



Universidade do Estado do Rio de Janeiro

Centro Biomédico

Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes

Ryan Henrique Bezerra Cardozo

**Ontogenia craniana de *Salamandra salamandra* e sua correlação
com a transição peixe-tetrápode**

Rio de Janeiro

2023

Ryan Henrique Bezerra Cardozo

**Ontogenia craniana de *Salamandra salamandra* e sua correlação com a
transição peixe-tetrápode**

Dissertação apresentada, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre, ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução da Universidade do Estado do Rio de Janeiro. Área de concentração: Ciências Biológicas.

Orientadora: Prof.^a Dra. Camila David Cupello

Coorientador: Prof. Dr. Diogo de Mayrinck

Rio de Janeiro

2023

CATALOGAÇÃO NA FONTE
UERJ / REDE SIRIUS / BIBLIOTECA CBA

C268 Cardozo, Ryan Henrique Bezerra.
 Ontogenia craniana de Salamandra salamandra e sua correlação com a
 transição peixe-tetrápode/ Ryan Henrique Bezerra Cardozo. – 2023.
 62 f.: il.

 Orientadora: Camila David Cupello
 Coorientador: Diogo de Mayrinck
 Dissertação (Mestrado em Ecologia e Evolução) - Universidade do Estado
 do Rio de Janeiro, Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes.

 1. Salamandra - Morfologia - Teses. 2. Ontogenia - Teses. 3. Evolução
 (Biologia) - Teses. I. Cupello, Camila David. II. Mayrinck, Diogo de. III.
 Universidade do Estado do Rio de Janeiro. Instituto de Biologia Roberto
 Alcântara Gomes. IV. Título.

CDU 597.9

Patricia Bello Meijinhos CRB7/5217 - Bibliotecária responsável pela elaboração da ficha catalográfica

Autorizo, apenas para fins acadêmicos e científicos, a reprodução total ou parcial
desta dissertação, desde que citada a fonte.

Assinatura

Data

Ryan Henrique Bezerra Cardozo

**Ontogenia craniana de *Salamandra salamandra* e sua correlação com a
transição peixe-tetrápode**

Dissertação apresentada, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre, ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução da Universidade do Estado do Rio de Janeiro.

Aprovada em 26 de junho de 2023.

Coorientador: Prof. Dr. Diogo de Mayrinck

Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes – UERJ

Banca Examinadora:

Prof.^a Dra. Camila David Cupello (Orientadora)
Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes – UERJ

Prof. Dr. Paulo Marques Machado Brito
Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes – UERJ

Prof. Dr. Leandro Talione Sabagh
Universidade Federal do Rio de Janeiro

Rio de Janeiro

2023

DEDICATÓRIA

À minha mãe, Gleice, por ter sempre apoiado os meus sonhos e minhas escolhas ao longo do caminho. Você não só me ensinou a dar valor aos estudos, mas a lutar por um mundo onde todos tenham esse direito.

AGRADECIMENTOS

Primeiramente, gostaria de agradecer aos meus orientadores, Camila e Diogo, por terem me dado a oportunidade de realizar esse mestrado. Vocês estiveram sempre dispostos a me apoiar, contribuindo não só para elaboração do projeto, mas principalmente para minha formação enquanto um pesquisador. Muito além do conhecimento que vocês compartilharam comigo, vocês também ofereceram cada um à sua maneira o exemplo do que é ser um cientista.

Aos colegas do laboratório com quem eu pude conviver durante essa etapa da minha vida, meus mais sinceros agradecimentos. Em especial, gostaria de agradecer à Ingrid, Lais, Marcos, prof. Paulo, Theo e ao Viena pela ajuda do início ao fim do mestrado, entre disciplinas, organização pessoal, sugestões para o trabalho e auxílio com as imagens dessa humilde dissertação.

Gostaria de agradecer a minha família, ao meu pai Rogério e meus irmãos, Ully, Mylla e Yuri, que me acompanharam e me incentivaram a seguir a pesquisa desde o início. Por terem me ajudado com palavras amigas, momentos descontraídos e o acolhimento em dias difíceis. Se hoje estou dando esse passo na minha vida, devo muito ao apoio e carinho incondicionais de vocês.

A minha melhor amiga, minha companheira e esposa, Luiza, não há palavras suficientes para descrever a felicidade de estar contigo. Você foi o empurrãozinho que me faltava em várias das minhas escolhas, confiante das minhas ideias e intuições mesmo quando eu duvidava delas. Entre dias seguidos enfiados em livros, textos e trabalho, você sempre soube como trazer leveza nos momentos difíceis. Você me faz sentir vivo, com a cabeça fervilhando de ideias e o coração aquecido com seu amor e carinho. Foi graças a você que reencontrei o meu amor pelas ciências e o sentido de propósito no que faço. Obrigado por tudo.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 88887.629567/2021-00. Assim como pelo edital E_40/2021 – Apoio Ao Jovem Pesquisador Fluminense sem Vínculo em ICTS do Estado do RJ – 2021 (Referência do Processo E-26/210.369/2022).

(...) Espero que nenhum estudante de biologia se utilize da dialética a menos que seja persuadido de que ela é (...) uma ajuda tanto para a compreensão de fatos biológicos conhecidos quanto para a descoberta de novos.

John B. S. Haldane

RESUMO

CARDOZO, Ryan Henrique Bezerra. *Ontogenia craniana de Salamandra salamandra e sua correlação com a transição peixe-tetrápode*. 2023. 62 f. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Evolução) – Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2023.

Salamandras são amplamente utilizadas como modelo para compreender passos evolutivos da transição da água para a terra dos tetrápodes. Nas últimas décadas, o crânio se revelou uma estrutura particularmente promissora para compreender esse processo. O papel da metamorfose no desenvolvimento de salamandra e para o surgimento das demais ontogenias no grupo podem contribuir para o entendimento das contingências evolutivas que permitiram os primeiros tetrápodes andarem sobre a terra. Nesse sentido, o presente trabalho busca compreender seu uso enquanto modelo através da anatomia craniana de uma série ontogenética de *Salamandra salamandra*, elaborando um diálogo entre o desenvolvimento antes e após a metamorfose com a transição peixe-tetrápode. As modificações anatômicas que ocorrem ao longo da ontogenia estão diretamente relacionadas a transição do ambiente aquático para o terrestre, restringindo a forma que os elementos ósseos se organizam e ossificam. Ainda que os elementos anatômicos do crânio possibilitem inferências sobre esse evento evolutivo, como a semelhança entre o achatamento dorsoventral que ocorre entre estágio pré e pós metamórficos e o mesmo que ocorreu com os tetrapodomorfos, o diálogo depende da ecologia como o meio para correlacionar a metamorfose e a saída das águas condizente com a visão moderna da evolução.

Palavras-chave: Caudata. Ecologia e Evolução. Metamorfose. Transição Peixe-Tetrápode

ABSTRACT

CARDOZO, Ryan Henrique Bezerra. *Cranial ontogeny of Salamandra salamandra and its correlation to fish-tetrapod transition*. 2023. 62 p. Thesis (Master in Ecology and Evolution) – Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2023.

Salamanders are widely used as a model to understand evolutionary steps in tetrapod's water-to-land transition. In recent decades, the skull has proved to be a particularly promising structure for understanding this process. The role of metamorphosis in salamander development and origin of other ontogenies in the group may contribute to understanding the evolutionary contingencies that allowed the first tetrapods to walk on earth. In this sense, the present work seeks to understand its use as a model through the cranial anatomy of an ontogenetic series of *Salamandra salamandra*, elaborating a dialogue between the development before and after the metamorphosis with the fish-tetrapod transition. The anatomical changes that occur throughout ontogeny are directly related to the transition from the aquatic to the terrestrial environment, constricting the way that bone elements are organized and ossified. Although the anatomical elements of the skull allow inferences about this evolutionary event, such as the similarity between the dorsoventral flattening that occurs between pre- and post-metamorphic stages and the same happened with tetrapodomorphs, the dialogue depends on ecology as the means to correlate metamorphosis and the exit of waters consistent with the modern vision of evolution.

Keywords: Caudata. Ecology and Evolution. Metamorphosis. Fish-Tetrapod Transition.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Gráfico 1 –	Total de artigos triados durante o levantamento bibliográfico.....	18
Gráfico 2 –	Total de publicações dos artigos selecionadas por ano.....	18
Tabela 1 –	Revistas de publicação dos artigos selecionados.....	19
Figura 1 –	Prancha com fotografia dos espécimes do MNHN e MZUSP	28
Figura 2 –	Prancha do espécime MZUSP 72673 antes e após o realinhamento.....	30
Figura 3 –	Ilustração e nomenclatura das estruturas ósseas do crânio de Salamandra.....	30
Figura 4 –	Ilustração e nomenclatura dos processos dos Pré-maxilares e Maxilares.....	31
Figura 5 –	Prancha do crânio de MNHN 1978.636 sp.1.....	33
Figura 6 –	Prancha do crânio de MNHN 1978.636 sp.2.....	34
Figura 7 –	Prancha do crânio de MNHN 1978.542.....	36
Figura 8 –	Prancha do crânio de MNHN 1988.7177.....	37
Figura 9 –	Prancha do crânio de MNHN 1962.1004.....	38
Figura 10 –	Prancha do crânio de MZUSP 72673.....	40
Figura 11 –	Prancha do crânio de MZUSP 135114.....	42
Figura 12 –	Prancha do crânio de MZUSP 77613.....	44
Figura 13 –	Prancha do crânio de MZUSP 5580.....	46
Figura 14 –	Crânios de <i>S. salamandra</i> pós-metamórficas.....	48
Imagem 15 –	Crânios de <i>S. salamandra</i> pré-metamórficas.....	50
Imagem 16 –	Série ontogenética de <i>S. salamandra</i> comparado à <i>P. cinereus</i> e <i>A. mexicanum</i>	51

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

MNHN	Muséum national d'Histoire naturelle
MZUSP	Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo
UERJ	Universidade Estadual do Rio de Janeiro

SUMÁRIO

	INTRODUÇÃO.....	12
1	OBJETIVO.....	15
2	LEVANTAMENTO BIBLIOGRÁFICO.....	16
2.1	Metodologia.....	16
2.2	Resultados.....	17
2.3	Discussão.....	20
2.3.1	<u>Terminologias.....</u>	<u>20</u>
2.3.2	<u>A Questão da Teleologia.....</u>	<u>21</u>
2.3.3	<u>Diálogo através da Ecologia.....</u>	<u>23</u>
2.3.4	<u>Atualismo das Salamandras.....</u>	<u>25</u>
3	DESCRIÇÃO ANATÔMICA.....	27
3.1	Espécimes.....	27
3.2	Metodologia.....	28
3.3	Resultados.....	31
3.3.1	<u>S. salamandra – larva pequena (MNHN 1978.636 sp.1).....</u>	<u>31</u>
3.3.2	<u>S. salamandra – larva (MNHN 1978.636 sp.2).....</u>	<u>33</u>
3.3.3	<u>S. salamandra – larva em metamorfose (MNHN 1978.542).....</u>	<u>35</u>
3.3.4	<u>S. salamandra – juvenil pequeno (MNHN 1988.7177).....</u>	<u>36</u>
3.3.5	<u>S. salamandra – juvenil (MNHN 1962.1004).....</u>	<u>38</u>
3.3.6	<u>S. salamandra – juvenil (MZUSP 72673).....</u>	<u>40</u>
3.3.7	<u>S. salamandra – adulto (MZUSP 135114).....</u>	<u>41</u>
3.3.8	<u>Ambystoma mexicanum (MZUSP 77613).....</u>	<u>42</u>
3.3.9	<u>Plethodon cinereus (MZUSP 5580).....</u>	<u>44</u>
3.4	Discussão.....	47
	CONCLUSÕES.....	52
	REFERÊNCIAS.....	54

INTRODUÇÃO

A origem dos tetrápodes é um dos eventos evolutivos mais importantes para a história da vida no planeta, quando diversas inovações morfológicas, fisiológicas e ecológicas evoluíram em função de mudanças radicais nos ambientes marinhos no início do Devoniano (RUTA & WILLS, 2016; ALIBARDI, 2021; TURKO *et al.*, 2021; MACIVER & FINLAY, 2022). A expansão das plantas vasculares na terra, somado as mudanças atmosféricas e a anoxia dos mares no período (ALGEO *et al.*, 2001; BERNER *et al.*, 2007; CLACK, 2007) produziu uma pressão seletiva responsável pela concentração dos vertebrados marinhos em ambientes costeiros, fluviais e lacustres (LONG & GORDON, 2004; BLIECK *et al.*, 2007; BYRNE *et al.*, 2020). Foi no contexto de adensamento das comunidades nesses ambientes aquático e a expansão da diversidade de invertebrados e plantas terrestres no Devoniano inicial (LOZANO FERNANDEZ *et al.*, 2016; TIHELKA *et al.*, 2022) que ocorre o surgimento de um grupo particular de Sarcopterygii — os Tetrapodomorpha. Os Tetrapodomorpha são reconhecidos como a linhagem *stem*, em outras palavras representam as formas mais plesiomórficas conhecidas, para o que se define sistematicamente como Tetrapoda. Até recentemente, os fósseis de tetrapodomorfos eram restritos a formas intermediárias que datavam do Devoniano tardio (LONG & GORDON, 2004; CLACK, 2009, 2012). Nesse sentido, decifrar a ordem em que ocorreu a evolução de nadadeiras em membros durante os 60 milhões de anos entre o Devoniano inicial e tardio se revelou uma tarefa desafiadora.

Ao longo do século XX, os esforços de pesquisa voltaram-se para compreender a evolução dos membros a partir do atualismo, usando as espécies atuais como uma chave para compreender as do passado. Partindo desse princípio, se lançou mão do suporte de grupos filogeneticamente relacionados aos tetrapodomorfos para inferir sobre a transição do ambiente aquático para o terrestre, com um especial destaque para as salamandras. Ainda existem peixes Sarcopterygii remanescentes, como os dipnoicos que vivem na terra sob condições restritas, mas possuem estes membros afilados, enquanto os celacantos atuais são animais marinhos de profundidade e não possuem qualquer capacidade de suportar um estágio de vida em ambiente terrestre. Isso levou a escolha dos Urodela, grupo que abarca as salamandras atuais, como a primeira opção para os estudos de locomoção. Os outros dois grupos de anfíbios

remanescentes, os anuros (Anura) e os apodas (Gymnophiona), possuem membros muito derivados e ausentes, respectivamente, o que também não contribui para estudos da origem da locomoção em ambiente terrestre. Em seu favor, as salamandras retiveram caracteres plesiomórficos entre os tetrápodes, ou seja, semelhantes aos ancestrais desse grupo (SCHOCH, 2002b, 2006). Por essas razões, elas foram amplamente usadas como modelo para inferir sobre as possíveis origens dos membros em Tetrapodomorpha, assim como para estudos de locomoção dos primeiros tetrápodes (PIERCE *et al.*, 2020; MOLNAR *et al.*, 2020, 2021).

Ainda que grupos filogeneticamente distantes tenham surgido como modelos de estudo para locomoção dos Tetrapodomorpha nas últimas décadas (PIERCE *et al.*, 2013), vem-se desnudando, em paralelo, um novo potencial das salamandras quanto a evolução do complexo craniano (CHRISTENSEN *et al.*, 2015; ALARCÓN RÍOS *et al.*, 2017; IVANOVIC & ARNTZEN, 2017; BON *et al.*, 2020; FABRE *et al.*, 2020). O crânio é uma estrutura que aglutina diferentes atributos que são fundamentais para a evolução da terrestrialidade nos tetrápodes, como os órgãos sensoriais e respiração por propulsão bucal, comum entre anfíbios até hoje (SCHOCH, 2002a; GRAHAM & LEE, 2004; MACLIVER *et al.*, 2017; CAPSHAW *et al.*, 2022). Além disso, o crânio das salamandras é um caso de neotenia comparado aos anfíbios fósseis, ou seja, salamandras maduras são morfologicamente semelhantes a juvenis de anfíbios fósseis (SCHOCH, 2002b, 2006). Essa semelhança não é meramente ao acaso, uma vez que a metamorfose surgiu independentemente em diversos grupos de anfíbios fósseis como um mecanismo para acelerar o amadurecimento, que inclui os ancestrais dos anfíbios modernos (SCHOCH, 2002a; SCHOCH & FRÖBISCH, 2006; SCHOCH, 2014). Consequentemente, isso surte um efeito drástico na capacidade desses organismos em modificar o crânio em função dos estágios ontogenéticos, pré e pós-metamórficos (FRITZSCH, 1990; FABRE *et al.*, 2020).

Com a evolução de Urodela, duas ontogenias surgiram a partir da metamorfose: a pedomórfica, cuja salamandra adulta é aquática assim como a larva, retendo as características larvais na fase adulta; e o desenvolvimento direto, em que a larva já nasce terrestre sem caracteres aquáticos (como brânquias e membranas), em algumas espécies também ocorrendo viviparidade (FABRE *et al.*, 2020). No caso de salamandras que apresentam metamorfose, elas sofrem uma dupla pressão seletiva dado a diferença entre os ambientes aquático que vivem enquanto larvas e terrestre enquanto indivíduos maduros (REILLY, 1995, 1996; HEISS *et al.*, 2015;

NATCHEV *et al.*, 2021). Assim, a partir da compreensão da morfologia e do papel da metamorfose na evolução das salamandras é possível inferir a respeito da saída das águas pelos tetrápodes fósseis e atuais. Com base no suporte filogenético atual (*Extant phylogenetic bracket*; WITMER, 1995) que salamandras oferecem torna-se possível entender as diferenças e semelhanças que os ambientes aquático e terrestre causaram na evolução desses grupos.

