suas marcas nesse trabalho de variadas formas, nos conselhos, nas conversas, nos estudos, nas disciplinas, nos eventos e em tantos outros momentos que passamos juntos.

Aos meus professores que sempre me inspiraram e me ensinaram as maiores filosofias e lições de vida.

Agradeço, agradeço e agradeço a todos que passaram por mim durante esses dois anos, nem todas as palavras poderão expressar o sentimento que tenho no meu peito. Contém comigo, sempre.

Agradeço a CAPES pela bolsa e ao PPGZOO da UFPR.

Então o Senhor olhou para ele, e disse: Vai nesta tua força, e livrarás a Israel das mãos dos midianitas; porventura não te enviei Eu?

Juízes 6:14

RESUMO

Tradicionalmente, para peixes é reconhecido apenas duas regiões vertebrais, uma pré-caudal e outra caudal e uma regionalização mais específica só é reconhecida para tetrápodes. Estudos recentes têm contestado essa visão apontando regionalizações vertebrais em peixes ósseos. Esses estudos morfológicos são contemplados com ilustrações anatômicas que se fazem necessárias para apresentar os resultados obtidos pelos pesquisadores. Entretanto, essas ilustrações limitam-se a bidimensionalidade, e mesmo a utilização de técnicas de preparo (diafanização, raio-x, radiografias, tomografia computadorizada, cortes histológicos) avançadas, a apresentação dos resultados é feita de forma limitada. Os avanços das técnicas de reconstruções 3D têm permitido estudos mais refinados e conseqüentemente uma melhor divulgação dos resultados. Tendo em vista a lacuna de conhecimento sobre a variação morfológica em vértebras de peixes, esse trabalho delimitou-se a estudar a variação morfológica das duas primeiras vértebras pós-craniais e teve como objetivo: verificar se nas vértebras da conexão crânio-coluna de peixes há elementos morfológicos que as aproximem das vértebras do complexo atlas-áxis de sarcopterígeos tetrápodes fósseis (Capítulo 1) e, confeccionar réplicas em escalas para apresentar os resultados obtidos que possam ser utilizadas como instrumento didático em aulas de Zoologia (Capítulo 2). Nossas análises contaram com 17 gêneros de peixes ósseos e quatro cartilagosos, acessados junto aos pescadores do litoral de Paraná e Santa Catarina após serem preparados para comercialização; um sarcopterígeo fóssil e nove gêneros de tetrápodes basais fósseis, estes últimos acessados através da literatura. Os resultados obtidos no capítulo 1 mostram que as vértebras atlas e áxis de peixes ósseos possuem elementos morfológicos distintivos das demais vértebras e a semelhança morfológica com vértebras dos tetrápodes analisados. Essas constatações pavimentam o caminho para a proposição de uma regionalização vertebral mais especializada em peixes ósseos, principalmente uma região cervical; corroboram com estudos recentes que evidenciam que características morfológicas encontradas em tetrápodes já estavam presentes em peixes tetrapodomorfos e contribuem para o entendimento da evolução de um pescoço funcional. Testamos duas técnicas de reconstrução tridimensional, a fotogrametria e *Pepakura* e obtivemos como resultado réplicas das vértebras atlas e áxis de robalo-peva. Esses resultados evidenciam o grande potencial didático, em especial das réplicas em papel. A utilização de novas tecnologias e ferramentas devem estar na prática docente dos educadores, aqui em especial no ensino de Zoologia, nossas réplicas lançam as primeiras bases para a construção de diversos modelos biológicos a serem utilizados em aulas de Ciências e Biologia. Se implementadas e difundidas de maneira correta poderá ser criado pelos professores uma biblioteca de modelos virtuais e físicos disponíveis a toda comunidade.

Palavras-chave: 1. Variação morfológica 2. *Pepakura* 3. Fotogrametria 4. Vértebras pós craniais 5. Modelos 3D

ABSTRACT

Traditionally, for fish, only two vertebral regions, one pre-caudal and one caudal, are recognized, and a more specific regionalization is only recognized for tetrapods. Recent studies have contested this view by pointing to vertebral regionalization in bony fish. These morphological studies are provided with anatomical illustrations which are necessary to present the results obtained by the researchers. However, these illustrations are limited to two dimensions, and even with the use of advanced preparation techniques (diaphanization, x-ray, radiographs, computed tomography, histological sections), the results are presented in a limited way. Advances in 3D reconstruction techniques have allowed for more refined studies and, consequently, better dissemination of results. In view of the knowledge gap on the morphological variation in fish vertebrae, this work was limited to studying the morphological variation of the first two post-cranial vertebrae and aimed to: verify whether in the vertebrae of the fish skull-column connection there are morphological elements that bring them closer to the vertebrae of the atlas-axis complex of fossil Tetrapod sarcopterigians (Chapter 1) and, make replicas on scales to present the results obtained that can be used as a didactic instrument in Zoology classes (Chapter 2). Our analyses included 17 genera of bony fishes and four cartilaginous fishes, accessed with fishermen from the coast of Paraná and Santa Catarina after being prepared for commercialization; one fossil sarcopterigeans and nine genera of fossil basal tetrapods, the latter accessed through literature. The results obtained in chapter 1 show that the atlas and axis vertebrae of bone fish have distinctive morphological elements from the other vertebrae and the morphological similarity with the vertebrae of the analyzed tetrapods. These findings pave the way for proposing a more specialized vertebral regionalization in bony fish, mainly a cervical region; corroborate with recent studies that show that morphological characteristics found in tetrapods were already present in tetrapodomorph fish and contribute to the understanding of the evolution of a functional neck. We tested two techniques of three-dimensional reconstruction, photogrammetry and Pepakura and produced replicas of atlas and axis sea bass vertebrae. These results show the great didactic potential, especially of paper replicas. The use/implementation of new technologies and tools should be included in the teaching practice of educators, and especially for the teaching of Zoology, our replicas lay a first basis for the construction of several biological models to be used in Science and Biology classes. If implemented and disseminated correctly, teachers can create a library of virtual and physical models available to the entire community.

Keywords: 1. Morphological variation 2. Pepakura 3. Photogrammetry 4. postcranial vertebrae 5. 3D models

SUMÁRIO

PREFÁCIO	12
REFERÊNCIAS	15
CAPÍTULO 1: COMPARAÇÃO MORFOLÓGICA ENTRE AS VÉRTEBRAS CERVICAIS DE PEIXES ACTINOPTERYGII E CHONDRICHTHYES COM VÉRTEBRAS CERVICAIS DE TETRÁPODES BASAIS (SARCOPTERYGII)	17
RESUMO	18
ABSTRACT	18
1. INTRODUÇÃO	19
2. MATERIAL E MÉTODOS	22
2.1. COLETA DE MATERIAL	22
2.2. DISSECAÇÃO E ARMAZENAMENTO	24
2.3. ANÁLISE DAS AMOSTRAS	25
2.4. HIPÓTESES DE TRABALHO.....	22
2.5. ANÁLISE ONTOGENÉTICA DO ROBALO-PEVA <i>Centropomus parallelus</i>	26
2.6. ESPÉCIES ANALISADAS	26
3. RESULTADOS	26
3.1. COMPARAÇÃO INTERESPECIFICA.....	29
3.1.1. COMPARAÇÃO ENTRE AS VÉRTEBRAS ATLAS DE TELEOSTEI	29
3.1.2. COMPARAÇÃO ENTRE AS VÉRTEBRAS ATLAS-ÁXIS DE EUTELEOSTEI	30
3.1.3. COMPARAÇÃO ENTRE AS VÉRTEBRAS ATLAS-ÁXIS DE SARCOPTERYGII.....	38
3.1.4. COMPARAÇÃO ENTRE ACTINOPTERYGII, CHONDRICHTHYES E SARCOPTERYGII TETRAPODES BASAIS.....	41
4. DISCUSSÃO	46
5. CONCLUSÃO	50
6. REFERÊNCIAS	51
7. MATERIAL SUPLEMENTAR	55
7.1.1. DESCRIÇÃO DAS VÉRTEBRAS DE CHONDRICHTHYES.....	55
7.1.2. DESCRIÇÃO DAS VÉRTEBRAS DE ACTINOPTERYGII	57
7.1.3. DESCRIÇÃO DAS VÉRTEBRAS DE SARCOPTERYGII	79
7.2. TABELAS COMPARATIVAS	81
7.3. ANÁLISE DE COORDENADAS PRINCIPAIS	84

CAPÍTULO 2: CONFECÇÃO DE RÉPLICAS EM PAPEL ATRAVÉS DE FOTOGRAMETRIA E PEPAKURA DAS VÉRTEBRAS DE ROBALO-PEVA:	
PROPOSTA DE MATERIAL DIDÁTICO PARA AULAS DE ZOOLOGIA	88
RESUMO.....	89
ABSTRACT.....	89
INTRODUÇÃO	90
MATERIAL E MÉTODOS	91
RESULTADOS.....	93
DISCUSSÃO	97
REFERÊNCIAS.....	100
CONSIDERAÇÕES FINAIS	102

PREFÁCIO

Do ambiente aquático à efetiva transição para o ambiente aéreo, muitos passos evolutivos estão documentados através do registro fóssil, um exemplo é a origem de um pescoço funcional. O pescoço funcional nos tetrápodes se dá pela separação total do crânio com a cintura escapular (ERICSSON; KNIGHT; JOHANSON, 2013) e aparece em *Tiktaalik roseae* (DAESCHLER; SHUBIN; JENKINS, 2006).

A conquista do ambiente aéreo desperta grande curiosidade na história evolutiva dos vertebrados. Uma série de modificações necessárias à vida nesse ambiente foram colocadas à prova pelos nossos ancestrais e está cada vez mais claro que a conquista desse ambiente se deu após o surgimento das características que consideramos distinguíveis de animais terrestres.

A riqueza de vertebrados terrestres que conhecemos, e que talvez nunca cheguemos a conhecer, deu-se a partir de um evento evolutivo: o surgimento dos tetrápodes a partir de peixes sarcopterígeos (DAESCHLER; SHUBIN; JENKINS, 2006; TRIQUES; CHRISTOFFERSEN, 2017). Diversas adaptações estruturais e fisiológicas foram necessárias para que os sarcopterígeos tetrápodes efetivamente conquistassem esse novo ambiente e pudessem explorar as novas possibilidades de nichos disponíveis, entre elas, mudanças na alimentação, respiração, no suporte do corpo e locomoção (DOWNS et al., 2008).

Uma das sinapomorfias de Chordata é a presença de um bastão elástico dorsal (notocorda) que confere suporte estrutural e mecânico ao corpo dos cordados (BRUSCA, 2018). Uma das tendências evolutivas foi a substituição, englobamento total ou parcial, da notocorda por estruturas ósseas mais rígidas, as vértebras, que dariam origem a uma estrutura colunar (KARDONG, 2016) presente nos Osteichthyes. Contrastando com essa tendência evolutiva, os Chondrichthyes apresentam endoesqueletos cartilagosos há pelo menos 400 milhões de anos, tendo sido, o endoesqueleto precedido por osso pericondral (DEAN, 2011; KARDONG, 2016).

Do surgimento das primeiras vértebras até suas adaptações para formar o pescoço funcional dos tetrápodes, uma série de passos evolutivos ocorreram, por exemplo, como a perda dos ossos operculares (TRIQUES; CHRISTOFFERSEN, 2017).

Apesar de haver diferenças ao longo do eixo vertebral, há semelhanças por desempenharem funções em comum (FORD, 1937). Essa diferença estrutural torna-

se evidente pela variação dos arcos e centros vertebrais (ZHANG, 2009). Para peixes não-tetrápodes, extintos ou não, não foi documentado alguma regionalização vertebral similar a tetrápodes em número ou morfologia (SALLAN, 2012).

No caso dos peixes é consenso que não existe uma regionalização da coluna vertebral bem definida, uma vez que essa regionalização surgiu em tetrápodes associada a uma mudança biomecânica da sustentação do corpo (GALBUSERA; BASSANI, 2019). A regionalização mais aceita para peixes é uma anterior do tronco e uma posterior caudal (KARDONG, 2016). Para Sallan (2012, p. 3264, tradução nossa) “esta é uma situação infeliz, pois os casos convergentes são necessários para separar as pressões seletivas iniciais e os pré-requisitos de desenvolvimento de deriva e ‘restrição filogenética”.

Ao afirmar que as vértebras anteriores dos peixes são modificadas e exercem funções do eixo atlas-áxis; e que há muitas variações dentro de seus grupos e de como isto o é feito; e que a fixação do crânio com a coluna e a existência de um eixo que permita a rotação da cabeça podem ser realizadas por uma ou mais de duas vértebras (FORD, 1937). Nosso estudo justifica-se, também, pela necessidade de se acrescentar dados sobre o tema.

A partir do exposto, nos dedicamos a estudar com maior foco uma variação estrutural da coluna vertebral: a conexão entre o crânio e a coluna, partindo do complexo atlas-áxis. Baseando-se nos estudos clássicos de Ford sobre “A variação vertebral em peixes teleósteos” (1937), a extremidade anterior da coluna vertebral dos peixes teleósteos possui modificações para exercer funções que nos vertebrados superiores são realizadas pelas vértebras atlas e áxis.

Entender a morfologia das primeiras vértebras pós-cranianas de peixes pode evidenciar questões relacionadas à origem do pescoço funcional em tetrápodes e para o entendimento da regionalização da coluna vertebral em vertebrados tetrápodes basais. Casos convergentes podem ajudar na compreensão dos caminhos evolutivos e das circunstâncias ambientais que levaram à regionalização do esqueleto axial (SALLAN, 2012).

Em estudos morfológicos, as descrições de estruturas anatômicas são comuns, necessárias e fazem parte dos objetivos de alguns estudos. Entendemos, assim como, Ruthensteiner e He (2008) que esses estudos devem fornecer a visualização desses dados, porém inevitavelmente acabam por se limitar a bidimensionalidade. Ainda segundo os autores, mesmo a utilização de técnicas de preparo avançadas

(diafanização, raio-x, radiografias, tomografia computadorizada, cortes histológicos), a apresentação dos resultados é feita de forma bidimensional.

O avanço das técnicas de reconstrução 3D permite não só melhores análises nos estudos, mas uma fonte potencial de divulgação e material para novos estudos. Bot e Irschick (2019) exemplificam algumas dessas potencialidades e aqui destacamos, segundo os autores, que o uso de reconstruções 3D pode ser utilizado em jogos e abrir portas para chegar ao público de maneira mais realista; para educadores, o potencial de utilizar esses modelos para contar histórias é significativa.

Não obstante, a entrega e divulgação de recursos tridimensionais virtuais no Brasil, pode ser um fator limitante quando considerado o público a quem se destinam tais materiais. Por esse motivo, defendemos e apresentamos uma alternativa para essa limitação, a produção de recursos tridimensionais físicos, a partir de modelos digitais, que sejam de baixo custo, de fácil produção e distribuição para contribuir no ensino de Zoologia e outras áreas das Ciências Biológicas, seja no Ensino Superior ou Educação Básica.

Tendo em vista a lacuna de conhecimento sobre a variação morfológica em vértebras de peixes, esse estudo teve como objetivo: verificar se nas vértebras da conexão crânio-coluna de peixes há elementos morfológicos que as aproximem das vértebras do complexo atlas-áxis de sarcopterígeos tetrápodes fósseis (Capítulo 1) e, confeccionar réplicas em escalas para apresentar os resultados obtidos que possam ser utilizadas como instrumento didático em aulas de Zoologia (Capítulo 2).

REFERÊNCIAS

BOT, J.; IRSCHICK, D. J. Using 3D Photogrammetry to Create Open-Access Models of Live Animals: 2D and 3D Software Solutions. In: **CLIR Publication**. [s.l.: s.n.]. p. 54–72.

BRUSCA, R. C. **INVERTEBRADOS**. 3. ed ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2018.

CAMPIONE, N. E.; REISZ, R. R. Morphology and evolutionary significance of the atlas-axis complex in varanopid synapsids. **Acta Palaeontologica Polonica**, v. 56, n. 4, p. 739–748, 2011.

DAESCHLER, E. B.; SHUBIN, N. H.; JENKINS, F. A. A Devonian tetrapod-like fish and the evolution of the tetrapod body plan. **Nature**, v. 440, n. 7085, p. 757–763, 2006.

DE CLERCQ, A. et al. Vertebral column regionalisation in Chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha*. **Journal of Anatomy**, v. 231, n. 4, p. 500–514, 2017.

DEAN, M. N. **The skeleton | Cartilaginous Fish Skeletal Tissues**. [s.l.] Elsevier Inc., 2011. v. 1

DOWNS, J. P. et al. The cranial endoskeleton of *Tiktaalik roseae*. **Nature**, v. 455, n. 7215, p. 925–929, 2008.

ERICSSON, R.; KNIGHT, R.; JOHANSON, Z. Evolution and development of the vertebrate neck. **Journal of Anatomy**, v. 222, n. 1, p. 67–78, 2013.

FORD, E. Vertebral Variation in Teleostean Fishes. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, v. 22, n. 1, p. 1–60, 1937.

GALBUSERA, F.; BASSANI, T. The spine: A strong, stable, and flexible structure with biomimetics potential. **Biomimetics**, v. 4, n. 3, 2019.

HEISS, E.; AERTS, P.; VAN WASSENBERGH, S. Aquatic-terrestrial transitions of feeding systems in vertebrates: A mechanical perspective. **Journal of Experimental Biology**, v. 221, n. 8, 2018.

HILTON, E. J. et al. Clarification of the occipito-vertebral region of *Arapaima gigas* (Osteoglossomorpha: Osteoglossidae) through developmental osteology. **Copeia**, n. 1, p. 218–224, 2007.

KARDONG, KENNETH V. **Vertebrados: anatomia comparada, função e evolução**. 7. ed. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2016.

KRIWET, J.; PFAFF, C. Evolutionary Development of the Postcranial and Appendicular Skeleton in Fishes. **Evolution and Development of Fishes**, p. 188–206, 2019.

NOWROOZI, B. N. et al. Regional variation in morphology of vertebral centra and intervertebral joints in striped bass, *Morone saxatilis*. **Journal of Morphology**, v. 273, n. 4, p. 441–452, 2012.

NYAKATURA, J. A. et al. A three-dimensional skeletal reconstruction of the stem amniote *Oreobates pabsti* (diadectidae): Analyses of body mass, centre of mass

position, and joint mobility. **PLoS ONE**, v. 10, n. 9, p. 1–20, 2015.

RUTHENSTEINER, B.; HESS, M. Embedding 3D models of biological specimens in PDF publications. **Microscopy Research and Technique**, v. 71, n. 11, p. 778–786, 2008.

SALLAN, L. C. Tetrapod-like axial regionalization in an early ray-finned fish. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 279, n. 1741, p. 3264–3271, 2012.

TRIQUES, M. L.; CHRISTOFFERSEN, M. L. Peixes conquistam a terra firme Nova abordagem para um evento acidental único. 1.ed ed. São Paulo: Editora Baraúna, 2017.

WATT, J.; PIERCE, G. J.; BOYLE, P. R. Guide to the Identification of North Sea Fish Using Prernaxillae and Vertebrae. **ICES Cooperative Research Report**, v. 220, n. 220, p. 231, 1997.

ZHANG, G. An evo-devo view on the origin of the backbone: Evolutionary development of the vertebrae. **Integrative and Comparative Biology**, v. 49, n. 2, p. 178–186, 2009.

**CAPÍTULO 1: COMPARAÇÃO MORFOLÓGICA ENTRE AS VÉRTEBRAS
CERVICAIS DE PEIXES ACTINOPTERYGII E CHONDRICHTHYES COM
VÉRTEBRAS CERVICAIS DE TETRÁPODES BASAIS (SARCOPTERYGII)**

RESUMO

A literatura tradicional apresenta apenas duas regiões vertebrais para peixes ósseos, pré-caudal e caudal, e estudos recentes tem contestado essa visão e propostas de uma regionalização mais complexa está sendo consolidada. A ausência de estudo comparativos sobre a regionalização vertebral em teleósteos deixa o tópico sobre evolução vertebral pouco explorado, a visão tradicional de apenas duas regiões vertebrais em peixes pode ter obscurecido possíveis convergências com tetrápodes e levado ao desinteresse em se estudar o tema. Nosso trabalho delimitou-se a estudar apenas as duas primeiras vértebras pós-craniais e buscamos compreender se as vértebras atlas e áxis de peixes ósseos possuem elementos morfológicos que as aproximem das vértebras do complexo atlas-áxis de sarcopterígeos tetrápodes basais. Foram obtidos junto aos pescadores do litoral do Paraná e Santa Catarina 21 gêneros de osteíctes e condrictes que seriam descartados após o preparo comercial, esses peixes foram dissecados e suas vértebras preparadas para análise; na literatura encontramos nove espécies de tetrápodes basais e um sarcopterígeo não tetrápode fóssil, que possuíam suas vértebras atlas e áxis descritas. Nossos resultados mostram que as vértebras atlas e áxis de peixes ósseos possuem elementos morfológicos distintivos das demais vértebras e a semelhança morfológica com vértebras dos tetrápodes analisados. Essas constatações pavimentam o caminho para a proposição de uma regionalização vertebral mais especializada em peixes ósseos, principalmente uma região cervical; corroboram com estudos recentes que evidenciam que características morfológicas encontradas em tetrápodes já estavam presentes em peixes tetrapodomorfos e contribuem para o entendimento da evolução de um pescoço funcional.

Palavras-chave: 1. Regionalização vertebral 2. Coluna cervical 3. Vértebras atlas-áxis 4. Evolução vertebral 5. Pescoço funcional.

ABSTRACT

The traditional literature presents only two vertebral regions for bony fishes, pre-caudal and caudal, and recent studies have challenged this view and hypotheses of a more complex regionalization are being consolidated. The lack of comparative studies on vertebral regionalization in teleosts leaves the topic of vertebral evolution little explored, and the traditional view of only two vertebral regions in fishes may have obscured possible convergences with tetrapods and led to a lack of interest in studying the topic. Our work was limited to studying only the first two post-cranial vertebrae, and we sought to understand whether the atlas and axis vertebrae of bony fishes have morphological elements that bring them closer to the vertebrae of the atlas-axis complex of basal tetrapod sarcopterygians. We obtained from fishermen of the coast of Paraná and Santa Catarina 21 genera of osteichthyes and chondrichthyes that would be discarded after commercial preparation, these fish were dissected and their vertebrae prepared for analysis; in the literature we found nine species of basal tetrapods and one fossil non-tetrapod sarcopterygian that had their atlas and axis vertebrae described. Our results show that atlas and axis vertebrae of bony fishes have morphological elements distinctive from other vertebrae and morphological similarity

with vertebrae of the analyzed tetrapods. These findings pave the way for the proposition of a more specialized vertebral regionalization in bony fishes, especially a cervical region; they corroborate recent studies showing that the morphological features found in tetrapods have been already present in tetrapodomorph fishes and contribute to the understanding of the evolution of a functional neck.

Keywords: 1. Vertebral variations 2. Cervical column 3. atlas-axis complex 4. Vertebral evolution 5. Functional neck

1. INTRODUÇÃO

Tradicionalmente, para peixes, Osteichthyes e Chondrichthyes (FIGURA 1) são reconhecidas duas regiões vertebrais distintas, a pré-caudal e a caudal. Uma diferenciação mais complexa de acordo com suas funções, é reconhecida apenas para tetrápodes (KRIWET; PFAFF, 2019). Afirmar que a coluna vertebral dos peixes é dívida em duas regiões é uma visão reducionista das diferentes funções desempenhadas por ela (FORD, 1937).

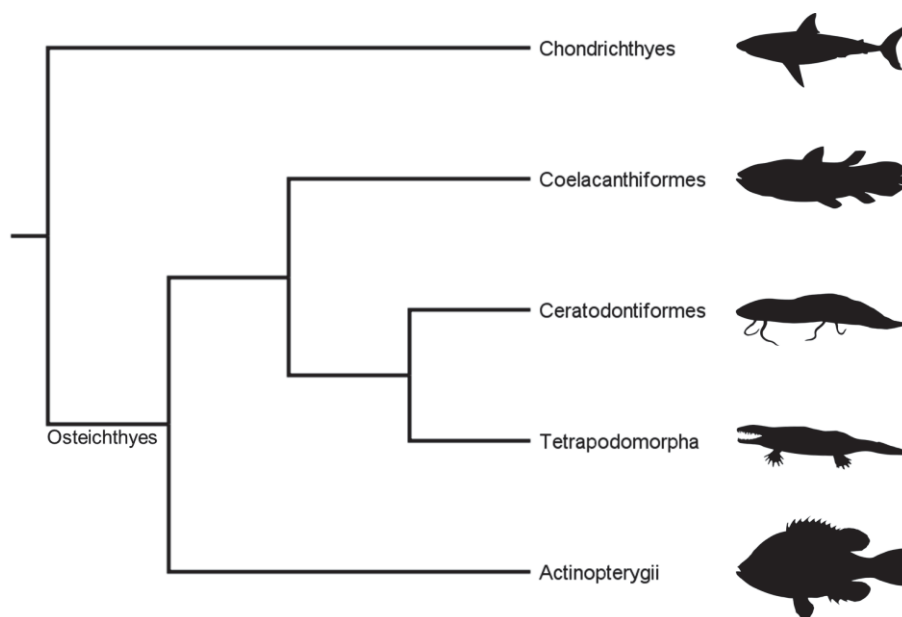


Figura 1. Cladograma adaptado de Betancur-R et al. (2017), apresenta relação entre os grupos de peixes gnatostomados vivos e Tetrapodomorpha. Gravuras obtidas em phylopic.org

Estudos têm contestado essa visão (FORD, 1937; RAMZU; MEUNIER, 1999; BIRD; HERNANDEZ, 2007; JAWAD; AL-HASSANI, 2014a; JAWAD; AL-HASSANI, 2014b) e propostas de uma regionalização mais complexa está sendo consolidada. Estudos de desenvolvimento com peixe-zebra *Danio rerio* (Hamilton-Buchanan, 1822)

mostraram diferentes expressões dos genes Hox, sugerindo uma regionalização antero-posterior de cervical, abdominal, transicional e caudal (NOWROOZI et al., 2012), os autores também apresentam uma regionalização para *Morone saxatilis* (Walbaum, 1792) incluindo uma região cervical.

Outras variações morfológicas para o esqueleto axial de actinoptérigeos são conhecidas, como a especialização das primeiras quatro vértebras para a formação do aparelho Weberiano (BIRD; HERNANDEZ, 2007), a fusão da primeira vértebra com o neurocrânio (BRITZ; JOHNSON, 2010) e a formação de uma pseudo articulação crânio-vertebral em *Stomias boa* (Risso, 1810) (SCHNELL; BERNSTEIN; MAIER, 2008). Não apenas para peixes ósseos, mas condrictes também apresentam uma conexão crânio-coluna similar a osteíctes e, apesar de não haver uma região cervical distinta, as vértebras anteriores podem ter morfologia distinta (CAMP, 2009).

A regionalização da coluna vertebral está bem evidenciada em tetrápodes (FIGURA 2), consistindo em cinco regiões distintas (cervical, torácica, lombar, sacral e caudal). Sua estrutura principal é uma haste articulada, formada de segmentos e, ao longo desse eixo simétrico, uma heterogeneidade é apresentada por contínuas mudanças na forma de cada segmento (FORD, 1937), isto é, das suas vértebras. O formato da vértebra varia ao longo da coluna vertebral sem que haja vértebras iguais (PIERCE; BOYLE, 1997). Essa regionalização se deu pela adaptação a diferentes necessidades físicas impostas pelo ambiente aéreo (BIRD; HERNANDEZ, 2007).

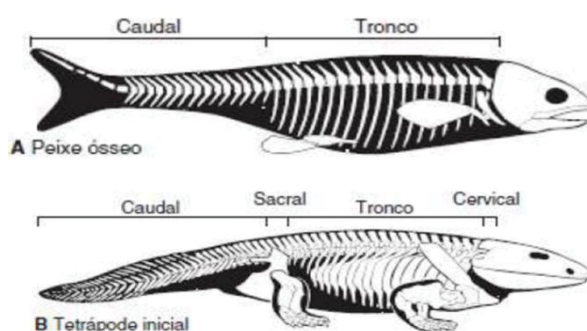


Figura 2. Diferenciação morfológica do esqueleto axial de um peixe ósseo (A) e de um tetrápode inicial (B). Adaptado de Kardong (2016).

Essa questão se torna importante de uma perspectiva funcional, evolutiva e aplicada no estudo dos peixes (CLERCQ et al., 2017). **Funcional**, pois “a heterogeneidade estrutural está claramente relacionada com diferenciação de função” (FORD, 1937, tradução nossa). Em seu estudo, Camp (2009) evidência o papel do

esqueleto axial, principalmente a conexão entre crânio e coluna no comportamento alimentar de teleósteos; **evolutiva**, pois para comparar componentes estruturais e funcionais (e.g. modo de natação de diferentes espécies) é necessária uma distinção clara das regiões do esqueleto axial (CLERCQ et al., 2017). Bird e Hernandez (2007) afirmam que uma regionalização impulsionada funcionalmente possui variações morfológicas que são importantes para compreender da evolução da coluna vertebral de teleósteos; e **aplicada**, pois será possível compreender razões da fusão vertebral em peixes cultiváveis (FJELLDAL et al., 2012). As regiões reconhecidas irão depender da abordagem adotada pelos pesquisadores (CLERCQ et al., 2017).

Nosso estudo delimitou-se a estudar com maior foco uma das variações morfológicas dentro do esqueleto axial dos peixes, a conexão entre crânio e coluna. *“At its anterior end the backbone is modified to perform the functions which in the higher vertebrates are undertaken by the atlas and axis vertebrae”*¹ Ford (1937, p. 5), vários autores evidenciam uma região cervical no esqueleto axial dos peixes, região esta, composta pelas duas primeiras vértebras, correspondentes ao atlas e áxis dos vertebrados tetrápodes.

Ford (1937) concluiu que o assunto apresentava um grande e variado campo de pesquisa, ainda hoje, pouco explorado. A ausência de estudos comparativos de crescimento vertebral deixa esse tópico da evolução vertebral inexplorado, especialmente em teleósteos (BIRD; HERNANDEZ, 2007). O tradicional reconhecimento metodológico de duas (ou três) regiões estarem presentes no esqueleto axial de peixes pode ter escondido uma possível convergência com a morfologia axial de tetrápodes (SALLAN, 2012) e pode ser uma explicação para o desinteresse em estudá-la como mencionado anteriormente por Bird e Hernandez (2007).

Nesse estudo, tivemos como objetivo geral, verificar se nas vértebras da conexão-crânio coluna de peixes há elementos morfológicos que as aproximem das vértebras do complexo atlas áxis de sarcopterígeos tetrápodes basais. Para isso objetivos específicos foram delimitados, sendo eles, I) Comparar as vértebras de espécimes jovens e adultos da mesma espécie; II) Descrever as vértebras da conexão crânio-coluna de grupos de Chondrichthyes e Osteichthyes; III) Identificar elementos

¹ “Em sua extremidade anterior, a coluna vertebral é modificada para desempenhar as funções que, nos vertebrados superiores, são realizadas pela atlas e áxis.”

que diferenciam essas vértebras das subsequentes; IV) Comparar morfológicamente as duas primeiras vértebras de peixes teleósteos juvenis e adultos, com as duas primeiras vértebras de peixes cartilaginosos e sarcopterígeos tetrápodes encontrados na literatura.

1.1. HIPÓTESES DE TRABALHO

Espera-se em relação ao nó da árvore, que as vértebras dos teleósteos basais possuam um número maior de elementos morfológicos similares aos tetrápodes basais e menor que teleósteos derivados.

As vértebras mais próximas do crânio possuem processos ósseos que as diferem das vértebras posteriores;

Que haja no esqueleto axial pós-cranial de peixes ósseos regionalização similar à de tetrápodes.

As duas primeiras vértebras dos peixes juvenis do grupo Euteleostei são similares às vertebrae de peixes da base do grupo Teleostei.

2. MATERIAL E MÉTODOS

Este estudo teve seu trabalho prático desenvolvido no Laboratório de Ictiologia Estuarina da UFPR, incluindo coletas de material no litoral do Paraná e Santa Catarina. Por ocorrência da pandemia causada pelo novo coronavírus (Sars-CoV-2) o preparo das peças e análises morfológicas foram realizadas na residência do autor.

2.1. COLETA DE MATERIAL

As vértebras estudadas foram extraídas de peixes obtidos junto a pescadores profissionais, no desembarque comercial. Após o preparo para a comercialização, quando possível o esqueleto todo do animal foi coletado, ou apenas região da cabeça (FIGURA 3). A escolha das espécies se deu mediante revisão da literatura, orientando os esforços para representantes de espécies filogeneticamente basais e outras mais derivadas dentro do clado Osteichthyes. Exemplos do grupo dos Chondrichthyes também foram considerados na análise. Foram coletados dois exemplares de cada

espécie, um adulto e outro jovem quando possível, a fim de verificar alguma mudança ontogenética nas vértebras dentro das espécies. Foi tomado o comprimento total do animal, quando possível e comparado com a literatura do comprimento de primeira maturação (CT₅₀) a fim de classificar adultos e jovens. Para algumas espécies só foi possível identificar o gênero do indivíduo, pois apenas uma parte limitada do corpo foi obtido.



Figura 3. Exemplos de *Centropomus* spp. coletados junto aos pescadores após o preparo para comercialização.

Os termos “basal” e “derivado” utilizados nesse estudo são definidos segundo Crisp e Cook (2005) onde, um nó só pode ser chamado de basal se estiver mais próximo da base da árvore em relação a outro nó, mais acima, logo mais derivado. Desse modo, dentro da filogenia proposta por Betancur-R et al. (2017) escolhemos dentro de Teleostei os clados Osteoglossiformes, Siluriformes e Characiformes como mais basais e Euteleostei como clado mais derivado (FIGURA 4). Peixes agnatas não foram considerados no estudo, pois não apresentam vértebras, mas sim elementos vertebrais com notocorda persistente no adulto.

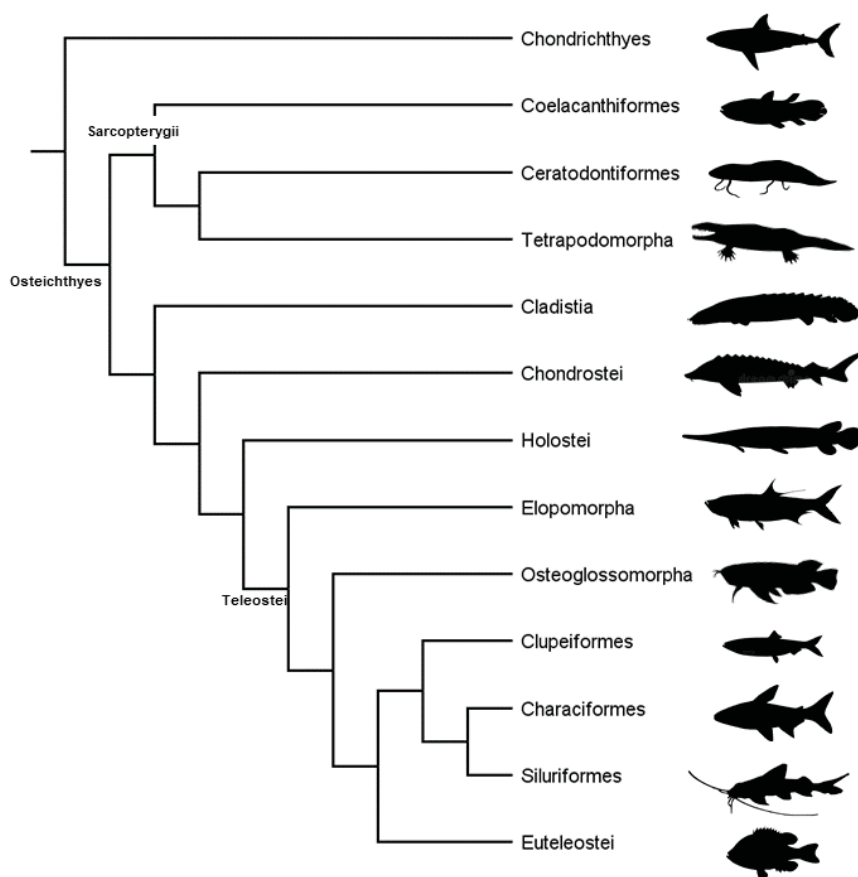


Figura 4. Cladograma adaptado de Betancur-r et al. (2017), apresenta relação entre os grupos, dentro de Teleostei os clados Osteoglossomorpha, Siluriformes e Characiformes como mais basais e Euteleostei como clado mais derivado. Gravuras obtidas em phylopic.org

Concomitantemente à dissecação, um levantamento bibliográfico de espécies de sarcopterígeos tetrápodes basais foi realizado, buscando estudos que possuíssem em seus holótipos ou trabalhos subsequentes a descrição das vértebras cervicais, permitindo realizar a comparação estrutural para identificar as estruturas.

2.2. DISSECAÇÃO E ARMAZENAMENTO

Junto aos pescadores, foi recolhido o esqueleto do animal, cadáver completo e, por vezes, apenas a região da cabeça que seria descartado após o peixe ser preparado para comercialização. A identificação das espécies se dava mediante anotação do nome popular do animal informado pelo pescador e verificação em literatura especializada. O preparo das vértebras foi realizado com bisturi, pinças, água sanitária (Cloro Ativo 2,5%) e água fervente.

Para a realização da extração da coluna vertebral e crânio dos animais, considerou-se o seguinte procedimento, baseado em Jawad e Al-hassan (2014a) com modificações:

- I. As espinhas foram colocadas em água fervente a fim de que os tecidos soltassem das vértebras.
- II. Após 20 minutos mergulhados, toda carne e gordura foram separadas das vértebras, com o cuidado de não exercer pressão ou raspar os ossos para não danificar o material; foi utilizada uma escova de dentes de cerdas macias; ossos do crânio, operculares, mandibulares e costelas foram desprezados, permanecendo então: neurocrânio e vértebras.
- III. Os exemplares foram mergulhados em água sanitária (Cloro Ativo 2,5%) por alguns segundos a fim de que os materiais orgânicos indesejados remanescentes fossem removidos.
- IV. Tomou-se cuidado para que as vértebras não desconectassem umas das outras, para que a ordem não fosse perdida; em casos de desconexão a sequência das vértebras foi preservada no armazenamento.
- V. Por fim, os ossos foram deixados para secar em temperatura ambiente sobre um tecido fino para reter-se a umidade.
- VI. Os ossos foram guardados em caixas individuais com a ficha de identificação.

2.3. ANÁLISE DOS RESULTADOS

Foi produzida uma tabela com os principais elementos vertebrais observados, esses elementos estão descritos na tabela 3 (material suplementar) e foram definidos e conceituados pela literatura, exceto as medições e razões numéricas.

Morfologia, refere-se à presença/ausência de elementos distintivos das vértebras. No caso estudado, primeiras vértebras pós-cranianas apresentam elementos distintos, conforme Kardong (2016) e outros estudos encontrados ao longo da pesquisa exploratória como o de Jawad e Al-hassan (2014).

Em relação à primeira e segunda vértebras procurou-se localizar os elementos distintivos desse complexo em peixes, principalmente acessados junto aos pescadores.

Foi realizada uma matriz de similaridade de Gower com os dados tabulados na e a partir desses dados foi realizado uma análise de coordenadas principais (PCoA) e um cluster de similaridade utilizando o software R e os pacotes “vegan”, “ggplot2” e “ggords” para plotar a PCoA.

2.4. ANÁLISE ONTOGENÉTICA DO ROBALO-PEVA *Centropomus parallelus*

Para uma análise ontogenética mais detalhada foi escolhido o robalo-peva *Centropomus parallelus* Poey, 1860 como organismo modelo, uma vez que, foi o mais acessado junto aos pescadores em diferentes estágios de seu desenvolvimento. O objetivo dessa análise foi verificar se haveria mudanças na morfologia das primeiras vértebras pós-cranianas dessa espécie ao longo de seus estágios de crescimento.

3. RESULTADOS

3.1. ESPÉCIES ANALISADAS

As espécies e o número de indivíduos coletados estão representados na Tabela 1. Esperava-se utilizar dois exemplares para cada espécie, porém, esse estudo se desenvolveu com material de descarte, sendo dependente da disponibilidade de recursos capturados pelos pescadores. Para alguns espécimes não foram coletados todo o cadáver, por esse motivo não foi possível estimar seu comprimento médio e compará-lo ao comprimento de primeira maturação (CT₅₀).

Para a descrição das vértebras a Figura 5 apresenta os principais elementos vertebrais observados.

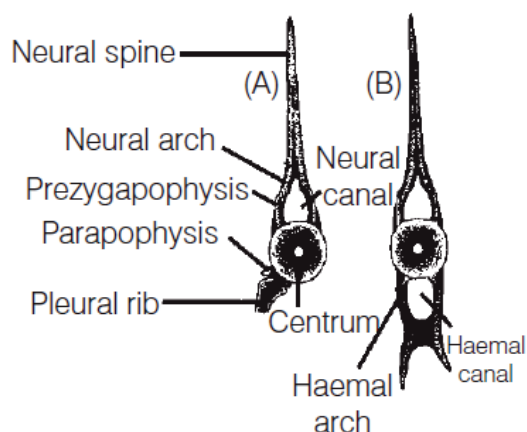


Figura 5. principais elementos vertebrais observados nas vértebras estudadas. Adaptado de Gene et al., 2009. Neural spine, Espinho neural; Neural arch, arco neural; Prezygapophysis, pré-zigapófises; Parapophysis, Parapófises; Pleural rib, costela; neural canal, canal neural; centrum, centro vertebral; Haemal arch, arco hemal; Haemal canal, canal hemal.

Foram obtidos espécimes de 21 gêneros de osteíctes e condrictes, correspondendo a 19 espécies, ou mais, pois nem todos os espécimes foram classificados em seu nível taxonômico mais preciso. Assim, o número mínimo de espécies estudadas foi: 10 de Perciformes (Euteleostei), uma de Scombriformes (Euteleostei) e uma de Pleuronectiformes (Euteleostei); uma de Clupeiformes, uma de siluriformes e uma de Osteoglossiformes (Teleostei); e quatro de condrictes, sendo duas de raias e duas de cação.

Tabela 1. Espécies de peixes acessadas (2019-2021).

Famílias, espécies	Nome Popular	n	CP (mm)	CT50 (mm)	Fonte	Jovem/Adulto
CHONDRICHTHYES						
<i>Sphyrna</i> sp.	cação-martelo	2	-	NC	-	-
<i>Rhizoprionodon</i> sp.	cação	1	-	NC	-	-
<i>Rhinoptera</i> sp.	raia-cachorro	1	-	NC	-	-
<i>Pseudobatos percellens</i> (Walbaum, 1792)	cação-viola	2	-	NC	-	-
ACTINOPTERYGII						
CLUPEIDAE						
<i>Opisthonema oglinum</i> (Lesueur, 1818)	sardinha-bandeira	4	-	114-125	Simoni (2019)	-
SILURIFORMES						
*	bagre	1				
POMATOMIDAE						
<i>Pomatomus saltatrix</i> (Linnaeus, 1766)	anchova	1	-	452	Cumplido (2019)	J
SCIAENIDAE						

<i>Cynoscion leiarchus</i> (Cuvier, 1830)	pescada-branca	3	340-450	243-273	do Carmo Silva et al. (2019)	A
<i>Cynoscion</i> sp.	pescada	3	330-340	NC	-	-
<i>Isopisthus parvipinnis</i> (Cuvier, 1830)	pescadinha	2	130-230	159	Romero et al. (2008)	J/A
<i>Larimus breviceps</i> Cuvier, 1830	boca-larga	3	150-160	140	Silva Júnior et al. (2015)	A
<i>Menticirrhus americanus</i> (Linnaeus, 1758)	betara	2	180-290	153-172	Haluch et al. (2011)	A
<i>Micropogonias furnieri</i> (Desmarest, 1823)	corvina	3	205-340	329-341	Santos et al. (2015)	J/A
<i>Paralichthys brasiliensis</i> (Steindachner, 1875)	maria-luísia	2	150-160	140-150	Romeiro; Rocha (2006)	A
STROMATEIDAE						
<i>Pepilus paru</i> (Linnaeus, 1758)	gordinha	3	-	120	Afonso; Chaves (2016)	A
PARALICHTHYIDAE						
<i>Paralichthys patagonicus</i> Jordan, 1889	linguado-branco	2	150-620	340	Haimovici; Araújo (2000)	J/A
TETRAODONTIDAE						
<i>Sphoeroides testudineus</i> (Linnaeus, 1758)	baiacu-pintado	1	~170	NC	-	-
SCOMBRIDAE						
<i>Scomberomorus brasiliensis</i> Collette; Russo; Zavala-Camin, 1978	cavala	2	410-470	370	Afonso; Chaves (2016)	A
ACESTRORHYNCHIDAE						
<i>Acestrorhynchus</i> sp.	peixe-cachorro	2	155-165	NC	-	-
BELONIDAE						
<i>Tylosurus</i> sp.	peixe-agulha	1	1090	NC	-	-
CENTROPOMIDAE						
<i>Centropomus undecimalis</i> (Bloch, 1792)	robalo-flecha	2	165- 1500	600-800	Perera- García et al. (2011)	
<i>Centropomus parallelus</i> Poey, 1860	robalo-peva	6	255	195-200	Nogueira; Chaves (2009)	

NC: Não consta; * espécie não identificada; número de indivíduos analisados (n); comprimento total (CP) mínimo e máximo estudados, para algumas espécies não foi obtido todo o cadáver; comprimento total médio de primeira maturação (CT₅₀), para algumas espécies há dois valores de primeira maturação, fêmea e macho respectivamente, valor único é para ambos os sexos; Fonte: referência para CT₅₀.

Foram identificados na literatura 10 peixes sarcopterígeos sendo, um não tetrápode e nove tetrápodes (TABELA 2). As referências e espécies, foram selecionadas por apresentarem a descrição do complexo atlas-áxis dos organismos.

Tabela 2. Espécies de sarcopterígeos analisados.

Espécie	Referência
Não-tetrápode	
<i>Eusthenopteron foordi</i> Whiteaves, 1881	Hitchcock (1992)
Tetrápode	
<i>Acanthostega gunnari</i> Jarvik, 1952	Coates (1996)
<i>Pederpes finneyae</i> Clack, 2002	Clack e Finney (2010)
<i>Eogyrinus uttheyi</i> Watson	Panchen (1966)
<i>Greererpeton burkemorani</i> Romer, 1969	Godofrey, 1989
<i>Gerrotórax pulcherrimus</i> Nilsson, 1934	jenkins et al. 2008
<i>Mastodonsaurus giganteus</i> (Jaeger, 1828)	Schoch e Struttgart, 1999
<i>Proterogyrinus scheelei</i> (Romer, 1970)	Romer (1984)
<i>Discosauriscus austriacus</i> (Makowsky, 1876)	Klembara e Bartik, 1999
<i>Lewisuchus admixtus</i> Romer, 1972	Bittencourt et al. 2014

3.2. COMPARAÇÃO INTERESPECIFICA

3.2.1. COMPARAÇÃO ENTRE AS VÉRTEBRAS ATLAS DE TELEOSTEI

Entre os Teleostei, dentro dos grupos entendidos como mais basal nesse estudo, poucas espécies foram acessadas junto aos pescadores. Através da literatura encontramos algumas informações relevantes sobre a conexão crânio-coluna da espécie *Arapaima gigas* (Cuvier, 1829). Outro fator interessante em teleósteos basais é a presença do aparelho weberiano, que está presente em duas espécies de ordens, Characiformes e Siluriformes, acessadas nesse estudo. O único bagre acessado estava em avançado processo de decomposição, por esse motivo não foi possível identificá-lo, o que não inviabilizou seu uso, pois dada a modificação de sua coluna é discutido esse diferencial entre as espécies.

Para *Arapaima gigas*, um teleósteo basal, a literatura consultada evidência questões relativas à região occipital da espécie (HILTON et al., 2007). Os autores postulam que as espécies de Osteoglossomorpha apresentam características plesiomórficas para teleósteos e são escassos os estudos sobre desenvolvimento ósseo para o grupo. A característica mais marcante da conexão entre a primeira vértebra e o basioccipital nesta espécie são as parapófises que se desenvolvem anteriormente e se estendem a todo o basioccipital chegando ao paraesfenoide (FIGURA 6).

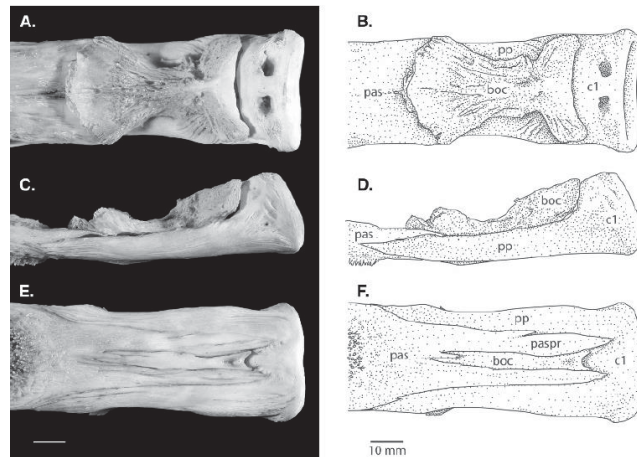


Figura 6. Região occipital parcialmente articulada de *A. gigas*; A, B; vista dorsal; C, D; vista lateral; E, F; vista ventral. Região anterior direcionada para esquerda. boc, basioccipital; c1, centro 1; pas, parassenoide; paspr, processo posterior do paraesfenoide; pp, parapófise. Imagem extraída de HILTON et al., 2007

Através da imagem é possível observar que não há facetas articulares para fixação do crânio através dos exoccipitais e, que o arco neural não é fusionado ao corpo vertebral, pois há presença de duas escavações ósseas para sua articulação.

Nenhum estudo consultado, ou referenciado por eles, apresentam ilustrações/fotografias em que apareça a segunda vértebra.

Quanto as vértebras de *O. oglinum* a Tabela 4 (material suplementar) sintetiza as principais características de suas duas primeiras vértebras. Assim como em *A. gigas* a conexão entre crânio e atlas da sardinha é realizada apenas com a face anterior, sem a presença de facetas articulares. A vértebra áxis é extremamente similar em tamanho e forma à sua predecessora.

3.2.2. COMPARAÇÃO ENTRE AS VÉRTEBRAS ATLAS-ÁXIS DE EUTELEOSTEI

ATLAS

Entre os Euteleostei, foi possível observar semelhanças e diferenças entre as espécies quanto às suas vértebras atlas (FIGURA 7 e 8). A tabela 5 (Material suplementar) sintetiza as principais características encontradas na vértebra atlas das espécies.

Entre as quinze espécies analisadas, em apenas três foram registrados o apresentam seu arco neural fusionado ao centro (*P. patagonicus*; *S. testudineus* e

Tylosurus sp.); apenas *P. saltatrix* não apresenta a articulação do arco neural com o corpo vertebral através de uma fossa septada; sete espécies apresentam alguma deformidade (achatamento) no corpo vertebral (*P. saltatrix*, *I. parvipinnis*, *L. breviceps*, *M. americanos*, *M. furnieri*, *S. brasiliensis*, *Tylosurus* sp.); o comprimento do corpo vertebral entre as espécies é variável, espécies que possuem atlas menor que eixo tendem a ter facetas articulares menos proeminentes, ou seja, não projetadas para região anterior (*P. patagonicus*; *S. brasiliensis*; *C. undecimalis*; *C. parallelus*;). Com exceção para *P. saltatrix*; *C. leiarchus*; *M. americanos*; *I. parvipinnis*; *S. testudineus* e *Tylosurus* sp., as facetas articulares proeminentes foram caracterizadas por se projetarem para fora do corpo vertebral diferentemente das recuadas que se projetam no corpo vertebral. Apenas duas espécies apresentam parapófises (*C. leiarchus* e *Cynoscion* sp.) estas, em comparação com as parapófises da eixo, são pequenas ou pouco proeminentes.

O processo espinhoso entre as espécies varia na inclinação (inclinação posterior, reto e inclinação anterior), achatamento (achatamento lateral e achatamento anterodorsal) e formato em vista lateral (laminar, triangular e haste).

Sphoeroides testudineus juntamente com *P. patagonicus*, são as únicas espécies a apresentarem pré-zigapófises que são assimétricas. Apenas *Tylosurus* sp. apresenta processo transversal.

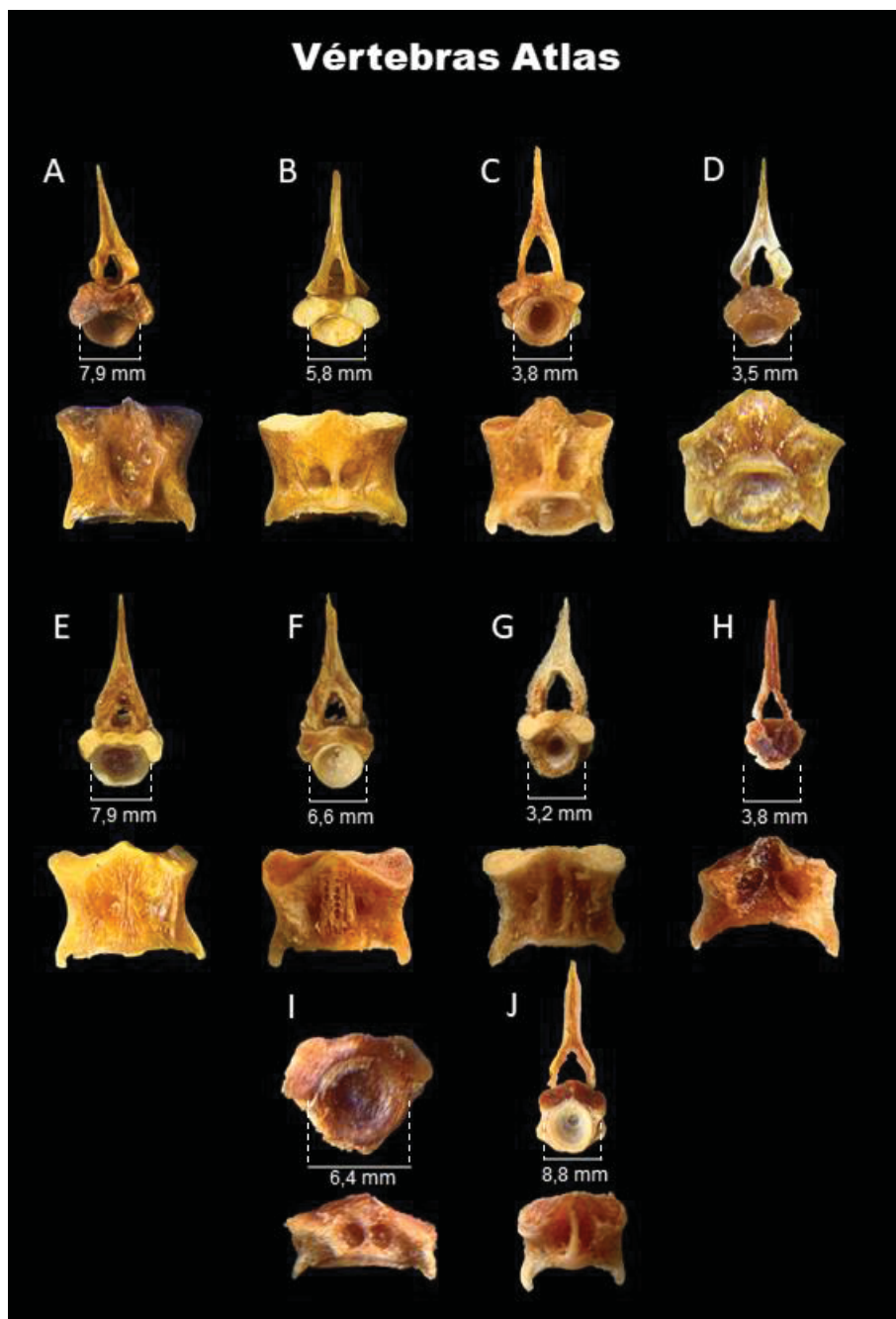


Figura 7. Vértebras Atlas das espécies estudadas em vista anterior e dorsal. A, *Pomatomus saltatrix*; B, *Cynoscion leiarchus*; C, *Isopisthus parvipinnis*; D, *Larimus breviceps*; E, *Menticirrhus americanus*; F, *Micropogonias furnieri*; G, *Paralichthys brasiliensis*; H, *Peprilus paru*; I, *Scomberomorus brasiliensis*; J, *Centropomus* sp.

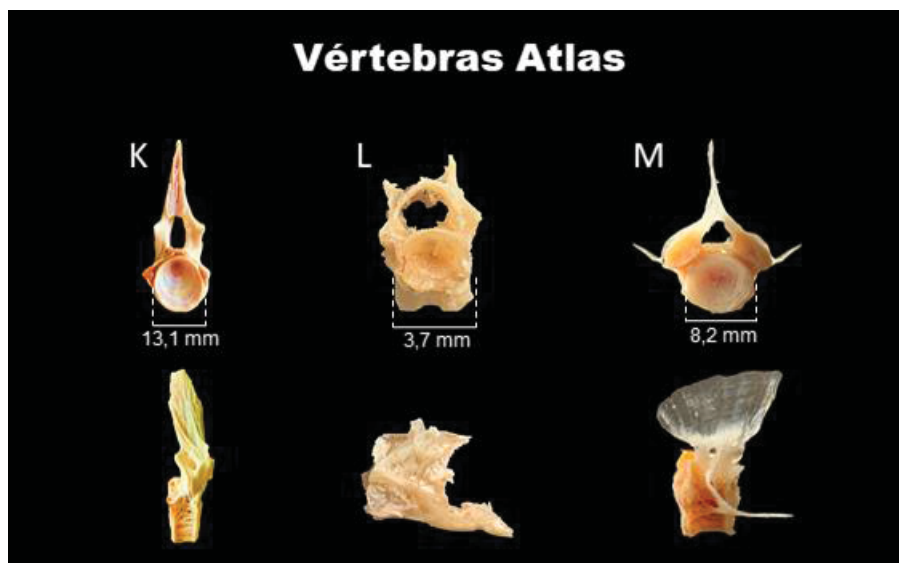


Figura 8. Vértebras Atlas das espécies estudadas em vista anterior e lateral. K, *Paralichthys patagonicus*; L, *Sphoeroides testudineus*; M, *Tylosurus* sp.

ÁXIS

Entre os Euteleostei, também foi possível observar semelhanças e diferenças entre as espécies quanto às suas vértebras áxis (FIGURA 9 e 10). A tabela 6 (material suplementar) sintetiza as principais características encontradas na vértebra áxis das espécies. Duas categorias foram excluídas da análise, pois não se encaixam nas características das vértebras áxis, a fossa septada, por serem fusionadas ao corpo vertebral e a ausência de facetas articulares.

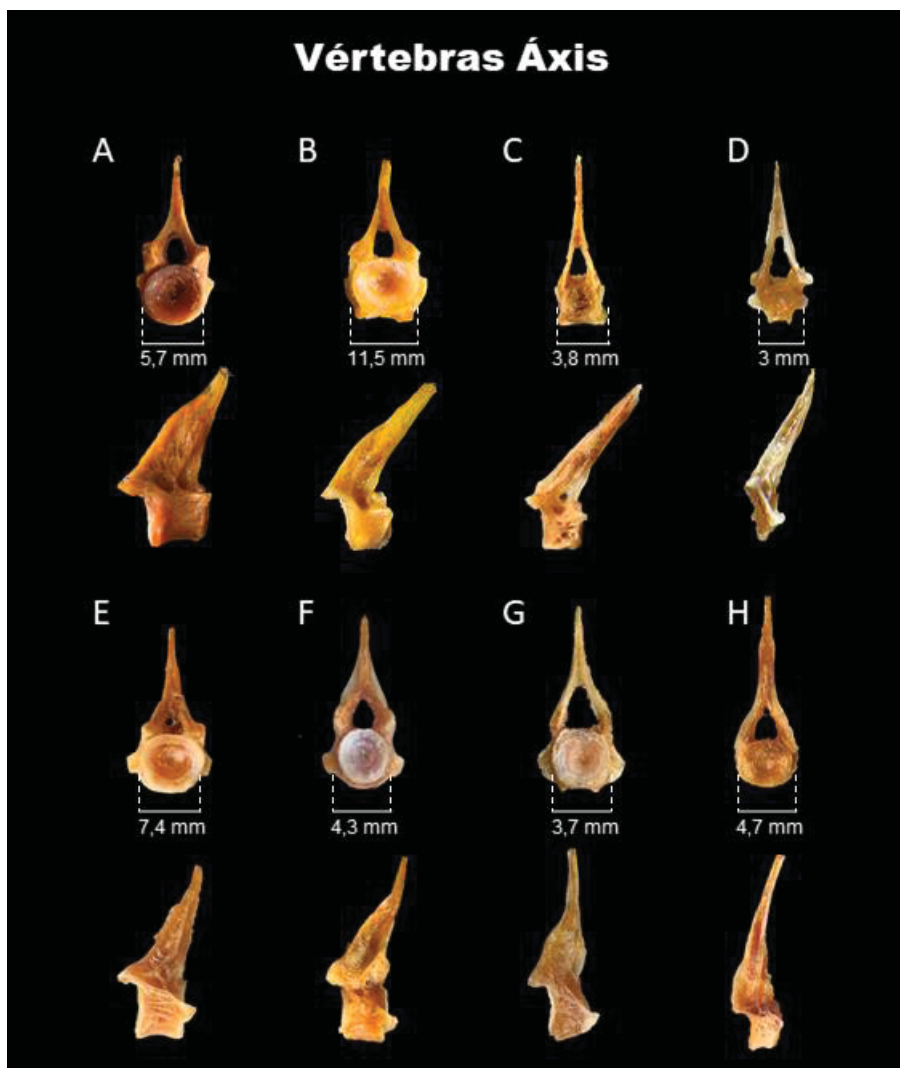


Figura 9. Vértebras Áxis das espécies estudadas em vista anterior e lateral com orientação do crânio para esquerda. A, *Pomatomus saltatrix*; B, *Cynoscion leiarchus*; C, *Isopisthus parvipinnis*; D, *Larimus breviceps*, E, *Menticirrhus americanus*; F, *Micropogonias furnieri*; G, *Paralanchurus brasiliensis*; H, *Peprilus paru*.

Entre as espécies analisadas, as vértebras áxis seguem alguns padrões. Todas são fusionadas ao corpo vertebral e possuem seu arco neural achatado lateralmente; é comum que os corpos vertebrais possuam algum tipo de achatamento (dorsoventral, lateral ou ambos); oito das quinze espécies analisadas apresentam corpo vertebral maior do que de sua antecessora; em todas as espécies os espinhos e arcos neurais são mais proeminentes em relação a atlas.

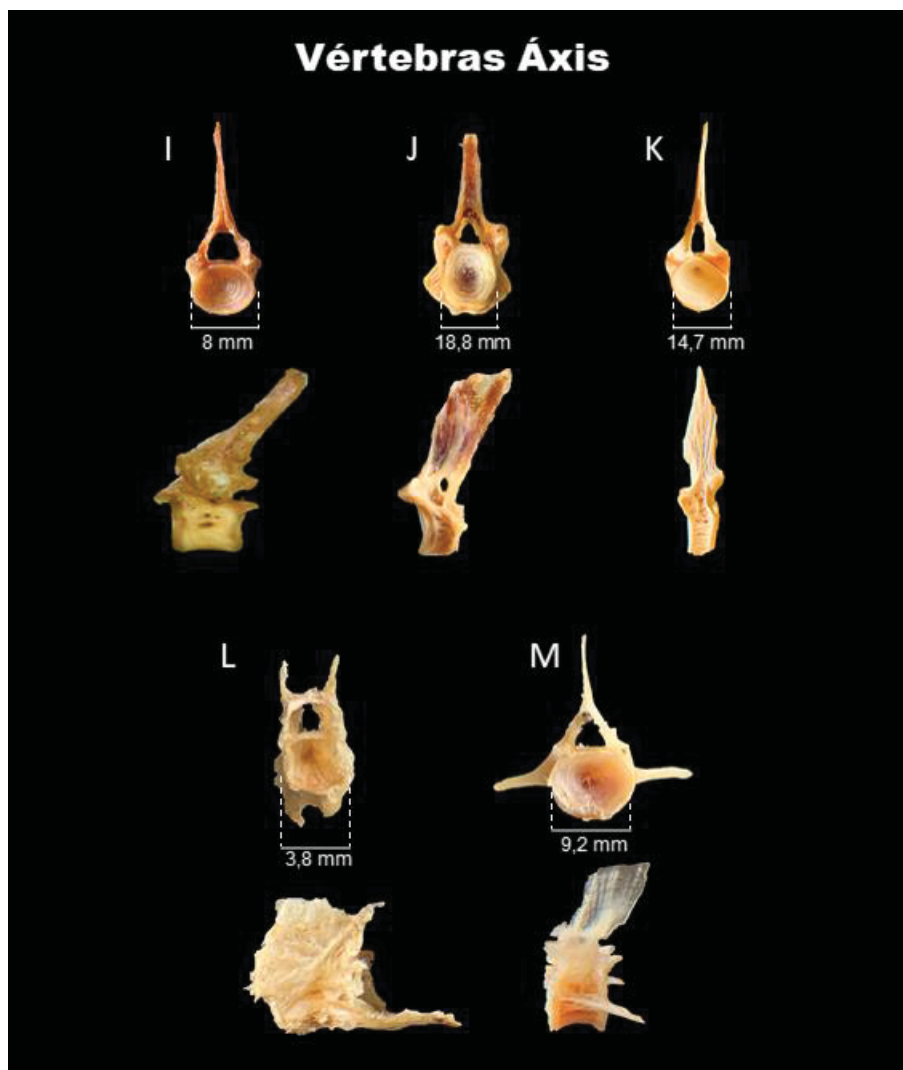


Figura 10. Vértebras Áxis das espécies estudadas em vista anterior e lateral com orientação do crânio para esquerda. I, *Scomberomorus brasiliensis*; J, *Centropomus* sp.; K, *Paralichthys patagonicus*; L, *Sphoeroides testudineus*; M, *Tylosurus* sp.

Apenas cinco espécies possuem parapófises na áxis (*C. leiarchus*; *Cynoscion* sp.; *I. parvipinnis*; *L. breviceps* e *S. testudineus*); não foi observado espinho com inclinação anterior, prevalecendo sempre a inclinação posterior e o espinho se projetando para cima em um ângulo quase reto em *M. americanus*; *P. brasiliensis*; *P. paru*; *P. patagonicus*; *S. testudineus* e *Tylosurus* sp.; o formato do espinho também varia entre as espécies, sendo o formato tipo haste menos comum (*P. brasiliensis* e *P. paru*).

Todas as espécies possuem pré-zigapófises, que reforçam a conexão com a primeira vértebra e, apenas *S. testudineus* não apresentam pós-zigapófises (vide descrição). Processo transversal é encontrado apenas em *Tylosurus* sp.

ANÁLISES MULTIVARIADAS

A análise de diversidade funcional permitiu a identificação de grupos distintos para cada uma das vértebras. Para a vértebra atlas (FIGURA 11A) foram recuperados três grupos com uma distância média de 40% de dissimilaridade, sendo *Opisthonema oglinum* é a espécie que mais acumula diferenças (70%) com as demais espécies. Para a vértebra áxis (FIGURA 11B) a diferença é mais evidente, foram recuperados três grupos com uma distância média de 50% de dissimilaridade, também sendo *O. oglinum* a espécie com mais diferenças, agrupada com *P. patagonicus* e *S. testudineus* com aproximadamente 60% de diferença entre si.

Os agrupamentos recuperados diferem entre si, pois notadamente as duas vértebras diferenciam-se entre si e das demais vértebra da coluna vertebral. As análises de PCoA (FIGURA 12) evidenciam quais características morfológicas melhor explicam essas variações.