1 OBJETIVO

O presente trabalho busca realizar uma comparação morfológica do crânio de *Salamandra salamandra* Linnaeus, 1758 em diferentes estágios ontogenéticos, correlacionando a ecologia a fim de entender como a metamorfose se correlaciona às adaptações cranianas dessa espécie durante o seu processo parcial de saída das águas. Desta forma, o objetivo é testar a viabilidade do uso do crânio desse táxon como modelo para o entendimento da evolução em táxons de vertebrados fósseis ligados ao processo de saída das águas. A relevância do trabalho consiste em discutir a evolução durante a transição peixe-tetrápode a partir da morfologia craniana das salamandras atuais como um suporte filogenético, tendo em vista o processo de metamorfose deste táxon como uma chave de compreensão deste evento evolutivo.

2 LEVANTAMENTO BIBLIOGRÁFICO

2.1 Metodologia

A partir de um levantamento prévio de livros-textos e artigos de revisão que ilustrassem o estado da arte acerca da origem dos tetrápodes (LONG & GORDON, 2004; BENTON, 2005; CLACK, 2012; PIERCE *et al.*, 2013; SCHOCH, 2014), estabeleci uma perspectiva superficial do papel que a metamorfose desempenhou para o surgimento dos tetrápodes (REILLY, 1995, 1996; SCHOCH, 2002a, 2002b; SCHOCH & FRÖBISCH, 2006; ALIBARDI, 2018, 2019, 2022; FABRE *et al.*, 2020). Realizei buscas preliminares em diferentes bancos de dados a fim de identificar quais deles dispunham de artigos relacionados ao tema, o que levou a dois resultados: Google Acadêmico e *Web of Science*. As leituras permitiram definir um conjunto de palavras-chave que melhor abarcavam a relação entre os temas. Quatro foram escolhidas com base no levantamento prévio: “*metamorphosis*”; “*salamanders*”; “*fish-tetrapod transition*”; e “*water-to-land transition*”. As quatro palavras-chave foram combinadas em pares na aba de busca das bases de dados cada uma entre aspas e utilizando o operador booleano AND, com duas exceções: “*metamorphosis*” e “*salamanders*”, dado ao volume de artigos no resultado de busca, consequentemente, fugindo ao escopo no trabalho; e “*fish-tetrapod transition*” e “*water-to-land transition*”, dado que os termos são redundantes, sinônimos para o mesmo fenômeno. O uso das duas expressões para o mesmo evento evolutivo se deu em razão de não existir um termo único presente em todos os artigos sobre o assunto, o que levou a escolha dos dois mais frequentes (baseado em um levantamento prévio).

Ao longo do levantamento dos artigos nos bancos de dados, apenas artigos publicados em periódicos foram selecionados, a triagem incluiu apenas artigos com base no conteúdo fornecido pelo resumo do artigo e o parágrafo de conclusão. Por vezes sendo necessário realizar a leitura parcial ou integral do artigo. Capítulos de livro, teses, dissertações e monografias não foram incorporados no levantamento. Foi realizada a leitura integral ou parcial dos artigos que discutem o tema, ou ao menos o margeiam. O primeiro levantamento foi realizado entre os meses de dezembro de

2021 e fevereiro de 2022, sendo realizado um segundo levantamento em outubro de 2022 a fim de adicionar os artigos publicados no intervalo entre os dois levantamentos.

2.2 Resultados

Após o levantamento de 370 publicações (dentre artigos, capítulos de livro, teses, dissertações e monografias), apenas 74 publicações abordavam as relações entre transição peixe-tetrápode e metamorfose direta ou tangencialmente (Gráfico 1), o que ilustra o quão incipiente o tema é adentro da literatura dada a escassez de publicações. Entretanto, há uma tendência que pode ser observada a partir nos anos de publicações dos artigos triados (Gráfico 2). A maioria foi publicada na última década, de 2013 a 2022, o que pode estar em parte relacionada com as recentes descobertas de fósseis associados a transição peixe-tetrápode (*e.g. Tiktaalik roseae*; DAESCHLER *et al.*, 2006) o que não só forneceu novas evidências para o debate (CLACK, 2009), como possibilitou o avanço de metodologias de pesquisa, além da formulação e teste de novas hipóteses (*e.g. PARR et al.*, 2012). Há, em contrapartida, a possibilidade de ser uma tendência causada pelos bancos de dados uma vez que a disponibilidade de artigos antigos (anteriores aos 1990) se torna progressivamente escassa quão mais antigo forem as publicações. Apesar disso, a tendência observada (Gráfico 2) é condizente com a percepção que autores atuantes no estudo da transição peixe-tetrápode relatam sobre o tema de estudo como um todo (COATES *et al.*, 2008; CLACK, 2009, 2012).

Outro resultado que a revisão produziu foi o vislumbre da diversidade de periódicos em que os artigos triados foram publicados, abrangendo campos dentre biologia do desenvolvimento, biologia evolutiva, ecologia, paleontologia e zoologia (Tabela 1). Esse dado mostra que a compreensão das possíveis correlações entre metamorfose e a transição peixe-tetrápode é interdisciplinar, podendo partir das mais diversas áreas das biociências. É possível delinear duas abordagens quando se correlaciona metamorfose e a transição peixe-tetrápode: (1) uma abordagem neontológica, lançando mão da endocrinologia, fisiologia e anatomia para compreender os mecanismos por trás da metamorfose e da transição peixe-tetrápode (BROWN, 1997; CHALLANDS *et al.*, 2020); e (2) uma abordagem paleontológica, que

através da Paleoecologia e da Paleobiologia de Tetrapodomorpha e primeiros Tetrapoda permite compreender suas histórias evolutivas (SCHOCH, 2003; MACIVER & FINLAY, 2021). Ao somar essas duas abordagens, é possível entender aspectos da transição peixe-tetrápode e do surgimento da metamorfose de forma holística. Entretanto, por mais que ambas as abordagens apareçam nas buscas, poucos artigos fazem uma interseção entre ambas. Quando o fazem, as salamandras são utilizadas como modelo de forma recorrente, dado o ciclo de vida desses organismos (SCHOCH, 2013; CHRISTENSEN *et al.*, 2015).

Gráfico 1 – Total de artigos triados durante o levantamento bibliográfico

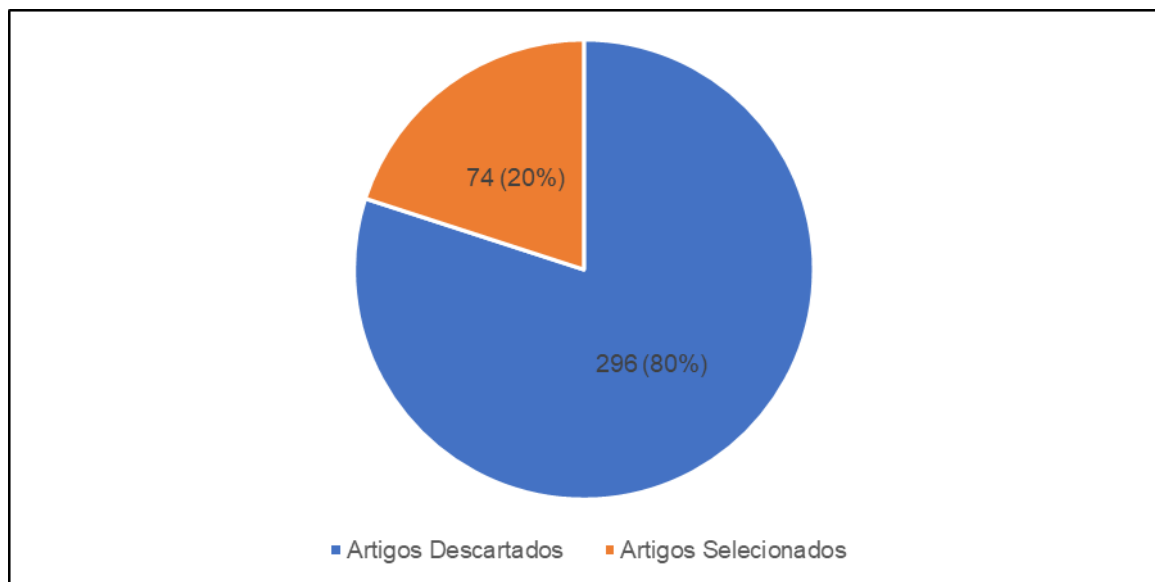


Gráfico 2 – Total de publicações dos artigos selecionados por ano

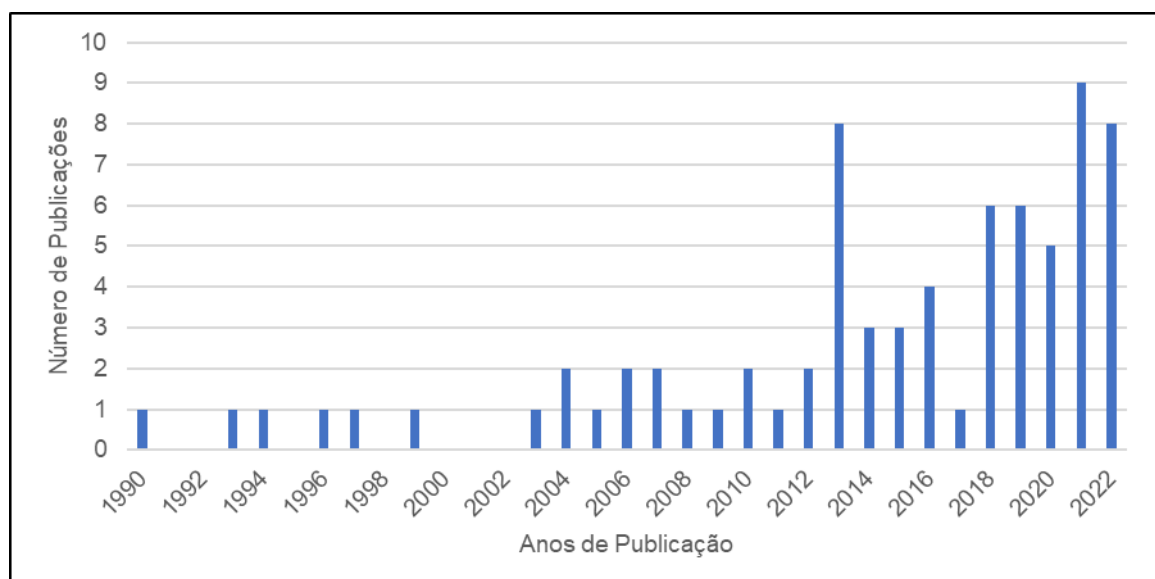


Tabela 1 – Revistas de publicação dos artigos selecionados

Periódicos	Total de publicações dos artigos levantados
Integrative and Comparative Biology	5
Journal of Experimental Biology	5
Journal of Evolutionary Biology	3
PloS one	3
Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences	3
Zoological Journal of the Linnean Society	3
Comptes Rendus Palevol	2
Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh	2
Elife	2
Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution	2
Nature	2
Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences	2
Physiological and Biochemical Zoology	2
Science Advances	2
Scientific Reports	2
The Anatomical Record	2
Acta Histochemica	1
American Journal of Science	1
Annals of Anatomy-Anatomischer Anzeiger	1
Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics	1
Biological Cybernetics	1
Biology Letters	1
Cell and Tissue Research	1
Developmental Dynamics	1
Evolution & Development	1
Evolution: Education and Outreach	1
General and Comparative Endocrinology	1
Geological Society	1
Historical Biology	1
Integrative Organismal Biology	1
Journal of Anatomy	1
Journal of Biosciences	1
Journal of Morphology	1
Journal of Neurobiology	1
Journal of Paleontology	1
Journal of the Royal Society Interface	1
Molecular Biology and Evolution	1
Nature Ecology & Evolution	1
Palaeontology	1
Paleobiology	1
Paleontological Journal	1
PeerJ	1
Proceedings of the National Academy of Sciences	1
Royal Society Open Science	1
Russian Journal of Herpetology	1
Zoological Research	1

2.3 Discussão

2.3.1 Terminologias

Uma discussão que emergiu da revisão sistemática — antes mesmo de ter sido iniciada e que se confirmou ao realizá-la — é acerca da grande quantidade de expressões que fazem referência à transição peixe-tetrápode (*fish-tetrapod transition*), dentre: invasão da terra (*invasion of land*), saída das águas (*out of water*), terrestrialização (*terrestrialization*) e transição da água para terra (*water-to-land transition*). Todos os termos são polissêmicos, abrangendo as mais diversas aplicações na literatura, se referindo mais recorrentemente ao uso do ambiente terrestre por crustáceos, à transição de plantas do ambiente aquático para o terrestre e a artigos sobre biorrobótica. O único termo restrito é “transição peixe-tetrápode”, vide os termos utilizados, o que significa que essa expressão pode ser a mais adequada para restringir e, principalmente, se referir a esse evento evolutivo. Não se trata de abandonar as demais expressões, até porque, é importante que haja sinônimos para elaborar uma boa escrita. No que diz respeito a títulos, palavras-chave e outros espaços que identifiquem o assunto do texto, a expressão “transição peixe-tetrápode” é a mais indicada para restringir o tema à evolução dos tetrapodomorfos e surgimento dos primeiros tetrápodes.

Quanto às abordagens identificadas, nomeadas neontológica e paleontológica, a escolha de nomes diz respeito às abordagens que os trabalhos selecionados optaram para desenvolver suas hipóteses sobre a transição peixe-tetrápode. Entretanto, nenhum dos trabalhos se restringe a animais atuais ou fósseis para desenvolver suas ideias, uma vez que em todos os casos, independente da abordagem, os autores lançaram mão do princípio do atualismo para compreender esse evento evolutivo. A grande questão é a forma que se explora esse princípio correlacionando a morfologia de tetrapodomorfos fósseis com a dos animais atuais (CLEMENT *et al.*, 2021; GAI *et al.*, 2022). Ainda que o atualismo esteja presente, são escassos os trabalhos que relacionem a Ecologia, ou Paleoecologia, desses organismos — ainda que alguns poucos o tenham feito (MACLVER *et al.*, 2017; DICKSON *et al.*, 2021). Nesse sentido, é importante destacar que a ecologia expressa

os mecanismos nos quais se engendra a evolução e modificam os caracteres que surgem e desaparecem ao longo do tempo geológico.

2.3.2 A Questão da Teleologia

Recorrentemente, artigos e livros-textos assumem uma construção da história evolutiva de maneira teleológica, ou seja, assumindo uma finalidade na evolução, ainda que possa ocorrer de forma inconsciente. A construção dos argumentos implica que as transformações ecológicas, fisiológicas e morfológicas dos organismos atinjam a conclusão de um percurso evolutivo aparente no registro fóssil, neste caso, a origem dos tetrápodes em função da transição do ambiente aquático para o terrestre. O que se observa, no entanto, é que a transição da linhagem dos Tetrapodomorpha, aconteceu conforme seus respectivos tempos presentes. Conforme o clima do planeta mudava (ALGEO *et al.*, 2001), ocorreram migrações das regiões marinhas às regiões costeiras (BLIECK *et al.*, 2007; BYRNE *et al.*, 2020). Posteriormente, a competição pelos recursos favoreceu os Tetrapodomorpha com maior afinidade por ambientes bentônicos e lacustres (LONG & GORDON, 2004; BLIECK *et al.*, 2007), pois havia neles uma maior disponibilidade de recursos (BENTON, 2015). Paulatinamente, durante milhões de anos, surgiram novas adaptações para a captura de presas nesses ambientes, fixando novas formas de aproveitá-lo (MACLVER *et al.*, 2017). Até que, eventualmente, os primeiros passos foram dados para fora d'água, não porque a terra era um objetivo, mas provavelmente por sobrevivência, dado que cada vez mais táxons distintos estavam consolidando nichos similares (CLACK, 2025; STEWART *et al.*, 2022).

Nesse cenário, a exclusão competitiva provavelmente se fez presente já que, para fugir dessa competição, era necessário se afastar ainda mais e assim diminuir a dificuldade para obter alimentos (BENTON, 2015). Aqueles organismos que caminharam livremente pela terra não o fizeram porque buscavam alcançá-la, mas porque as circunstâncias os impuseram. A soma do mínimo de estruturas necessárias como pulmões para lidar com a anoxia do ambiente aquático (CLACK, 2007), o crânio para capturar as presas dentro e fora d'água (MACLVER *et al.*, 2017; ROBIN *et al.*, 2022) e os membros para transitar mais habilmente no cascalho e no lodo do fundo

dos deltas e rios do Devoniano (PIERCE *et al.*, 2013) foram independentes do processo de saída das águas, apesar das vantagens que agregam à transição. Foi a constante mudança nas condições do presente dos Tetrapodomorpha que tornou a saída das águas uma possibilidade. Não é compatível à teoria evolutiva moderna o pensamento teleológico que organismos aquáticos estão evoluindo para ocupar o ambiente terrestre, mas é aceito pensar que os caracteres dos organismos de uma população evoluem em função da pressão seletiva exercida pelos ambientes, restringindo a relação entre adaptação e função (SANTIS, 2020).