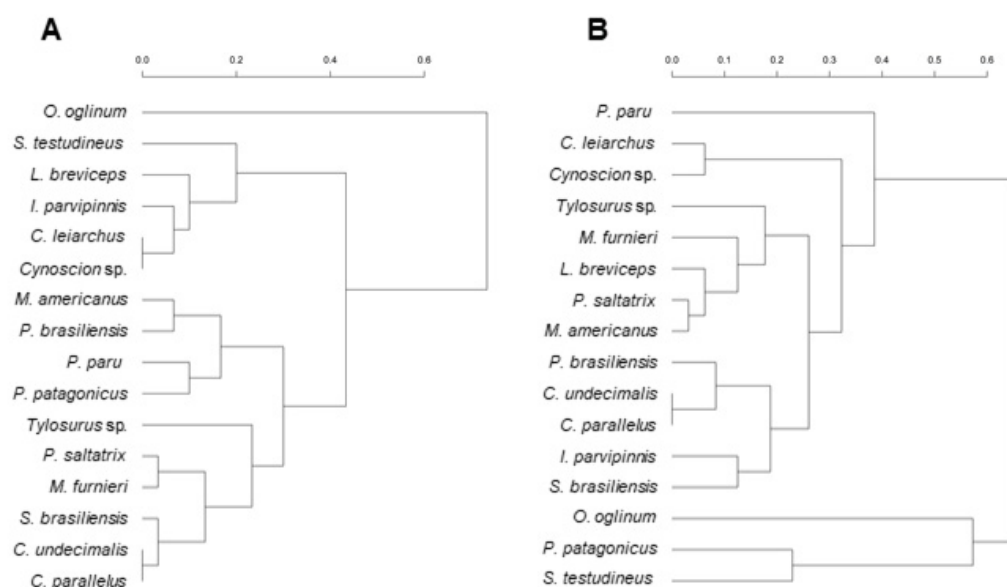
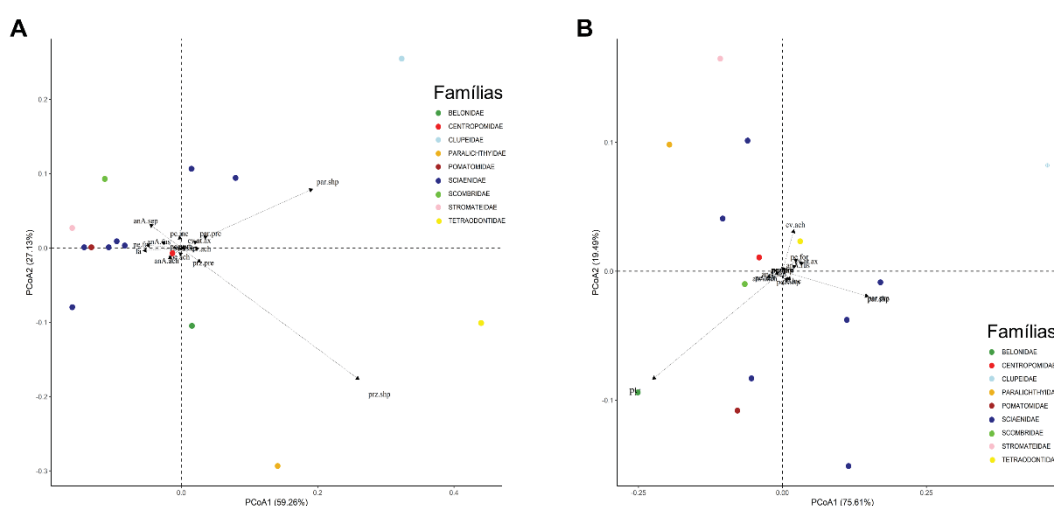


Figura 11. **A**, Cluster de dissimilaridade das vértebras atlas das espécies acessadas obtido a partir dos elementos vertebrais analisados; **B**, Cluster de similaridade das vértebras áxis das espécies acessadas obtido a partir dos elementos vertebrais analisados.

Para a vértebra atlas (FIGURA 12A) o primeiro eixo explica 59,26% da distribuição das espécies, sendo o formato da parapófise (par.shp) e formato da pré-zigapófise (prz.shp) as características mais distintivas entre elas. O segundo eixo

explica 27,13% da distribuição das espécies, tendo a faceta articular (fa), formato do processo espinhoso (pe.for) e o achatamento do corpo vertebral (cv.ach) as características que as separam. Ao remover três famílias (Clupeidae, Paralicthyidae e Tetraodontidae) que mais diferiram na primeira análise (FIGURA 12A) observou-se uma nova distribuição entre as espécies (FIGURA 12C), com o primeiro eixo explicando 36,36% da variação

Para a vértebra áxis (FIGURA 12B) o primeiro eixo explica 75,61% da distribuição das espécies, sendo o formato da pós-zigapófise (poz.shp) e a inclinação do processo espinhoso (pe.inc) as características que mais explicam essa distribuição, já o segundo eixo explica 19,49% da distribuição, sendo as características que mais as explicam são processo transverso (pt), a presença e o formato da parapófise. Quando excluímos as mesmas três famílias (Clupeidae, Paralicthyidae e Tetraodontidae) recuperamos outra distribuição (FIGURA 12D), onde o primeiro eixo explica 66,56% da distribuição, agora as características que mais explicam essa distribuição são o achatamento do corpo vertebral (cv.ach), o formato do processo espinhoso (pe.for) e o tamanho do corpo vertebral (cv.at/ax); e para o segundo eixo explica 28,72% da distribuição, onde o formato e a presença da parapófise são os fatores que melhor a explica.



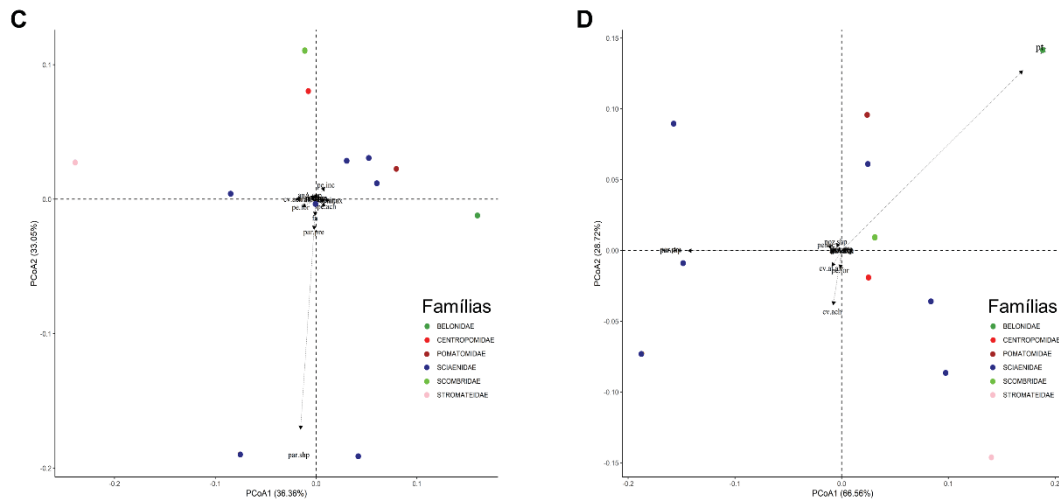


Figura 12. Ordenação produzida pela Análise de coordenadas principais (PCoA) a partir dos elementos vertebrais das vértebras atlas e áxis das famílias de Actinopterygii estudadas, pontos coloridos representam as espécies acessadas, o padrão de cores corresponde as famílias e as setas representam as variáveis que mais separam as famílias. **A**, PCoA das vértebras atlas das nove famílias de Actinopterygii; **B**, PCoA das vértebras áxis das nove famílias de Actinopterygii; **C**, PCoA das vértebras atlas de seis famílias de Actinopterygii; **D**, PCoA das vértebras áxis de seis famílias de Actinopterygii. Variáveis analisadas: **anA.fus**, arco neural; **anA.sep**, fossa septada; **cv.ach**, centro vertebral achatado; **cv.at/ax**, tamanho do centro vertebral; **fa**, faceta articular; **par.pre**, parapófise; **par.shp**, formato da parapófise; **pe.inc**, processo espinhoso inclinação; **pe.ach**, processo espinhoso achatamento; **pe.for**, processo espinhoso forma; **poz.pre**, pós-zigapófise; **poz.shp**, pós-zigapófise forma; **prz.pre**, pré-zigapófise; **prz.shp**, pré-zigapófise forma; **pt**, processo transverso.

3.2.3. COMPARAÇÃO ENTRE AS VÉRTEBRAS ATLAS-ÁXIS DE SARCOPTERYGII

As vértebras dos sarcopterígeos possuem características distintas entre si (FIGURA 13). É comum nesse grupo que a notocorda ainda esteja presente em algum estágio de desenvolvimento, peixes sarcopterígeos atuais como a *Lepidosiren paradoxa* Fitzinger, 1837 (piramboia) e espécies do gênero *Latimeria* (celacanto) possuem notocorda presente em indivíduos adultos e que penetra no crânio. De tal forma que o centro vertebral são arcos pareados (ou individuais) com um canal central chamado de canal notocordal (FIGURA 14), nas vértebras de *G. pulcherrimus* (FIGURA 13D) e *M. giganteus* (FIGURA 13E) não há canal notocordal na Atlas, mas aparecendo posteriormente, na vértebra Áxis em *M. giganteus*. Todas as demais espécies possuem o arco notocordal.

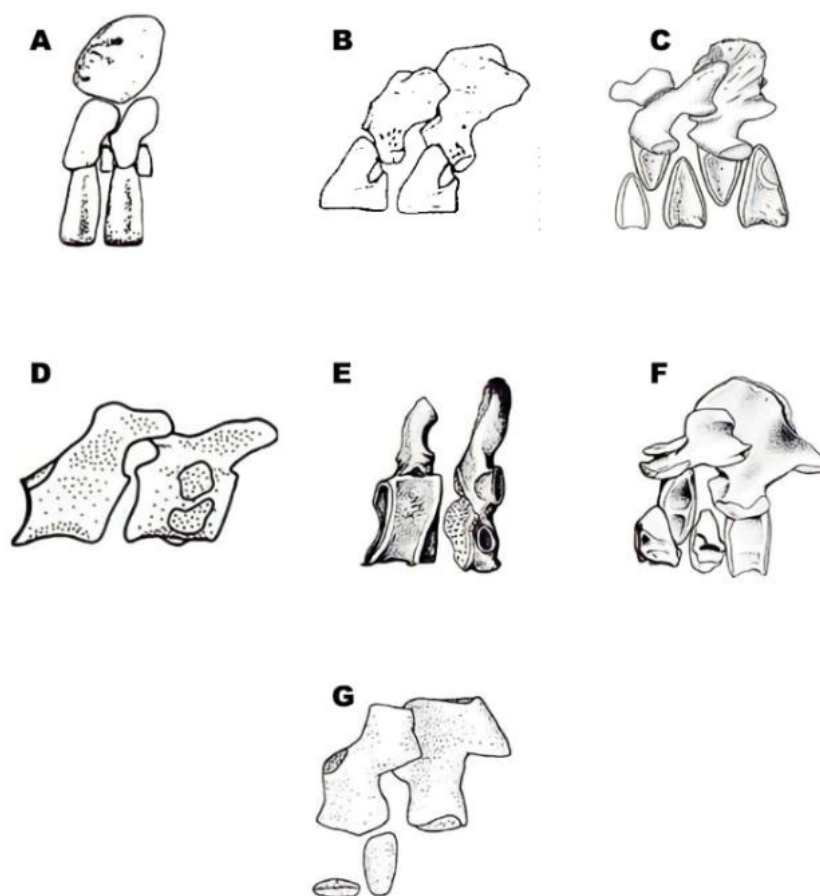


Figura 13. Reconstrução do complexo Atlas-Áxis das espécies analisadas neste estudo, vista lateral com crânio orientado para esquerda. **A**, *Eusthenopteron fordi*, espécime RM 14 234, adaptado de Hitchcock (1992); **B**, *Acanthostega gunnari* adaptado de Coates (1996); **C**, *Greererpeton burkemorani* adaptado de Godofrey (1989); **D**, *Gerrothorax pulcherrimus* adaptado de Witzman e Schoc (2012); **E**, *Mastodonsaurus giganteus* adaptado de Schoch e Struttgart (1999); **F**, *Proterogyrinus scheelei* adaptado de Romer (1984); **G**, *Discosauriscus austriacus* adaptado de Klembara e Bartík (1999) ausentes o inter e pleurocentro da vértebra Áxis

Três elementos compõem as vértebras sarcopterígeas, o arco neural, o intercentro (semicírculo crescente, ventral à notocorda e geralmente único) e o pleurocentro (dorsal à notocorda podendo ser formado por dois arcos). Esses elementos podem ser duplicados ou não dependendo da espécie e ainda podem ser fusionados uns aos outros.

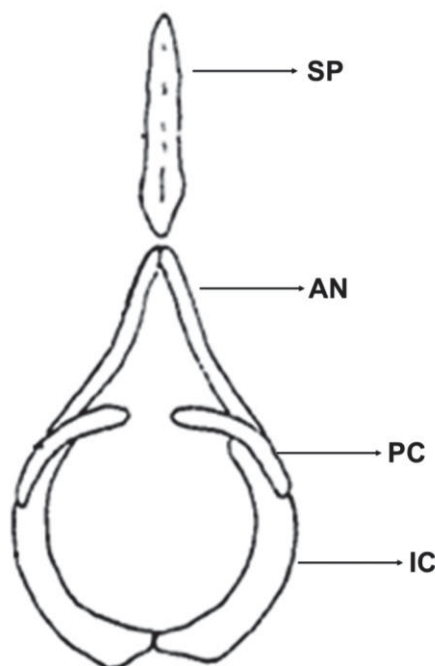


Figura 14. Vértebra de *Eusthenopteron foordi* em vista posterior evidenciando os elementos vertebrais, modificado de Hitchcock (1992). SP, supra neural; AN, arco neural; PC, pleurocentro; IC, intercentro.

A exceção de *G. pulcherrimus* e *M. giganteus* todas as espécies possuem o arco neural não fusionado ao centro vertebral da Atlas e apenas *E. foordi* (FIGURA 13A) e *D. austriacus* (FIGURA 13G) não possuem o arco fusionado ao centro da Áxis.

Em algumas espécies há presença de um proatlas sendo elas *A. gunnari* (FIGURA 13B), *G. bukermorani* (FIGURA 13C) e *D. austriacus* (FIGURA 13G). Esse elemento se caracteriza por uma vértebra rudimentar entre a atlas e o osso occipital.

Os centros vertebrais das espécies podem variar quanto à composição e tamanho dos elementos (intercentro e pleurocentro), em *G. pulcherrimus* e *M. giganteus* o corpo vertebral é formado apenas por um único intercentro que restringe a notocorda. Em *E. foordi* os intercentros são emparelhados e fusionados na região ventral e os pleurocentros emparelhados na região dorsal (HITCHCOCK, 1992). Não há pleurocentro em *A. gunnari*, *G. pulcherrimus* e *M. giganteus*, e não há centros vertebrais formado apenas pelos pleurocentros. *Gerrothorax pulcherrimus* apresenta facetas que se articulam com os côndilos exoccipitais, sendo principalmente direcionadas anteriormente e levemente dorsolateral (JENKINS et al. 2008), em *M. Giganteus* há facetas articulares orientadas anteriormente uma ao lado da outra para se articularem aos dois grandes côndilos occipitais (SCHOCH; STRUTTIGART, 1999).

Os arcos vertebrais merecem atenção mais detalhada, pois apresentam formato diferenciado e são deles que se projetam as zigapófises. O arco neural de

cada espécie é formado por duas colunas que se encontram em região dorsal a espinha neural para formar o processo espinhoso, com exceção para *G. pulcherrimus*. Geralmente todos os arcos e espinhos possuem orientação caudal, exceto *M. giganteus* que possui um arco orientado verticalmente. Pierce et al. (2013) verificaram através de análises de microtomografia que as vértebras anteriores (cervicais) de *Ichthyostega* também possuem orientação vertical em seus arcos.

Diferentemente dos outros espinhos vertebrais em *P. scheelei* o arco se divide em dois e cada metade possui um espinho de formato retangular e proeminente, nesta separação é realizada a acomodação do espinho da Áxis (ROMER, 1984). Em *G. burkemorani* e *D. austriacus* os arcos neurais da Atlas não são fusionados, suas metades são pareadas e ao centro é acomodado o espinho da Áxis.

Quanto aos demais elementos vertebrais, há grande diferença entre as espécies, fora relatado parapófises para *A. gunnari*, *P. scheelei* e *D. austriacus*, a presença de parapófises e diapófises bem desenvolvidas em *Acanthostega* indica a presença de costelas do Atlas até a quarta vértebra caudal (COATES, 1996).

As pós-zigapófises estão presentes *A. gunnari*, *G. burkemorani*, *P. scheelei* e *D. austriacus*. E as pré-zigapófises presentes apenas nos indivíduos onde há evidência ou presença de um proatlas.

As vértebras Áxis também apresentam variação morfológica e elementos mais evidentes. O canal notocordal está ausente apenas em *G. pulcherrimus* (vide comentário acima), a partir da segunda vértebra há uma tendência do arco neural se fusionar ao corpo vertebral, quando este é formado apenas pelo intercentro como em *A. gunnari*, *G. burkemorani* e *M. giganteus*.

Em *G. burkemorani*, *P. scheelei* e *D. austriacus* o espinho da Áxis é pronunciado anteriormente se acomodando entre os vãos dos arcos neurais, nesses casos o arco neural é articulado com o pleurocentro, este maior que o intercentro. Quanto ao tamanho do arco neural, a exceção de *E. foordi* eles tendem a serem maiores que das vértebras posteriores e sua antecessora.

3.2.4. COMPARAÇÃO ENTRE ACTINOPTERYGII, CHONDRICHTHYES E SARCOPTERYGII TETRAPODES BASAIS

Ao compararmos as vértebras dos três táxons analisados verificamos semelhanças e diferenças morfológicas importantes (FIGURA 15). Apesar da

ontogenia diferente notamos semelhanças estruturais e na forma desses organismos que abordaremos a seguir.

A tendencia evolutiva é a substituição da notocorda pelo corpo vertebral (BRUSCA, 2018), mas encontramos a notocorda presente em dois dos três táxons estudados (Sarcopterygii e Chondrichthyes). Nos tubarões e em alguns tetrápodes basais analisados há presença de um canal notocordal e a ausência desse canal nos tetrápodes mais derivados. O mesmo canal é inexistente em Actinopterygii.

Por possuírem uma cartilagem cobrindo as primeiras vértebras os tubarões analisados serão excluídos dessa comparação, uma vez que a preparação do material, como descrito no material suplementar, não possibilitou a exposição das estruturas vertebrais. Sendo considerados aqui, apenas sarcopterígeos e actinopterígeos.

ATLAS

A fusão do arco neural ao corpo vertebral é incomum nas vértebras das espécies, apenas dois sarcopterígeos tetrápodes (*M. giganteus* e *G. pulcherrimus*) e três actinopterígeos (*P. patagonicus*, *S. testudineus* e *Tylosurus* sp.) apresentam arco fusionado (FIGURA 13D e E).

Nas espécies restantes, a forma como os arcos são articulados no corpo vertebral é diferente entre os táxons, actinopterígeos apresentam escavações ósseas, septadas ou não, para acomodar as colunas dos arcos, em sarcopterígeos essa articulação se dá mediante o encontro das colunas do arco com o intercentro vertebral.

O corpo vertebral é um dos elementos com maior variação morfológica, os três táxons apresentam centro vertebrais cilíndricos, com alguns achatamentos, mesmo os dois elementos do centro (intercentro e pleurocentro) de sarcopterígeos o formato circular é evidente. Das espécies analisadas, grande maioria (13 espécies) possui vértebra atlas menor que a áxis, do montante dez são peixes actinopterígeos.

As vértebras atlas apresentam morfologia diferente das demais vértebras por articularem anteriormente com a face posterior do crânio, seja apenas com os occipitais, ou também ao basioccipital (FIGURA 15). Em todos sarcopterígeos a conexão entre atlas-crânio se dá pela articulação com os occipitais (FIGURA 15A); em *O. oglinum* (FIGURA 15B) e *A. gigas* a conexão é feita apenas com o basioccipital; nos demais casos basioccipital e exoccipitais participam da conexão (FIGURA 15C).

Nos tetrápodes analisados alguns possuem côndilos occipitais proeminentes que articulavam com as facetas anteriores das vértebras.

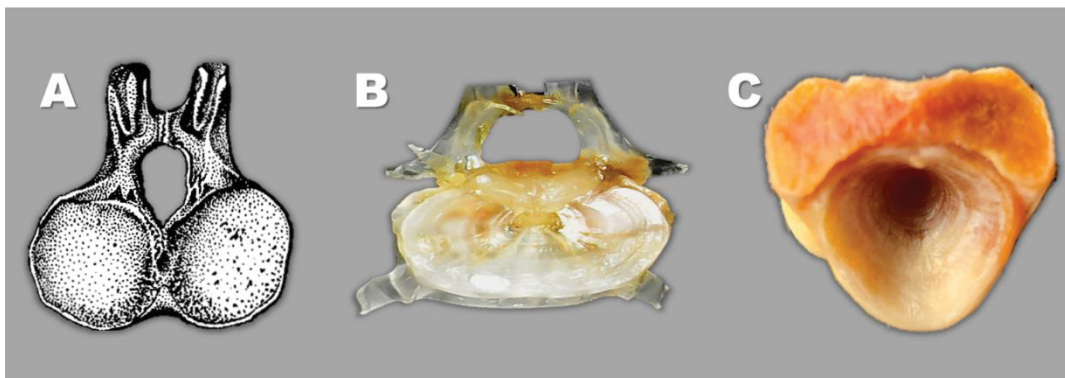


Figura 15. Vértebras Atlas em vista anterior evidenciando a morfologia da conexão atlas-crânio em três espécies analisadas. A, *Mastodonsaurus giganteus* adaptado de (Schoch, Stuttgart, 1999); B, *Opisthonema oglinum*; C, *Centropomus parallelus*. Em A a conexão entre crânio e atlas se dá mediante articulação com os côndilos occipitais no crânio; em B a conexão se dá mediante articulação com o basioccipital; em C a conexão se dá mediante os dois occipitais dorsalmente e basioccipital anteriormente.

Peixes actinoptérgeos, principalmente dentro do clado Euteleostei, apresentam duas facetas articulares anteriores posicionadas dorsalmente no corpo da atlas que fazem articulação aos exoccipitais e a face anterior do corpo vertebral articula-se com o basioccipital. Com exceção para *Peprilus paru* onde há uma rotação do eixo da vértebra articulando a região ventral da atlas ao basioccipital e a região anterior (facetatas articulares) aos exoccipitais (FIGURA 30).

Parapófises são incomuns nos táxons analisados, quando presentes em sarcopterígeos são associadas a presença de costelas cervicais, nos actinoptérgeos analisados não foi observado costelas na atlas ou áxis. Pré-zigapófises são evidentes apenas em sarcopterígeos tetrápodes onde há existência de um proatlas, os únicos osteíctes que as apresentam são *P. patogonicus* e *S. testudineus*. Pós-zigapófises estão presentes e bem evidentes em todas as espécies de osteíctes e, ausentes apenas em sarcopterígeos como *E. foordi*, *M. giganteus* e *G. pulcherrimus*.

ÁXIS

A vértebra áxis tende a ser similar entre as espécies quando observado a presença/ausência de elementos. Em Euteleostei todas as espécies possuem o arco neural fusionado, bem como os sarcopterígeos *G. pulcherrimus* e *M. giganteus*,

apesar da maioria das espécies de tetrápodes avaliadas nesse estudo não possuírem o arco fusionado ao corpo vertebral, essa é uma tendência que está presente em todos os demais tetrápodes, bem como a perda do processo espinhoso na atlas e o mesmo ser bem desenvolvido na áxis.

A áxis é maior do que a atlas em 13 espécies (três sarcopterígeos e oito osteíctes) e igual em apenas oito espécies (dois sarcopterígeos e seis osteíctes), nas áxis maiores o processo espinhoso possui formato laminar, enquanto vértebras de mesmo tamanho possuem processo espinhoso em forma de haste/coluna.

As parapófises são mais conspícuas a partir da áxis, presentes em seis osteíctes e três sarcopterígeos. Em osteíctes as parapófises estão posicionadas na região ventral da vértebra, onde, nas vértebras do tronco e caudais surge o arco hemal.

A inclinação do espinho neural também apresenta semelhança entre os táxons, em dois casos (*P. scheelei* e *D. austriacus* FIGURA 13F e G) o espinho é orientado anteriormente, nos demais o espinho tende a seguir uma inclinação posterior e em outras espécies orientação vertical (FIGURA 16).

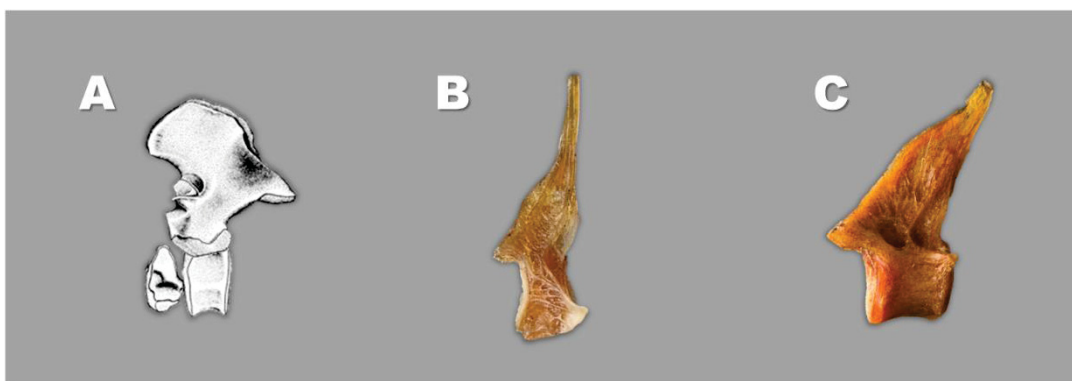


Figura 16. Vértebras Áxis em vista lateral com crânio orientado para esquerda evidenciando as três orientações observadas nos espinhos neurais. **A**, *Proterogyrinus scheelei* adaptado de Romer (1984) o espinho é orientado para região anterior; **B**, *Paralonchurus brasiliensis* o espinho é orientado verticalmente; **C**, *Pomatomus saltatrix* o espinho é orientado para região dorsal. Imagens sem escala.

Os espinhos da áxis por serem maiores tendem a se projetar anteriormente e realizar algum tipo de contato com o espinho da atlas, em cinco espécies de sarcopterígeos o espinho neural da atlas se divide para acomodar a região anterior do espinho neural axial, já em osteíctes o espinho axial possui uma escavação anterior que acomoda o espinho atlantal (FIGURA 17).

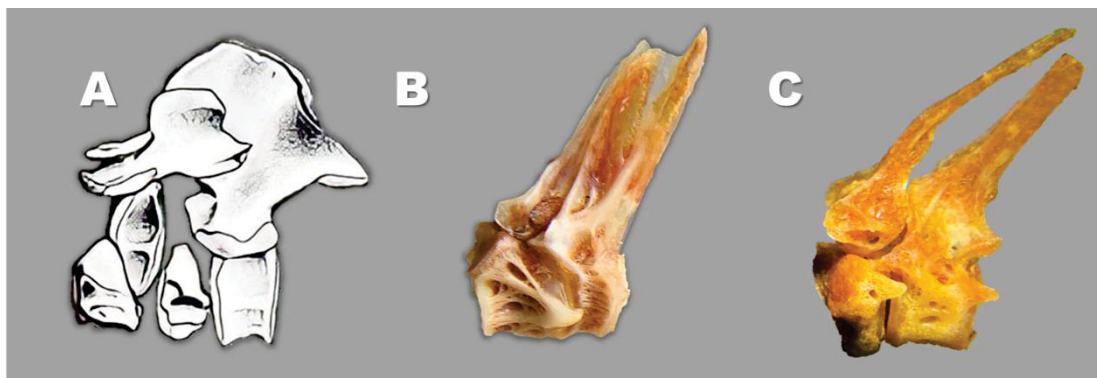


Figura 17. Articulação entre os espinhos atlantal e axial. **A**, *Proterogyrinus scheelei* adaptado de Romer (1984) o espinho axial se projeta anteriormente entre as duas metades do espinho atlantal; **B**, *Centropomus* sp. o espinho atlantal se encaixa no meio do espinho axial; **C**, *Scomberomorus brasiliensis* não há articulação entre os espinhos. Imagens sem escala.

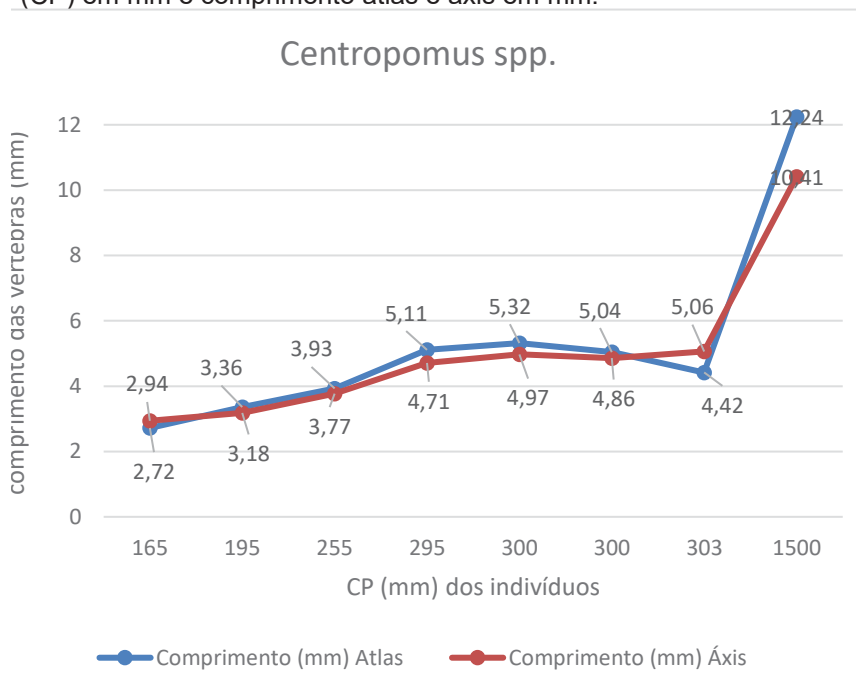
As pré-zigapófises estão presentes em todas as vértebras, em todas as espécies analisadas observa-se que essas são proeminentes garantindo assim, uma conexão maior entre atlas-áxis. Enquanto as pós-zigapófises fazem a conexão com a vértebra posterior, essas também são evidentes.

A semelhança de estruturas entre as vértebras já era esperada por terem uma mesma origem evolutiva, a diferença de formas está muito relacionada a função que as vértebras desempenham dentro da coluna vertebral e ao nicho da espécie, essas questões são discutidas na próxima seção.

ANÁLISE ONTOGENÉTICA *CENTROPOMUS* SPP

Foram acessados, no total, oito exemplares de ambas as espécies sendo, duas de *C. parallelus* e seis de *C. undecimalis*. Apesar de nossos resultados mostrarem que a vértebra áxis tende a ser menor que a atlas, não se encontrou diferença morfológica entre as duas espécies, por esse motivo ambas as análises tratam apenas do gênero. Foi tomado a medida do comprimento do centro vertebral em sua porção ventral de todos os indivíduos, o gráfico 1 apresenta a comparação de tamanho entre os espécimes.

Gráfico 1. robalos analisados representados pelo seu comprimento padrão (CP) em mm e comprimento atlas e áxis em mm.



O espécime 1 é a única amostra considerada jovem (Tabela 1) e o espécime 8 o maior. Foi escolhido o CT₅₀ proposto por Nogueira e Chaves (2009) como valor de referência, uma vez que, a espécie foi mais coletada. Não foi observado uma mudança ontogenética que demonstrasse uma possível mudança morfológica entre vértebras de indivíduos jovens e adultos. Algumas mudanças morfológicas foram observadas, como aumento de robustez das estruturas e deformidades naturais atribuídas a individualidade de cada organismo.

4. DISCUSSÃO

Nossos resultados evidenciam características morfológicas distintas entre a primeira e segunda vértebra nos peixes e tetrápodes estudados. Quando comparadas entre os táxons, notamos semelhanças e diferenças entre forma e função, assim, teleósteos mais basais (*O. oglinum* e *A. gigas*) estão morfológicamente mais relacionados a alguns sarcopterígeos tetrápodes e não tetrápodes, enquanto espécies de teleósteos do clado Euteleostei possuem vértebras com características mais derivadas.

Identificamos que tanto na vértebra atlas quanto na áxis algumas características são sobressalentes. A vértebra atlas tem função de ancorar o crânio à coluna e seus elementos vertebrais são característicos como o arco vertebral não fusionado e facetas articulares; já a vértebra áxis tem função de ancorar músculos em seu espinho, possui pré-zigapófises muito desenvolvidas e tamanhos maiores.

Os elementos vertebrais da atlas e áxis, portanto, possuem características que possivelmente as distinguem das demais vértebras pós-cranianas e esses resultados corroboram com Pierce e Boyle (1997). Quando são evidenciadas diferenças morfológicas no esqueleto axial dos táxons analisados, pode-se discutir o papel desempenhado por essas características no ambiente em que estão inseridos (PARMENTIER; CHARDON; VANDEWALLE, 2002).

Quando tratamos de uma regionalização da coluna vertebral de peixes ósseos, nossos resultados convergem para uma delimitação de uma região cervical em Osteichthyes, corroborando com outros estudos (FORD, 1937; RAMZU; MEUNIER, 1999; BIRD; HERNANDEZ, 2007; JAWAD; NOWROOZI et al., 2012; AL-HASSANI, 2014a; JAWAD; AL-HASSANI, 2014b; JOHANSON et al., 2019; CAMP, 2019). Essa regionalização cervical pode estar relacionada ao aparato alimentar das espécies, visto que Camp (2019) esclarece que a coluna, mais especificamente as vértebras anteriores, atuam na alimentação de algumas espécies de peixes. Somando a isso, segundo Hitchcock (1992) as vértebras do complexo atlas-áxis de *Eusthenopteron foordi* fazem parte de um conjunto musculoesquelético responsável pela elevação da cabeça durante a alimentação e ventilação.

A distribuição das espécies nas análises de PCoA evidencia a existência de diferentes variações morfológicas entre as espécies analisadas. Observamos nos agrupamentos que *O. oglinum* é a espécie que mais acumula diferenças, o que corrobora com estudos filogenéticos que recuperam Clupeidae mais basal dentro de Teleostei; já para *P. patagonicus* e *S. testudineus* as diferenças acumuladas podem também ser explicadas pela filogenia, mas também pelos seus estilos de vida, o primeiro é um peixe achatado lateralmente, com uma variação morfológica no crânio e utiliza as primeiras vértebras junto ao aparato mandibular para alimentação (CAMP, 2019) enquanto o segundo é um peixe pelágico com característica de inflar o corpo como mecanismo de defesa.

Podemos inferir que em alguns casos a similaridade morfológica entre as espécies tenha moldado a biologia do animal. Para a vértebra atlas, *Centropomus*

spp. e *S. brasiliensis* foram agrupados por possuírem menos de 10% de diferenças, as referidas vértebras nos dois casos são menores e as três espécies são predadoras, possuem corpo alongado e fusiforme, típicos nadadores de explosão. Para a vértebra áxis, as diferenças morfológicas são mais evidentes, *Peprilus paru* possui uma das áxis mais distintas entre as espécies, sua diferença pode ser explicada pelo achatamento do corpo vertebral, uma vez que, sua vértebra atlas possui uma torção em seu eixo, a conexão entre elas é mais diferenciada.

Ao observar os sarcopterígeos tetrápodes nota-se que o estilo de vida terrestre exige uma série de adaptações que permitam a rotação da cabeça, compensando a perda de mobilidade do restante do corpo mantido no solo pela gravidade, vértebras anteriores modificadas permitem a rotação axial e a flexão vertical e horizontal da cabeça, sem que seja obstruída a medula espinhal ou oclusão da notocorda (HITCHCOCK, 1992). A partir das comparações entre sarcopterígeos tetrápodes observou-se que mesmo existindo uma região cervical nesses animais, ou o indício dela, a mobilidade do pescoço ainda era muito limitada, a presença de costelas cervicais em algumas espécies corrobora essa visão.

Ao comparar as vértebras de indivíduos jovens e adultos a fim de encontrar alguma variação ontogenética dentro da espécie e, se essa diferença refletiria alguma mudança evolutiva (e.g. vértebras de indivíduos jovens são mais parecidas às vértebras de teleosteos basais ou de sarcopterígeos tetrápodes basais). Para as espécies onde foi possível uma comparação com viés ontogenético (*Cynoscion leiarchus*, *Menticirrhus americanus*, *Micropogonias furnieri* e *Centropomus* sp.) também não encontramos diferenças morfológicas, principalmente quando analisamos o gênero *Centropomus*, onde foram acessados mais indivíduos, entretanto essa conclusão pode não ser definitiva, o acesso a larvas das espécies poderia indicar o padrão de ossificação dessas espécies e se há diferença entre larva e adulto.

As variações encontradas entre os três táxons estão além da morfologia, das vértebras agora estudadas, visto que alguns grupos apresentam especializações vertebrais, principalmente nas vértebras anteriores, características de tais grupos, entre elas podemos destacar o aparato weberiano presente em siluriformes e Characiformes, a cartilagem sinarcual presente em Batoidea, também presente em Placodermes (JOHANSON et al., 2019), a pseudo articulação crânio-vertebral presente em *Stomias boa* (SCHNELL; BERNSTEIN; MAIER, 2008), a fusão da

vértebra atlas ao basioccipital, como ocorre em *A. gigas* (HILTON et al., 2007) e a presença de um pró-atlas em diversas espécies de sarcopterígeos tetrápodes como em *A. gunnari*, *G. bukermorani* e *D. austriacus*.

Quando estudamos dois gêneros de batóides (*Rhinoptera* sp e *Pseudobatos* sp.) observamos que a conexão crânio-coluna não é realizada por vértebras, mas pela cartilagem sinarcual e nesta se projeta um processo odontóide que se conecta posteriormente ao crânio, Johanson et al. (2019) ao estudarem o desenvolvimento sinarcual em *Leucoraja erinacea*, evidenciaram que essa cartilagem tem uma função de ancorar lateralmente as nadadeiras peitorais; os autores ainda afirmam que a cartilagem sinarcual não é formada pela fusão das vértebras anteriores, mas que cresce sobre essas vértebras; outro ponto a ser considerado, é que a cartilagem sinarcual está presente em Batoidea e Holocephali (quimeras), para sustentar um espinho dorsal, e ausente em Selachimorpha (tubarões). Podemos inferir, corroborando com Johanson et al. (2019), que a função da cartilagem sinarcual está mais associada ao ancoramento das nadadeiras peitorais e a sua ausência em tubarões mais associada a locomoção explosiva nesse grupo.

Notadamente tetrápodes basais apresentam pouca variação morfológica em suas vértebras atlas e áxis se comparados a tetrápodes do grupo coroa, uma vez que, seus estilos de vida ainda estavam altamente relacionados ao ambiente aquático (CAMPIONE; REISZ, 2010; DANTO et al., 2016). Das espécies de tetrápodes estudadas, todas possuíam relações com o ambiente aquático, com ênfase em *Gerrothorax pulcherrimus* uma espécie que evoluiu para habitar no ambiente aquático secundariamente (JENKINS et al., 2008), mas que possuía uma variação morfológica na vértebra atlas, duas facetas que se articulavam com dois côndilos occipitais para rotacionar o crânio no movimento de abertura da boca.

Diante do exposto, nossos resultados apresentam que as características morfológicas das vértebras do complexo atlas-áxis de peixes Actinopterygii são distintas das demais vértebras, onde a função da primeira é a ancoragem do crânio à coluna, e a segunda de prender a primeira às demais vértebras, funcionando como um eixo de fixação e ancoragem de músculos originados no crânio. Estudos como o de Ford (1937) e Camp (2019) mostram que as vértebras anteriores (até a quarta vértebra) de Teleósteos podem funcionar como o complexo atlas-áxis em tetrápodes mais derivados. Também podemos inferir que os papéis desempenhados pelas vértebras atlas-áxis de Actinopterygii e Sarcopterygii tetrápodes basais (analisados

nesse estudo) possuem função semelhante, a de ancoragem e sustentação do crânio à coluna vertebral.

5. CONCLUSÃO

Nossos resultados evidenciam uma variação morfológica nas duas primeiras vértebras pós-craniais de peixes teleósteos. As vértebras atlas e áxis são distintas entre si e sugerem diferencia com as demais vértebras do esqueleto axial, essa variação de forma reflete suas funções dentro do complexo esquelético desses animais. Em comparação com vértebras de tetrápodes basais encontrados no registro fóssil percebemos uma semelhança vertebral, uma vez que o estilo de vida desses primeiros tetrápodes ainda estava muito relacionado ao ambiente aquático. Esses resultados são animadores, pois evidenciam a complexidade do esqueleto axial de peixes ósseos e reforçam a necessidade de se encontrar e discriminar essa e outras variações vertebrais nesses organismos.

6. REFERÊNCIAS

AFONSO, M. G.; TARSO, P. DE. A pesca de emalhe costeiro de pequena escala no litoral do Paraná: um estudo de caso para a conservação. **Revista CEPSUL**, v. 10, p. 18, 2021.

ANTÔNIO, C. et al. Acta Scientiarum Aspects of the reproductive biology and characterization of Sciaenidae captured as bycatch in the prawn trawling in the northeastern Brazil. **Acta Scientiarum. Biological Science**, v. 37, p. 1–8, 2015.

ARRATIA, G.; SCHULTZE, H. P.; CASCIOTTA, J. Vertebral column and associated elements in dipnoans and comparison with other fishes: Development and homology. **Journal of Morphology**, v. 250, n. 2, p. 101–172, 2001.

BETANCUR, R. R. et al. Phylogenetic classification of bony fishes. **BMC Evolutionary Biology**, v. 17, n. 1, p. 1–40, 2017.

BIRD, N. C.; HERNANDEZ, L. P. Building an evolutionary innovation: Differential growth in the modified vertebral elements of the zebrafish Weberian apparatus. **Zoology**, v. 112, n. 2, p. 97–112, 2009.

BITTENCOURT, J. S. et al. Osteology of the Middle Triassic archosaur *Lewisuchus admixtus* Romer (Chañares Formation, Argentina), its inclusivity, and relationships amongst early dinosauiromorphs. **Journal of Systematic Palaeontology**, v. 13, n. 3, p. 189–219, 2015.

BRITZ, R.; JOHNSON, G. D. Occipito-vertebral fusion in actinopterygians. I. Non-teleosts. **Origin and Phylogenetic Interrelationships of Teleosts**, v. 1st, p. 123–182, 2010.

CAMP, A. L. What Fish Can Teach Us about the Feeding Functions of Postcranial Muscles and Joints. **Integrative and Comparative Biology**, v. 59, n. 2, p. 383–393, 2019.

CLACK, J. A.; FINNEY, S. M. *Pederpes finneyae*, an articulated tetrapod from the tournaisian of Western Scotland. [s.l.: s.n.]. v. 2

CLAESON, K. M.; HILGER, A. Morphology of the anterior vertebral region in elasmobranchs: Special focus, Squatiniformes. **Fossil Record**, v. 14, n. 2, p. 129–140, 2011.

COATES, M. I. The Devonian tetrapod *Acanthostega gunnari* Jarvik: Postcranial anatomy, basal tetrapod interrelationships and patterns of skeletal evolution. **Transactions of the Royal Society of Edinburgh, Earth Sciences**, v. 87, n. 3, p. 363–421, 1996.

CUMPLIDO, RODRIGO; NETTO, E. B. F. **PARÂMETROS BIO-ECOLÓGICOS DA ENCHOVA, *Pomatomus saltatrix* (Linnaeus, 1766), PISCES: POMATOMIDAE, NA ÁREA DA RESEX-MAR DE ARRAIAL DO CABO – RJ, BRASIL.** [s.l.] Universidade Federal Fluminense (UFF), 2019.

DANTO, M.; WITZMANN, F.; FRÖBISCH, N. B. Vertebral Development in Paleozoic and Mesozoic Tetrapods Revealed by Paleohistological Data. **PLoS ONE**, v. 11, n. 4, p. 1–30, 2016.

DE CLERCQ, A. et al. Vertebral column regionalisation in Chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha*. **Journal of Anatomy**, v. 231, n. 4, p. 500–514, 2017.

DE IULIIS, G.; PULERÀ, D. **Vertebrates and Their Kin**. [s.l: s.n.].

DE IULIIS, G.; PULERÀ, D. **The Shark**. [s.l: s.n.].

DO CARMO SILVA, J. P.; DA COSTA, M. R.; ARAÚJO, F. G. Energy acquisition and allocation to the gonadal development of *Cynoscion leiachus* (Perciformes, Sciaenidae) in a tropical Brazilian bay. **Marine Biology Research**, v. 15, n. 2, p. 170–180, 2019.

FJELLDAL, P. G. et al. Vertebral deformities in farmed Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) - etiology and pathology. **Journal of Applied Ichthyology**, v. 28, n. 3, p. 433–440, 2012.

FORD, E. Vertebral Variation in Teleostean Fishes. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, v. 22, n. 1, p. 1–60, 1937.

FREITAS, M. O. et al. Estrutura populacional e biologia reprodutiva de *Menticirrhus americanus* (Linnaeus, 1758) (Teleostei, Sciaenidae) na baía de Ubatuba-Enseada, Santa Catarina, Brasil doi:10.5007/2175-7925.2011v24n1p47. **Biotemas**, v. 24, n. 1, p. 47–59, 2011.

GEOLOGIC, S. B. Stuttgarter Beifrage zur Naturkunde. **Museum**, v. 278, n. December 1999, p. 175, 1999.

GODFREY, S. J. The postcranial skeletal anatomy of the Carboniferous tetrapod *Greererpeton burkemorani* Romer, 1969. **Philosophical Transactions - Royal Society of London, Series B**, v. 323, n. 1213, p. 75–133, 1989.

HEISS, E.; AERTS, P.; VAN WASSENBERGH, S. Aquatic-terrestrial transitions of feeding systems in vertebrates: A mechanical perspective. **Journal of Experimental Biology**, v. 221, n. 8, 2018.

HERBST, E. C.; HUTCHINSON, J. R. New insights into the morphology of the Carboniferous tetrapod *Crassigyrinus scoticus* from computed tomography. **Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh**, v. 109, n. 1–2, p. 157–175, 2019.

HITCHCOCK, E. C.; CARROLL, R. L. The anterior-most vertebrae and occiput of *Eusthenopteron*: implications in the origin of the tetrapod atlas-axis complex. v. Master of, n. January, p. 129, 1992.

HOLMES, R. The Royal Society is collaborating with JSTOR to digitize, preserve, and extend access to Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences. © www.jstor.org. **The royal society**, v. 303, p. 605–654, 1984.

JAWAD, L. A.; ZEALAND, N. Morphological Study of the Vertebral Column of the Ponyfish *Leiognathus equulus* (Family : Leiognathidae) Collected from the Sea of Oman. **International Journal of Marine Science**, v. 4, n. May, p. 7, 2014.

JAWAD, L.; AL-HASSAN, L. Some morphological studies on the vertebral column of the Silver-cheeked toadfish *Lagocephalus sceleratus* (G melin , 1789) (Family : Tetraodontidae) Collected from the Sea of Oman. v. 1, n. December, p. 69–74, 2013.

JAWAD, L.; AL-HASSANI, L. Morphological Aspects of the Vertebral Column of the Indian Mackerel *Rastrelliger Kanagurta* (Osteichthyes : Scombridae) Collected From the Sea of Oman. v. 36, n. 33, p. 3–12, 2014.

JENKINS, F. A. et al. *Gerrothorax pulcherrimus* from the Upper Triassic Fleming Fjord Formation of East Greenland and a reassessment of head lifting in temnospondyl feeding. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 28, n. 4, p. 935–950, 2008.

JOHANSON, Z. et al. The synarcual of the little skate, *Leucoraja erinacea*: Novel development among the vertebrates. **Frontiers in Ecology and Evolution**, v. 7, n. FEB, p. 1–19, 2019.

KLEMBARA, J.; BARTIK, I. The postcranial skeleton of *Discosauriscus* Kuhn, a seymouriamorph tetrapod from the Lower Permian of the Boskovice Furrow (Czech Republic). **Transactions of the Royal Society of Edinburgh, Earth Sciences**, v. 90, n. 4, p. 287–316, 2000.

KRIWET, J.; PFAFF, C. Evolutionary Development of the Postcranial and Appendicular Skeleton in Fishes. **Evolution and Development of Fishes**, p. 188–206, 2019.

HAIMOVICI, M.; ARAÚJO, J. N.; Análise das Principais Pescarias Comerciais da Região Sudeste-Sul do Brasil: Dinâmica Populacional das Espécies em Exploração. **Revizee-Score Sul**, n. 10, p. 116–123, 2005.

MEUNIER, F. J.; CUPELLO, C.; CLÉMENT, G. The skeleton and the mineralized tissues of the living coelacanth. **Bulletin of the Kitakyushu Museum of Natural History and Human History, Series A**, v. 17, n. April, p. 37–48, 2019.

MOLNAR, J. L. et al. Idealized landmark-based geometric reconstructions of poorly preserved fossil material: A case study of an early tetrapod vertebra. **Palaeontologia Electronica**, v. 15, n. 1, 2012.

NACIONAL, M.; JANEIRO, R. DE; BIOLOGIA, I. DE. Andreia Francisco Afonso Valéria Gallo. **revista brasileira de Zoologia**, 1996.

NOWROOZI, B. N. et al. Regional variation in morphology of vertebral centra and intervertebral joints in striped bass, *Morone saxatilis*. **Journal of Morphology**, v. 273, n. 4, p. 441–452, 2012.

PANCHEN, A. L. The axial skeleton of the labyrinthodont *Eogyrinus attheyi*. **Journal of Zoology**, v. 150, n. 2, p. 199–222, 1966.

PARDO, J. D. et al. Hidden morphological diversity among early tetrapods. **Nature**, v. 546, n. 7660, p. 642–645, 2017.

PARMENTIER, E.; CHARDON, M.; VANDEWALLE, P. Preliminary study on the ecomorphological signification of the sound-producing complex in Carapidae. **Functional and Ecological Vertebrate Morphology**, n. January 2002, p. 139–151, 2002.

PERERA-GARCÍA, M. A.; MENDOZA-CARRANZA, M.; CONTRERAS-SÁNCHEZ, W. M. Reproductive biology of common snook *Centropomus undecimalis* (Perciformes: Centropomidae) in two tropical habitats. **Biol. Trop.**, v. 59, n. June, p. 669–681, 2014.

PESQUISA, R. D. E.; DE, P.; PESQUEIROS, E. M. R. **SIMONI, M.E.R. Dinâmica reprodutiva da sardinha-laje *Opisthonema oglinum*, LESUEUR,...** UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO. [s.l.] UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO, 2019.

PH, D.; MUSEUM, R. S.; STANLEY, T. Andrews, M.A., Ph.D., Royal Scottish Museum, Edinburgh, and T. Stanley Westoll, D.Sc, F.R.S., Department of Geology, University of Newcastle upon Tyne. (With Five Plates and Thirty-two Text-figures.). **Transactions of the Royal Society of Edinburgh, Earth Sciences**, 1968.

RAMZU, M.; MEUNIER, F. J. Descripteurs morphologiques de la zonation de la colonne vertébrale chez la truite arc-en-ciel *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792) (Teleostei, Salmoniforme). **Annales des Sciences Naturelles - Zoologie et Biologie Animale**, v. 20, n. 3, p. 87–97, 1999.

ROMERO, RENATO DE MEI; ROCHA, GECELY RODRIGUES ALVES; CETRA, M. **Aspectos da biologia populacional de *Paralonchurus brasiliensis* (Steindachner, 1875) (Osteichthyies, Sciaenidae), capturados como fauna acompanhante da pesca do camarão sete barbas na região de Ilhéus, BA. Dissertação.** [s.l.] UNIVERSIDADE ESTADUAL DE SANTA CRUZ, 2006.

ROMERO, R. M. et al. Biology of *Isopisthus parvipinnis*: an abundant sciaenid species captured bycatch during sea-bob shrimp fishery in Brazil. **neotropical Ichthyology**, v. 6, n. 1, p. 67–74, 2008.

SANTOS, S. et al. O tamanho de primeira maturação como parâmetro para estabelecimento de tamanho mínimo de captura para corvina no sudeste do Brasil *size at first maturation as parameter for establishment of the minimum size of capture for the white croaker in southeastern*. **Bol. Inst. Pesca**, v. 41, n. 3, p. 507–518, 2015.

SCHNELL, N. K.; BERNSTEIN, P.; MAIER, W. The “pseudo-craniovertebral articulation” in the deep-sea fish *Stomias boa* (Teleostei: Stomiidae). **Journal of Morphology**, v. 269, n. 5, p. 513–521, 2008.

SUMIDA, S. S.; LOMBARD, R. E. The atlas-axis complex in the late Paleozoic genus *Diadectes* and the characteristics of the atlas-axis complex across the amphibian to amniote transition. **Journal of Paleontology**, v. 65, n. 6, p. 973–983, 1991.

WATT, J.; PIERCE, G. J.; BOYLE, P. R. Guide to the Identification of North Sea Fish Using Prernaillae and Vertebrae. **ICES Cooperative Research Report**, v. 220, n. 220, p. 231, 1997.

WITZMANN, F.; SCHOCH, R. R. Reconstruction of cranial and hyobranchial muscles in the triassic temnospondyl *Gerrothorax* provides evidence for akinetic suction feeding. **Journal of Morphology**, v. 274, n. 5, p. 525–542, 2013.

7. MATERIAL SUPLEMENTAR

7.1.1. DESCRIÇÃO DAS VÉRTEBRAS DE CHONDRICHTHYES

BATOIDEA

Os peixes batóides não apresentam conexão crânio-coluna realizada por vértebras, os membros dessa infraclasse apresentam cartilagem sinarcual cervico-torácica, que consiste em uma placa alongada composta por vértebras cervicais fusionadas, seu processo odontóide na região anterior se articula com o condroneurocrânio na faceta articular mediana e, imediatamente abaixo do processo odontóide se localiza o colar occipital (AFONSO; GALLO, 2001).

Ao estudarem o desenvolvimento sinarcual cervico-torácico de *Leucoraja erinacea*, Johanson et al. (2019) verificaram que este não se desenvolve a partir do englobamento das vértebras desenvolvidas, segundo os autores a cartilagem sinarcual surge como uma estrutura separada em relação ao restante da coluna vertebral onde, se articula com a região posterior do condro-neurocrânio substituindo a notocorda e a coluna vertebral nessa região.

A Figura 18 mostra detalhes dessas estruturas identificadas nas duas espécies coletadas *Pseudobatos percellens* (Walbaum, 1792) e *Rhinoptera* sp.

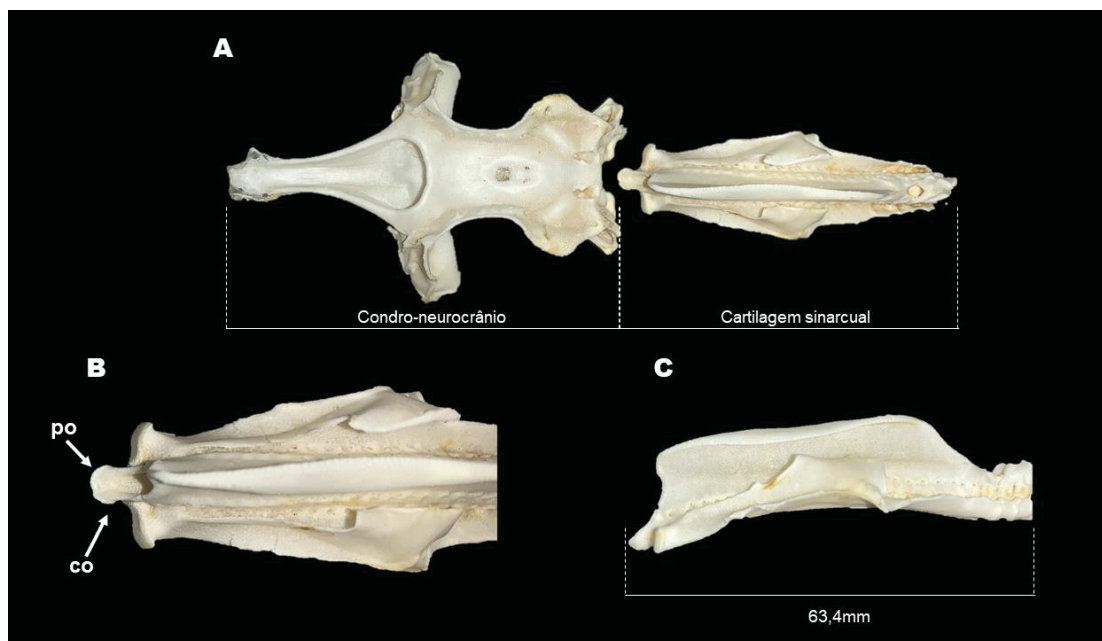


Figura 18. Complexo vertebral de *P. percellens*. **A**, vista dorsal do neuro crânio e cartilagem sinarcual; **B**, vista dorsal da cartilagem sinarcual; **C**, vista lateral da cartilagem sinarcual; **A**, **B** e **C** estão orientados para esquerda; po, processo odontóide; co, colar odontóide.

SELACHIMORPHA

Os tubarões apresentam uma conexão crânio-coluna composta por vértebras cartilaginosas mineralizadas, foram dissecados dois exemplares, um cação (*Rhizoprionodon* sp., FIGURA 20) e um cação-martelo (*Sphyrna* sp., FIGURA 19), e pela fragilidade do material não foi possível desarticular as vértebras, em uma das tentativas o material sofreu avarias.

As vértebras anteriores (primeiras três ou quatro) são envoltas em cartilagem basiventral (cbv) e basidorsal (cbd) (CLAESON; HILGER, 2011), cada seguimento vertebral é composto por um centro vertebral perfurado por um forame onde passa a notocorda, o processo espinhoso (pe) é formado pela junção dos arcos neurais (an), entre cada arco neural uma placa intercalar (pi) está presente, cada arco e placa intercalar é perfurada por forame onde passa a raiz de um nervo espinhal (FIGURA 19A).

O centro vertebral possui quatro cavidades septadas (cs) dispostas em pares na região dorsal e ventral, na primeira faz articulação com os arcos neurais, na segunda faz articulação com as parapófises, porém nas primeiras vértebras não há essa articulação pela presença das cartilagens basiventrais.

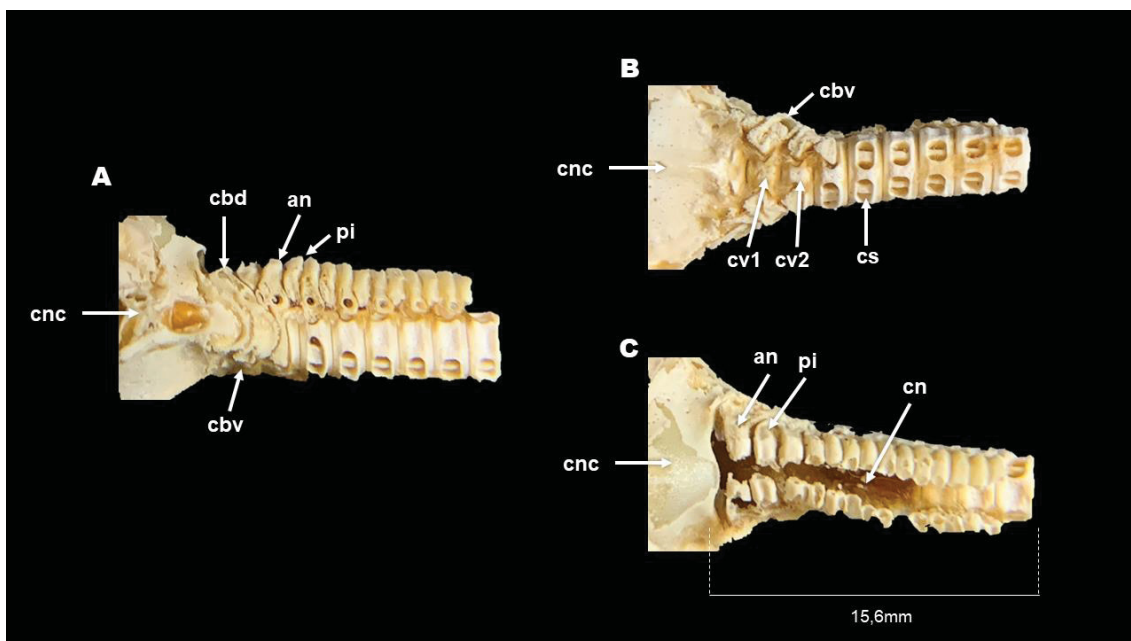


Figura 19. Complexo vertebral de *Sphyrna* sp., **A**, vista lateral do neuro crânio e vértebras; **B**, vista ventral; **C**, vista dorsal; **A**, **B** e **C** estão orientados para esquerda; na, arco neural; cnc, condro-neurocrânio; cbd, cartilagem basidorsal; cdv, cartilagem basiventral; cv1, vértebra atlas; cv2, vértebra áxis; cn, canal nervoso; cs, cavidade septada; pi, placa intercalar.

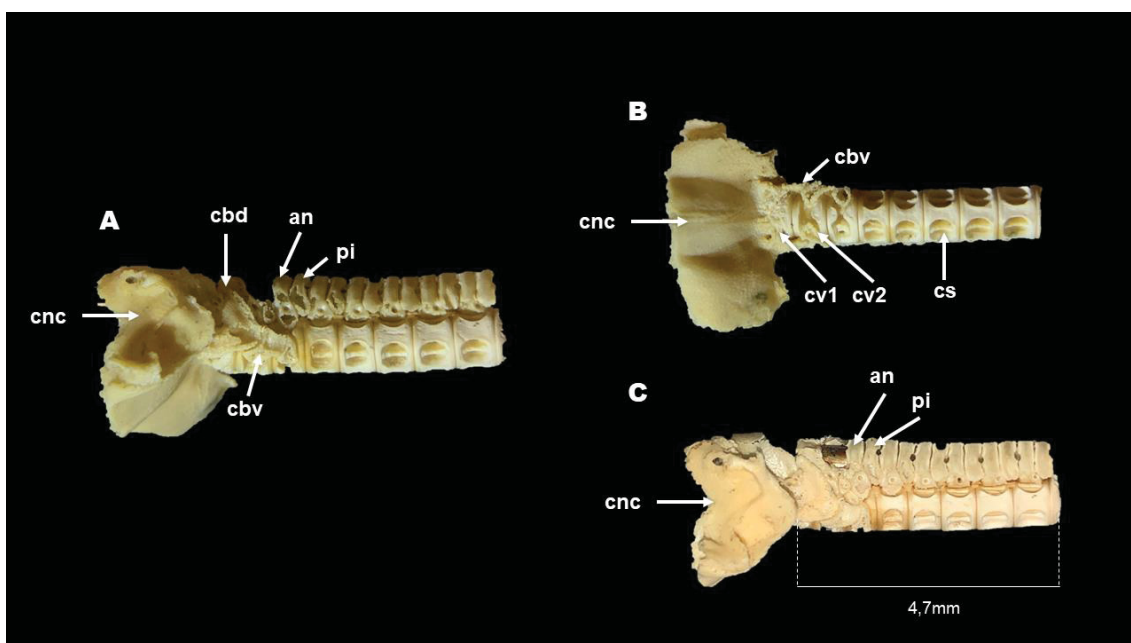


Figura 20. Complexo vertebral de *Rhyzoprionodon* sp.; **A**, vista lateral do neuro crânio e vértebras; **B**, vista ventral; **C**, vista dorsal; **A**, **B** e **C** estão orientados para esquerda; na, arco neural; cnc, condro-neurocrânio; cbd, cartilagem basidorsal; cdv, cartilagem basiventral; cv1, vértebra atlas; cv2, vértebra áxis; cn, canal nervoso; cs, cavidade septada; pi, placa intercalar.

7.1.2. DESCRIÇÃO DAS VÉRTEBRAS DE ACTINOPTERYGII

TELEOSTEI

CLUPEIDAE

Opisthonema oglinum

O complexo atlas-áxis da sardinha-bandeira é formado por duas vértebras totalmente ossificadas (FIGURA 21).

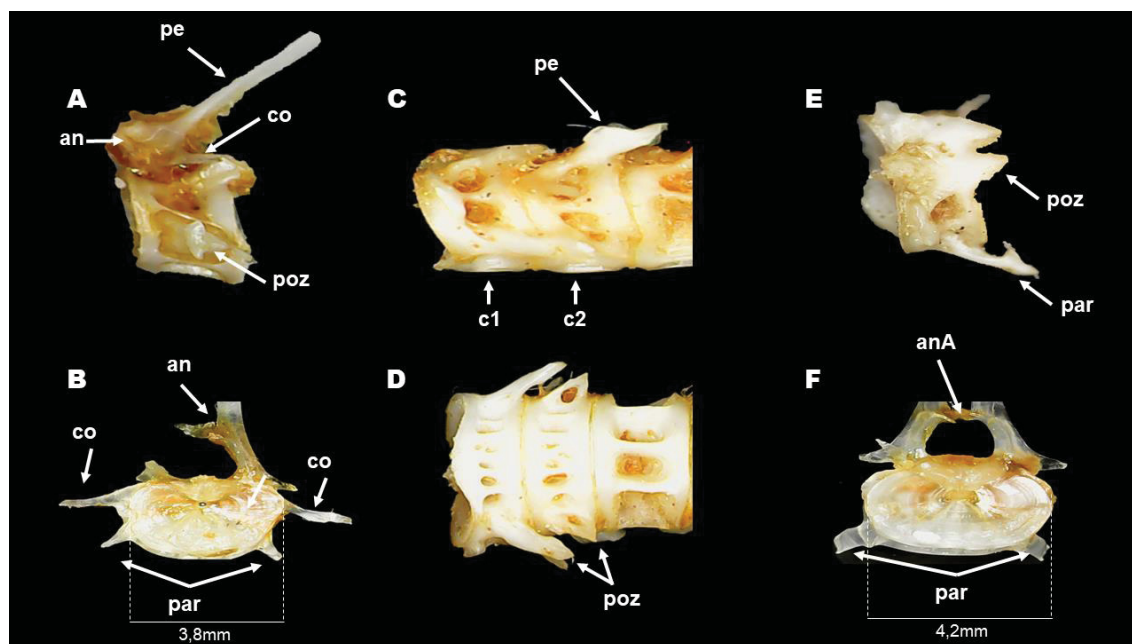


Figura 21. Complexo atlas-áxis de *O. oglinum*; **A**, vista lateral áxis; **B**, vista anterior áxis; **C**, vértebras atlas-áxis encaixadas, vista lateral; **D**, vista dorsal da atlas; **E**, arco neural atlas, vista dorsal; **F**, vista anterior da atlas; **A**, **C**, **E** e **D** orientados para esquerda; anA, arco neural da Atlas; an, arco neural; arn, articulação do arco neural; bs, basioccipital; cv, corpo vertebral; exo; exoccipital; fa, faceta articular; par, parapófise; pe, processo espinhoso, poz, pós-zigapófise; prz, pré-zigapófise.

Atlas – O corpo vertebral possui um achatamento dorso-ventral; não possui facetas articulares na região dorsal, a conexão crânio-coluna é feita através da face anterior do centro vertebral que se liga ao basioccipital; tanto atlas quanto áxis possuem comprimento reduzido; duas parapófises se projetam para trás e são bem evidentes; dois pares de costelas fazem conexão com a atlas; o primeiro par, mais acima, se conecta à base do arco neural; o segundo par imediatamente abaixo, agora no corpo vertebral; na região dorsal-posterior do corpo vertebral uma projeção óssea tal qual, dois dentes caninos se pronunciam para cima do corpo da áxis (pós-zigapófises?). O arco neural não é fusionado ao corpo vertebral, é composto por duas hastes posicionadas na região mais anterior do corpo vertebral que se encontram para formar o arco neural em parte do seu comprimento e voltam a se separar e apenas no seu limite voltam a se encostar formando o processo espinhoso; o arco neural e o

processo espinhoso são curvados para a região dorsal e não fazem contato com o crânio.

Áxis – O corpo vertebral acompanha o formato da primeira vértebra. Dentre as principais diferenças está que as parapófises são menos conspícuas e duas pós-zigapófises visíveis na região dorsolateral.

POMATOMIDAE

Pomatomus saltatrix

O complexo atlas-áxis da anchova é formado por duas vértebras totalmente ossificadas (FIGURA 22).