A evolução que ocorreu ao longo da transição peixe-tetrápode pode ser compreendida de forma dialética — ou seja, dois elementos da análise ainda que contraditórios, se relacionam de forma interpenetrável —, uma vez que a seleção natural do ambiente aquático e a seleção natural do ambiente terrestre ocorrem de forma independente, elas são interdependentes para os Tetrapodomorpha durante a saída das águas. Um animal que viva no ambiente aquático, mas se utiliza do ambiente terrestre (para se abrigar, forragear *etc.*) sofre com a seleção de caracteres que supram ambos os ambientes simultaneamente, como poderia ser o caso da seleção que ocorreu nos membros. As “nadadeiras-membros” melhoram o deslocamento no ambiente terrestre e permitem uma maior manobrabilidade em ambientes aquáticos bentônicos (PIERCE *et al.*, 2013). Uma vez na terra, a evolução passa a fixar caracteres que supram ambas as seleções. Não basta que o caráter seja positivo em um ambiente e neutro para outro, ou pior, sendo positivo em um ambiente e negativo no outro, é necessário que seja positivo às duas pressões seletivas. É importante destacar que essa contradição entre ambiente aquático e terrestre não tenha necessariamente fixado todos os caracteres que associamos à transição peixe-tetrápode. O processo surge a partir de pressões seletivas que esses organismos viveram nos seus respectivos ambientes, fruto de suas relações ecológicas. Uma vez que se estabeleça a pressão seletiva terrestre, emerge dessa dinâmica organismo intermediados pela contradição, sendo está uma das promotoras da evolução, favorecendo e fixando os caracteres positivos para ambas as pressões dos ambientes aquática e terrestre. O resultado desse processo pode ser observado pelo registro fóssil após o Devoniano, em que os táxons preservados no registro fóssil são de organismos que eram estritamente aquáticos, estritamente terrestre, ou anfíbios.

2.3.3 Diálogo através da Ecologia

Desde a constatação da Lacuna de Romer, como foi posteriormente batizada em homenagem ao autor (Romer, 1955), nunca houve tantos trabalhos dedicados a desenvolver esse debate como nas últimas décadas (Gráfico 2; COATES *et al.*, 2008; CLACK, 2009, 2012). A lacuna se estende do limite superior do Devoniano ao final do Carbonífero inicial, cerca de 360 a 345 milhões de anos atrás, e corresponde ao escasso registro fóssil de vertebrados que permitiriam elucidar o processo de transição dos vertebrados da água à terra. O registro fóssil disponível a época era limitado e fragmentário, e correspondia principalmente ao *Panderichthys*, um dos sarcopterígeos mais próximos dos tetrápodes, e restos de *Acanthostega* e *Ichthyostega*, que já apresentam formas com características intermediárias entre peixe e tetrápode. Entretanto, cerca de 20 milhões de anos separam o *Panderichthys* de *Acanthostega* e *Ichthyostega*, ou seja, era difícil traçar em qual ordem as adaptações evolutivas surgiram e conseqüentemente como ocorreu a ocupação da terra pelos tetrápodes. Após o intervalo da Lacuna de Romer, no Carbonífero, os tetrápodes observáveis no registro fóssil não contribuíam com a resolução deste problema, uma vez que suas formas já eram adaptadas a locomoção terrestre.

Os fósseis do Devoniano descobertos nas últimas décadas, como o *Tiktaalik roseae* (DAESCHLER *et al.*, 2006) e o *Ventastega curonica* (AHLBERG *et al.*, 2008), trouxeram novas informações para compreensão da evolução dos tetrápodes. Um dos pontos comumente destacados nesses dois fósseis é a anatomia dos membros anteriores, a articulação entre os ossos da cintura escapular, assim como o surgimento do pescoço. Esses organismos provavelmente já eram capazes de se deslocar para fora d'água e de alguma maneira usufruir dos recursos disponíveis no ambiente marginal (MOLNAR *et al.*, 2021). Ademais, esses fósseis evidenciam as adaptações cranianas que ocorreram ainda no início da transição peixe-tetrápode, sendo inclusive anteriores a evolução das nadadeiras em membros (RAWSON *et al.*, 2022). Entretanto, um debate pouco desenvolvido na literatura é quais são os determinantes ambientais, bióticos e abióticos, que determinaram a fixação desse fenótipo. Tão comumente presente na história evolutiva dos vertebrados, a evolução de grupos filogeneticamente distantes por vezes converge em homoplasias em função

de pressões seletivas similares e, a partir dessas semelhanças, é possível elucidar certas correlações que geram tais convergências evolutivas.

Um exemplo de abordagem atualista que pode ser obtido a partir da leitura de diferentes artigos da revisão é relacionar as inovações evolutivas com o contexto ecológico no processo de “saída das águas” de peixes atuais com a transição peixe-tetrápode. Fatores bióticos do ambiente aquático (competição, predação, parasitismo *etc.*) em conjunto com fatores abióticos (concentração de O₂, temperatura, salinidade, acidez *etc.*) podem gerar pressões seletivas que tornem a terrestrialidade mais adaptativa (SAYER & DAVENPORT, 1991; STANDEN *et al.*, 2014; MAI *et al.*, 2019). Uma vez fora d’água, diferenças entre as pressões seletivas do ambiente aquático e terrestre favorecem uma crescente terrestrialidade em espécies que usem ambos os ambientes, como é o caso dos saltadores-do-lodo, peixes do gênero *Periophthalmus* (TURKO *et al.*, 2021; QUIGLEY *et al.*, 2022). Esse processo guarda algumas semelhanças com o que foi recentemente observado na linhagem de sarcopterígeos que evoluiu em formas tetrápodes, uma vez que se constatou maiores taxas de evolução morfológica entre eles quando comparado aos demais sarcopterígeos do período (CLACK, 2015; SIMÕES & PIERCE, 2021). Essa pressão seletiva que ocorreu com os Tetrapodomorpha segue ocorrendo com peixes atuais, guardadas as devidas proporções, o que ilustra uma oportunidade profícua para aplicação do atualismo em termos ecológicos.

Outra forma de elaborar a discussão pode ser feita ao questionar-se qual o contexto ecológico que dialogaria com os resultados. Para exemplificar, é crível pensar que ao progressivamente se tornarem capazes de utilizar o ambiente marginal em busca de presas, uma vez que todos os tetrapodomorfos eram predadores, esses animais selecionaram as presas com maior capacidade de fuga. Em contrapartida, isso causou a seleção de tetrapodomorfos mais eficazes em capturar essa nova geração de presas, seja do favorecimento dos sentidos fora d’água (MACLVER *et al.*, 2017; CLEMENT *et al.*, 2021; CAPSHAW *et al.*, 2022), seja do aumento da força dos membros anteriores para se locomover e projetar o corpo mais rapidamente durante o bote (MOLNAR *et al.*, 2020, 2021; KAWANO & BLOB, 2022). Este raciocínio é uma aplicação simples de uma relação presa-predador como um dos possíveis promotores para a evolução. Tendo em vista que se trata da discussão a nível apenas de predação, a partir de apenas algumas evidências (como as supracitadas) é possível conjecturar sobre o processo como um todo.

2.3.4 Atualismo das Salamandras

A revisão sistemática também evidenciou outra forma de aplicação conjunta do princípio do atualismo, através da relação entre a metamorfose das salamandras e a transição peixe-tetrápode para além do paralelismo, ou teoria da recapitulação — uma ideia refutada de que os estágios ontogenéticos dos animais recapitulam a evolução do grupo. Uma série de processos que tanto no registro fóssil (SCHOCH, 2002a, 2002b) quanto nas salamandras atuais permite compreender aspectos que só recentemente vêm sendo explorados sobre a origem dos tetrápodes, como a fisiologia (ALIBARDI, 2018) e a evolução (FABRE *et al.*, 2020). As salamandras e os peixes sarcopterígeos atuais não preservam tão somente semelhanças ontogenéticas e morfológicas entre si (FRITZSCH, 1990; GRAHAM & LEE, 2004; CLEMENT *et al.*, 2021), como também com diversos anfíbios fósseis (SCHOCH, 2006; Schoch & Fröbisch, 2006). A metamorfose, que abrangia diversos anfíbios do Carbonífero, provavelmente surgiu a partir da condensação da ontogenia, ou seja, caracteres que antes amadureciam subsequentemente passaram a amadurecer simultaneamente (SCHOCH, 2002b). Se atribui esse processo a seleção natural que sofreram, pois com o adensamento das comunidades costeiras e diminuição da oferta de recursos, era vantajoso que os indivíduos amadurecessem rapidamente (BENTON, 2015). Esse processo culminou com o surgimento de uma etapa crítica do desenvolvimento, a metamorfose, separando dois estágios de vida distintos, a larva estritamente aquática e o adulto capaz de transitar no ambiente terrestre.

A metamorfose é um carácter sujeito a seleção natural como qualquer outro, mas a expressão dele ao longo da evolução da linhagem das salamandras possui algumas particularidades. A metamorfose por vezes deu lugar a outras formas de ontogenia, como a pedomorfose (*e.g.* *Ambystoma mexicanum*), a viviparidade e o desenvolvimento direto (*e.g.* *Plethodon cinereus*). O mais curioso é que a metamorfose também pode ressurgir ao longo da história evolutiva de uma espécie que a perdeu, assim como mudar radicalmente de uma ontogenia voltada para o ambiente aquático para o terrestre (BONETT *et al.*, 2013). A seleção de uma estratégia de desenvolvimento em detrimento de outra ocorre em função de certas variáveis ambientais, como a vida em cavernas e aridez em ambientes terrestres, que favorecem a pedomorfose, ou a anoxia em ambientes aquáticos, que favorece o

desenvolvimento direto (BONETT *et al.*, 2013). Desta forma a metamorfose é um dilema pertinente cuja resposta, seja a permanência, seja a mudança, é dada pela seleção natural em função das condições bióticas e abióticas que a espécie está submetida. Este processo, por sua vez, possui semelhanças ao que ocorreu com os Tetrapodomorpha. A anoxia dos ambientes aquáticos durante o Devoniano é uma das pressões seletivas atribuídas à terrestrialização dos vertebrados (LONG & GORDON, 2004). Desta forma, compreender a evolução da metamorfose em salamandras pode corroborar na elucidação de certas contingências evolutivas semelhantes que ocorreram com os Tetrapodomorpha. A ferramenta que é chave para correlacionar esses processos de forma adequada é a Ecologia e suas interfaces com outras áreas, como a Paleoecologia. Ainda que subutilizada, a Ecologia é uma importante faceta do processo evolutivo, especialmente ao avaliar a evolução no tempo profundo, pois proporciona respostas que a anatomia ou fisiologia isoladamente teriam dificuldade de produzir, como elucidar o contexto ambiental ou paleoambiental em que os caracteres de um dado táxon são fixados.

3 DESCRIÇÃO ANATÔMICA

3.1 Espécimes

Foram utilizadas neste estudo nove espécimes de Caudata depositados na Coleção de Anfíbios do *Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, França (MNHN) e na Coleção de Herpetologia do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP). A série ontogenética de *Salamandra salamandra* (salamandra) foi obtida em uma viagem realizada ao MNHN previamente ao período de início do mestrado. Os espécimes de salamandras obtidos no MZUSP (*Ambystoma mexicanum*, *Plethodon cinereus* e *S. salamandra*) foram selecionados durante uma viagem à instituição, fomentado pela verba PROEX/CAPES (Projeto no 0754/2020) e pelo edital E_40/2021 – Apoio Ao Jovem Pesquisador Fluminense sem Vínculo em ICTS do Estado do RJ – 2021 (Referência do Processo E-26/210.369/2022). Nenhum espécime foi coletado ou sacrificado para a execução desta dissertação, todos os espécimes utilizados nesta dissertação estão permanentemente depositados em coleções de instituições públicas.

A série ontogenética de *S. salamandra* é composta por: uma larva pequena (MNHN 1978.636 sp1); uma larva (MNHN 1978.636 sp2); uma larva em metamorfose (MNHN 1978.542); um juvenil pequeno (MNHN 1978.7177); dois juvenis (MNHN 1962.1004; e MZUSP 72673); e um adulto (MZUSP 135114). A série ontogenética compreende diferentes estágios da metamorfose do táxon, a classificação dos estágios segue as definições da Coleção de Anfíbios do MNHN. Além destes, dois espécimes de *P. cinereus* foram considerados para esse trabalho: uma larva (MZUSP 5086) e um adulto (MZUSP 5580); entretanto o espécime larval de *P. cinereus* mostrou deformações internas no crânio, provavelmente fruto da desmineralização dos ossos, e foi posteriormente desconsiderado para o estudo. Um espécime de *A. mexicanum* juvenil (MZUSP 77613) também foi incluído no trabalho, pois além dessa espécie de salamandra ser pedomórfica, ela possui uma ampla literatura a seu respeito dado sua importância como modelo em diferentes campos de pesquisa.

Figura 1 – Prancha com fotografia dos espécimes do MNHN e MZUSP



Legenda: Fotografias dos espécimes de *S. salamandra* em estágio (a) larval pequeno, (b) larval, (c) larval em metamorfose, (d) juvenil pequeno, (e) juvenil, (f) juvenil e (g) adulto, além de (h) *Ambystoma mexicanum* e (i) *Plethodon cinereus*.

Fonte: O Autor (2023).

3.2 Metodologia

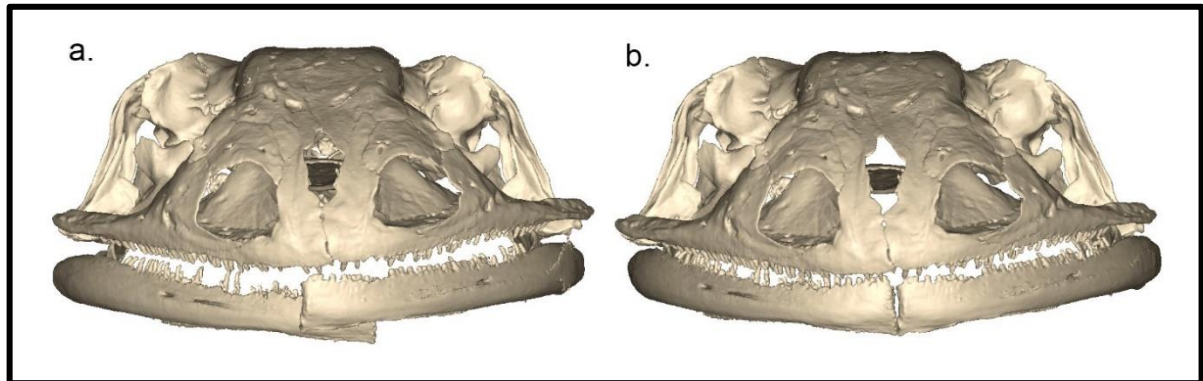
Para esse trabalho foram feitas microtomografias de raios-X, técnica não destrutiva e não invasiva para o estudo anatômico dos exemplares. A utilização dessa técnica foi essencial também para a execução da primeira parte do projeto durante a pandemia de COVID-19, já que permite o estudo virtual do material, sem o deslocamento físico dos pesquisadores.

Foram realizadas microtomografias de contraste de fase para o estudo da anatomia e histologia dos espécimes em escala micrométrica. Microtomografias de contraste de fase são obtidas apenas em fontes síncrotron e foram feitas no *Synchrotron SOLEIL* (Saint-Aubin, France). O imageamento utilizou feixes monocromáticos com energia de 25 keV. Uma série de aquisições com movimento vertical dos espécimes para ampliar verticalmente o campo de visão e tomografar por inteiro (ou o máximo possível) do indivíduo. Para o escaneamento dos espécimes, foi utilizado a configuração de um campo de visão de $\sim 12,6 \times 3,3 \text{ mm}^2$ (magnificação de 1 $\times$) resultando em um pixel projetado de $6,17 \text{ }\mu\text{m}$, e uma distância de propagação de 500 mm. Os volumes foram reconstruídos a partir de radiografias (verticais) combinadas usando o programa PyHST2 (Mirone et al., 2014), com um algoritmo de recuperação de fase Paganin (Paganin et al., 2002). Os maiores volumes resultantes (de 70 Gb à 1,2 Tb) foram reduzidos (crop, rescale 8-bit, binning) para facilitar o processamento de dados 3D. As tomografias dos espécimes do MZUSP foram realizadas em um microtomógrafo Phoenix v|tome|x m microfocus, General Electric Company no Laboratório Multiusuário de Processamento de Imagens de Microtomografia Computadorizada de Alta Resolução do MZUSP (São Paulo, Brasil), com energia de 55 KeV e resolução de $17,50 \times 12 \text{ cm}^2$. A reconstrução dos volumes foi realizada no programa Phoenix datos|x 2 reconstruction (GE Sensing and Inspection Technologies GmbH). Para maiores detalhes a respeito das microtomografias realizadas por luz síncrotron, consultar Cupello et al. 2022.