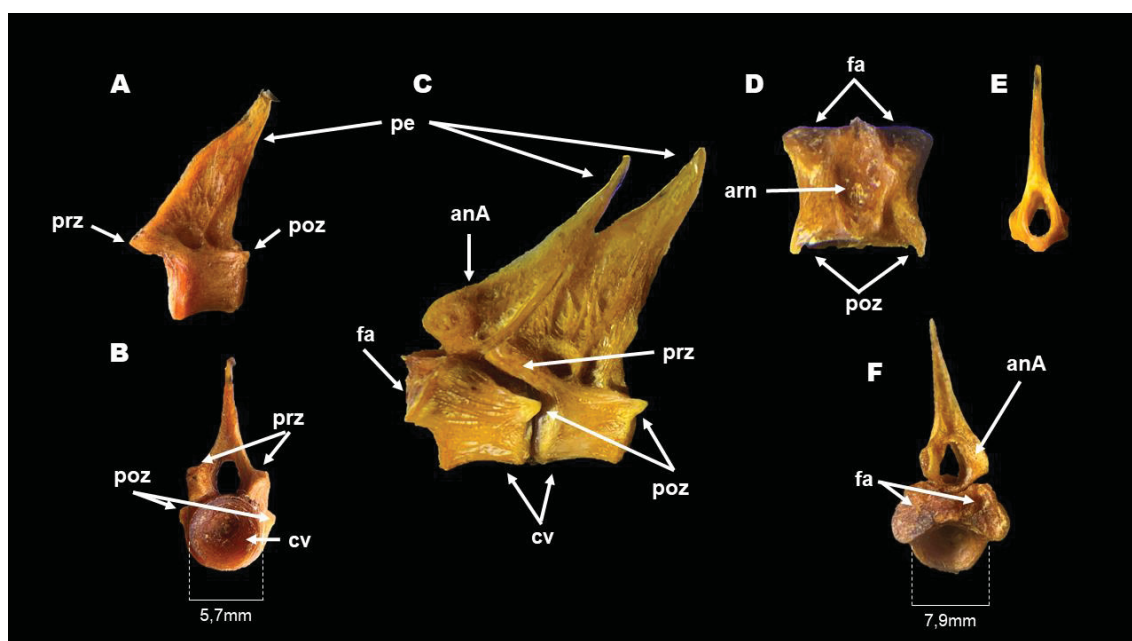


Figura 22. Complexo atlas-áxis de *P. saltatrix*; **A**, vista lateral áxis; **B**, vista anterior áxis; **C**, vértebras atlas-áxis encaixadas, vista lateral; **D**, vista dorsal da atlas; **E**, arco neural atlas, vista dorsal; **F**, vista anterior da atlas; **A** e **C**, região anterior orientada para esquerda; anA, arco neural da Atlas; an; arco neural; arn, articulação do arco neural; bs, basioccipital; cv, corpo vertebral; exo; exoccipital; fa, faceta articular; pe, processo espinhoso, poz, pós-zigapófise; prz, pré-zigapófise.

Atlas – As duas faces articulares (fa) anteriores que conectam o corpo vertebral (cv) aos exoccipitais são posicionadas dorsolateralmente, possuem um formato oval e são separadas por uma projeção óssea que se estende para dentro do basioccipital (FIGURA 22F); o corpo vertebral é em formato tubular; a região dorsal é particularmente curiosa (FIGURA 22D), vista de cima, nota-se três fossetas, a maior é central e mais profunda, em formato ovoide ocupa todo o comprimento do corpo vertebral, encaixa com o arco neural e não possui septo, duas fossetas laterais e

posteriores recebem as duas pré-zigapófises (prz) da áxis; imediatamente abaixo as pós-zigapófises (poz) da atlas se projetam para a região dorsal. O arco neural (an) se encaixa na maior fosseta do corpo vertebral (FIGURA 22F) e, diferentemente de outros Perciformes é um arco completamente fechado (FIGURA 22E); achatado lateralmente; é oco e possui uma abertura anterior para se encaixar com a crista supraoccipital; posteriormente o arco neural se conecta com a face anterior do arco neural da áxis (FIGURA 6C).

Áxis – O corpo vertebral (cv) é um tubo curto (FIGURA 22A), de proporção similar ao da vértebra antecessora e sucessora; dele projeta-se duas pós-zigapófise (poz) curtas e pouco pronunciadas da região mais dorsal (FIGURA 22A); o arco neural (an), este fusionado ao corpo, projeta-se para cima e para frente, em sua base, formando um triângulo escaleno; as pré-zigapófises (prz) são pronunciadas e robustas para encaixarem na região dorsal da atlas, a região anterior do arco neural se conecta com a porção posterior do arco neural da atlas (FIGURA 22C); imediatamente acima das pós-zigapófises há um espaço para o encaixe das pré-zigapófises da terceira vértebra.

SCIAENIDAE

Cynoscion leiarchus

O complexo atlas-áxis da pescada-branca é formado por duas vértebras totalmente ossificadas (FIGURA 23).

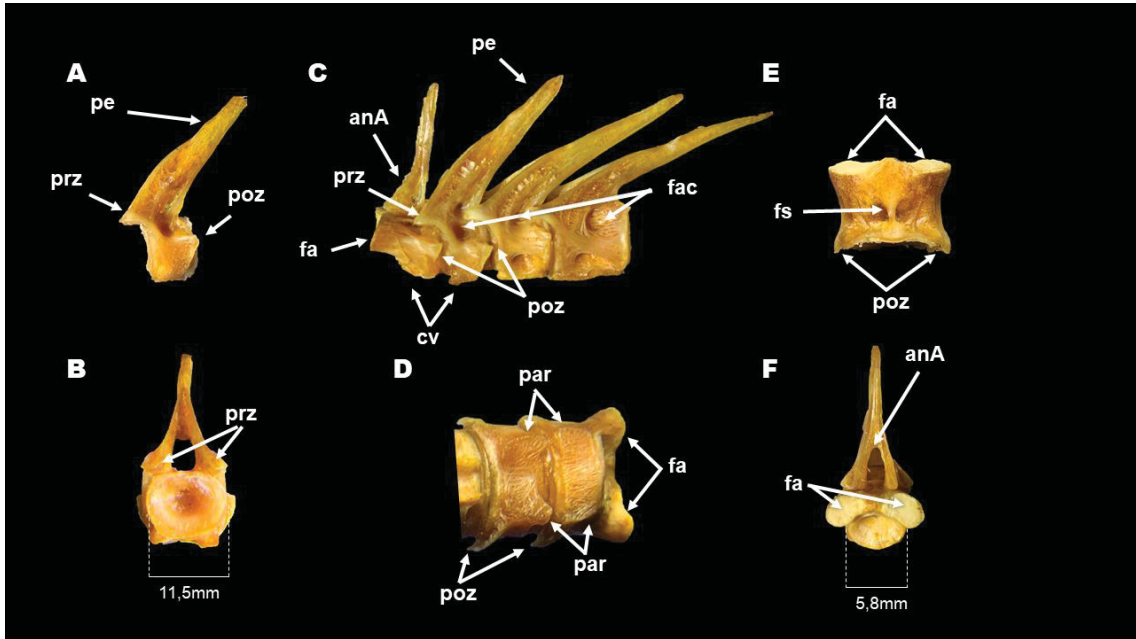


Figura 23. Complexo atlas-áxis de *C. leiarchus*; **A**, vista lateral áxis; **B**, vista anterior áxis; **C**, vértebras atlas-áxis encaixadas mais terceira e quarta vértebra, vista lateral; **D**, vista ventral atlas-áxis; **E**, vista dorsal da atlas; **F**, vista anterior da atlas; **A** e **C**, região anterior orientada para esquerda; anA, arco neural da Atlas; an; arco neural; cv, corpo vertebral; fa, faceta articular; fac, fôvea articular da costela; fs, fossa septada; par, parapófise; pe, processo espinhoso, poz, pós-zigapófise; prz, pré-zigapófise.

Átlas – O corpo vertebral (cv) é caracterizado por um formato de cubo; tanto as laterais quanto as regiões ventral e posterior apresentam um achatamento (FIGURA 23D); em sua região ventral se tem a formação de um processo ósseo, similar a parapófises (par), onde, nas demais vértebras se modificam para a formação de um canal; a face articular anterior (fa) que se liga ao occipital é levemente inclinada para baixo e são projetadas para fora do corpo vertebral e apresentam áreas de contato planificadas (FIGURA 23F); entre as faces articulares há um processo ósseo se projetando para a borda de encontro entre os dois exoccipitais; duas pós-zigapófises (poz) fazem contato com o corpo vertebral da áxis (FIGURA 23C e E); seu arco neural (na) não é fusionado ao corpo e se encaixa ao corpo vertebral através de uma fossa septada (fs) (FIGURA 23D); o processo espinhoso (ps) se projeta para cima quase em um ângulo de 90°, é achatado lateralmente, não possui área de contato com a vértebra áxis nem com o exoccipital, é mais fino e menor que das demais vértebras (FIGURA 23C).

Áxis – O corpo vertebral (cv) é achatado dorsoventralmente; o processo ósseo presente na região ventral da atlas se torna mais evidente e suas laterais mais proeminentes (FIGURA 23B e D); as duas pós-zigapófises (poz) se projetam da região medial do corpo vertebral em direção a terceira vértebra; as pré-zigapófises se

projetam da base arco neural – fundido ao corpo vertebral – e avança sobre a região dorsal da atlas (FIGURA 23C); o processo espinhoso é achatado lateralmente e se projeta em um plano inclinado para a região caudal (FIGURA 23A).

Comparação jovem x adulto

Não foram coletados espécimes jovens para esta espécie, entretanto a diferença de tamanho entre esse indivíduo e dois exemplares de pescada, também do gênero *Cynoscion*, foi de 100 mm, esta diferença é notável entre os espécimes, dada a robustez entre eles. Não foram encontradas diferenças morfológicas entre os espécimes. Ao comparar os indivíduos de pequeno porte com os espécimes maiores não foram encontradas diferenças.

Isopisthus parvipinnis

O complexo atlas-áxis da pescadinha é formado por duas vértebras totalmente ossificadas (FIGURA 24).

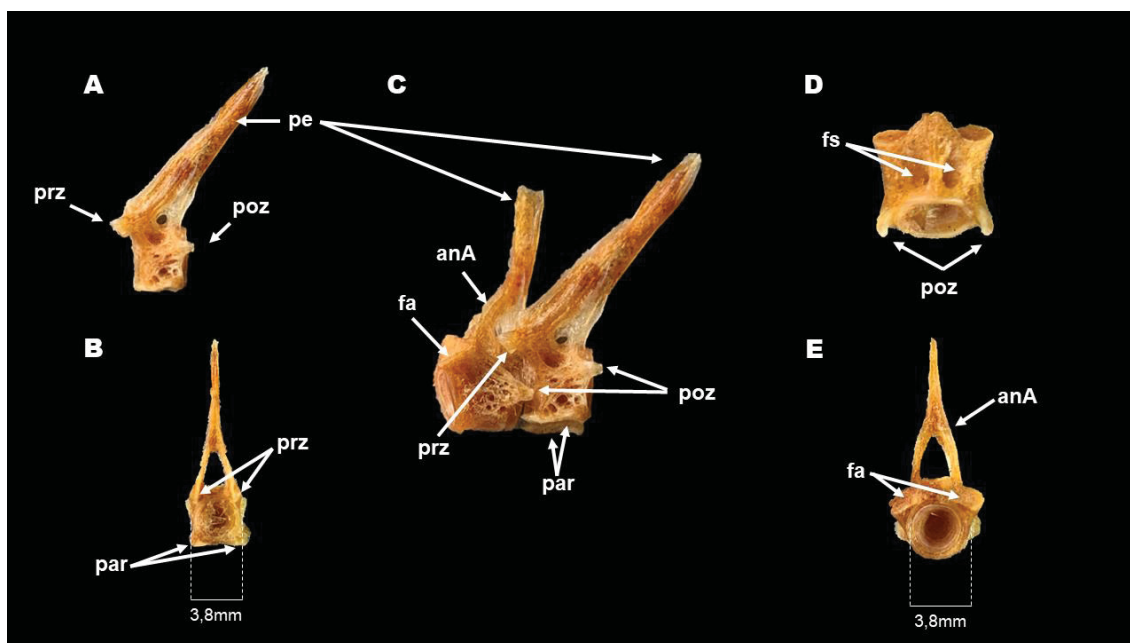


Figura 24. Complexo atlas-áxis de *I. parvipinnis*; **A**, vista lateral áxis; **B**, vista anterior áxis; **C**, vértebras atlas-áxis encaixadas, vista lateral; **D**, vista dorsal da atlas; **E**, arco neural atlas, vista dorsal; **F**, vista anterior da atlas; **A** e **C**, região anterior orientada para esquerda; anA, arco neural da Atlas; an; arco neural; arn, articulação do arco neural; bs, basioccipital; cv, corpo vertebral; exo; exoccipital; fa, faceta articular; par, parapófise; pe, processo espinhoso, poz, pós-zigapófise; prz, pré-zigapófise.

Atlas – O corpo vertebral (cv) é arredondado; sua região ventral é inclinada levemente para trás (FIGURA 24C), devido ao basioccipital ser proeminente; a conexão com os exoccipitais é feita através de duas facetas articulares (fa) levemente inclinadas para cima e abauladas; uma projeção óssea em forma de triângulo entre as facetas se projeta para a região medial dos exoccipitais (FIGURA 24D); em sua região dorsal há uma fossa septada (fs) onde se encaixa o arco neural (an) e o processo espinhoso (pe); duas pós-zigapófises (poz) se projetam nas laterais em altura medial do corpo vertebral e são levemente inclinadas para cima (FIGURA 24D). O arco neural é achatado lateralmente assim como o processo espinhoso, este mais fino que as colunas do arco; se conecta ao corpo vertebral pela concavidade septada e por isso não possui suas bases fusionadas (FIGURA 24E); o arco e o espinho se projetam verticalmente; o arco neural não faz contato com os exoccipitais, mas o espinho sim, sua porção distal toca a crista supraoccipital; em sua porção posterior não faz contato com o arco e espinho da áxis (FIGURA 24D).

Áxis – O corpo vertebral (cv) da áxis é levemente menor em comprimento que sua antecessora (FIGURA 24A); duas parapófises (par) se projetam da região ventral do corpo vertebral sendo mais proeminentes em sua região posterior (FIGURA 24C); as pós-zigapófises (poz) se projetam da região mais dorsal e são menos conspícuas que as pré-zigapófises (prz), essas se projetando da base do arco neural e fora do corpo vertebral (FIGURA 24A), tocando a região dorsal da atlas e abraçando seu arco neural; o arco neural fusionado ao corpo vertebral é achatado da sua base ao processo espinhoso e inclinado para a região posterior do animal.

Larimus breviceps

O complexo atlas-áxis da boca-larga é formado por duas vértebras totalmente ossificadas (FIGURA 25).

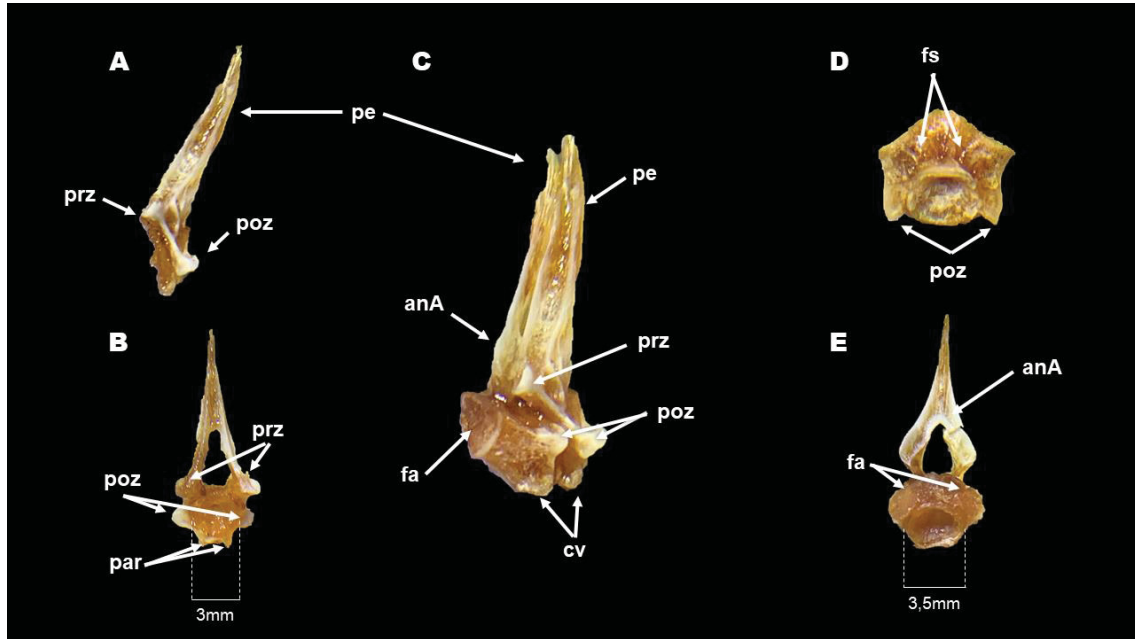


Figura 25. Complexo atlas-áxis de *L. breviceps*; **A**, vista lateral áxis; **B**, vista anterior áxis; **C**, vértebras atlas-áxis encaixadas, vista lateral; **D**, vista dorsal da atlas; **E**, arco neural atlas, vista dorsal; **F**, vista anterior da atlas; **A e C**, região anterior orientada para esquerda; anA, arco neural da Atlas; an; arco neural; arn, articulação do arco neural; bs, basioccipital; cv, corpo vertebral; exo; exoccipital; fa, faceta articular; par, parapófises; pe, processo espinhoso, poz, pós-zigapófise; prz, pré-zigapófise.

Atlas – O corpo vertebral (cv) é extremamente reduzido em largura, sendo proeminentes os processos ósseos por consequência (FIGURA 25C); em sua região ventral há duas parapófises (par) que fazem contato com dois processos ósseos oriundos do basioccipital; a conexão com o crânio se dá pela região anterior do corpo vertebral (cv) com o basioccipital e duas facetas articulares (fa) anterodorsais com os exoccipitais (FIGURA 25E); em sua região dorsal há três fossetas, uma central para o encaixe do arco neural (an) e duas laterais imediatamente acima das pós-zigapófises (poz) para o encaixe das pré-zigapófises (prz) da áxis (FIGURA 25D). O arco neural não é fusionado ao corpo, mas fixo através da fosseta, este não faz contato com o crânio, mas se aninha inteiramente na região anterior do arco neural da áxis; o processo como um todo é fino, achatado anteriormente e curvado para a região posterior (FIGURA 25C).

Áxis – O corpo vertebral (cv) é tão diminuto quanto o da primeira vértebra (FIGURA 25A), encaixado às três primeiras vértebras é quase indistinguível seu comprimento em vista lateral e ventral; as duas pós-zigapófises (poz) se projetam tomando quase toda a largura e comprimento do corpo vertebral (FIGURA 25C); há duas parapófises (par) de sua região ventral; as pré-zigapófises (prz) são fusionadas

ao corpo e se projetam anteriormente com bastante proeminência, avançando sobre todo o comprimento do corpo da atlas (vista lateral) fazendo limite com suas as facetas articulares (fa) (FIGURA 25C). O arco neural (an) é achatado lateralmente, projetando-se para cima em um ângulo de 90° e servindo de apoio para todo o arco e espinho da atlas, as pré-zigapófises empurram levemente o arco neural da atlas para frente, alterando seu plano de inclinação (FIGURA 25C).

Menticirrhus americanus

O complexo atlas-áxis da betara é formado por duas vértebras totalmente ossificadas (FIGURA 26).

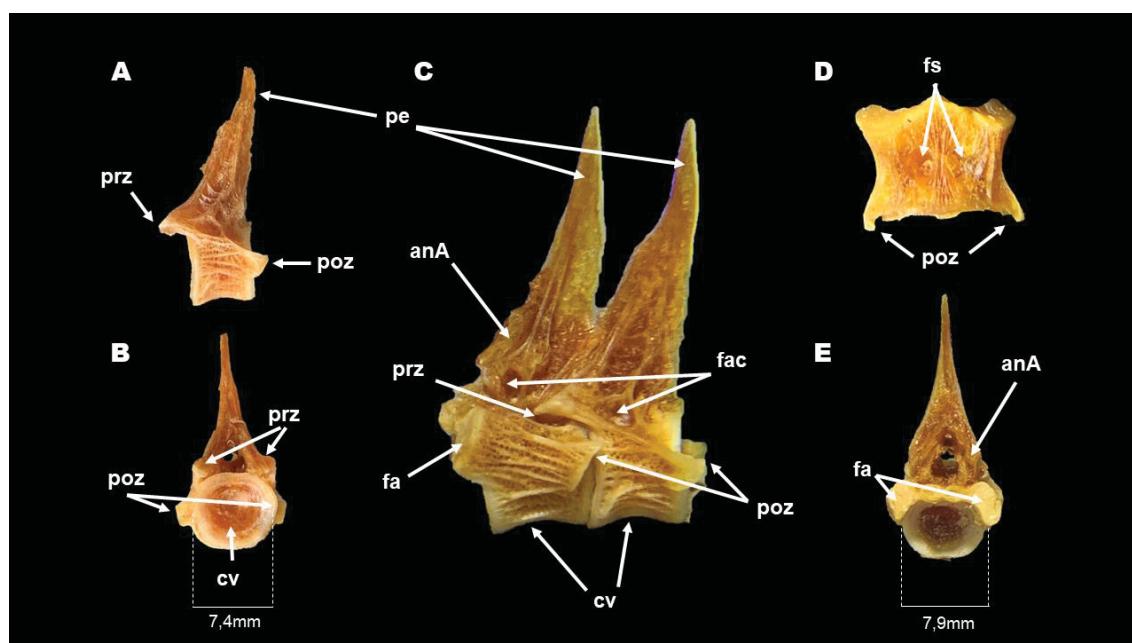


Figura 26. Complexo atlas-áxis de *M. americanus*; **A**, vista lateral áxis; **B**, vista anterior áxis; **C**, vértebras atlas-áxis encaixadas, vista lateral; **D**, vista dorsal da vértebra atlas; **E**, vista anterior da vértebra atlas; **A** e **C**, região anterior orientada para esquerda; anA, arco neural da Atlas; an; arco neural; cv, corpo vertebral; fa, faceta articular; fac, fovea articular da costela; fs, fossa septada; pe, processo espinhoso, poz, pós-zigapófise; prz, pré-zigapófise.

Atlas – O atlas se conecta ao crânio anterodorsalmente ao exoccipital pelas facetas articulares (fa) mais lateralmente, a porção anterior do corpo vertebral (cv) se conecta a região posterior do occipital (FIGURA 26E). O corpo vertebral – em vista lateral – mantém as proporções de comprimento na região ventral e dorsal (FIGURA 26C). As pós-zigapófises (poz) se projetam como um gancho lateralmente na região mais dorsal do corpo vertebral, mas não encostam no corpo ou espinho da áxis (FIGURA 26D). O arco neural do atlas (anA) não é fundido ao corpo vertebral, se liga

aos exoccipitais pelo processo espinhoso sobre as margens que formam o forame magno; sua face anterior é achatada (FIGURA 26E), em formato de folha, bem como, possui um achatamento lateral, formando uma estrutura em formato de pirâmide de três faces; a curvatura do espinho direciona sua ponta para a região rostral (FIGURA 26C).

Áxis – Ligeiramente menor em comprimento o corpo vertebral é fusionado ao processo espinhoso (pe); possui duas pré-zigapófises (prz) na região dorsolateral que se encaixam na base do processo espinhoso da atlas; projeta duas pós-zigapófises (poz) em forma de gancho que também não tocam o corpo da vértebra subsequente (FIGURA 26A), possuem uma região de contato com as pré-zigapófises da terceira vértebra na região dorsal do corpo vertebral, na base do processo espinhoso (FIGURA 26C) – essa mesma configuração ocorre nas suas pré-zigapófises que se encaixam na região dorsal-posterior da atlas. O processo espinhoso é similar ao processo da atlas, porém fixo ao corpo pelo canal neural; em ambos os casos a fovea articular da costela (fac) são estruturas concavas na região anterior da base do espinho (FIGURA 26C).

Comparação jovem x adulto

O menor indivíduo capturado possui 180 mm - 0,5mm a mais do que o referido na literatura – o maior possui 290 mm e apesar da diferença de tamanho não há diferenças morfológicas conspícuas neste último que o diferencie do primeiro.

Micropogonias furnieri

O complexo atlas-áxis da corvina é formado por duas vértebras totalmente ossificadas (FIGURA 27).

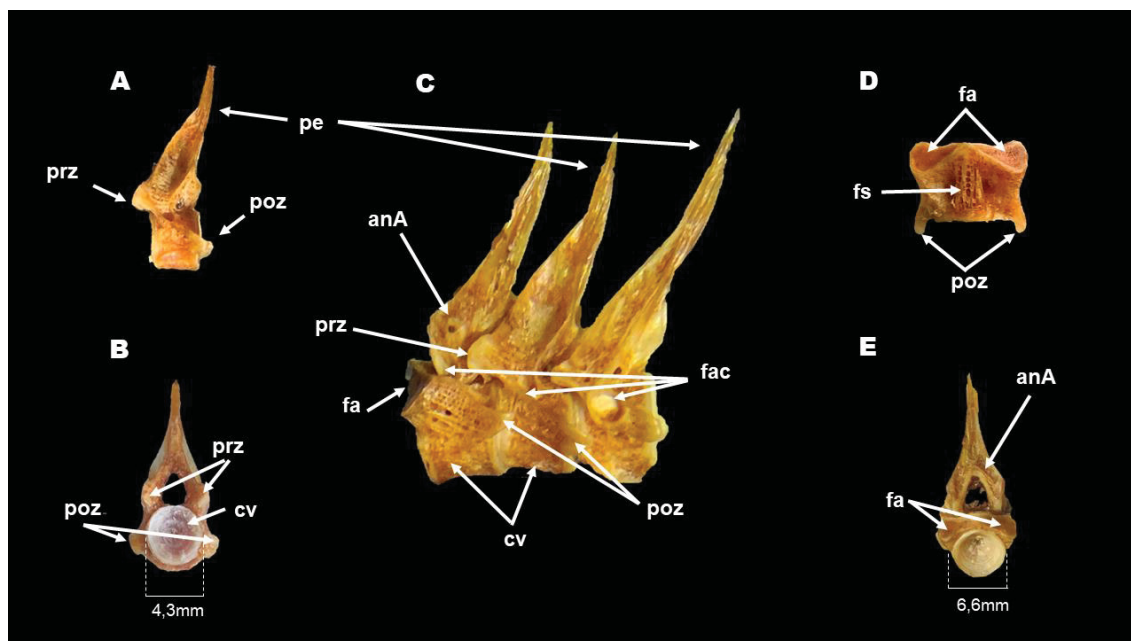


Figura 27. Complexo atlas-áxis de *M. furnieri*; **A**, vista lateral áxis; **B**, vista anterior áxis; **C**, vértebras atlas-áxis encaixadas mais terceira vértebra, vista lateral; **D**, vista dorsal da atlas; **E**, vista anterior da atlas; **A** e **C**, região anterior orientada para esquerda; anA, arco neural da Atlas; an; arco neural; cv, corpo vertebral; fa, faceta articular; fac, fóvea articular da costela; fs, fossa septada; pe, processo espinhoso, poz, pós-zigapófise; prz, pré-zigapófise.

Atlas – O corpo vertebral (cv) se conecta aos exoccipitais pelas facetas articulares (fa) anterodorsalmente, o processo articular de cada exoccipital está posicionado em um eixo mais inclinado, com o exoccipital mais acima; as pós-zigapófises (poz) se projetam para atingirem o corpo vertebral da áxis, entretanto esse processo não se encontra com as pré-zigapófises anteriores da áxis (vide descrição abaixo); o comprimento do corpo vertebral – vista lateral – se mantém e pode ser ligeiramente maior que o corpo vertebral da áxis (FIGURA 27C), não há achatamento no corpo vertebral; o arco neural (an) não é fixo ao corpo (FIGURA 27E); sua face anterior é achatada, e apenas a base do processo se encaixa ao exoccipital; lateralmente é menos achatado que a face anterior e a projeção do espinho é linear.

Áxis – O corpo da áxis possui pós-zigapófises (poz) localizadas em região mais central do corpo, enquanto as pré-zigapófises (prz) são posicionadas acima do corpo vertebral da atlas, assim as pré-zigapófises empurram o processo espinhoso da atlas para região mais anterior e acima do côndilo exoccipital (FIGURA 27C); o processo espinhoso (pe) é mais proeminente, achatado lateralmente desde o canal neural até seu limite superior, as pré-zigapófises não se localizam no corpo, mas sim na base das lâminas do arco neural, enquanto as pós-zigapófises se localizam na região medial do corpo vertebral (FIGURA 27A).

Comparação jovem x adulto

Foram analisados três espécimes de corvina; 200 mm (FIGURA 28A), ~250 mm (FIGURA 28B) e 340 mm (FIGURA 28C).

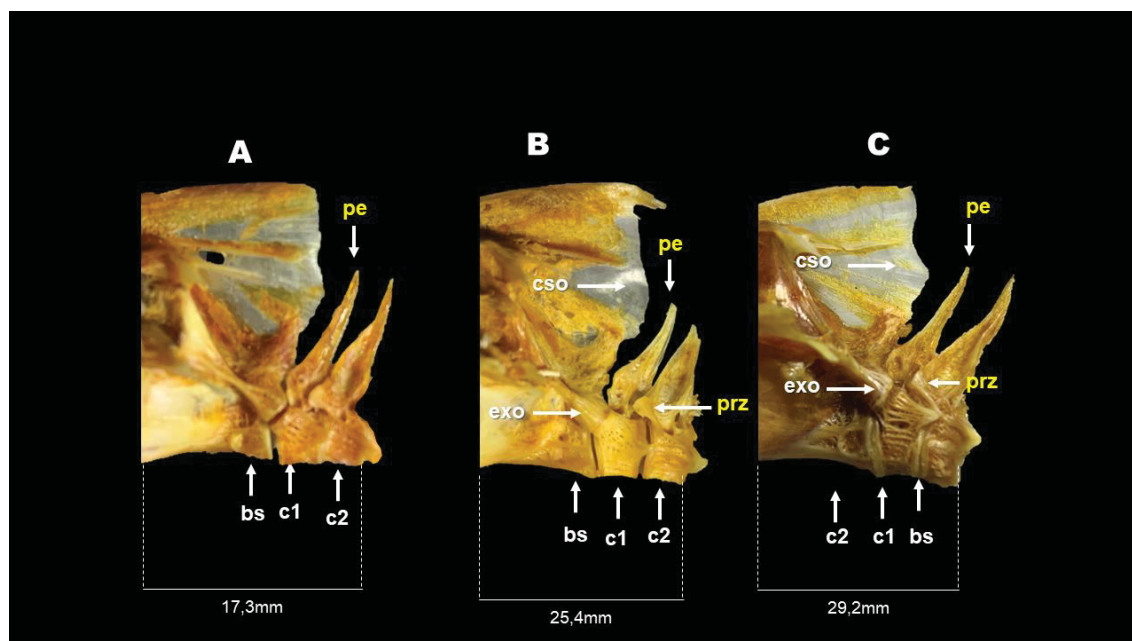


Figura 28. Complexo atlas-áxis de *M. furnieri* fixado ao crânio compara-se três espécimes de tamanhos distintos, região anterior orientada para esquerda; atenta-se para o processo espinhoso (pe), destacado em amarelo, que altera a posição de encaixe; **A**, vista lateral indivíduo de 200mm; **B**, vista lateral indivíduo ~250mm; **C**, vista lateral indivíduo 340mm; c1, corpo vertebral da atlas; c2, corpo vertebral da áxis; bs, basioccipital; cso, crista supraoccipital; exo, exoccipital.

Foi possível distinguir mudanças morfológicas sequenciais nos três espécimes. O menor indivíduo (200 mm), considerado jovem segundo literatura consultada, apresenta seu arco neural da atlas encaixado perpendicularmente no corpo vertebral, o intermediário (~250 mm) também apresenta o canal conectado ao corpo vertebral, mas sua base está ligeiramente inclinada para a região rostral e, por fim, o terceiro indivíduo tem seu canal neural e processo espinhoso totalmente desconectado do corpo vertebral sendo totalmente projetado para a região mais superior do exoccipital pelo processo espinhoso da áxis que, através de sua pré-zigapófise (prz) que se projeta para região rostral, aumentando conseqüentemente o tamanho de sua base; o processo espinhoso da áxis no jovem não se projeta além dos limites do corpo, à exceção de seu processo zigapofisário, torna-se mais proeminente no intermediário

(FIGURA 28B) e se projeta quase que integralmente para fora do corpo vertebral no adulto (FIGURA 28C). Outra diferença notável que nos primeiros espécimes os arcos neurais possuem uma área de contato muito superficial com os exoccipitais, havendo até mesmo um vão (possivelmente preenchido por tecido conjuntivo) entretanto, no terceiro indivíduo tanto a região de contato com os exoccipitais quanto o contato entre os dois espinhos não há intervalos visíveis.

Paralonchurus brasiliensis

O complexo atlas-áxis da maria-luísa é formado por duas vértebras totalmente ossificadas (FIGURA 29).