A reconstrução tridimensional e segmentação dos espécimes já previamente tomografados foram realizados com a utilização do programa MIMICS Innovation Suite 22.0 e 25.0 (Materialise), presente no Laboratório de Ictiologia Tempo e Espaço da UERJ. Estes precisaram de detalhamento extra, para selecionar estruturas de interesse, corrigir artefatos gerados pelo programa e retificar imperfeições dos espécimes. O desalinhamento entre mandíbulas superior e inferior do espécime MZUSP 72673 foi realizado no programa Materialise-3-Matic e posteriormente reexportado para o MIMICS Innovation Suite. O espécime MZUSP 72673 apresentava um deslocamento dos arcos mandibulares inferiores em relação aos superiores (Figura 2a), provavelmente fruto da desmineralização dos ossos, mas puderam ser utilizadas no estudo após ajustes com o programa Materialise-3-Matic onde as mandíbulas foram devidamente realinhadas (Figura 2b). Para a descrição da anatomia

craniana de Urodela (Figuras 3 e 4), segui as nomenclaturas anatômicas de CLEMEN & GREVEN (1994), BUCKLEY *et al.* (2009) e BON *et al.* (2020).

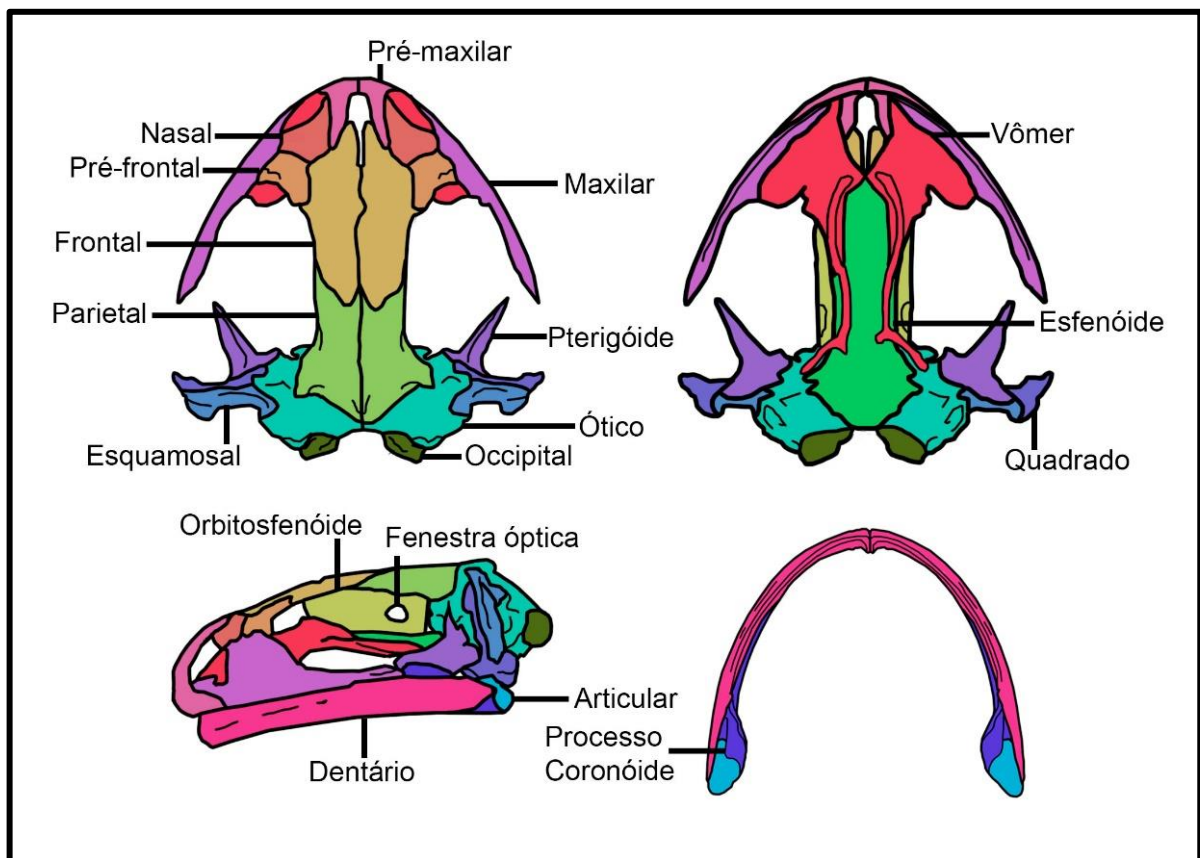
Figura 2 – Prancha do espécime MZUSP 72673 antes e após o realinhamento



Legenda: Vistas frontais do espécime MZUSP 72673 (a) original e (b) modificado no programa Materialise-3-Matic.

Fonte: O Autor (2023).

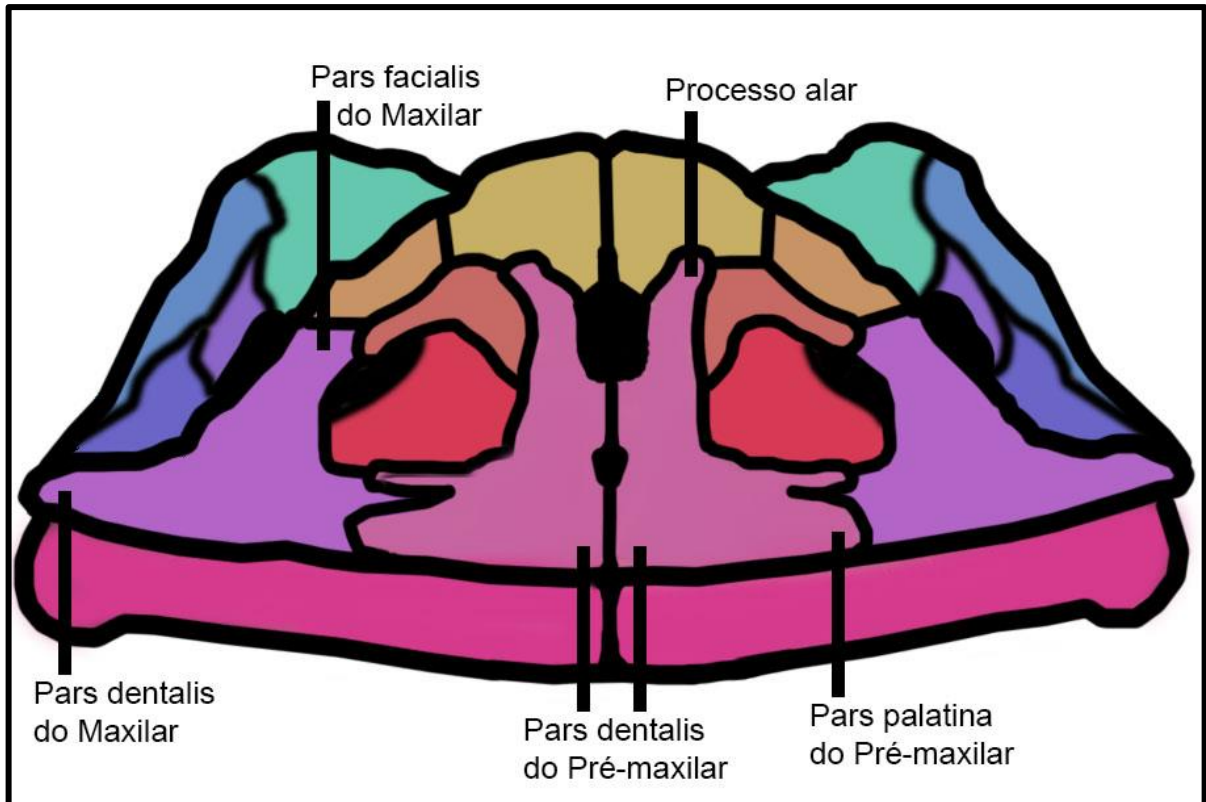
Figura 3 – Ilustração e nomenclatura das estruturas ósseas do crânio de Salamandra



Nota: Baseado na anatomia craniana de *S. salamandra* adulto (MZUSP 135114).

Fonte: O Autor (2023).

Figura 4 – Ilustração e nomenclatura dos processos dos Pré-maxilares e Maxilares



Nota: Baseado na anatomia craniana de *S. salamandra* adulto (MZUSP 135114).
 Fonte: O Autor (2023).

3.3 Resultados

3.3.1 *S. salamandra* – larva pequena (MNHN 1978.636 sp.1)

Rostro. O par de nasais ainda não está mineralizado neste estágio, enquanto os pré-frontais são ossos peniformes menos mineralizados que estágios mais desenvolvidos (e.g. MNHN 1978.542). Os frontais formam um contato anteriormente com os ossos da mandíbula superior, pré-frontal e pré-maxilar, e se estendem posteriormente até o contato com os parietais. Neste estágio, a região de contato entre o par de frontais não está mineralizada dorsalmente, o mesmo ocorre entre o par de parietais. A fontanela, entre os frontais e parietais, se estende antero-posteriormente de forma sinuosa, mais estreita posteriormente e alargando posteriormente. Na vista lateral do crânio, os orbitosfenóides são apenas um pequeno osso quadrangular que se projeta

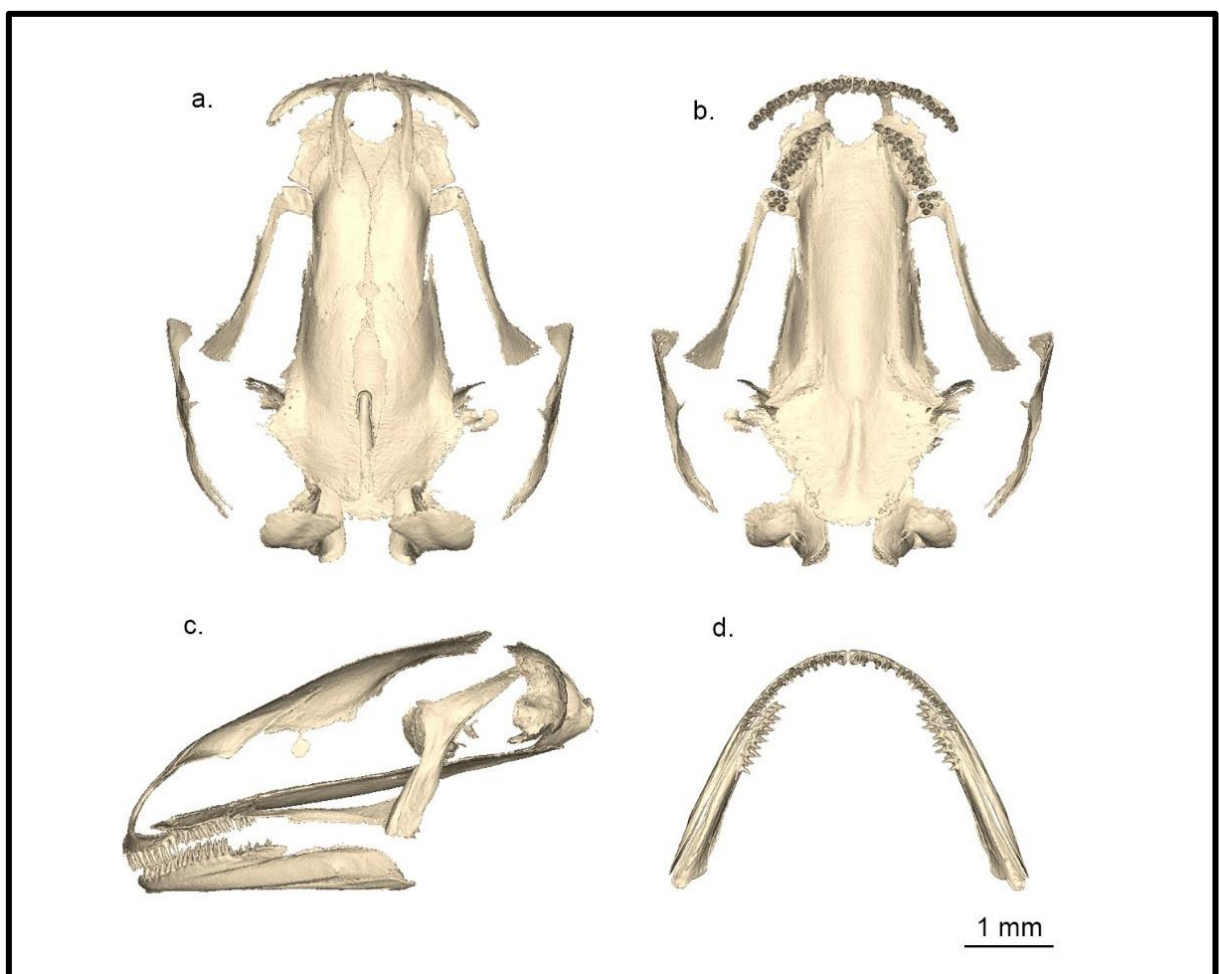
dos parietais lateralmente, sem qualquer contato com os frontais, esfenóide e vômeres. Os parietais são retangulares e apresentam dois processos. Um anterolateral curvado para o interior da órbita e outro posteromedial ligeiramente vertical. Eles se estendem posteriormente sem formar um contato com os demais ossos posteroventralmente, como os ossos próticos e ótico-occipitais. O esfenóide preenche quase totalmente a região do palato superior, sendo mais estreito anteriormente e alargando posteriormente.

Neurocrânio. O par de ossos próticos é parcamente mineralizado, sem uma forma claramente definida. Na porção mais posterior do crânio, os occipitais também são pouco mineralizados, sem qualquer ossificação com os demais ossos do entorno. Os esquamosais são ossos alongados, que junto as quadrados, se dispõem em forma de F projetados anteriormente. Os pterigoides são ossos falciformes alongados que se projetam anteromedialmente, até o contato com os vômeres anteriormente, ainda que muito reduzidos e pouco mineralizados neste estágio (similar a MNHN 1978.542).

Mandíbulas. A mandíbula superior forma um arco mais obtuso quando comparado a estágios mais desenvolvidos (e.g. MNHN 1978.542). Os *pars dentalis* dos pré-maxilares não formam a sínfise no ápice do rostro e o *pars dentalis* sobrepõem-se sutilmente aos maxilares lateralmente. Os processos alares dos pré-maxilares se projetam posteriormente sobre os frontais, mantendo a largura e afinando na extremidade posterior. Os maxilares superiores são ossos semicirculares que se projetam dorsalmente sem ossificar junto aos pré-maxilares. O *pars dentalis* dos maxilares ainda é estreito e curto, enquanto o *pars palatina* é pouco pronunciado, quando comparados a estágios mais desenvolvidos (e.g. MNHN 1978.542), já o *pars facialis* ainda não está formado. A mandíbula inferior é composta pelos ossos dentário, mandibular, articular, pré-articular e cartilagem de Meckel, todos pares e sem ornamentações. A mandíbula forma um único arco mineralizado e com formato sinuoso na porção frontal (dentário), estreito anteriormente e alargado posteriormente. Os dentários estão separados anteriormente, sem formar a sínfise mandibular e se alongam posteriormente, até entrar em contato o pré-articular, de onde se projeta o processo coronoide. O mandibular compõe a margem externa do arco, oposto ao dentário, até entrar em contato posteriormente com o osso articular. As cartilagens de Meckel estão nas extremidades posteriores do arco, entre o articular e o pré-articular.

Dentição. Apresentam dentição pleurodonte, cônica e orientada para cavidade bucal. A dentição neste estágio do desenvolvimento se distribui como uma fileira única de dentes alinhados sob os ossos pré-maxilar e maxilar, uma placa de dentes fixados aos vômeres ainda que os ossos estejam pouco mineralizados, na porção anterior dos pterigoides, na margem interna da mandíbula sobre os dentário e sobre o par de espleniais formando placas dentárias — presente apenas nos estágios larvais.

Figura 5 – Prancha do crânio de MNHN 1978.636 sp.1



Legenda: Vistas (a) dorsal, (b) ventral e (c) lateral do crânio e (d) vista dorsal do arco mandibular de *S. salamandra* em estágio larval pequeno (MNHN 1978.636 sp.1).

Fonte: O Autor (2023).