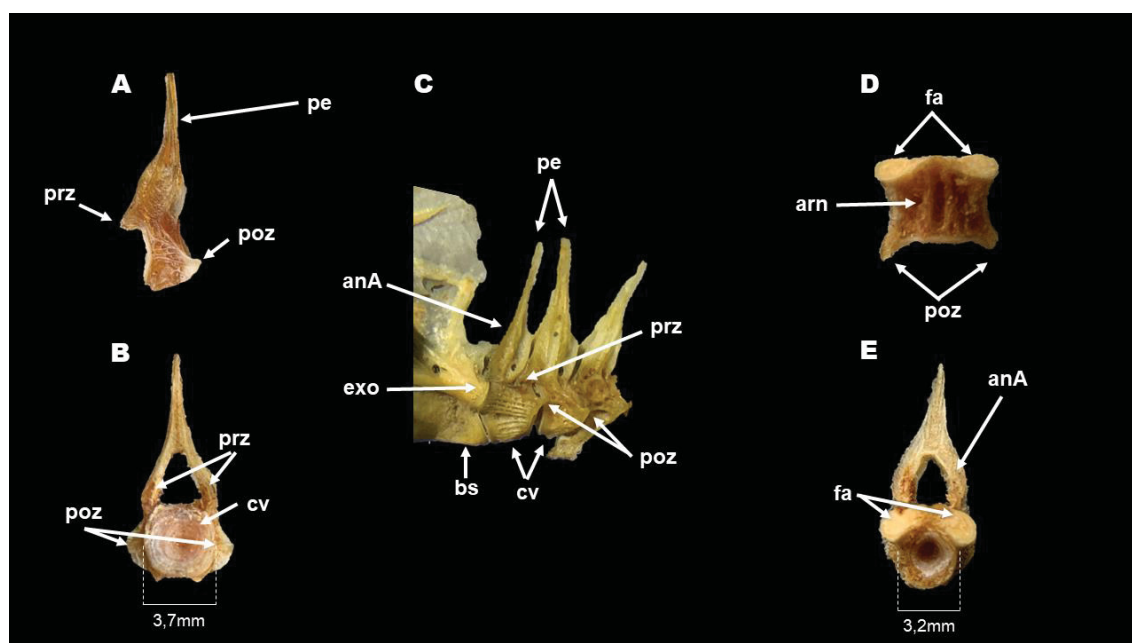


Figura 29. Complexo atlas-áxis de *P. brasiliensis*; **A**, vista lateral áxis; **B**, vista anterior áxis; **C**, vértebras atlas-áxis encaixadas mais terceira vértebra, vista lateral; **D**, vista dorsal da atlas; **E**, vista anterior da atlas; **A e C**, região anterior orientada para esquerda; anA, arco neural da Atlas; an; arco neural; arn, articulação do arco neural; bs, basioccipital; cv, corpo vertebral; exo; exoccipital; fa, faceta articular; pe, processo espinhoso, poz, pós-zigapófise; prz, pré-zigapófise.

Atlas – O corpo vertebral (cv) se conecta aos exoccipitais (exo) através de duas faces articulares (fa) anteriores (FIGURA 29E); apresenta formato arredondado com um achatamento dorsoventral; ao basioccipital (bs) a conexão se dá com toda a face anterior (fa) do corpo vertebral (FIGURA 29C); duas pós-zigapófises (poz) se projetam de sua região medial para conexão com o corpo vertebral da áxis; o corpo vertebral é mais largo que o da áxis e terceira vértebra (FIGURA 29C). O arco neural (an) não é encaixado ao corpo vertebral através de uma cavidade septada (FIGURA 29D); sua

porção anterior é achatada e apenas sua base toca o supraoccipital; o processo espinhoso (pe) do arco é levemente inclinado para a região caudal e a base do arco neural toca a base do arco neural da áxis.

Áxis – O corpo vertebral (cv) se conecta anteriormente a atlas; é muito mais estreito em largura; de formato arredondado e levemente achatado anterodorsalmente (FIGURA 29A e B), possui duas pós-zigapófises (poz) se projetando da base do corpo até sua porção medial, sendo muito mais proeminente que as da atlas; da base do arco neural se projetam pré-zigapófises (prz) que se conectam à região dorsal do corpo da vertebra atlas; as duas colunas do arco neural são achatadas lateralmente e o processo espinhoso é fino e se projeta verticalmente para cima (FIGURA 29C).

STROMATEIDAE

Peprilus paru

O complexo atlas-áxis da gordinha é formado por duas vértebras totalmente ossificadas (FIGURA 30). O esqueleto axial do animal apresenta uma curva sigmoide em toda sua extensão, sendo mais acentuada sua porção anterior – quatro primeiras vértebras (FIGURA 30D).

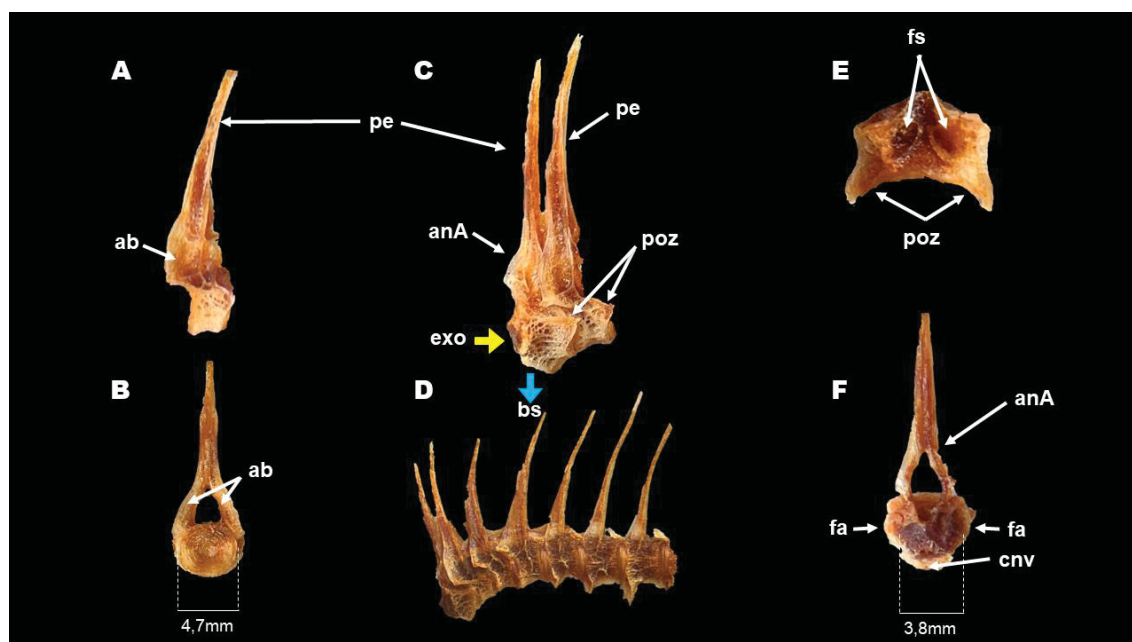


Figura 30. Complexo atlas-áxis de *P. paru*; **A**, vista lateral áxis; **B**, vista anterior áxis; **C**, vértebras atlas-áxis conectadas, vista lateral; **D**, vista lateral das sete primeiras vértebras, chama-se atenção para a curvatura das quatro primeiras vértebras; seta amarela indica posição de conexão com o exoccipital; seta azul indica posição de conexão com o basioccipital; **E**, vista dorsal da atlas; **F**, vista anterior da atlas; **A** e **C**, região anterior orientada para esquerda; ab; aba do arco neural; anA, arco neural da Atlas; an; arco neural; bs, basioccipital; cv, corpo vertebral; cnv;

centro vertebral; exo; exoccipital; fa, faceta articular; pe, processo espinhoso, poz, pós-zigapófise.

Atlas – O corpo vertebral (cv) desta espécie é bastante modificado se comparado a outras espécies analisadas nesse trabalho (FIGURA 30C e F). Inicialmente há uma mudança no eixo de conexão entre crânio-coluna; o basioccipital (bs) e os exoccipitais (exo) formam uma estrutura em forma de soquete; o basioccipital é torcido para cima, e sua face articular que se conecta ao centro vertebral (cnv) está em posição quase horizontal, assim este se encaixa acima do basioccipital, projetando totalmente para região anterior as facetas articulares (fa) do corpo vertebral (FIGURA 30C). Nessa configuração o crânio do animal é apontado para baixo. As duas facetas articulares, ocupam toda a região da vista anterior da vértebra (FIGURA 30F), são ovoides e uma projeção óssea surge da região onde as duas se encontram na região medial do corpo; duas pós-zigapófises (poz) se projetam no mesmo plano que as facetas articulares (FIGURA 30E); as regiões laterais do corpo vertebral são preenchidas pelas duas projeções do arco neural (an) da áxis. O arco neural se posiciona anteriormente ao corpo vertebral fazendo limite com os exoccipitais e crista supraoccipital (FIGURA 30F); não é fusionado ao corpo vertebral, mas se conecta através de uma fossa na região dorsal do corpo vertebral (FIGURA 30E); achatado lateralmente o espinho vertebral se projeta acentuadamente para cima com uma leve curva para região dorsal (FIGURA 30C).

Áxis – O corpo (cv) da áxis é menor em comprimento se comparado a primeira vértebra; segue a curvatura do esqueleto sendo inclinada para frente e para baixo (FIGURA 30D); possui o corpo arredondado e sua região ventral levemente achatada; as pós-zigapófises (poz) se projetam da região mais dorsal do corpo vertebral, imediatamente abaixo das pré-zigapófises (prz) da terceira vértebra (FIGURA 30A). O arco neural (an) é fusionado ao corpo vertebral; não possuem pré-zigapófises evidentes, mas duas abas (ab) anteriores em toda altura do arco que se encaixam lateralmente a região posterior do arco da atlas (FIGURA 30A e C).

PARALICHTHYIDAE

Paralichthys patagonicus

O complexo atlas-áxis do linguado-branco é formado por duas vértebras totalmente ossificadas (FIGURA 31).

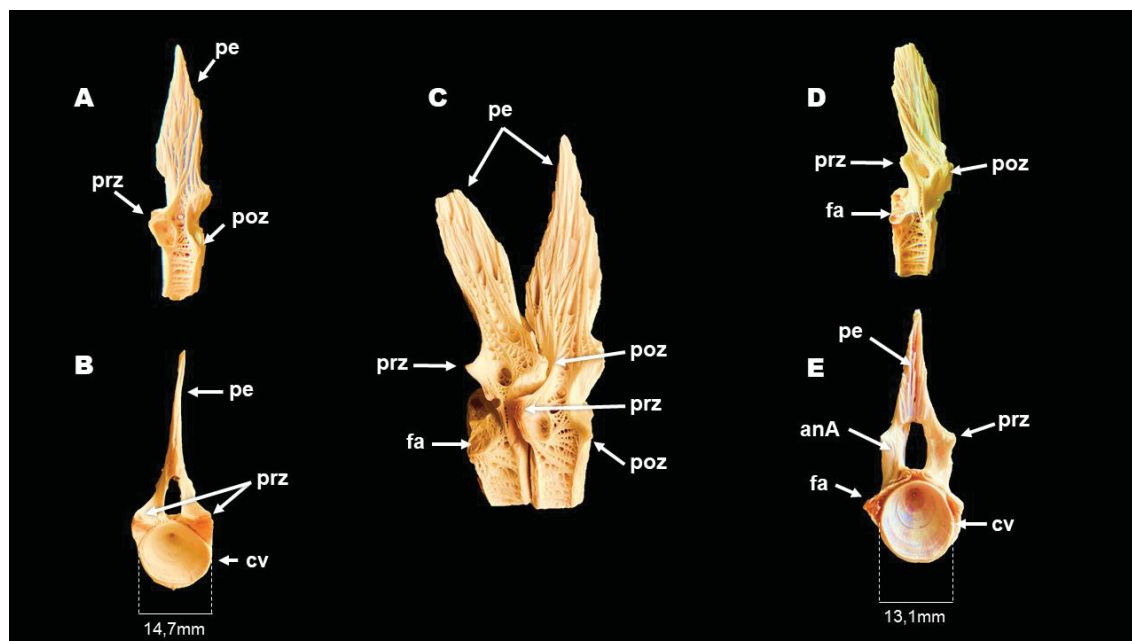


Figura 31. Complexo atlas-áxis de *P. patagonicus*; **A**, vista lateral áxis; **B**, vista anterior áxis; **C**, vértebras atlas-áxis encaixadas, vista lateral; **D**, vista dorsal da vértebra atlas; **E**, vista anterior da vértebra atlas; **A** e **C**, região anterior orientada para esquerda; anA, arco neural da Atlas; an, arco neural; cv, corpo vertebral; fa, faceta articular; pe, processo espinhoso, poz, pós-zigapófise; prz, pré-zigapófise.

Atlas – O corpo vertebral (cv) arredondado e mais fino entre as primeiras quatro vértebras, sendo sua região dorsal mais alargada que a ventral (FIGURA 31C); a conexão com o crânio se dá pela face anterior do corpo vertebral se ligando ao basioccipital e a conexão com os exoccipitais pelas facetas articulares (fa) posicionadas anterodorsalmente, que são assimétricas (FIGURA 31E), dada a característica da espécie após a metamorfose, o encaixe se dá com os exoccipitais sobre as facetas articulares em uma configuração vertical. O arco neural (an) é fusionado ao corpo vertebral (FIGURA 31D) e dele se projetam as pós-zigapófises (poz), mais conspícuas que as pré-zigapófises (prz) que se projetam anteriormente e fazem contato com os exoccipitais; o arco neural é posicionado mais posteriormente no corpo vertebral; o processo espinhoso (pe) é achatado lateralmente e levemente inclinado para região anterior e faz contato em toda sua porção com o crânio; abaixo da pós-zigapófise há uma escavação óssea para o encaixe das pré-zigapófises da áxis (FIGURA 31C).

Áxis – O corpo vertebral (cv) é no formato de um círculo imperfeito; e assim como a atlas é mais curto que as demais vértebras; em vista anterior (FIGURA 31B), as pré-zigapófises (prz) possuem um formato triangular e estão na base do arco neural (an), o mesmo é fusionado ao corpo vertebral e achatado lateralmente; no arco neural

há uma concavidade evidente onde se articula as pós-zigapófises da atlas; em vista lateral (FIGURA 31A), as pós-zigapófises (poz) são menos conspícuas e são oriundas do corpo vertebral; na região posterior do arco neural, duas projeções ósseas são evidentes, semelhantes as pós-zigapófises que se encaixam sobre e lateralmente ao arco neural da terceira vértebra. O processo espinhoso (pe) é achatado lateralmente, se projeta verticalmente sem angulação e tem comprimento semelhante ao do corpo vertebral; os espinhos das duas vértebras se articulam apenas em suas bases (FIGURA 31C).

TETRAODONTIDAE

Sphoeroides testudineus

O complexo atlas-áxis da baiacu-pintado é formado por duas vértebras totalmente ossificadas (FIGURA 32).

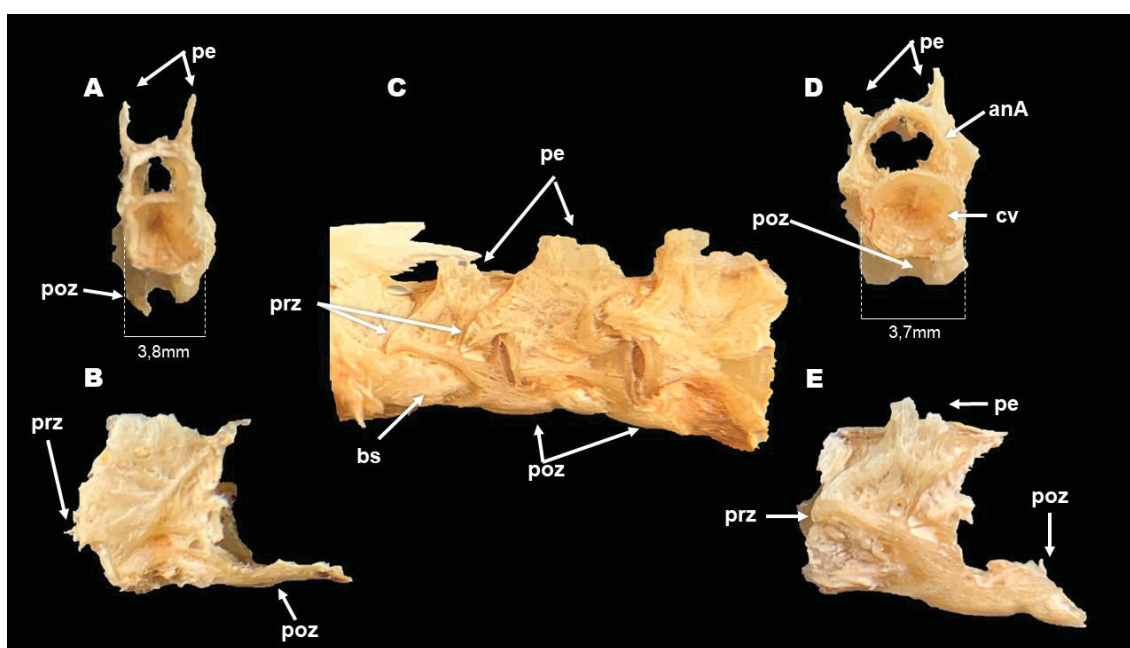


Figura 32. Complexo atlas-áxis de *S. testudineus*; **A**, vista lateral áxis; **B**, vista anterior áxis; **C**, vértebras atlas-áxis encaixadas, vista lateral; **D**, vista dorsal da vértebra atlas; **E**, vista anterior da vértebra atlas; **A** e **C**, região anterior orientada para esquerda; anA, arco neural da Atlas; an; arco neural; bs, basioccipital; cv, corpo vertebral; par, parapófise; pe, processo espinhoso; prz, pré-zigapófise.

Atlas – O corpo vertebral (cv) tem achatamento lateral e dorsoventral, conferindo um formato de paralelepípedo (FIGURA 32D); não há facetas articulares (fa) anteriores que promovem a conexão crânio-coluna, mas os exoccipitais se projetam lateralmente e abraçam o corpo vertebral da atlas em quase sua totalidade

(FIGURA 32C); acima duas pré-zigapófises (prz) se projetam anteriormente; posteriormente duas pós-zigapófises (poz) se projetam ventralmente para se encaixarem ao corpo da áxis (FIGURA 32E), tendo seu limite o início da pós-zigapófise da mesma. O arco neural (an) é fusionado ao corpo vertebral, seu teto é achatado e se conecta aos exoocipitais formando uma conexão crânio-coluna extremamente rígida; não existe um processo espinhoso (pe) convencional (FIGURA 32D), mas sim duas cristas que se projetam dorso lateralmente do arco neural.

Áxis – O corpo vertebral (cv) da áxis possui formato de uma ampulheta achatada lateralmente. Duas pós-zigapófises (poz) se projetam posteriormente até a região medial da terceira vértebra (FIGURA 32A), tal qual da atlas; duas pré-zigapófises (prz) se projetam lateralmente para se conectarem ao corpo da atlas. O arco neural (an) segue o padrão em todas as três primeiras vértebras e duas cristas (pe) mais proeminentes são visíveis dos dois lados do arco neural (FIGURA 32A).

SCOMBRIDAE

Scomberomorus brasiliensis

O complexo atlas-áxis da cavala é formado por duas vértebras totalmente ossificadas (FIGURA 33).

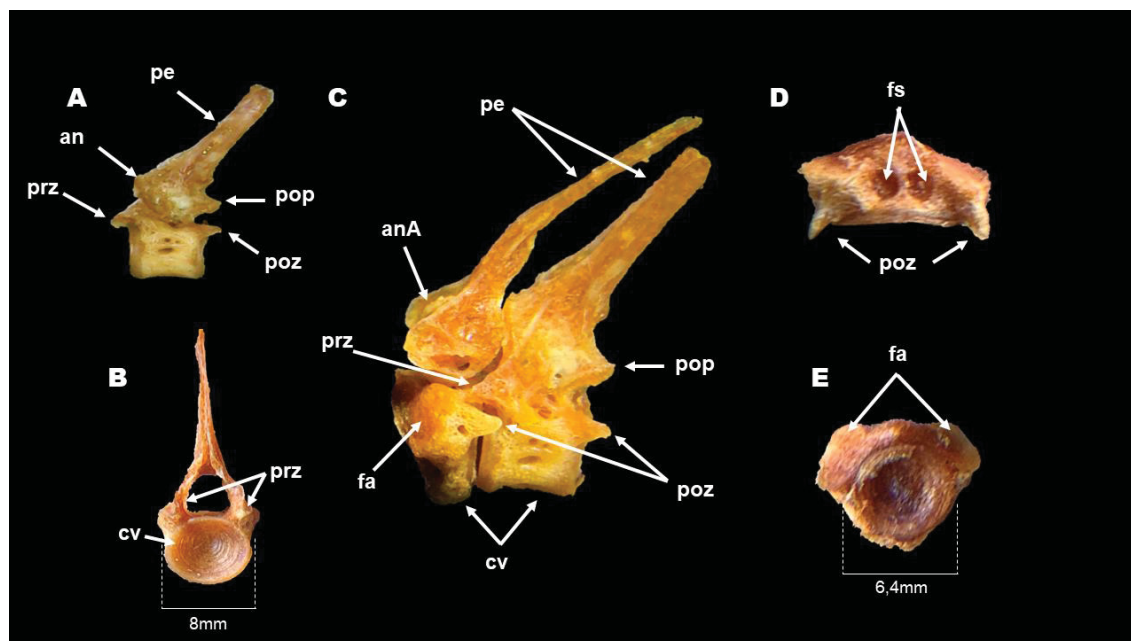


Figura 33. Complexo atlas-áxis de *S. brasiliensis*; **A**, vista lateral eixo; **B**, vista anterior eixo; **C**, vértebras atlas-áxis encaixadas, vista lateral; **D**, vista dorsal da vértebra atlas; **E**, vista anterior da vértebra atlas; **A** e **C**, região anterior orientada para esquerda; anA, arco neural da Atlas; an, arco neural; cv, corpo vertebral; fa, faceta articular; fac, fóvea articular da costela; fs, fossa septada; pe, processo espinhoso, poz, pós-zigapófise; prz, pré-zigapófise; pop, processo ósseo posterior.

Atlas – O atlas se articula com o exoccipital anterodorsalmente através de duas facetas articulares (fa), uma porção central e dorsal se projeta em forma de triângulo para a região interna do exoccipital, e se liga ao basioccipital anteriormente através do corpo vertebral (cv) (FIGURA 33D). Possui duas pós-zigapófises (poz) que se articulam abaixo das pré-zigapófises (prz) da áxis. O corpo vertebral mais estreito que das vértebras subsequentes, tendo um aumento de comprimento – em vista lateral – da região ventral para dorsal (FIGURA 33C). O processo espinhoso (pe) é comprido e cônico e seu o arco neural (na) não fundido ao corpo vertebral, há uma fossa septada (fs), na porção dorsal do corpo vertebral (FIGURA 33D) que garante o encaixe, além, o processo espinhoso não possui suas lâminas fundidas na região ventral, sendo as duas lâminas separadas pelo septo no corpo vertebral; a base do espinho também se liga ao exoccipital.

Áxis – O corpo vertebral (cv) do áxis é mais robusto e levemente achatado dorsoventralmente, mantendo seu comprimento; possui duas pré-zigapófises (prz) que se projetam acima da região dorsal do corpo vertebral do atlas como dois ganchos – o mesmo acontece para com a terceira vértebra (FIGURA 33A). Seu processo espinhoso (pe) é achatado lateralmente e o arco neural (na) é fusionado ao corpo

vertebral e achatado lateralmente; não possui face de contato com o processo espinhoso da primeira vértebra, mas sim com os processos das vértebras subsequentes; possui duas projeções ósseas posteriores (pop) oriundas do arco neural que se encaixam ao processo espinhoso da terceira vértebra, bem como uma região imediatamente abaixo que faz o encaixe com as pré-zigapófises da terceira vértebra (FIGURA 33A e C).

Comparação jovem x adulto

Não foi capturado indivíduo jovem, mas dois espécimes adultos de tamanhos distintos, 410 mm e 470 mm. Apesar da pequena diferença de tamanho é possível notar diferenças evidentes entre os indivíduos; a robustez das vértebras é evidente no indivíduo maior, assim como os processos ósseos mais evidentes.

BELONIDAE

Tylosurus sp.

O complexo atlas-áxis do peixe-agulha é formado por duas vértebras totalmente ossificadas (FIGURA 34).

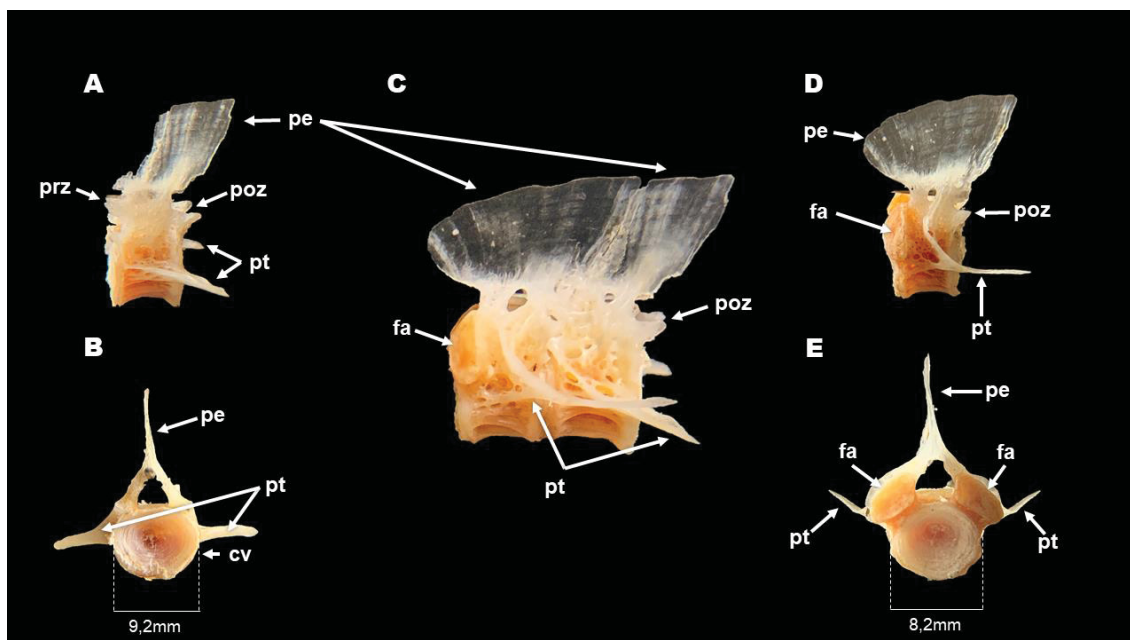


Figura 34. Complexo atlas-áxis de *Tylosurus* sp.; **A**, vista lateral áxis; **B**, vista anterior áxis; **C**, vértebras atlas-áxis encaixadas, vista lateral; **D**, vista dorsal da vértebra atlas; **E**, vista anterior da vértebra atlas; **A** e **C**, região anterior orientada para esquerda; an, arco neural; cv, corpo vertebral; fa, faceta articular; pe, processo espinhoso, poz, pós-zigapófise; prz, pré-zigapófise; pt, processo transverso.

Atlas – O corpo vertebral é um cilindro curto; em sua porção antero-dorsal duas facetas articulares se conectam aos exoccipitais; a conexão com o basioccipital se dá pela face anterior do centro vertebral (FIGURA 34E); de cada lado, um processo transversal (FIGURA 34D) é bem formado, possui um formato de lança e é curvado totalmente para a região posterior; duas pós-zigapófises se aninham sobre as pré-zigapófises da áxis. O arco neural é achatado lateralmente e perpassa todo o comprimento do corpo vertebral (FIGURA 18C); possui um forame lateral; o processo espinhoso é uma lâmina fina em formato de asa de borboleta (FIGURA 34D), orientado antero-posteriormente, sua região anterior não se conecta aos exoccipitais, mas sim no vão existente entre os dois.

Áxis – O corpo vertebral segue o padrão da atlas; o processo transversal é achatado dorsoventralmente e orientado para a região posterior do animal e levemente inclinado para baixo (FIGURA 34A); sem conhecer o desenvolvimento embrionário da espécie percebe-se duas possíveis pré-zigapófises que se aninham acima das pós-zigapófises da atlas oriundas do arco neural e duas pré-zigapófises abaixo oriundas do corpo vertebral (FIGURA 34C). O mesmo padrão se repete com todas as vertebrae subsequentes assim, cada pós-zigapófise se aninha entre duas pré-zigapófises de cada lado na terceira vértebra. O arco neural ocupa todo o comprimento do dorso do corpo vertebral e não possui forame e fortemente conectado ao arco neural das duas vertebrae que faz limite; seu processo espinhoso é uma lâmina, orientada anterodorsalmente e com um formato retangular é inclinada para a região posterior do animal (FIGURA 34A).

CENTROPOMIDAE

Centropomus spp.

Foram analisadas duas espécies do gênero *Centropomus*. O complexo atlas-áxis do *C. undecimalis* robalo-peva e *C. paralellus* robalo-flecha são formados por duas vértebras totalmente ossificadas (FIGURA 35).

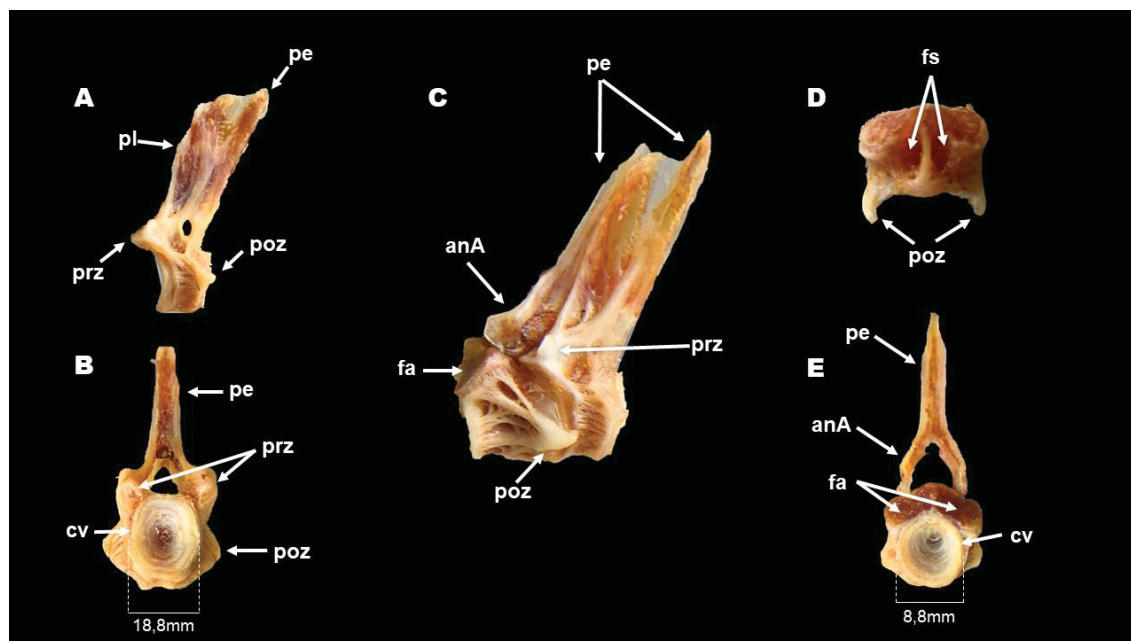


Figura 35. Complexo atlas-âxis de *Centropomus* sp.; **A**, vista lateral âxis; **B**, vista anterior âxis; **C**, vértebras atlas-âxis encaixadas, vista lateral; **D**, vista dorsal da vértebra atlas; **E**, vista anterior da vértebra atlas; **A** e **C**, região anterior orientada para esquerda; anA, arco neural da atlas; an, arco neural; cv, corpo vertebral; fa, faceta articular; pe, processo espinhoso, poz, pós-zigapófise; prz, pré-zigapófise; pl, processo laminar.

Atlas – O corpo vertebral (cv) é cilíndrico e o centro vertebral é achatado lateralmente (FIGURA 35A); a conexão com o basioccipital é feita pela face anterior do corpo vertebral e a conexão é levemente inclinado para cima; duas facetas articulares (fa) se posicionam anterodorsalmente para se conectarem aos exoccipitais (FIGURA 35E); duas pós-zigapófises (poz) se projetam da região medial das laterais e são bem evidentes; a região dorsal do corpo vertebral possui uma fossa septada (fs) para o encaixe do arco neural (an) (FIGURA 35D); logo acima das pós-zigapófises há uma depressão na região dorsal para encaixe das pré-zigapófises (prz) da áxis. O arco neural não é fusionado ao corpo vertebral (FIGURA 35E), é achatado lateralmente e sua região anterior se conecta a crista exoccipital; o espinho neural (pe) se aninha em duas estruturas laminares proeminentes oriundas do espinho neural da áxis e é achatado anterodorsalmente (FIGURA 35C).

Áxis – O corpo vertebral (cv) é achatado dorsolateralmente e mais alargado em sua vista posterior, na região anterior é achatado lateralmente (FIGURA 19A); duas pré-zigapófises (prz) evidentes se projetam da base do arco neural (an) e possuem, em sua extremidade inferior, uma projeção óssea que se conecta ao corpo vertebral da atlas, tal como uma trava (FIGURA 35A); em sua região mais dorsal as pós-zigapófises (poz) se projetam mais lateralmente para contato com a terceira

vértebra; em sua região dorsal e acima das pós-zigapófises há uma depressão óssea para o ancoramento das pré-zigapófises da terceira vértebra. O arco neural (an) é fusionado ao corpo vertebral; é achatado lateralmente e seu processo espinhoso (pe) é levemente inclinado para região dorsal (FIGURA 35A e C); da base do arco à ponta do espinho um processo laminar (pl) se estende à região anterior para servir como encaixe para o espinho da atlas (FIGURA 35A e C).

7.1.3. DESCRIÇÃO DAS VÉRTEBRAS DE SARCOPTERYGII

As vértebras desses organismos diferem na ontogenia, morfologia e em alguns casos na nomenclatura utilizada em vértebras de Osteichthyes e Chondrichthyes, portanto adotamos a nomenclatura usada por Liem et al. (2013) como mostra a FIGURA 36.

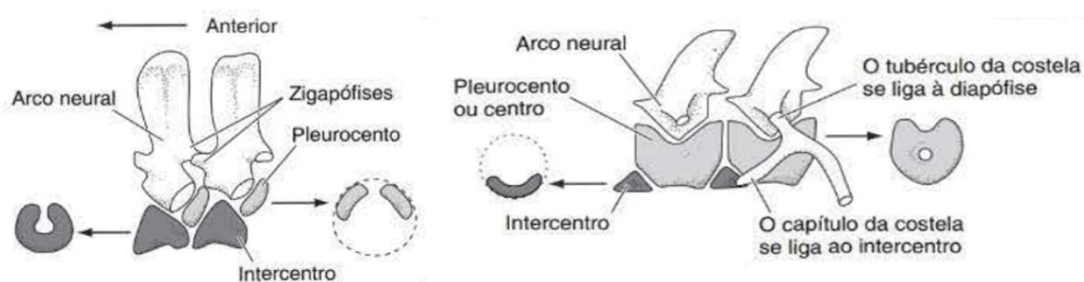


Figura 36. Esquema dos elementos vertebrais que compõem as vértebras dos Sarcopterygii tetrápodes e não tetrápodes, modificado de Liem et al. (2013).