3.3.2 *S. salamandra* – larva (MNHN 1978.636 sp.2)

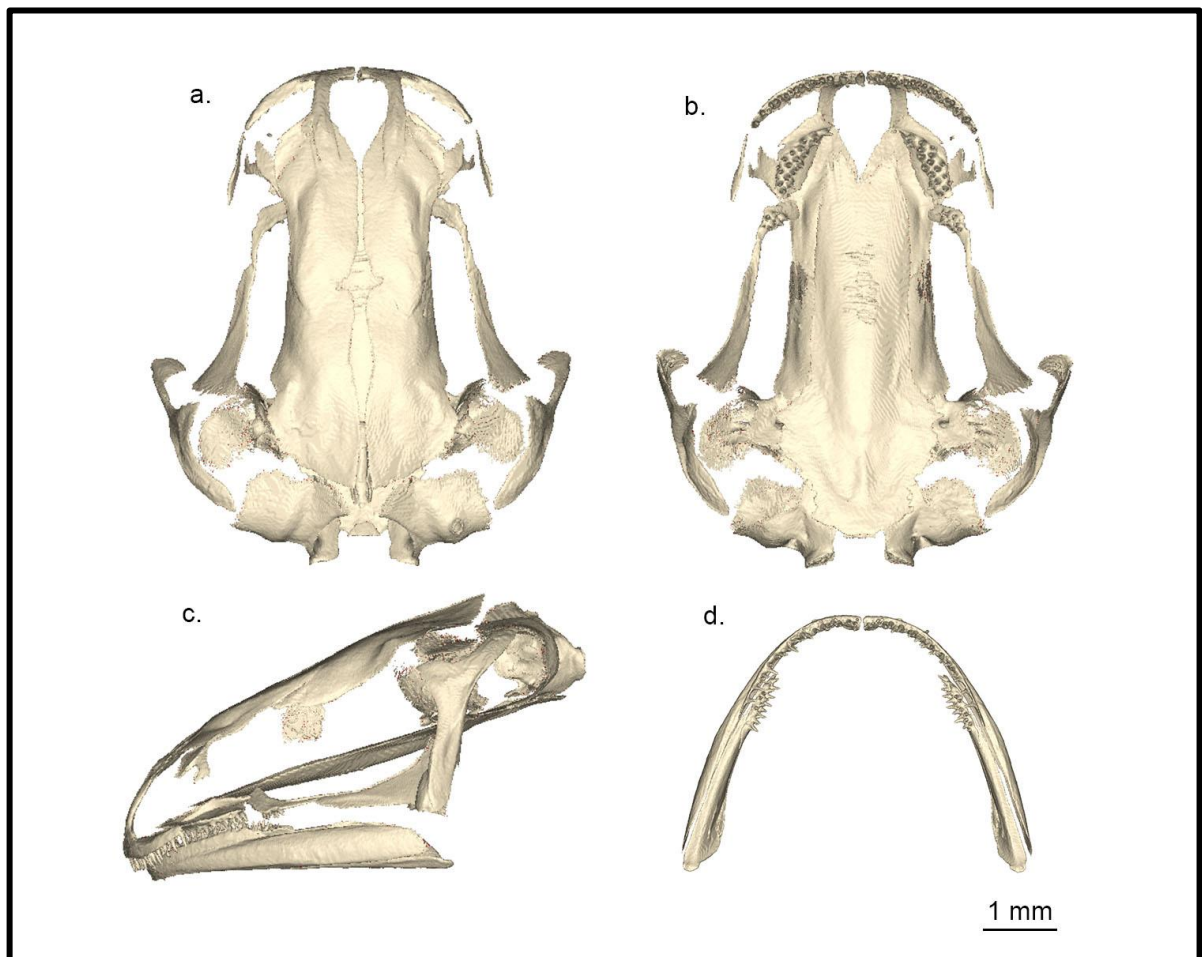
Rostro. Nesse estágio não houve nenhuma modificação ontogenética.

Neurocrânio. Neste estágio, os próticos e os ótico-occipitais que são mais mineralizados comparativamente, ainda que sigam pouco mineralizados quando comparadas a estágios mais desenvolvidos e sem forma claramente definida.

Mandíbulas. Apesar das semelhanças com o espécime MNHN 1978.636 sp.1, o *pars dentalis* dos maxilares que são pouco mais pronunciados e retangular.

Dentição. Nesse estágio não houve nenhuma modificação ontogenética.

Figura 6 – Prancha do crânio de MNHN 1978.636 sp.2



Legenda: Vistas (a) dorsal, (b) ventral e (c) lateral do crânio e (d) vista dorsal do arco mandibular de *S. salamandra* em estágio larval (MNHN 1978.636 sp.2).

Fonte: O Autor (2023).

3.3.3 *S. salamandra* – larva em metamorfose (MNHN 1978.542)

Rostro. Os nasais formam um contato sutil com os maxilares dado a baixa mineralização próximo a sínfise entre os ossos. Os nasais também se suturam aos lacrimais lateralmente e aos pré-frontais posteriormente, ainda que pouco desenvolvidos. Os frontais formam um contato com os ossos pré-frontal e pré-maxilar e se estendem até o contato com os parietais dorsalmente. A fontanela é estreita, sendo quase ausente e ossificada entre os frontais e parietais. Na vista lateral do crânio, os orbitosfenóides são bem mineralizados posteriormente, se ligando ao parietal, mas a fenestra óptica é parcamente mineralizada assim como o contato com o frontal. O mesmo ocorre na região ventral, sem sequer ossificar junto aos vômeres anteriormente e aos esfenoide posteriormente. Os parietais entram nas órbitas lateralmente, se sobrepondo osótico-occipital posteriormente. Assim como MNHN 1978.636 sp.1, o palato superior é formado majoritariamente pelo esfenóide, que se alonga posteriormente dos occipitais e próticos, e os vômeres anteriormente. Os vômeres margeiam anteriormente o esfenóide sem uma forma claramente definida, formando as coanas mesmo que a região esteja ainda pouco ossificada.

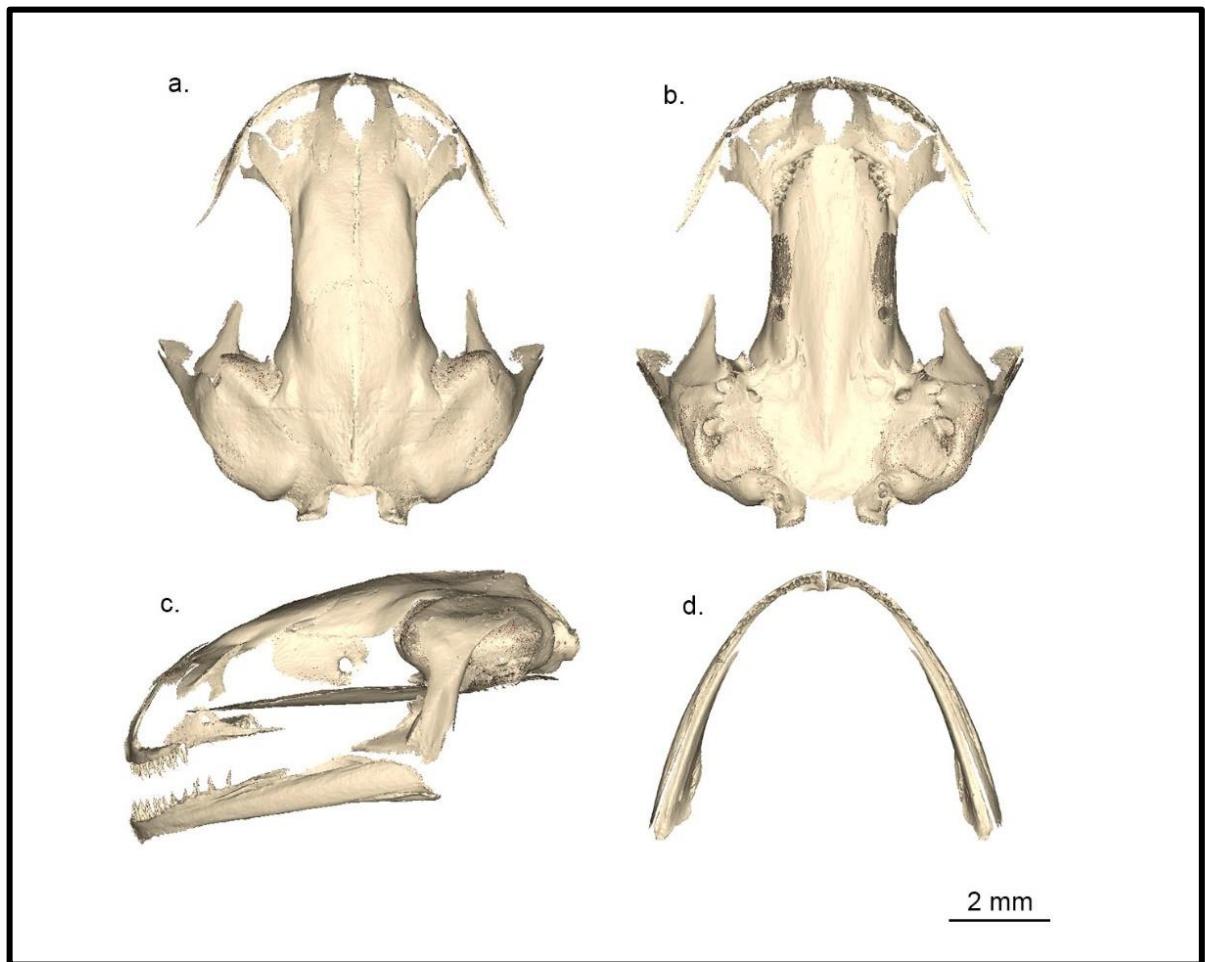
Neurocrânio. Os ossos do neurocrânio mantêm as posições relativas de MNHN 1978.636 sp.2, exceto pelos pterigoides, que estão menos mineralizados nas regiões anteriores e passam a se projetar mais paralelamente ao plano medial. A região como um todo é mais ossificada que MNHN 1978.636 sp.2, apesar dos contatos entre os ossos estarem plenamente mineralizados. Os ossos esquamosais e quadrado se projetam anteriormente com uma leve inclinação em relação ao plano medial. Ambos são poucos mineralizados próximos aos parietais e opérculos, de onde se projetam os côndilos occipitais. Osótico-occipitais, pouco mineralizados anteroventralmente, estão fusionados posteriormente e mais mineralizados ao redor do forame magno.

Mandíbulas. Apesar das semelhanças com ao estágio anterior, há diferenças quanto sínfise entre os pré-maxilares no ápice do rostro. Os processos alares dos pré-maxilares possuem um formato retangular e se projetam dorsalmente até o contato com os pré-frontais e os nasais, estes agora mineralizados. Os maxilares ainda que

pouco mineralizados, apresentam agora os *pars dentalis* projetando-se dorsalmente e os *pars palatina* projetando-se ventralmente.

Dentição. Ainda que a dentição seja semelhante a MNHN 1978.636 sp.1, esta etapa é marcada pela ausência das placas dentárias dos espleniais e dos dentes na região anterior dos pterigoides.

Figura 7 – Prancha do crânio de MNHN 1978.542

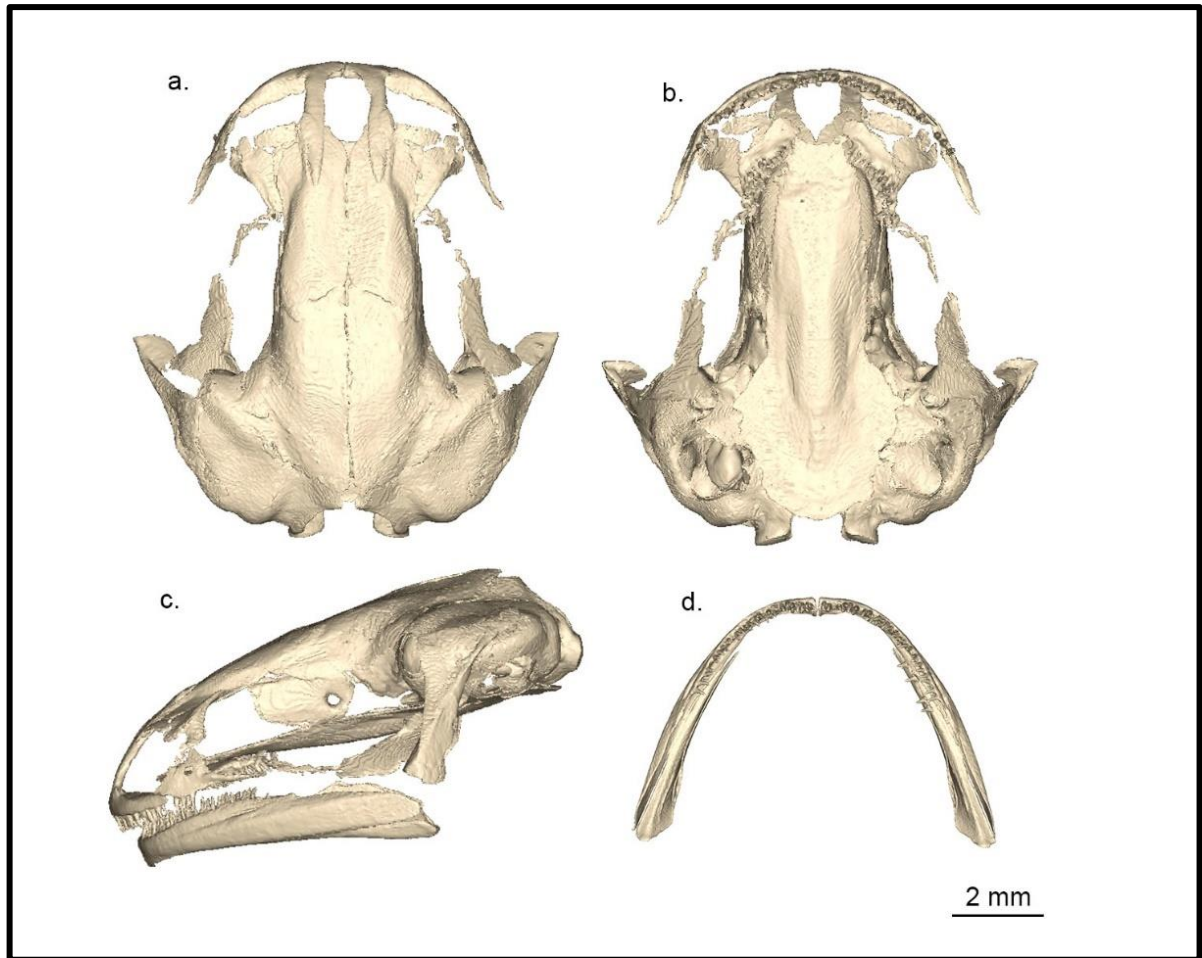


Legenda: Vistas (a) dorsal, (b) ventral e (c) lateral do crânio e (d) vista dorsal do arco mandibular de *S. salamandra* em estágio larval em metamorfose (MNHN 1978.542).

Fonte: O Autor (2023).

3.3.4 *S. salamandra* – juvenil pequeno (MNHN 1988.7177)

Figura 8 – Prancha do crânio de MNHN 1988.7177



Legenda: Vistas (a) dorsal, (b) ventral e (c) lateral do crânio e (d) vista dorsal do arco mandibular de *S. salamandra* em estágio juvenil pequeno (MNHN 1988.7177).

Fonte: O Autor (2023).

Rostro. Foram observadas características semelhantes às descritas previamente para o espécime MNHN 1978.542, exceto apenas pelos orbitosfenóides que estão mais ossificados, fechando as fenestras ópticas e suturados no esfenóide. Os vômeres diferem por apresentar duas fileiras de dentes sinuosas e alongadas e opostas ventralmente.

Neurocrânio. Ainda que as características observadas sejam semelhantes as descritas para o espécime MNHN 1978.542, vale destacar que a mineralização dos ossos na região é ligeiramente mais consistente, apesar de ainda incompleta.

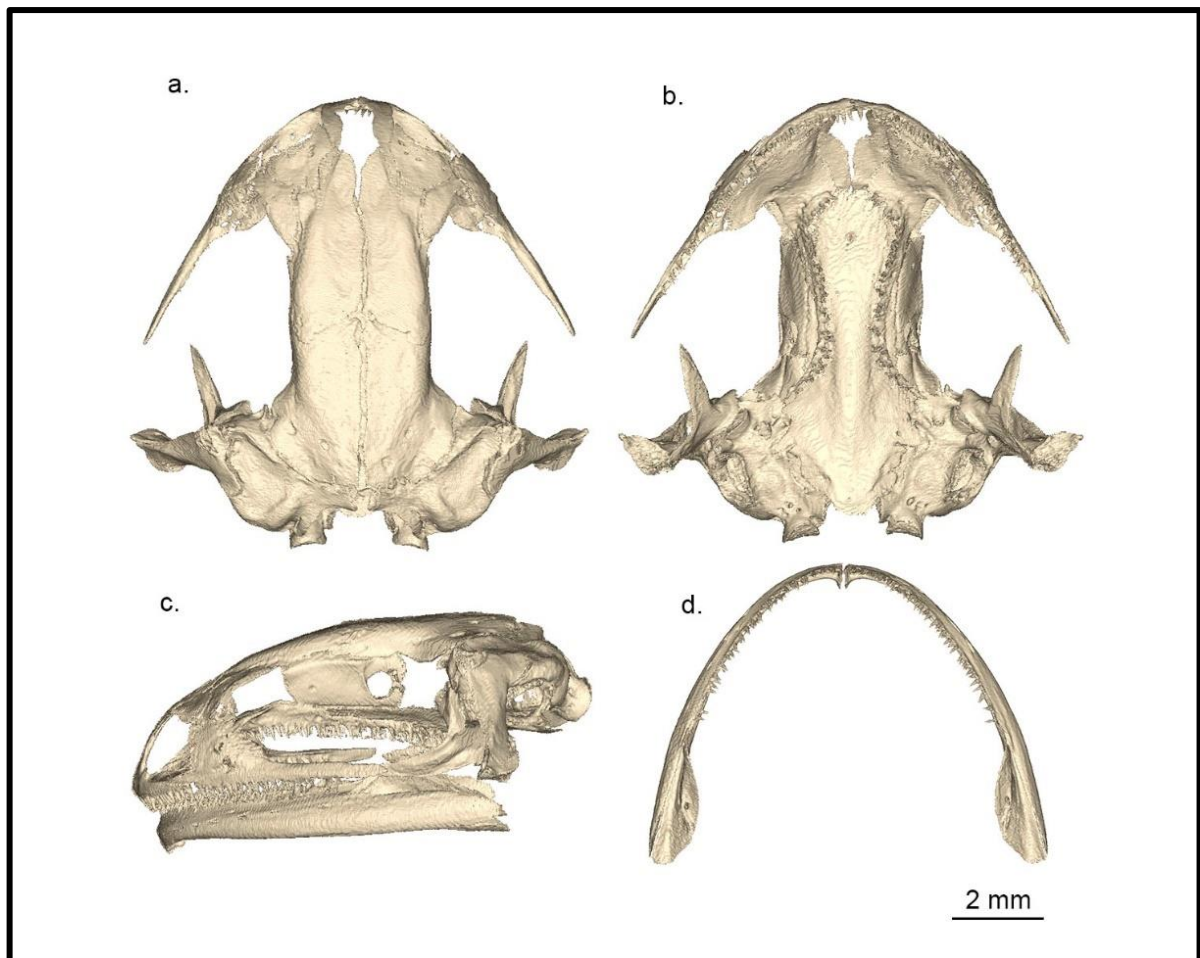
Mandíbulas. Foram observadas características semelhantes as descritas para o espécime MNHN 1978.542 anteriormente. Entretanto, os *pars dentalis* apresentam-se

mais ossificados posterodorsalmente próximos a sutura com lacrimais e nasais, o dentário nesse estágio está mais robusto, apesar de parcialmente ossificado.