A FIGURA 37 apresenta as relações filogenéticas entre as espécies analisadas, inicialmente fora encontrado na literatura mais espécies que apresentavam a descrição do complexo atlas-áxis, posteriormente verificou-se a falta de descrição de alguns dos elementos vertebrais e/ou a ausência desses elementos que foram perdidos durante o processo de fossilização.

Não foi encontrado a descrição, ou ainda é desconhecido pela literatura o complexo atlas-áxis de espécies-chave para a compreensão da transição peixe-tetrápode como *Panderichthys* Gross, 1941; *Tiktaalik roseae* Daeschler, Shubin e Jenkins, 2006; *Elginerpeton pancheni* Ahlberg, 1995 e *Ichthyostega*.

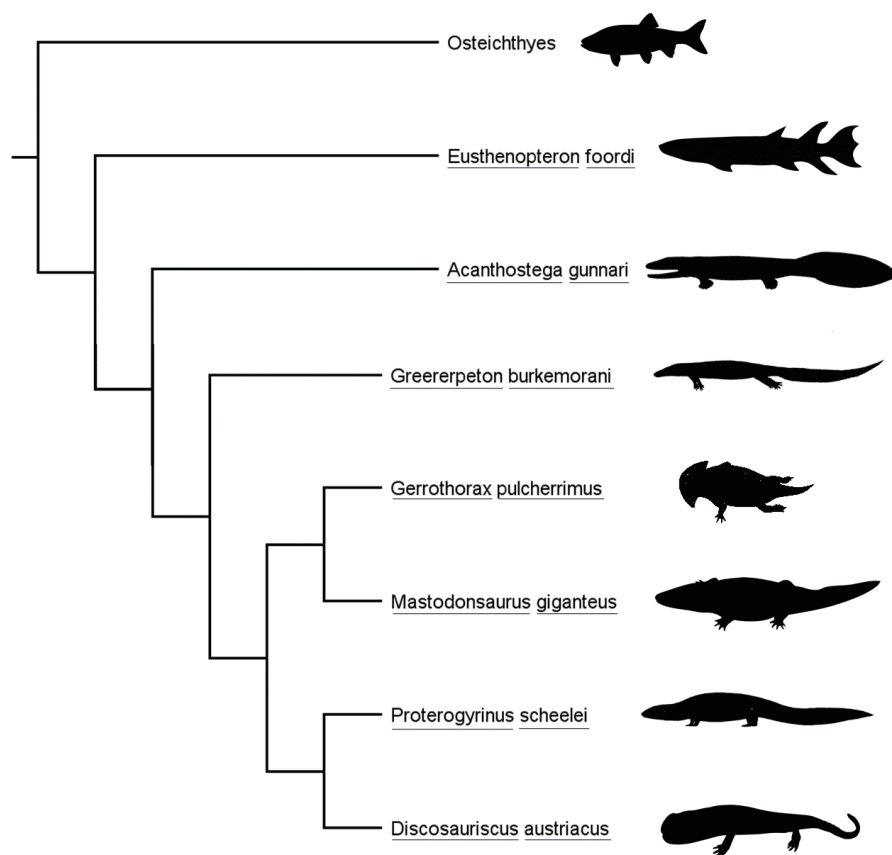


Figura 37. Filogenia das espécies analisadas neste estudo baseada nos estudos de Danto, Witzmann e Fröbisch (2016) e Pardo, Szostakiwskyj e Anderson (2017). Árvore enraizada em Osteichthyes.

A descrição do complexo atlas-áxis de sarcopterígeos não tetrápodes e tetrápodes constam na literatura consultada, a FIGURA 38 ilustra a forma e as diferenças entre as vértebras.

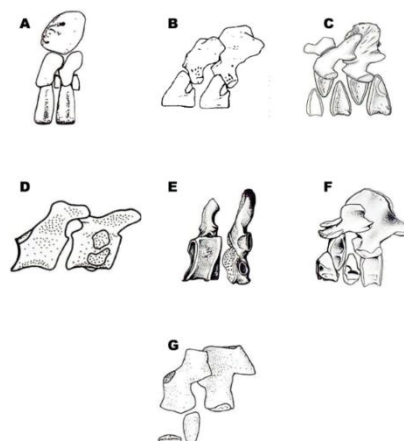


Figura 38. Reconstrução do complexo atlas-âxis das espécies analisadas neste trabalho, vista lateral com crânio orientado para esquerda. **A**, *Eusthenopteron foordi*, espécime RM 14 234, adaptado de Hitchcock (1992); **B**, *Acanthostega gunnari* adaptado de Coates (1996); **C**, *Greererpeton burkemorani* adaptado de Godofrey (1989); **D**, *Gerrothorax pulcherrimus* adaptado de Witzman e Schoc (2012); **E**, *Mastodonsaurus giganteus* adaptado de Schoch e Struttgart (1999); **F**, *Proterogyrinus scheelei* adaptado de Romer (1984); **G**, *Discosauriscus austriacus* adaptado de Klembara e Bartík (1999) ausentes o inter e pleurocentro da vértebra Âxis.

7.2. TABELAS COMPARATIVAS

Tabela 3. Elementos vertebrais presentes/ausentes nas vértebras atlas/âxis utilizadas para comparação.

ELEMENTO VERTEBRAL	ABREVIÇÃO/SIGLA
Arco neural	anA
Fusionado/ Não fusionado ao corpo vertebral	F/NF
Achatado anteriormente/Lateralmente	AA/AL
Fossa septada / fossa não septada	FS/NS
Corpo vertebral	cv
Com algum achatamento	A/SA
Corpo vertebral maior que atlas/âxis	C+
Corpo vertebral menor que atlas/âxis	C-
Corpo vertebral igual atlas/âxis	C=
Faceta articular dorso-anterior	fa
Proeminente/Recuada	Pr/R
Parapófise	par
Presente/ausente	P/A
Proeminente/Recuada	Pr/R
Processo espinhoso	pe
Inclinação anterior/posterior/reto	IA/IP/R
Achatado lateralmente/anterodorsal	AL/AD
Laminar/Triangular/Haste	L/T/H
Pós-zigapófise	poz

Presente/Ausente	P/A
Proeminente/Recuada	Pr/R
Pré-zigapófise	prz
Presente/Ausente	P/A
Proeminente/Recuada	Pr/R
Não se aplica	-

Tabela 4. Síntese das características presentes nas vértebras atlas-áxis de *O. oglinum*.

Vértebra Atlas														
Espécie	anA		cv		fa	par		pe		poz		prz		
CLUPEIDAE														
<i>O. oglinum</i>	NF	-	FS	A	C=	R	P	Pr	IP	-	H	P	Pr	A -
Vértebra Áxis														
<i>O. oglinum</i>	NF	-	FS	A	C=	-	P	Pr	IP	-	H	P	Pr	P Pr

As descrições e abreviações estão discriminados na Tabela 3.

Tabela 5. Síntese comparativa da vértebra atlas das espécies de Euteleostei estudadas.

Vértebra Atlas														
Espécie	anA		cv		fa	par		pe		poz		prz		
POMATOMIDAE														
<i>P. saltatrix</i>	NF	AL	NS	SA	C-	Pr	A	-	IP	AL	T	P	Pr	A -
SCIAENIDAE														
<i>C. leiarchus</i>	NF	AL	FS	A	C-	Pr	P	Pr	R	AL	H	P	Pr	A -
<i>Cynoscion</i> sp.	NF	AL	FS	A	C-	Pr	P	Pr	R	AL	H	P	Pr	A -
<i>I. parvipinnis</i>	NF	AL	FS	SA	C=	R	A	-	R	AL	H	P	Pr	A -
<i>L. breviceps</i>	NF	AA	FS	SA	C+	Pr	A	-	IP	AD	T	P	Pr	A -
<i>M. americanus</i>	NF	AL	FS	SA	C-	Pr	A	-	IP	AL	T	P	Pr	A -
<i>M. furnieri</i>	NF	AL	FS	SA	C+	Pr	A	-	IA	AL	T	P	Pr	A -
<i>P. brasiliensis</i>	NF	AL	FS	A	C+	Pr	A	-	AP	AL	H	P	Pr	A -
STROMATEIDAE														
<i>P. paru</i>	NF	AL	FS	A	C+	Pr	A	-	IA	-	H	P	R	A -
PARALICHTHYIDAE														
<i>P. patagonicus</i>	F	AL	-	A	C-	R	A	-	IA	AL	T	P	Pr	P Pr
TETRAODONTIDAE														
<i>S. testudineus</i>	F	AL	-	A	C-	-	P	Pr	R	AL	-	A	-	P Pr
SCOMBRIDAE														
<i>S. brasiliensis</i>	NF	AL	FS	SA	C-	R	A	-	IP	-	H	P	Pr	A -
BELONIDAE														

<i>Tylosurus</i> sp.	F	AL	-	SA	C-	Pr	A	-	R	AL	L	P	Pr	A	-
CENTROPOMIDAE															
<i>C. undecimalis</i>	NF	AL	FS	A	C-	R	A	-	IP	AL	T	P	Pr	A	-
<i>C. parallelus</i>	NF	AL	FS	A	C-	R	A	-	IP	AL	T	P	Pr	A	-

Abreviações seguem o padrão presente na tabela 3.

Tabela 6. Síntese comparativa da vértebra áxis das espécies de Euteleostei estudadas.

Espécie	Vértebra Áxis														
	anA		cv		par		pe		poz		prz		pt		
POMATOMIDAE															
<i>P. saltatrix</i> Linnaeus, 1766	F	AL	SA	C+	A	-	IP	AL	T	P	Pr	P	Pr	-	
SCIAENIDAE															
<i>C. leiarchus</i> Cuvier, 1830	F	AL	A	C+	P	Pr	IP	AL	T	P	Pr	P	Pr	-	
<i>Cynoscion</i> sp.	F	AL	A	C+	P	Pr	IP	AL	T	P	Pr	P	Pr	-	
<i>I. parvipinnis</i> Cuvier, 1830	F	AL	A		P	Pr	IP	AL	T	P	Pr	P	Pr	-	
<i>L. breviceps</i> Cuvier, 1830	F	AL	SA	C-	P	Pr	IP	AL	T	P	Pr	P	Pr	-	
<i>M. americanus</i> Linnaeus, 1758	F	AL	A	C+	A	-	R	AL	T	P	Pr	P	Pr	-	
<i>M. furnieri</i> Desmarest, 1823	F	AL	SA	C-	A	-	IP	AL	T	P	Pr	P	Pr	-	
<i>P. brasiliensis</i> Steindachner, 1875	F	AL	A	C-	A	-	R	AL	H	P	Pr	P	Pr	-	
STROMATEIDAE															
<i>P. paru</i> Linnaeus, 1758	F	AL	A	C-	A	-	R	AL	H	P	R	P	Pr	-	
PARALICHTHYIDAE															
<i>P. patagonicus</i> Jordan, 1889	F	AL	A	C+	A	-	R	AL	L	P	R	P	Pr	-	
TETRAODONTIDAE															
<i>S. testudineus</i> Linnaeus, 1758	F	AL	A	C+	P	Pr	R	AL	L	A	-	P	Pr	-	
SCOMBRIDAE															
<i>S. brasiliensis</i> Collette; Russo; Zavala-Camin, 1978	F	AL	A	C+	A	-	IP	AL	L	P	Pr	P	Pr	-	
BELONIDAE															
<i>Tylosurus</i> sp.	F	AL	SA	C+	A	-	R	AL	L	P	Pr	P	Pr	P	
CENTROPOMIDAE															
<i>C. undecimalis</i> Bloch, 1792	F	AL	A	C-	A	-	IP	AL	L	P	Pr	P	Pr	-	
<i>C. parallelus</i> Poey, 1860	F	AL	A	C-	A	-	IP	AL	L	P	Pr	P	Pr	-	

Abreviações seguem o padrão presente na tabela 3.

7.3. ANÁLISE DE COORDENADAS PRINCIPAIS

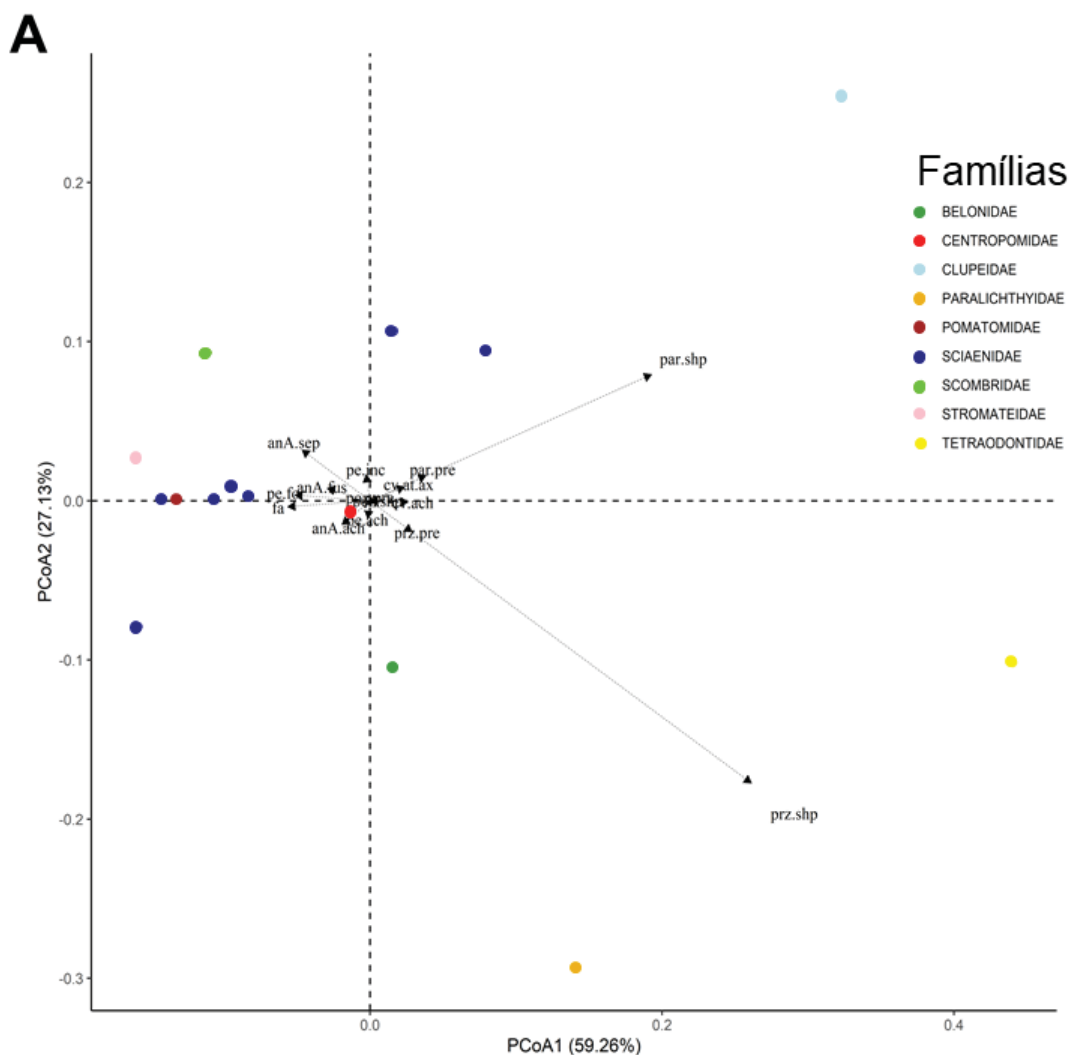


Figura 39. Ordenação produzida pela Análise de coordenadas principais (PCoA) a partir dos elementos vertebrais das vértebras atlas e áxis das famílias de Actinopterygii estudadas, pontos coloridos representam as espécies acessadas, o padrão de cores corresponde as famílias e as setas representam as variáveis que mais separam as famílias. **A**, PCoA das vértebras atlas das nove famílias de Actinopterygii; Variáveis analisadas: **anA.fus**, arco neural; **anA.sep**, fossa septada; **cv.ach**, centro vertebral achatado; **cv.at/ax**, tamanho do centro vertebral; **fa**, faceta articular; **par.pre**, parapófise; **par.shp**, formato da parapófise; **pe.inc**, processo espinhoso inclinação; **pe.ach**, processo espinhoso achatamento; **pe.for**, processo espinhoso forma; **poz.pre**, pós-zigapófise; **poz.shp**, pós-zigapófise forma; **prz.pre**, pré-zigapófise; **prz.shp**, pré-zigapófise forma; **pt**, processo transversal.

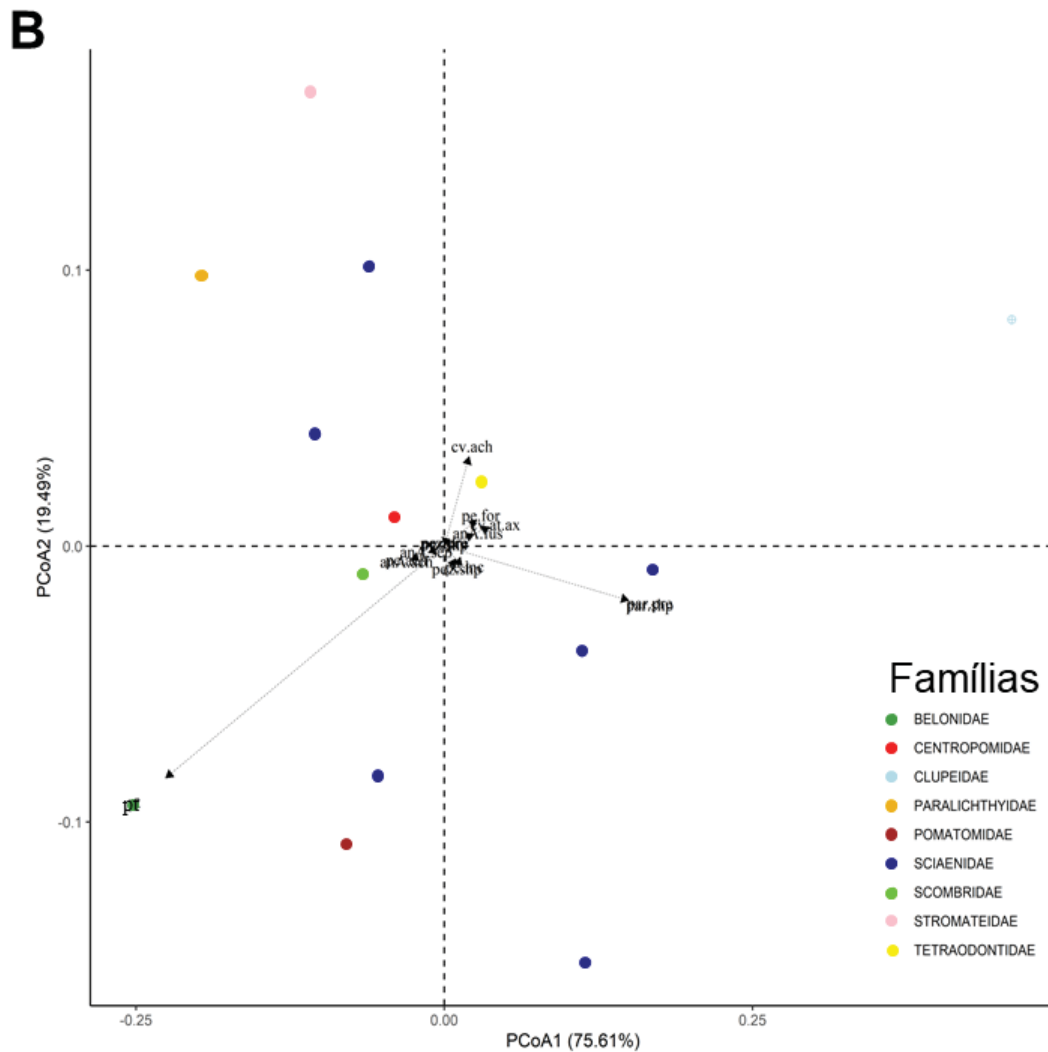


Figura 40. Ordenação produzida pela Análise de coordenadas principais (PCoA) a partir dos elementos vertebrais das vértebras atlas e áxis das famílias de Actinopterygii estudadas, pontos coloridos representam as espécies acessadas, o padrão de cores corresponde as famílias e as setas representam as variáveis que mais separam as famílias. **B**, PCoA das vértebras áxis das nove famílias de Actinopterygii; Variáveis analisadas: **anA.fus**, arco neural; **anA.sep**, fossa septada; **cv.ach**, centro vertebral achatado; **cv.at/ax**, tamanho do centro vertebral; **fa**, faceta articular; **par.pre**, parapófise; **par.shp**, formato da parapófise; **pe.inc**, processo espinhoso inclinação; **pe.ach**, processo espinhoso achatamento; **pe.for**, processo espinhoso forma; **poz.pre**, pós-zigapófise; **poz.shp**, pós-zigapófise forma; **prz.pre**, pré-zigapófise; **prz.shp**, pré-zigapófise forma; **pt**, processo transversal.

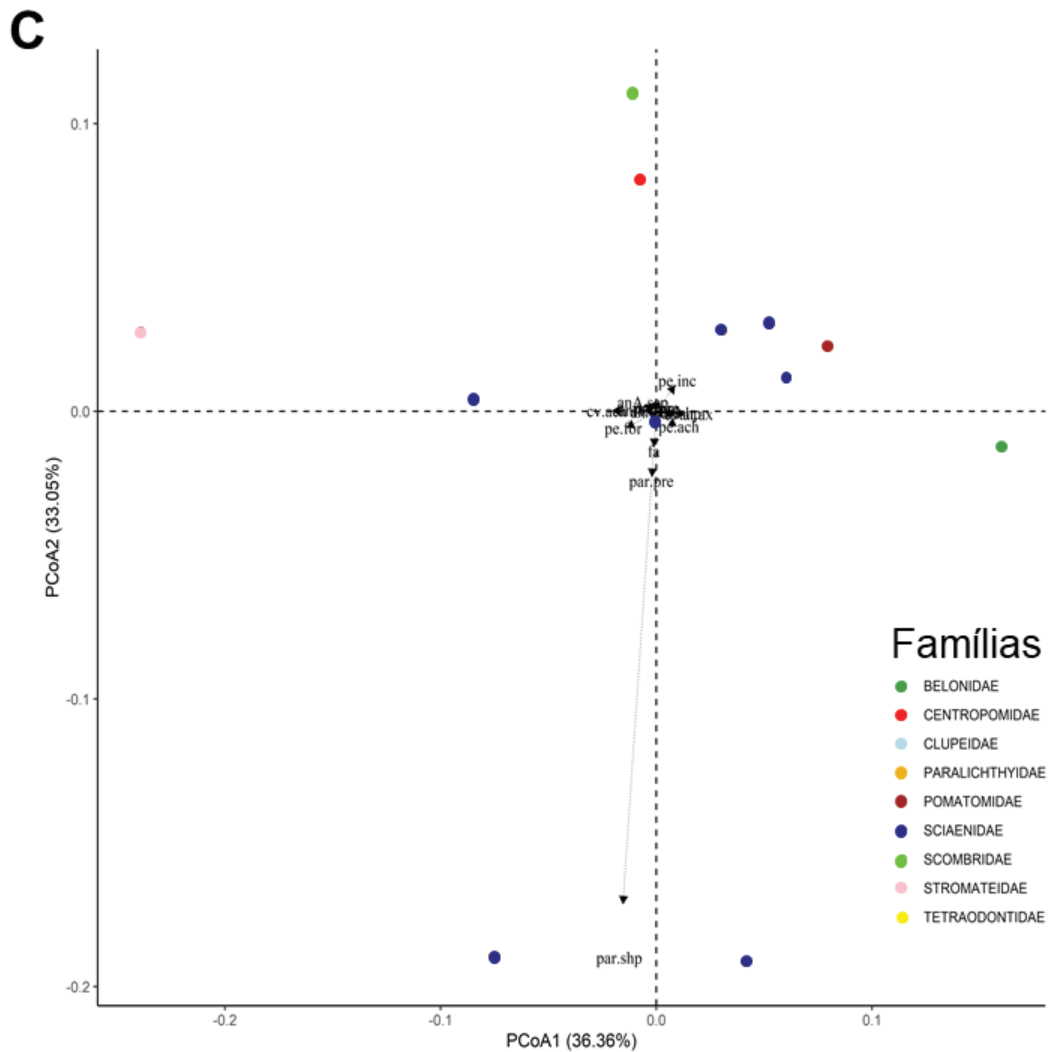


Figura 41. Ordenação produzida pela Análise de coordenadas principais (PCoA) a partir dos elementos vertebrais das vértebras atlas e áxis das famílias de Actinopterygii estudadas, pontos coloridos representam as espécies acessadas, o padrão de cores corresponde as famílias e as setas representam as variáveis que mais separam as famílias. **C**, PCoA das vértebras atlas de seis famílias de Actinopterygii; Variáveis analisadas: **anA.fus**, arco neural; **anA.sep**, fossa septada; **cv.ach**, centro vertebral achatado; **cv.at/ax**, tamanho do centro vertebral; **fa**, faceta articular; **par.pre**, parapófise; **par.shp**, formato da parapófise; **pe.inc**, processo espinhoso inclinação; **pe.ach**, processo espinhoso achatamento; **pe.for**, processo espinhoso forma; **poz.pre**, pós-zigapófise; **poz.shp**, pós-zigapófise forma; **prz.pre**, pré-zigapófise; **prz.shp**, pré-zigapófise forma; **pt**, processo transversal.

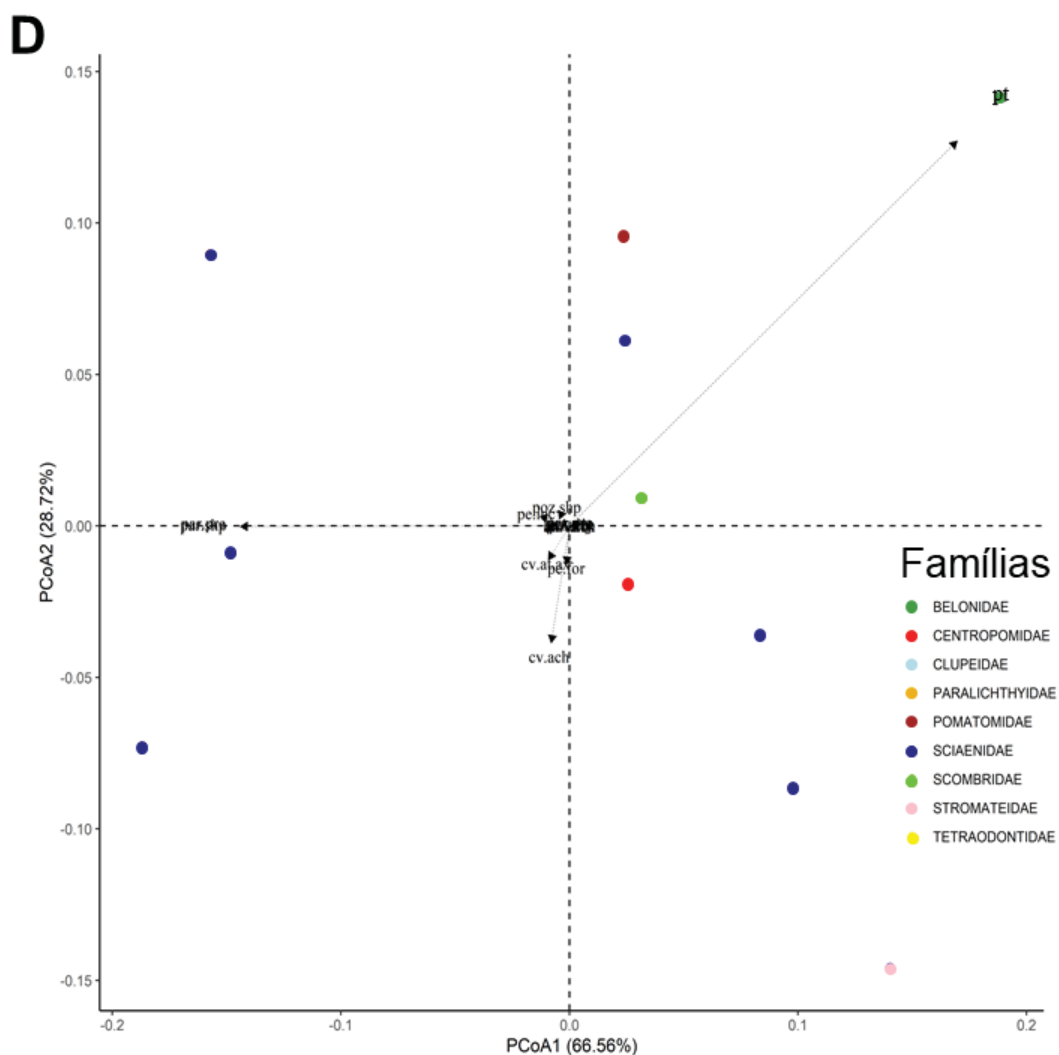


Figura 42. Ordenação produzida pela Análise de coordenadas principais (PCoA) a partir dos elementos vertebrais das vértebras atlas e áxis das famílias de Actinopterygii estudadas, pontos coloridos representam as espécies acessadas, o padrão de cores corresponde as famílias e as setas representam as variáveis que mais separam as famílias. **D**, PCoA das vértebras áxis de seis famílias de Actinopterygii. Variáveis analisadas: **anA.fus**, arco neural; **anA.sep**, fossa septada; **cv.ach**, centro vertebral achatado; **cv.at/ax**, tamanho do centro vertebral; **fa**, faceta articular; **par.pre**, parapófise; **par.shp**, formato da parapófise; **pe.inc**, processo espinhoso inclinação; **pe.ach**, processo espinhoso achatamento; **pe.for**, processo espinhoso forma; **poz.pre**, pós-zigapófise; **poz.shp**, pós-zigapófise forma; **prz.pre**, pré-zigapófise; **prz.shp**, pré-zigapófise forma; **pt**, processo transversal.

**CAPÍTULO 2: CONFEÇÃO DE RÉPLICAS EM PAPEL ATRAVÉS DE
FOTOGRAMETRIA E PEPAKURA DAS VÉRTEBRAS DE ROBALO-PEVA:
PROPOSTA DE MATERIAL DIDÁTICO PARA AULAS DE ZOOLOGIA**

Capítulo preparado para submissão à *Revista Electrónica de Enseñanza de las Ciencias* (2021)

Qualis CAPES (Educação 2013-2016): A2

Autores: Matheus Alves de Paula, Paulo de Tarso da Cunha Chaves

Confecção de réplicas em papel através de Fotogrametria e Pepakura das vértebras de robalo-peva: proposta de material didático para aulas de Zoologia

Matheus Alves de Paula¹ e Paulo de Tarso da Cunha Chaves²

¹Universidade Federal do Paraná (UFPR), Brasil. E-mail: matheus.danelichen@hotmail.com. ²Universidade Federal do Paraná (UFPR), Brasil. E-mail: ptchaves@ufpr.br.

RESUMO: As reconstruções tridimensionais estão sendo mais utilizadas pelos pesquisadores ao apresentarem seus resultados e ilustrações estão sendo substituídas por fotografias de estruturas digitalizadas. Na Educação Básica e Graduação, no ensino de Zoologia, notamos a utilização de imagens em detrimento da falta de material biológico ou modelos adequados e até mesmo, por limitações legais quanto ao uso de animais. Aqui, nos propomos unir duas técnicas e testar sua aplicabilidade na construção modelos tridimensionais em papel, com baixo custo e de fácil acesso que poderão ser utilizadas por professores dos diferentes níveis de ensino em sua prática docente, a Fotogrametria e Pepakura. Foram replicadas duas vértebras de robalo-peva e nossos resultados evidenciam seu grande potencial didático, em especial das réplicas em papel. A utilização de novas tecnologias e ferramentas devem estar na prática docente dos educadores, aqui em especial no ensino de Zoologia, nossas réplicas lançam as primeiras bases para a construção de diversos modelos biológicos à serem utilizados em aulas de Ciências e Biologia. Se implementadas e difundidas de maneira correta poderá ser criado pelos professores uma biblioteca de modelos virtuais e físicos disponíveis a toda comunidade.

Palavras-chave: Modelos didáticos, Modelagem 3D, Ensino de Ciências e Biologia

Title: Making paper replicas using Photogrammetry and Pepakura of sea bass vertebrae: teaching material proposal for Zoology classrooms

ABSTRACT: Three-dimensional reconstructions are being used more by researchers when presenting their results and illustrations are being replaced by photographs of digitized structures. In Basic Education and Graduation (Post Secondary), in the teaching of Zoology, we noticed the use of images to the detriment of the lack of biological material or adequate models and even, due to legal limitations regarding the use of animals. Here, we propose to unite two techniques and test their applicability in the construction of three-dimensional models on paper, with low cost and easy access that can be used by teachers of different levels of teaching in their teaching practice, Photogrammetry and Pepakura. Two sea bass vertebrae were replicated and our results show their great didactic potential, especially the replicas on paper. The use of new technologies and tools

must be in the teaching practice of educators, here especially in the teaching of Zoology, our replicas lay the first foundations for the construction of several biological models to be used in Science and Biology classes. If implemented and disseminated correctly, teachers can create a library of virtual and physical models available to the entire community.

Keywords: Didactic models, 3D Modeling, Science and Biology teaching

INTRODUÇÃO

As ilustrações científicas são há muito consideradas uma fusão entre arte e ciência, principalmente as preparadas pelos naturalistas na Renascença. Na maioria dos artigos científicos de descrição de novas espécies, como na Botânica, os desenhos esquemáticos são elementos gráficos importantes para nortear e apresentar aos leitores estruturas biológicas específicas além das descrições verbais, porém acabam por se limitarem a bidimensionalidade (Ruthensteiner e He, 2008).

Atualmente os pesquisadores contam com novas tecnologias de digitalização e reconstrução tridimensional de estruturas e sistemas biológicos que facilitam o estudo e podem ser utilizadas para apresentação dos resultados como defendido por Ruthensteiner e He (2008). Bot e Irschick (2019) ressaltam o valor em potencial das reconstruções tridimensionais para a ciência, conservação, e história natural e, segundo os autores, esses elementos podem ser utilizados por educadores ao trabalharem animais específicos e não mais seres generalizados.