Dentição. Nesse estágio não houve nenhuma modificação ontogenética.

3.3.5 *S. salamandra* – juvenil (MNHN 1962.1004)

Figura 9 – Prancha do crânio de MNHN 1962.1004



Legenda: Vistas (a) dorsal, (b) ventral e (c) lateral do crânio e (d) vista dorsal do arco mandibular de *S. salamandra* em estágio juvenil (MNHN 1962.1004).

Fonte: O Autor (2023).

Rostro. Os nasais estão parcialmente suturados aos *pars facialis* dos maxilares e compõe as fossas nasais; posterodorsalmente suturam-se aos pré-frontais e lacrimais. Os nasais também se unem a ossos com forma trapezoidal, os lacrimais e

os pré-frontais, na porção anterior do crânio. Os frontais estão suturados anteriormente aos pré-frontais e posteriormente aos parietais formando o teto craniano. Em vista lateral, os orbitosfenóides estendem-se anteroventralmente formando uma sutura com o esfenóide e vômeres e dorsalmente com frontais e parietais. Os parietais inserem-se nas órbitas lateralmente e se sobrepõem aos ótico-occipitais posteriormente. Nesse estágio o teto craniano ainda não está completamente ossificado sendo observada uma longa e estreita fontanela mediana separando os frontais e parietais. O palato superior é formado pelo esfenóide, cuja forma de ampolheta se alonga posteriormente dos occipitais e próticos até os vômeres anteriormente, estes últimos responsáveis por compor o palato superior neste estágio do desenvolvimento. Os vômeres possuem uma forma retangular, suturando anteriormente aos pré-maxilares e maxilares e os esfenóides e orbitosfenóides posteriormente, compondo a região das coanas.

Neurocrânio. Os ótico-occipitais são um par de ossos sem forma definida que compõe a região posterior do crânio. Eles se estendem do contato dorsal com os parietais, posteriormente formam as laterais da abertura do forâmen magnum e projetam os côndilos occipitais, e ventralmente se ligam a porção posterior do esfenóide. Os ótico-occipitais são suturados lateralmente aos pterigoides e esquamosais. Os pterigoides apresentam uma projeção pontiaguda anteriormente. O par de pterigoides, conjuntamente com os esquamosais e quadrados, compõe a face lateral do neurocrânio. Os esquamosais são um par de ossos em forma de L, medialmente suturados aos ótico-occipitais e projetados lateralmente, formando uma sutura com os quadrados. Nesta região, entre os quadrados e os articulares, forma-se a articulação da mandíbula inferior com o crânio.

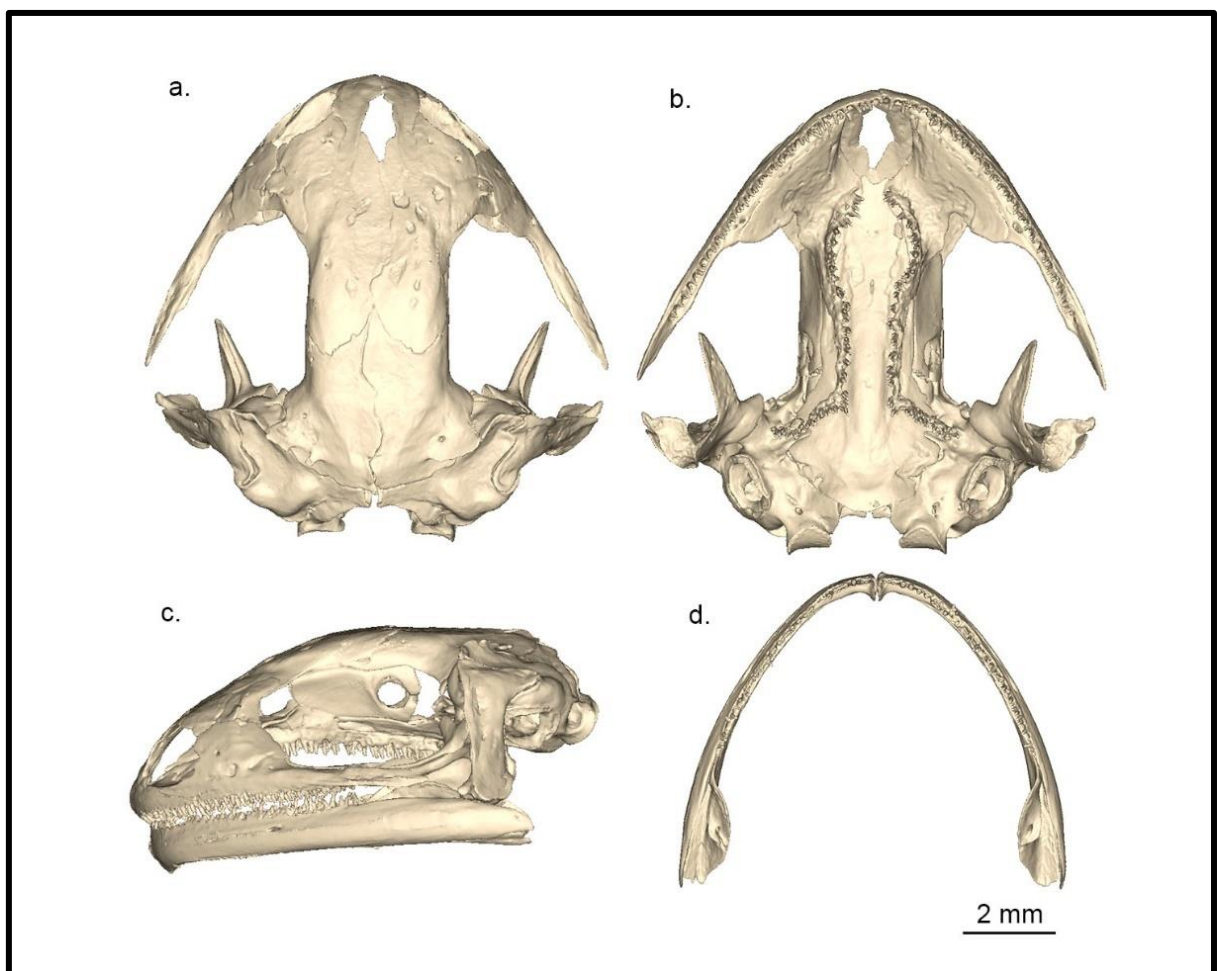
Mandíbulas. Na mandíbula superior, os *pars dentalis* dos pré-maxilares formam a sínfise no ápice do rostro, e seus *pars palatina* sobrepondo lateralmente os maxilares, formando juntos a mandíbula superior. Os processos alares dos pré-maxilares projetam dorsalmente até suturarem com os nasais e os pré-frontais. A mandíbula inferior forma um arco único mineralizado e alongado que mantém a espessura ao longo de toda a sua extensão. Os dentários são suturados em suas extremidades anteriores formando a sínfise mandibular e alongam-se posteriormente, até suturarem com os pré-articulares, de onde se projeta os processos coronóides. O mandibular

compõe a margem externa do arco, oposto ao dentário, até entrar em contato posteriormente com o osso articular. As cartilagens de Meckel compõe as extremidades posteriores do arco, presentes entre os ossos articular e pré-articular.

Dentição. Neste estágio, as duas fileiras projetam dentes vomerianos que se projetam dos vômeres já estão mais desenvolvidas, formando um sinuoso S que se estende dos vômeres, contornando as laterais do esfenóide até terminar próximo aoótico-occipitais.

3.3.6 *S. salamandra* – juvenil (MZUSP 72673)

Figura 10 – Prancha do crânio de MZUSP 72673



Legenda: Vistas (a) dorsal, (b) ventral e (c) lateral do crânio e (d) vista dorsal do arco mandibular de *S. salamandra* em estágio juvenil (MZUSP 72673).

Fonte: O Autor (2023).

Rostro. Foram observadas as mesmas características descritas anteriormente para o espécime MNHN 1962.1004. As únicas diferenças evidentes decorrem do amadurecimento e, conseqüentemente, ossificação dos ossos anteriores (nasal e pré-frontal) e do fechamento total da fontanela.

Neurocrânio. Nesse estágio não houve nenhuma modificação ontogenética.

Mandíbulas. Nesse estágio não houve nenhuma modificação ontogenética.

Dentição. Embora apresente de maneira geral as mesmas características que o estágio anterior, nesse estágio as duas fileiras vomerianas já estão mais consolidadas. Tais fileiras estão dispostas em forma S e estendem-se a partir dos vômeres contornando lateralmente os esfenoides e posteriormente até osótico-occipitais.

3.3.7 *S. salamandra* – adulto (MZUSP 135114)

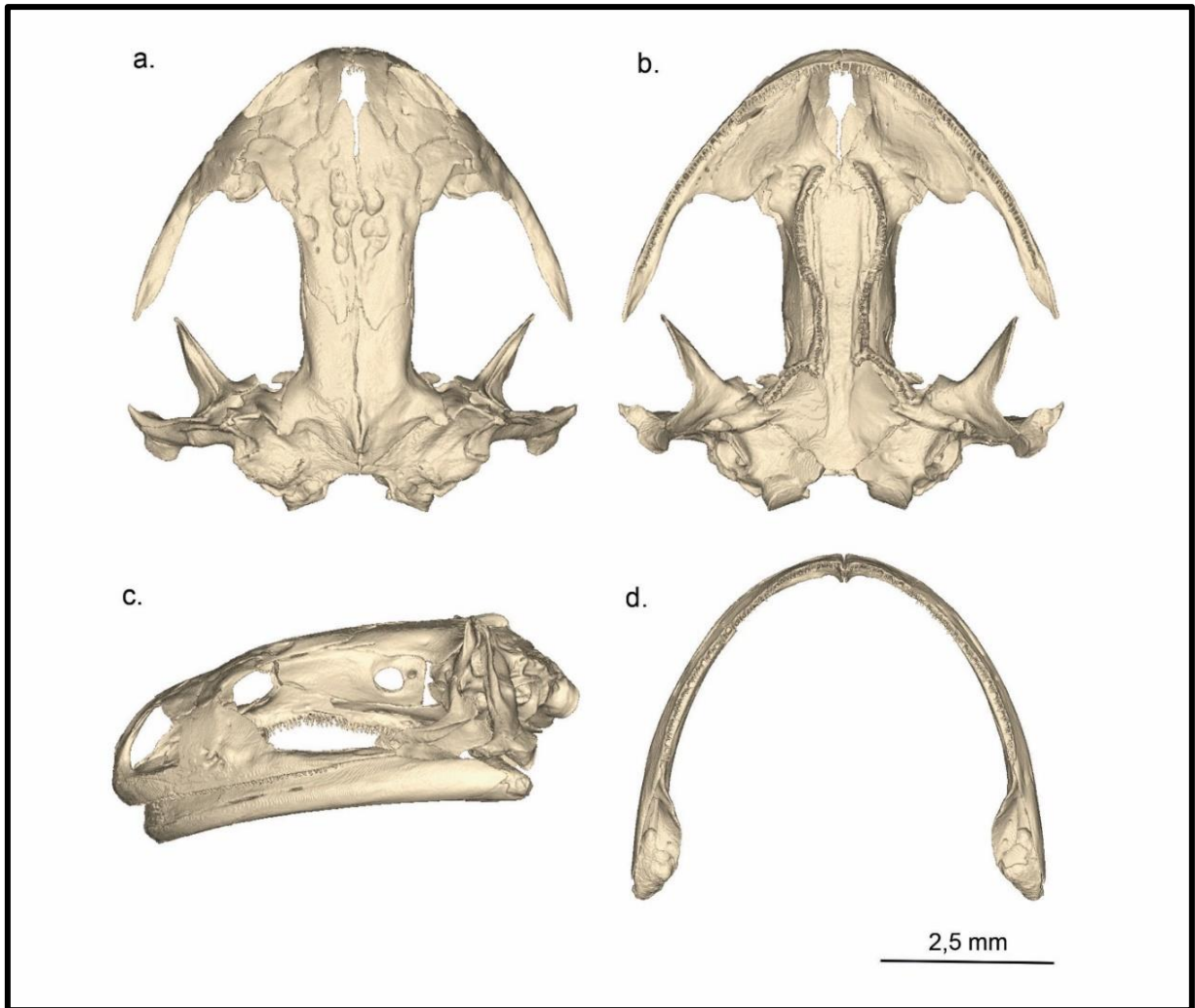
Rostro. Foram observadas as mesmas características descritas anteriormente para o espécime MZUSP 72673. Nesse estágio o crânio apresenta um ganho de comprimento no eixo sagital (13mm) versus o estágio anterior (MZUSP 72673 – 9mm). Provavelmente porque o espécime em questão atinge as dimensões alométricas de um adulto maduro.

Neurocrânio. Nesse estágio não houve nenhuma modificação ontogenética.

Mandíbulas. Nesse estágio não houve nenhuma modificação ontogenética.

Dentição. Nesse estágio não houve nenhuma modificação ontogenética.

Figura 11 – Prancha do crânio de MZUSP 135114



Legenda: Vistas (a) dorsal, (b) ventral e (c) lateral do crânio e (d) vista dorsal do arco mandibular de *S. salamandra* em estágio adulto (MZUSP 135114).

Fonte: O Autor (2023).

3.3.8 *Ambystoma mexicanum* (MZUSP 77613)

Rostro. Os nasais são ossos de formato retangular, que margeiam lateralmente os pré-maxilares e o frontal anteriormente, compondo as fossas nasais. Os pré-frontais são ossos retangulares na região rostral do crânio, ligando os ossos frontais aos maxilares lateralmente, apesar de parcamente ossificado. Os frontais formam um contato com os ossos pré-frontal e pré-maxilar e se estendem até se sobrepor aos parietais dorsalmente. Na vista lateral do crânio, em contato apenas com o parietal dorsalmente, os orbitosfenóides são ossos alongados que se prolongam até o contato

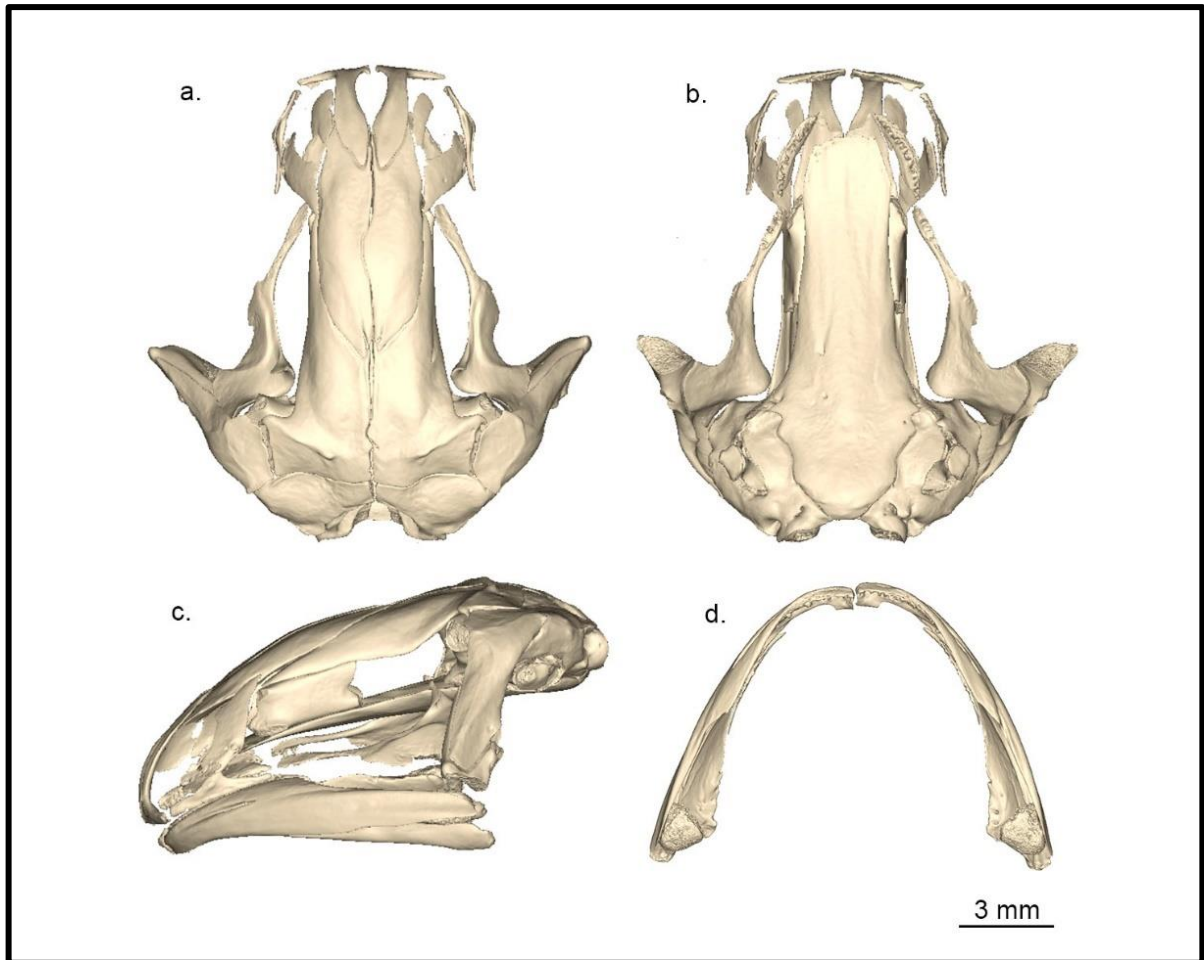
com o esfenóide e vômeres ventralmente, sem apresentar a fenestra óptica. Os parietais entram nas órbitas lateralmente, se sobrepondo aosótico-occipital e em contato com o esquamosal posteriormente. O palato superior é formado pelo esfenóide, que se alonga posteriormente até osóticos. Os vômeres são ossos longos e estreitos localizados anteriormente, de onde se projetam dentes vomerianos. Os vômeres estão isolados e pouco ossificados com quaisquer outros ossos neste estágio ontogenético.

Neurocrânio. Os esquamosais são ossos projetados lateralmente que se encontram com os quadrados e os pterigoides, ossos estes que se projetam de forma sinuosa anteriormente. Os ossos esquamosais tangenciam o parietal e esquamosal dorsalmente, e se projetam medialmente até formar o contato com osóticos. Estes, por sua vez, estão fusionados aos occipitais formando o entorno do forame magno.

Mandíbulas. Na mandíbula superior, os *pars dentalis* dos pré-maxilares também não estão conectados no ápice do rosto, como é comum a indivíduos maduros desta espécie. Estes se projetam dorsalmente dos parietais, mas sem efetivamente estar em contato com os nasais. Os pré-maxilares e maxilares não estão ligados um ao outro. Os maxilares são reduzidos a cerca de 1/3 quando comparado à MZUSP 135114, possuindo uma forma semelhante à MNHN 1988.7177. A mandíbula inferior forma um único arco alongado que quase mantém a espessura ao longo de toda a sua extensão, sendo mais estreita na porção dianteira da estrutura, onde ainda não há sínfise entre os dentários. Os dentários se alongam internamente, até entrar em contato o pré-articular, de onde se projeta o processo coronóide. O mandibular compõe a margem externa do arco, oposto ao dentário, até entrar em contato posteriormente com o osso articular. A cartilagem de Meckel está nas extremidades do arco, entre articular e pré-articular.

Dentição. Apresentam uma dentição pleurodonte, com dentes finos e cilíndricos, situados na margem interna da mandíbula em um sulco contínuo sob o osso dentário, situados próximo ao osso mandibular.

Figura 12 – Prancha do crânio de MZUSP 77613



Legenda: Vistas (a) dorsal, (b) ventral e (c) lateral do crânio e (d) vista dorsal do arco mandibular de *A. mexicanum* (MZUSP 77613).

Fonte: O Autor (2023).

3.3.9 *Plethodon cinereus* (MZUSP 5580)

Rostro. O par de nasais são ossos de formato triangular e curvados, que medialmente suturam no processo alar do pré-maxilar e lateralmente os pré-frontal e frontal. Os pré-maxilares são ossos em forma de pena que junto ao *pars faciales* dos maxilares e frontal formam a região anterior das órbitas oculares. Os frontais são ossos longos e sinuosos que se estendem antero-posteriormente; posterolateralmente, os frontais são suturados aos parietais, enquanto ventralmente são separados por uma fontanela craniana. Tal fontanela é estreita entre os frontais, nos quais se projeta transversalmente no eixo medial, e mais larga entre os parietais. Os parietais são

ossos com um formato retangular, a exceção das arestas latero-posteriores projetadas para dentro das órbitas oculares. Em vista lateral, entre o frontal e o parietal estão os orbitosfenóides, um par de ossos retangulares com uma única fenestra ótica nos seus terços posteriores. Os orbitosfenóides são responsáveis pela formação das laterais das órbitas. Os parietais se suturam posteriormente aos occipitais e formam uma sínfise com os orbitosfenóides esquerdo e direito lateralmente. Os orbitosfenóides, por sua vez, se suturam nos vômeres anteriormente. Sob o paresfenóide se estendem duas fileiras de dentes vomerianos. O par de vômeres formam junto dos orbitosfenóides no palato superior. Os vômeres são ossos quase triangulares, não fosse pela presença de uma concavidade lateral que forma as coanas. Imediatamente abaixo das coanas há uma pequena fileira de dentes com dois terços do comprimento do vômer de onde surge uma crista dentada. Os vômeres se estendem do paresfenóide até os maxilares, mas sem formar um contato direto com qualquer elemento ósseo do arco mandibular.

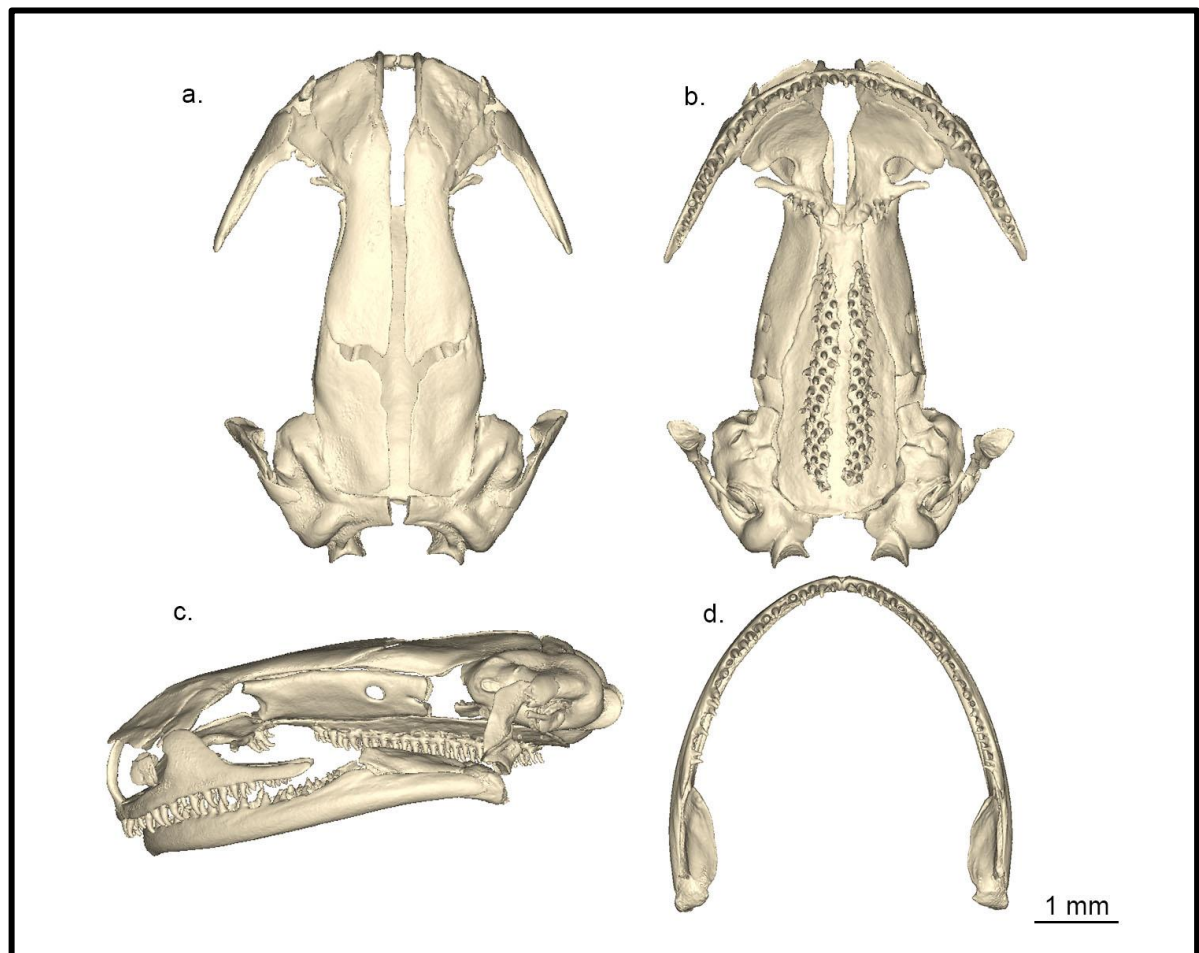
Neurocrânio. Os ossos óticos apresentam uma forma abaloada com projeções laterais em direção aos esquamosal e quadrado. Tais projeções formam uma haste anteroventral, cuja extremidade é responsável por sua articulação com a mandíbula inferior. Da região mais posterior dos ossos óticos, se projetam os occipitais, ao redor da região do forame magno. Ventralmente, se estende o osso paresfenóide que é mais largo na sua porção posterior e progressivamente mais estreito na sua região anterior do crânio.

Mandíbulas. Os *pars dentalis* dos pré-maxilares se suturam na extremidade anterior do crânio formando uma sínfise nessa região. Os processos alares cilíndricos dos pré-maxilares apresentam uma extremidade distal pontiaguda e dorsalmente suturam-se aos nasais e frontais. Destes se projetam os processos alares cilíndricos que terminam em uma extremidade achatada dorsoventralmente onde se encontram dorsalmente com os pares de osso nasais e frontais. A porção lateral dos pré-maxilares é composta pelo *pars palatina*. Essa ossificação é suturada aos maxilares. Os maxilares formam as extremidades do arco mandibular e estendem-se paralelamente aos orbitoesfenóides. O *pars faciales* se projetam a partir dos maxilares e são suturados aos nasais. O arco da mandíbula inferior é composto por um par de dentários, ossos estreitos e curvados, que formam uma sínfise no ápice do arco mandibular e mantem

a espessura quase constante ao longo de todo o seu comprimento. Sob eles está uma crista onde se sobrepõe dentes pleurodontes. Nas extremidades posteriores dos dentários, há em suas margens internas o pré-articular, o processo coronóide e o articular, este último a partir o qual, o quadrado forma a articulação da mandíbula na porção posterior do crânio.

Dentição. Apresentam uma dentição pleurodonte, com uma fileira única de dentes finos e cilíndricos, situados na margem interna da mandíbula em um sulco contínuo sob os dentários, os pré-maxilares, os maxilares, a crista dentada e os vômeres (sem fileiras definidas).

Figura 13 – Prancha do crânio de MZUSP 5580



Legenda: Vistas (a) dorsal, (b) ventral e (c) lateral do crânio e (d) vista dorsal do arco mandibular de *P. cinereus* (MZUSP 77613).

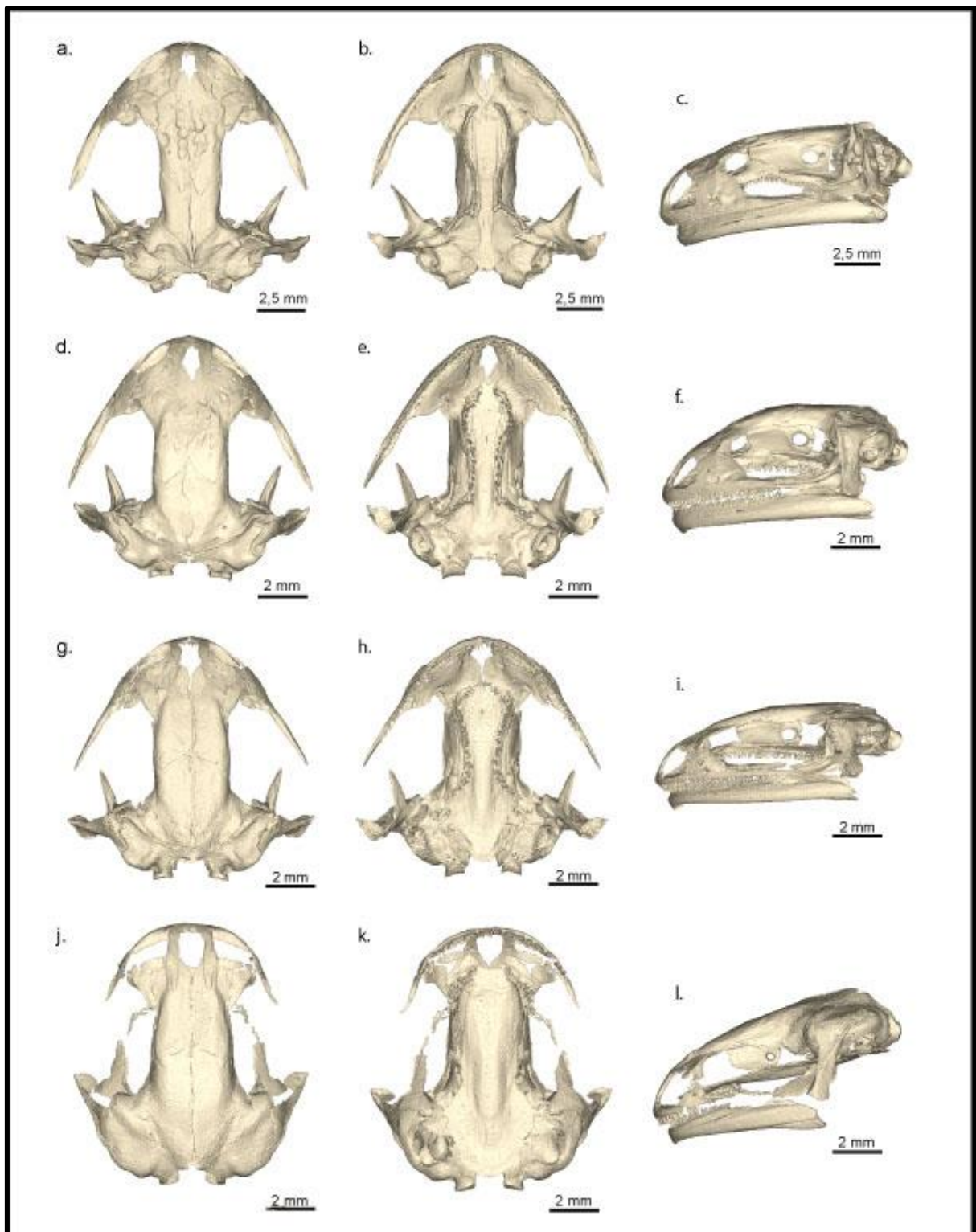
Fonte: O Autor (2023).

3.4 Discussão

O processo de ossificação é flagrante ao longo do desenvolvimento da série ontogenética. O que se inicia como um crânio lânguido, ao final da metamorfose se torna robusto, ainda que a integração plena dos elementos ósseos em *S. salamandra* só ocorra ao atingir a maturidade (Figura 14, 16). Entretanto, destaca-se uma dinâmica de reconfiguração da posição e forma de determinados ossos. Tais elementos são o par de placas dentárias dos espleniais (Figura 5d, 6d) e o par de pterigoides que se degeneram ainda durante o processo de metamorfose (Figura 7; CLEMEN & GREVEN, 1994). A reconfiguração dos elementos bucais está diretamente ligada a mordida e a capacidade das larvas em capturar suas presas, dado que o movimento de captura de *S. salamandra* é um comportamento estereotipado, presente do estágio larval até a maturidade (LAUDER & REILLY, 1990; REILLY, 1995; HEISS *et al.*, 2015). A razão por trás dessa reconfiguração é, provavelmente, uma forma de compensação da dentição larval reduzida das mandíbulas e dos vômeres, quando comparado a dentição madura e o crânio mais robusto de salamandras pós-metamórficas (NATCHEV *et al.*, 2016; BON *et al.*, 2020).

Ainda que a dentição das mandíbulas e dos vomerianos estejam presentes desde o estágio larval, é apenas a partir do estágio juvenil que essa dentição formará as fileiras características que conferem eficácia para a mordida (Figura 14b, 15b). Essa reconfiguração da dentição durante a metamorfose pode ser o que possibilita a permanência do mesmo movimento de captura ao longo de todo o desenvolvimento, que apesar da disposição dos elementos ósseos da boca diferirem, a mordida mantém o desempenho de captura das presas, seja no ambiente aquático, seja no ambiente terrestre (REILLY, 1995; 1996). Desta forma, há uma dinâmica dialética que ocorre entre o que muda ao longo do desenvolvimento e o que permanece constante. Essa dialética também pode ser observada em outra dinâmica, quanto a mudança de forma significativa entre o crânio larval e pós-metamórfico quando comparado ao esqueleto pós-craniano, que se mantém relativamente conservado ao longo de todo o desenvolvimento. O crânio de salamandras que realizam metamorfose possui uma variação interespecífica significativa tanto entre larvas quanto entre indivíduos maduros (VUCIC *et al.*, 2019).

Figura 14 – Crânios de *S. salamandra* pós-metamórficas



Legenda: Vistas (a) dorsal, (b) ventral e (c) lateral em estágio adulto; vistas (d) dorsal, (e) ventral e (f) lateral em estágio juvenil (MZUSP 72673); vistas (g) dorsal, (h) ventral e (i) lateral em estágio juvenil (MNHN 1962.1004); vistas (j) dorsal, (k) ventral e (l) lateral em estágio juvenil pequeno.