No ensino de Zoologia, nas aulas de graduação, nota-se a utilização de modelos biológicos fixados, que com o passar do tempo e manuseio acabam por se fragmentarem ou serem inviabilizados, necessitando assim de novas coletas e preparos. Jukes (2004) chama a atenção para o compromisso de oferecer uma educação em Ciências Biológicas cada vez mais ética e eficaz na busca pelo conhecimento e desenvolvimento de novas habilidades utilizando recursos alternativos. Garcia et al. (2018) comentam sobre a resolução nº 38/2018 do Conselho Nacional de Controle da Experimentação Animal (CONCEA) que proíbe a utilização de animais em atividades demonstrativas e observacionais que não tenham como objetivo o desenvolvimento de habilidades por parte dos alunos, a normativa vale para Ensino Básico e Superior.

Na Educação Básica, por lei (nº 11.794/2008), a utilização de animais fica limitada a instituições de nível técnico e cursos da área biomédica e zootécnica. Nota-se, portanto, uma limitação na Educação Básica da relação entre teoria e prática, pois muitos estudantes não terão acesso ou contato com esse material, e algumas realidades da educação brasileira limita os estudantes a um único recurso, os livros didáticos, que apresentam poucas ilustrações e fotografias dos grupos animais.

As técnicas de digitalização estão se tornando cada vez mais comuns, baratas e universais entre pesquisadores e entusiastas. Um exemplo é a

fotogrametria, esse processo envolve tirar uma série de fotografias de um objeto em diferentes ângulos para gerar digitalmente um modelo 3D (Mallison e Wings, 2014). Quando executada de maneira correta, a técnica fornece modelos precisos, texturizados e coloridos, fáceis de usar, de fácil acesso e baixo custo se comparado com outras técnicas de digitalização (Mallison e Wings, 2014; Muñoz-Muñoz, 2016; Giacomini et al., 2019). A técnica permite a manipulação, edição, arquivamento e principalmente a incorporação dos modelos em pesquisas e disponibilização para outros públicos.

Giacomini et al. (2019) avaliaram a precisão da fotogrametria em comparação com micro tomografia computadorizada (μ CT) e técnicas de varredura a laser em crânios de 19 espécies de morcegos. Seus resultados mostram a precisão e acessibilidade da técnica e a confiabilidade nos estudos macro evolutivos de pequenas espécies.

Em sintonia com os autores acima citados sobre a necessidade de criação e elaboração de novas metodologias para o ensino de Ciências Biológicas, no presente estudo utiliza-se de um *software* criado por Mitani e Suzuki (2004) denominado Pepakura Designer, que funciona desdobrando objetos 3D, criando malhas triangulares em tiras, com abas e indicando as posições de corte, colagem e dobras (MITANI; SUZUKI, 2004) para que os modelos sejam montados em folhas de papel. A técnica é utilizada por artistas e entusiastas da modelagem 3D para criação dos mais diversos materiais (acesse <https://tamasoft.co.jp/pepakura-en/> para mais informações).

Evidencia-se então a demanda pela produção de novos modelos didáticos para graduação e Educação Básica no ensino de Zoologia. Nesse contexto, nos propomos construir réplicas tridimensionais e de baixo custo de vértebras de robalo-peva através de fotogrametria e Pepakura para apresentar os resultados obtidos em de-Paula e Chaves (2021, a submeter) e propor a utilização das técnicas no ensino de Zoologia, onde educadores podem utilizar ambas ou de maneira isolada para produzirem modelos didáticos físicos ou virtuais.

MATERIAL E MÉTODOS

Para a fotogrametria seguiu-se o proposto por Mallison e Wings (2014). Para tal, identificou-se a necessidade de utilizar um método estável e que evite a manipulação exacerbada das vértebras, uma vez que, elas possuem tamanhos diminutos (algumas com menos de 5 cm). Portanto, optou-se pelo método da base giratória, também descrita pelos autores.

Foi projetada uma mesa giratória (Figura 1) com controle automático utilizando: uma placa Arduino mega, um driver para motor de passo (para Arduino), um motor de passo para 4 kgf, um display lcd 16x2 com *keypad* (para Arduino), 1,5 m² de mdf 3 mm (para construção da base), uma folha papel cartão branco, 5 m de fio flexível 0,5 mm² e uma fonte 12v. As câmeras utilizadas para as fotografias foram Fujifilm FinePix HS20EXR e Canon EOS Rebel T100.



Figura 1. Mesa giratória utilizada para fotografar as vértebras que serviriam de modelo para a construção das réplicas. Através das fotografias foi possível realizar a reconstrução 3D.

Os *softwares* de fotogrametria utilizados foram *Meshroom* (AliceVision) e *ReCap Photo*. Para cada objeto 3D criado foi utilizado entre 50 e 100 fotografias.

Com as vértebras digitalizadas, estes modelos foram trabalhados no *software* Pepakura que “consiste num método desenvolvido para transformar objetos modelados no computador para serem montados em papel” (Baisch e Costa, 2014, p. 473). O *software* funciona *desdobrando* objetos 3D, criando malhas triangulares em tiras, com abas e indicando as posições de corte, colagem e dobras (MITANI; SUZUKI, 2004) para que as peças sejam montadas.

Após processado no Pepakura (Figura 2) as peças das réplicas foram impressas em folha sulfite gramatura 180g/m³, recortadas e montadas para apresentação dos resultados obtidos no presente estudo.

Foram escolhidas duas vértebras para a composição dos modelos. A primeira e segunda vértebra de um exemplar de robalo-peva (*Centropomus undecimallis*) por serem as maiores vértebras dos exemplares dos grupos estudados em de-Paula e Chaves (2021, a submeter).

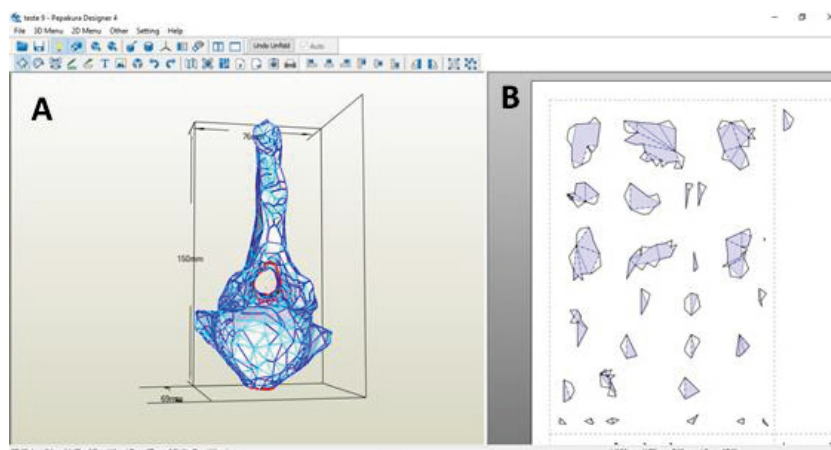


Figura 2. Vértebra áxis do robalo-peva *Centropomus parallelus*. A, visão anterior da vértebra no menu 3D do software Pepakura; B, visão das peças bidimensionais no menu 2D do software, a linha pontilhada delimita o tamanho de uma folha sulfite A4.

RESULTADOS

Os dois modelos foram construídos a partir da combinação das técnicas de fotogrametria e Pepakura e são apresentados a seguir.

As reconstruções tridimensionais foram realizadas com cem fotografias para cada vértebra em dois ângulos diferentes (90° e 45°), utilizando a câmera Canon EOS Rebel T100 e o *software ReCap Photo*. Não obtivemos resultados com a câmera Fujifilm FinePix HS20EXR e o *software Meshroom* (AliceVision). A mesa giratória garantiu estabilidade e precisão no enquadramento e foco das imagens, uma vez que, o software de reconstrução exige o mínimo de ruído (desfoque, mal enquadramento) para processar corretamente as imagens. Os detalhes e a similaridade entre o objeto reconstruído virtualmente e o modelo natural podem ser visualizados nas Figuras 3 e 4.

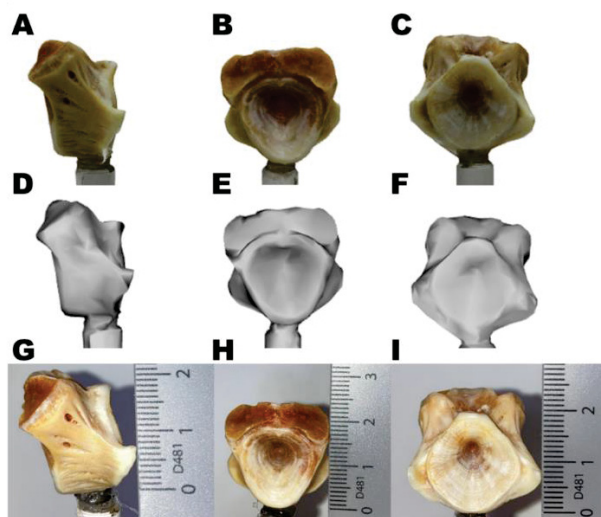


Figura 3. Vértebra atlas do robalo-peva *Centropomus parallelus*. A, B e C: reconstrução 3D com cores e texturas obtida com o software ReCap Photo; D, E e F: reconstruções 3D apenas com textura; G, H e I: fotografia das vértebras. A, D e G vista lateral, com crânio orientado para a esquerda; B, E e H vista frontal; C, F e I vista posterior.

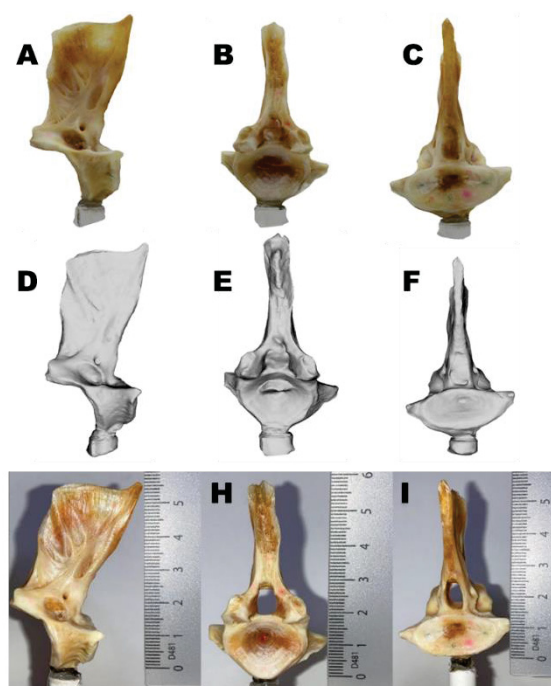


FIGURA 4 - Vértebra áxis do robalo peva *Centropomus parallelus*. A, B e C: reconstrução 3D com cores e texturas obtida com o software ReCap Photo; D, E e F: reconstruções 3D apenas com textura; G, H e I: fotografia das vértebras. A, D e G vista lateral, com crânio orientado para a esquerda; B, E e H vista frontal; C, F e I vista posterior.

Construímos duas réplicas em escala (1:5) da atlas e áxis de um robalo peva, a tabela 1 apresenta a quantidade de peças necessárias para a construção de cada uma das réplicas e seus respectivos tamanhos.

Espécie	Vértebra	Peças	Dimensões (mm)
<i>Centropomus parallelus</i>	Atlas	111	300x155x141
	Áxis	110	200x235x219

Tabela 1 - Descrição de quais vértebras foram replicadas, número de peças para cada réplica e dimensões em mm (altura, largura e profundidade) das réplicas.

As réplicas produzidas em *Pepakura* estão ilustradas nas FIGURAS 5, 6 e 7 e mostram as semelhanças entre as vértebras originais e as réplicas. As peças possuem o formato e todas as principais estruturas vertebrais dos modelos biológicos originais, o processo de confecção envolveu a impressão, recorte e colagem das peças impressas em folha A4 de gramatura 180g/m².

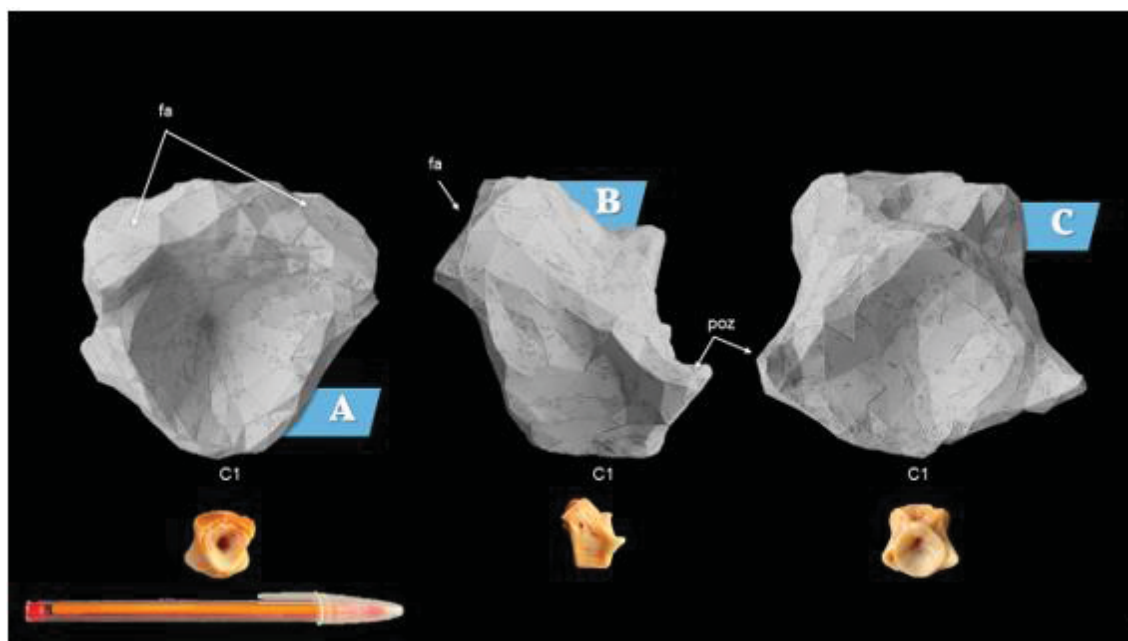


Figura 5. Vértebras Atlas de *C. parallelus* e réplica em escala; A, réplica da vértebra atlas 3D criada com Pepakura em vista anterior; B, réplica em vista lateral, crânio voltado para esquerda; C, réplica em vista posterior. C1, corpo vertebral; fa, face articular; poz, pós-zigapófise. A, B e C em escala.

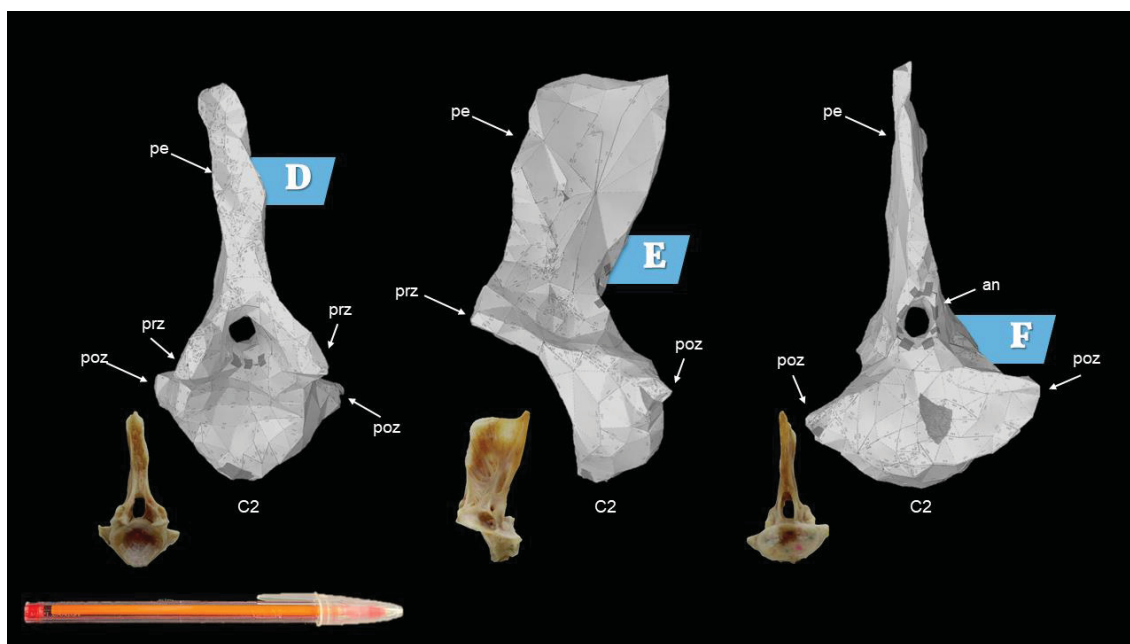


FIGURA 6 - Vértexes Áxis de *Centropomus parallelus* e réplica em escala; A, réplica da vértebra Áxis 3D criada com Pepakura em vista anterior; B, réplica em vista lateral, crânio voltado para esquerda; C, réplica em vista posterior. C2, corpo vertebral; fa, face articular; pe, processo espinhoso; prz, pré-zigapófise; poz, pós-zigapófise. A, B e C em escala.

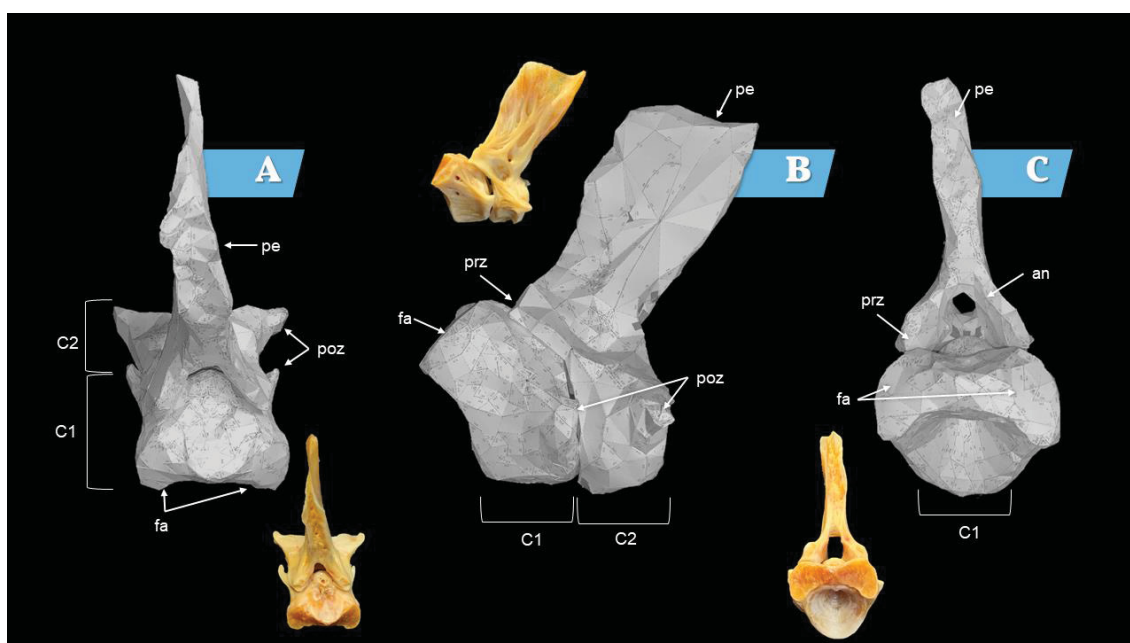


FIGURA 7 - Réplicas das vértebras Atlas e Áxis articuladas de *Centropomus parallelus* em escala; A, réplicas em vista antero-dorsal; B, réplicas em vista lateral, crânio voltado para esquerda; C, réplicas em vista anterior. C1, corpo vertebral Atlas; C2, corpo vertebral Áxis; fa, face articular; pe, processo espinhoso; prz, pré-zigapófise; poz, pós-zigapófise. A, B e C sem escala.

DISCUSSÃO

Nossos experimentos conseguiram reproduzir dois modelos tridimensionais (3D) em papel das vértebras de robalo-peva, utilizando a combinação das técnicas de fotogrametria e Pepakura. A combinação dessas duas técnicas permite explorar novas formas de apresentar resultados em trabalhos científicos com estruturas macro e utilizá-las na elaboração de materiais didáticos, em diversos níveis de ensino.

Para a construção de modelos em Pepakura é imprescindível a utilização de modelos tridimensionais previamente produzidos. Encontramos na fotogrametria uma opção viável, precisa e com firme aporte da literatura (Ruthensteiner e He, 2008; Mallison e Wings, 2014; Nguyen et al., 2014; Muñoz-Muñoz, 2016; Bot e Irschick, 2019; Giacomini et al., 2019) para atender a um dos objetivos desse estudo, a produção de réplicas de baixo custo. Nossos modelos tridimensionais digitais (Figuras 3 e 4) evidenciam essa facilidade e precisão da técnica.

Vários são os fatores que contribuem para resultados mais elaborados. A construção da mesa giratória garantiu estabilidade, precisão entre os ângulos e facilidade em movimentar os objetos. Em nossos experimentos utilizamos inicialmente uma câmera Fujifilm FinePix HS20EXR de 8MP que não produziu fotografias com qualidade suficiente para que os *softwares* construíssem os modelos, ao trocar a câmera para uma Canon EOS Rebel T100 de 18MP as fotografias foram melhor interpretadas pelos *softwares*.

Foram utilizados dois *softwares* de fotogrametria o *Meshroom* (AliceVision) e *ReCap Photo*, o primeiro é um *software* de código aberto e em nenhuma das versões utilizadas ele conseguiu produzir imagens tridimensionais com as fotografias obtidas, seja por problemas com o logaritmo ou das placas de vídeo dos computadores utilizados; os resultados concretos são provenientes do segundo *software*, que não utiliza a capacidade do computador, mas envia os dados para o servidor do desenvolvedor e após a reconstrução a libera para manipulação. Ainda assim, com a câmera de 8MP não foi possível obter reconstrução satisfatória.

Os dois modelos tridimensionais obtidos atendem aos objetivos desse trabalho, uma vez que, todas as estruturas analisadas em de-Paula e Chaves (2021, no prelo) são evidentes. Inicialmente, ao utilizarmos a técnica, esperávamos apenas a utilização do objeto 3D "cru", ou seja, apenas sua estrutura geométrica, porém ao analisar as reconstruções se evidencia a precisão da coloração e textura dos modelos que diferem das imagens monocromáticas obtidas em micro-tomografias computadorizadas (que posteriormente podem ser coloridas artificialmente), percebemos a riqueza de detalhes e a profundidade de informações que podem ser obtidas de análises mais minuciosas. Nossos resultados corroboram com os autores acima citados (Ruthensteiner e He, 2008; Mallison e Wings, 2014; Nguyen et al., 2014; Muñoz-Muñoz, 2016; Bot e Irschick, 2019; Giacomini et al.,

2019) e, apontamos o grande potencial didático e científico que esses modelos possuem.

Novos métodos, materiais e descobertas são essenciais para o desenvolvimento da pesquisa científica, porém, entendemos que não só para a pesquisa esses métodos devem ser empregados. A criação e divulgação de novos recursos educacionais passa, não apenas pelos pesquisadores da educação, mas também pela comunidade científica que disponibiliza e cria a partir de suas pesquisas materiais úteis para a sala de aula. Resultados como esses, podem ser divulgados e compartilhados com professores e alunos dos diferentes níveis da Educação, garantindo acesso também às pesquisas e fomentando os anseios dos estudantes em ingressar nas diversas graduações nas áreas de Ciências Biológicas, ou a continuarem sua formação em programas de pós-graduação. Concomitantemente à distribuição de recursos para educação, concordamos com Hansen et al. (2020) que a construção de objetos 3D é uma grande promessa para o processo de ensino-aprendizagem.

Nosso objetivo principal foi a construção das réplicas em papel utilizando a técnica desenvolvida por Mitani e Suzuki (2004), para a ilustração dos resultados obtidos em de-Paula e Chaves (2021, no prelo) e a proposição de um método para a educação em Zoologia. Até a finalização deste trabalho não foi encontrado na literatura outros autores que utilizem da técnica para produção de material voltado para educação, além de Baisch e Costa (2014) na área de Educação Patrimonial. Portanto, entendemos que esse trabalho lança as primeiras ideias e formas para a construção de modelos em papel na área de Zoologia.

A construção dos modelos se deu a partir dos objetos 3D anteriormente produzidos. O *software* produz as peças que são impressas em folhas de gramatura específica, podendo ser alteradas, em tamanho e quantidade. Para a construção da vértebra Atlas, foram necessárias 111 peças, o resultado obtido apresenta as mesmas estruturas encontradas nos modelos biológicos e, a vantagem evidenciada por esse trabalho é a amplificação das estruturas vertebrais (e.g. pós-zigapófises), o mesmo ocorreu para a vértebra Áxis. Portanto, destacamos como vantagens:

- a. Um material fidedigno ao original, na exposição de estruturas macro;
- b. Fácil acesso aos softwares e materiais;
- c. Pouca exigência quanto a equipamentos de alto custo. A depender dos modelos pretendidos;
- d. Fácil compreensão na elaboração e processamento dos modelos;
- e. Possibilidade de se produzir mais de um modelo em tamanhos diferentes;
- f. Fácil armazenamento das peças e possível construção de coleções com modelos de outros locais;
- g. Atende as expectativas éticas no ensino de Ciências e Biologia, quanto ao uso de animais;
- h. Possibilidade de produção dos materiais com e pelos alunos;
- i. Baixo custo de produção. A produção do modelo, desde sua construção 3D, depende do modelo pretendido.

A utilização de técnicas de digitalização e impressão 3D estão se tornando cada vez mais utilizadas por pesquisadores de diversas áreas. Garante que objetos pequenos possam ser detalhadamente estudados; que objetos grandes e de difícil movimentação sejam transportados por arquivos online; diminuem a burocracia no empréstimo e doação de material biológico entre instituições (Nguyen et al. 2014). Entretanto, no Brasil a utilização dessas ferramentas ainda é pouco explorada (Hansen et al., 2020) ou são altos seus custos de produção (e.g. impressoras 3D), por isso, se faz necessário encontrar formas de baratear e garantir a universalização desses recursos, bem como, novos métodos e recursos.

Incentivamos a utilização da técnica nas diversas áreas da Zoologia. A depender das estruturas desejadas os níveis de dificuldade podem variar. Neste estudo encontramos dificuldades na produção dos modelos tridimensionais necessários, mas ressaltamos a existência de bancos de modelos 3D gratuitos e pagos disponíveis na internet, assim professores e estudantes podem transferir esses modelos para o Pepakura.

Em relação à montagem, estruturas maiores e com riqueza de detalhes exigem mais peças e serão mais difíceis, sendo incentivado aos iniciantes, a construção de estruturas mais simples e naturalmente maiores. Estruturas que podem apresentar facilidade em montagem são órgãos, estruturas ósseas e corpos inteiros, quando o objetivo for apresentar forma e detalhes específicos (e.g. formato do crânio em crocodilianos e serpentes, diferenças entre órgãos e membros de vertebrados). Crânios são bastante divulgados entre entusiastas da técnica na internet.

Em contrapartida, organismos unicelulares, microscópicos e organelas, podem ser objetos de difícil montagem quando considerado o tamanho da peça a ser produzida; organismos que possuem muitos apêndices (e.g. anelida e artropoda) devem ser pensados cuidadosamente, pois a quantidade de peças exigidas e a preparação podem demandar muito tempo e material. Nesses casos incentiva-se a elaboração de estruturas específicas do corpo desses animais (e.g. quelas, pinças, antenas e pernas).

A elaboração de réplicas em papel através do *software* Pepakura Designer foi bem sucedida em nossa proposta. Através da técnica conseguimos não apenas criar uma réplica de 30 cm a partir de uma vértebra de 2 cm, como evidenciamos o potencial didático desta ferramenta. Novas pesquisas são encorajados para solucionar alguns desafios encontrados, como meios de otimizar processos de recorte, dobra e colagem das peças e formas de reduzir o número de polígonos (dobras) de cada peça sem afetar sua forma final e novos trabalhos que experimentem a técnica em outras áreas da Biologia e Educação a fim de se criar um banco de dados, coleções e trocas de modelos entre os profissionais da Educação e outros entusiastas. Sugerimos também que pesquisadores, futuramente disponibilizem modelos 3D (quando possível) de seus trabalhos para serem utilizados como modelos didáticos virtuais e possíveis modelos físicos criados com Pepakura.

REFERÊNCIAS

BAISCH, L. F. e COSTA, L. G. G. (2014) Pepakura e Educação Patrimonial: Construção de Modelos de Edificações Históricas da Cidade de Salvador. *XVIII Congreso de la Sociedad Iberoamericana de Gráfica Digital* (v. 1), p. 471–474. Recuperado de: <https://www.researchgate.net/publication/301396947>

Bot, JA, Irschick, DJ, Grayburn, J., Lischer-Katz, Z., Golubiewski-Davis, K., & Ikeshoji-Orlati, V. (2019). Usando a fotogrametria 3D para criar modelos de acesso aberto de animais vivos: soluções de software 2D e 3D. *Grayburn et al.*, (Ed) 54-72. Recuperado de: <https://www.researchgate.net/publication/331985178>

GARCIA, R. D. C. M. et al. (2018) Brazil starts to ban animal use in higher education: A positive and progressive development. *ATLA Alternatives to Laboratory Animals*, v. 46, n. 4, p. 235–239. Recuperado de: <https://journals.sagepub.com/doi/10.1177/026119291804600402>

GIACOMINI, G. et al. (2019) 3D Photogrammetry of Bat Skulls: Perspectives for Macro-evolutionary Analyses. *Evolutionary Biology*, v. 46, n. 3, p. 249–259. Recuperado de: <https://doi.org/10.1177%2F026119291804600402>

HANSEN, A. K. et al. (2020) Exploring the potential of 3D-printing in biological education: A review of the literature. *Integrative and Comparative Biology*, v. 60, n. 4, p. 896–905. Recuperado de: <https://doi.org/10.1093/icb/icaa100>

JUKES, N. (2004) Are animals necessary in biological education? *ATLA Alternatives to Laboratory Animals*, v. 32, n. SUPPL. 1B, p. 753–754. Recuperado: <https://doi.org/10.1177%2F026119290403201s124>

MALLISON, H.; WINGS, O. (2014) PHOTOGRAMMETRY IN PALEONTOLOGY – A PRACTICAL GUIDE Heinrich. *Journal of Paleontological Techniques*, v. 12, n. 12, p. 1–3. Recuperado de: <https://www.researchgate.net/publication/264810260>

MITANI, J.; SUZUKI, H. (2004) Making papercraft toys from meshes using strip-based approximate unfolding. *ACM SIGGRAPH 2004 Papers, SIGGRAPH*, v. 1, n. 212, p. 259–263. Recuperado de: https://mitani.cs.tsukuba.ac.jp/dl/mitani_2004_siggraph_papercraft.pdf

MUÑOZ-MUÑOZ, F.; QUINTO-SÁNCHEZ, M.; GONZÁLEZ-JOSÉ, R. (2016) Photogrammetry: a useful tool for three-dimensional morphometric analysis of small mammals. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, v. 54, n. 4, p. 318–325. Recuperado de: <https://www.researchgate.net/publication/303496697>

NGUYEN, C. V. et al. (2014) Capturing natural-colour 3D models of insects for species discovery and diagnostics. *PLoS ONE*, v. 9, n. 4, p. 1–11. Recuperado de: <https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.009434>

6

RUTHENSTEINER, B. e HESS, M. (2008) Embedding 3D models of biological specimens in PDF publications. *Microscopy Research and Technique*, v. 71, n. 11, p. 778–786, 2008. Recuperado de: https://www.researchgate.net/publication/23251776_Embedding_3D_Models_of_Biological_Specimens_in_PDF_Publications

CONSIDERAÇÕES FINAIS

A evolução dos vertebrados desperta grande curiosidade entre cientistas e alunos, a efetiva transição entre um ambiente aquático para um ambiente terrestre exigiu adaptações que pareciam ser exclusivas de tetrápodes. Estudos recentes e descobertas paleontológicas mostraram que essas características, como respiração pulmonar, nadadeiras adaptadas rudimentarmente para incursões em terra e um pescoço funcional já estava presente nos peixes tetrapodomorfos.

Por esse motivo, compreender se essas características morfológicas surgiram em peixes sarcopterígeos ou sarcopterígeos tetrápodes irá preencher lacunas e aumentar nossa compreensão sobre processos evolutivos. Nossos resultados são promissores, ao compararmos as vértebras atlas e áxis de peixes actinopterígeos, sarcopterígeos e condictes encontramos variações morfológicas e funcionais nessas vértebras.

Vértebras de actinopterígeos apresentam elementos distintivos como arco não fusionado na atlas, facetas articulares e ausência de pré-zigapófises, enquanto a áxis apresentam espinhos maiores e achatados lateralmente que fixam músculos e abraçam o espinho atlantal, pré-zigapófises sobressalentes que avançam sobre o corpo da atlas.

Vértebras de tetrápodes basais apresentam variação entre si, os estudos consultados evidenciam isso, apesar da dificuldade em se trabalhar com organismos fósseis, nossas comparações corroboram com os autores consultados e enfatizamos que esses organismos ainda possuíam um estilo de vida muito relacionado ao ambiente aquático e ainda assim, com variação morfológica em suas duas primeiras vértebras.

Ao analisarmos algumas espécies de tubarões e raias, percebemos elementos característicos como cartilagens cobrindo as vértebras mineralizadas em tubarões e uma modificação de toda a porção anterior da coluna vertebral em raias (cartilagem sinarcual).

Não obstante, nosso estudo buscou contribuir com a inserção de uma nova metodologia para preparar e apresentar resultados. O avanço das técnicas de reconstrução 3D tem permitido não só melhores análises nos estudos, mas uma fonte potencial de divulgação e material para novos estudos. Buscamos na literatura novas

formas de apresentar nossos resultados e encontramos na fotogrametria e *Pepakura* grande potencial.

Testamos os métodos e construímos duas réplicas em escala de vértebras atlas e áxis de um robalo-peva que apresenta todas as características morfológicas evidenciadas no capítulo 1. Durante a construção das réplicas utilizamos a fotogrametria para digitalizar o material para a elaboração das réplicas notamos que essas duas metodologias apresentam grande potencial didático para o ensino de Zoologia em diversos níveis de ensino, por tanto, incentivamos a utilização das técnicas, separadas ou não, por professores e cientistas.