Fonte: O Autor (2023).

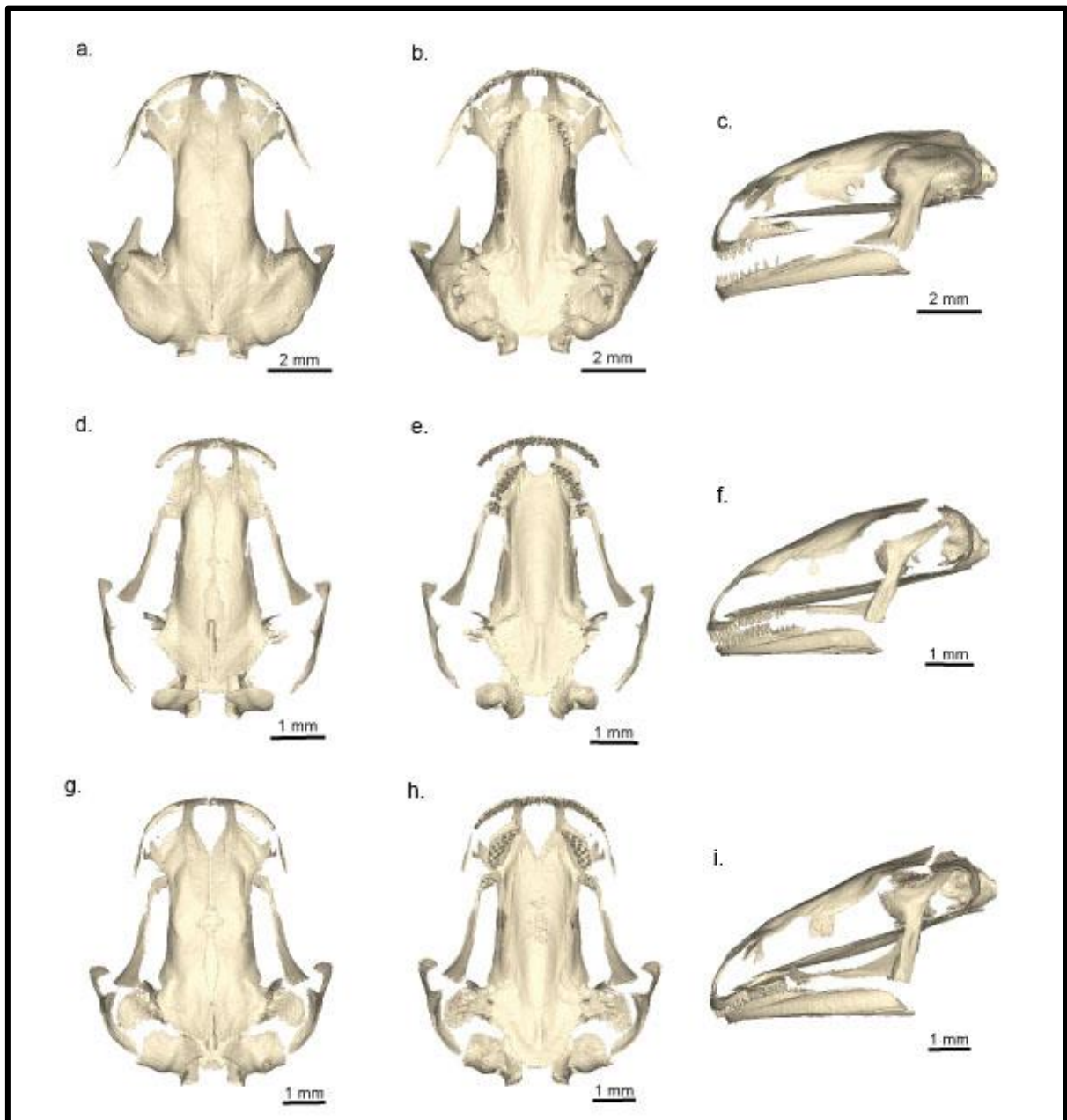
Em contrapartida, o esqueleto pós-craniano de salamandras metamórficas possui restrições quanto a variação da forma causada pela pressão da locomoção no ambiente terrestre após a metamorfose (LEDBETTER & BONETT, 2019). A locomoção das salamandras metamórficas é intermediária entre as espécies pedomórficas e estritamente terrestres, sem exigir profundas mudanças morfológicas de um estágio para o outro (PIERCE *et al.*, 2020; KAWANO & BLOB, 2022). Esse dado pode ser verificado ao observar salamandras com outros ciclos de vida. Espécies de salamandras pedomórficas possuem altas taxas de variação morfológica no esqueleto pós-craniano ao longo da evolução, superando as salamandras estritamente terrestres e as metamórficas (BONETT & BLAIR, 2017). Uma vez que a pressão seletiva do ambiente terrestre desaparece, o ambiente aquático se torna a única força atuando sobre a evolução das salamandras pedomórficas (LERTZMAN-LEPOFSKY *et al.*, 2019; FABRE *et al.*, 2020).

O complexo craniano, por outro lado, possui contingências evolutivas diferentes operando sua taxa de variação. Ainda que a variação do complexo craniano seja maior em espécies estritamente aquáticas ou terrestres, os processos fisiológicos da metamorfose desempenham um papel fundamental na evolução dos elementos cranianos, conferindo plasticidade ao crânio para evoluir mais rapidamente em função da ontogenia (FABRE *et al.*, 2020). Como pode ser observado em *S. salamandra*, as fases distintas de vida restringem o crânio funcionalmente e ontogeneticamente, delimitando a amplitude de formas possíveis (BON *et al.*, 2020). O rostro cônico começa a se alargar lateralmente e achatar dorsoventralmente ainda durante a metamorfose, concluindo o processo no ambiente terrestre (Figura 16). Para que isso seja possível, o crânio de *S. salamandra* possui um padrão modular complexo, em que cada elemento ósseo se reconfigura ao longo da ontogenia para permitir que a espécie habite ambientes distintos durante seu ciclo de vida (BON *et al.*, 2020).

Esse padrão modular complexo não é perdido por uma espécie ao se tornar estritamente aquática ou terrestre, possibilitando que a plasticidade do crânio atue em favor da especialização uma vez que a espécie se torna restrita a um desses ambientes (FABRE *et al.*, 2020). Mesmo perdida, a metamorfose deixa uma série de mecanismos fisiológicos (ALIBARDI, 2018; 2019; 2021) e epigenéticos (LERTZMAN-LEPOFSKY *et al.*, 2019; MUELLER *et al.*, 2023) que atuam como catalizadores para o surgimento de inovações morfológicas sob condições ecológicas mais regulares. Isso pode ser observado nos crânios de *P. cinereus* que se assemelham aos estágios

pós-metamórficos (Figura 16g), enquanto *A. mexicanum* assemelha-se aos estágios larvais (Figura 16h), exemplos que ilustram o papel da metamorfose na canalização da evolução em Urodela. Desta forma, o crânio é uma chave para compreender os diferentes percursos evolutivos, não só pela importância biomecânica e sensorial que desempenha, mas especialmente para Urodela se tratando de um complexo sensível às contingências evolutivas submetidas pelo ambiente ao longo do tempo.

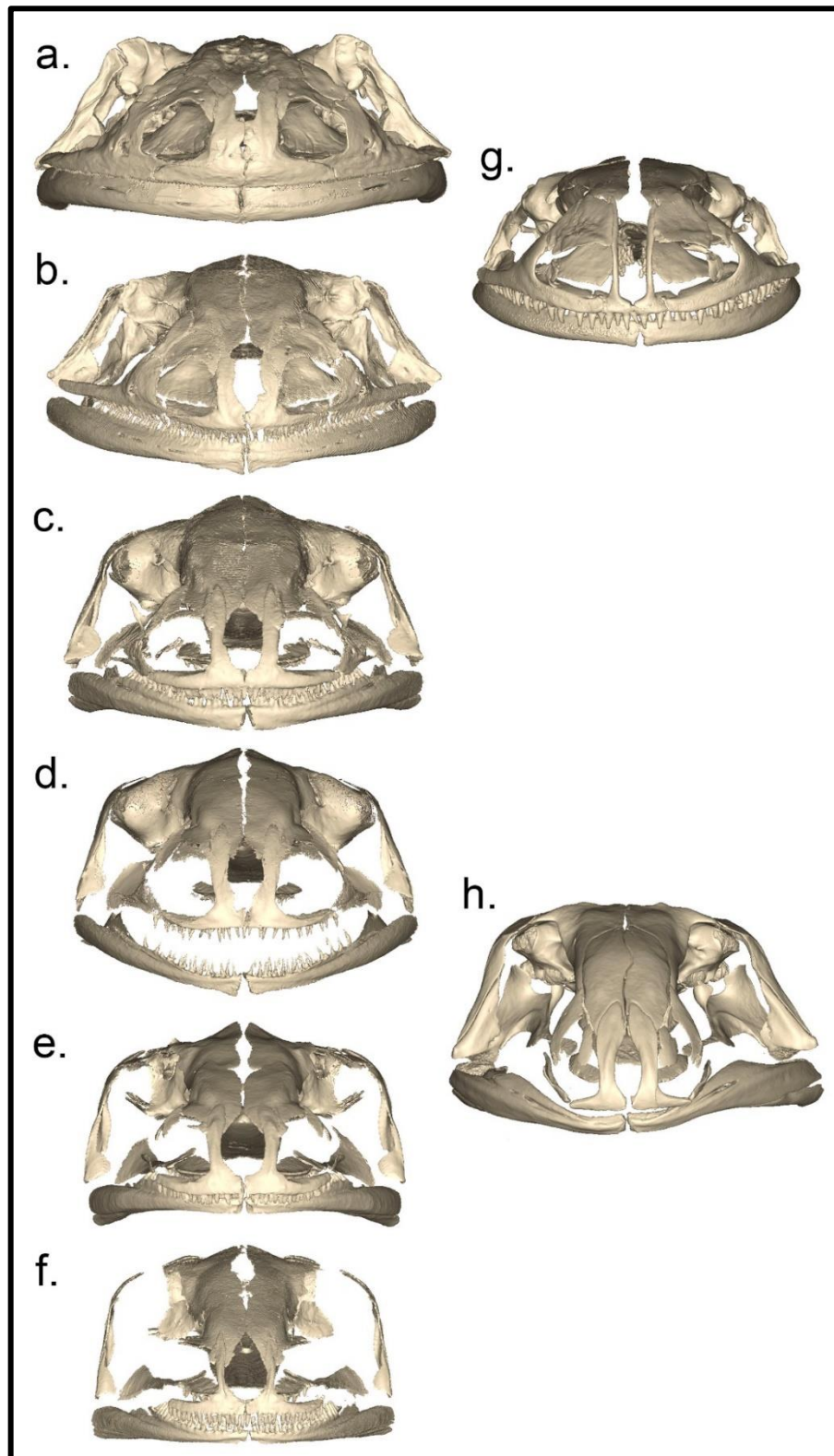
Figura 15 – Crânios de *S. salamandra* pré-metamórficas



Legenda: Vistas (a) dorsal, (b) ventral e (c) lateral em estágio larval pequeno. Vistas (d) dorsal, (e) ventral e (f) lateral em estágio larval. Vistas (g) dorsal, (h) ventral e (i) lateral em estágio larval em metamorfose.

Fonte: O Autor (2023).

Figura 16 – Série ontogenética de *S. salamandra* comparado a *P. cinereus* e *A. mexicanum*



Legenda: Vistas frontal dos crânios de *S. salamandra* em estágio (a) adulto, (b) juvenil e (c) juvenil pequeno, (d) larval em metamorfose, (e) larval e (f) larval pequeno, e dos crânios de (g) *Plethodon cinereus* e (h) *Ambystoma mexicanum* ao lado dos estágios morfologicamente similares.
Fonte: O Autor (2023).

CONCLUSÕES

O presente trabalho delineou algumas problemáticas quanto a pressuposição de finalidade na biologia moderna no caso do processo de transição da água para a terra pelos Tetrapodomorpha e a origem dos tetrápodes. Ainda que o princípio do atualismo esteja presente entre diversos trabalhos levantados na revisão, correlacionando desde a ontogenia (SCHOCH, 2002a) à anatomia (RUTA & WILLS, 2016), foram poucos os que fizeram tendo em vista a ecologia. A correlação entre o atualismo e a ecologia é particularmente importante tratando-se de grandes eventos evolutivos. Uma vez que se formulam as relações filogenéticas entre táxons fósseis e atuais, a compreensão do processo evolutivo demanda a extrapolação de relações de organismos e de ambientes atuais para elucidar os processos do passado. A ecologia, como diria o ecólogo George E. Hutchinson, é o grande teatro que descreve por que as espécies evoluíram, delineando as configurações das relações entre os táxons. Para além da forma e da função das estruturas, é importante correlacioná-las com o contexto ecológico em que essas espécies estão inseridas.

A fim de testar a viabilidade do uso do crânio de *Salamandra salamandra* como modelo para o entendimento da evolução ao longo do processo de saída das águas, conclui-se que o desenvolvimento de *S. salamandra* é um modelo que permite compreender dinâmicas ecológicas e evolutivas que ocorreram com os Tetrapodomorpha durante o Devoniano, como exemplo da coexistência de pressões seletivas dos ambientes aquático e terrestre dado que vivem nessa interface, canalizando as possibilidades de evolução morfológica nesses táxons. Entretanto, essa restrição desaparece uma vez que esses organismos se tornam exclusivamente aquáticos ou terrestres, tornando a fixação de caracteres específicos para esses ambientes mais frequente, como pode ser observado entre os vertebrados após a transição da água para terra, assim como ocorreu em salamandras como *Ambystoma mexicanum* e *Plethodon cinereus*. Semelhante ao que é feito com outros táxons que não estão filogeneticamente relacionados (PIERCE *et al.*, 2013; TURKO *et al.*, 2021), é possível extrapolar a dinâmica entre ecologia e evolução que ocorrem nas salamandras atuais para compreender a mesma dinâmica que ocorreu com os Tetrapodomorpha e os primeiros tetrápodes inseridos na transição peixe-tetrápode.

Nesse sentido, o crânio se mostrou um valioso complexo para extrair inferências acerca da evolução dos Tetrapodomorpha (MACLVER *et al.*, 2017; CLEMENT *et al.*, 2021; CAPSHAW *et al.*, 2022). Os crânios pré e pós metamórficos tanto divergem anatomicamente em função das pressões dos ambientes aquático e terrestre, como preservam um grau de semelhanças entre esses estágios, permitindo a transição sem perder atributos adaptativos em ambos os ambientes. Desta forma, conforme identificado na revisão bibliográfica (2.3.4 Atualismo das Salamandras), existe uma dimensão de diálogo entre a evolução da metamorfose em Urodela com a transição peixe-tetrápode que demanda a compreensão das ecologias de cada organismo para ser abordada de forma adequada. Uma vez delineada essa necessidade, o presente trabalho foi uma tentativa de construir um diálogo correlacionando a metamorfose em *S. salamandra* e as saídas das águas pelos tetrápodes. Para dar continuidade a esses esforços de pensar novas formas de reconstituir processos evolutivos consistentemente, se faz necessário uma aproximação através da Ecologia e Paleoecologia a fim de distanciar-se da noção de finalidade em processos evolutivos.

REFERÊNCIAS

Alarcón Ríos L, Velo Antón G, Kaliontzopoulou A. A non-invasive geometric morphometrics method for exploring variation in dorsal head shape in urodeles: sexual dimorphism and geographic variation in *Salamandra salamandra*. *Journal of Morphology*. 2017;278(4):475-85.

Ahlberg PE, Clack JA, Lukševičs E, Blom H, Zupinš I. *Ventastega curonica* and the origin of tetrapod morphology. *Nature*. 2008;453(7199):1199-204.

Algeo TJ, Scheckler SE, Maynard JB. Effects of the Middle to Late Devonian spread of vascular land plants on weathering regimes, marine biotas, and global climate. In: Gensel PG, Edwards D. *Plants Invade the Land*. Nova York: Columbia University Press; 2001. p. 213-36.

Alibardi L. Perspective: Appendage regeneration in amphibians and some reptiles derived from specific evolutionary histories. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*. 2018; 330(8):396-405.

Alibardi L. Organ regeneration evolved in fish and amphibians in relation to metamorphosis: speculations on a post-embryonic developmental process lost in amniotes after the water to land transition. *Annals of Anatomy-Anatomischer Anzeiger*. 2019;222:114-19.

Alibardi L. Regeneration in anamniotes was replaced by regrowth and scarring in amniotes after land colonization and the evolution of terrestrial biological cycles. *Developmental Dynamics*. 2021;251(9):1404-13.

Benton MJ. *Early Tetrapods and Amphibians*. In: Benton MJ. *Vertebrate Palaeontology*. 4. ed. Nova Jersey: John Wiley & Sons, Ltd; 2015. 480 p.

Berner RA, VandenBrooks JM, Ward PD. Oxygen and evolution. *Science*. 2007;316(5824):557-58.

Blieck A, Clément G, Blom H, Lelievre H, Luksevics E, Streel M, Thorez J, Young GC. The biostratigraphical and palaeogeographical framework of the earliest diversification of tetrapods (Late Devonian). Geological Society, London, Special Publications. 2007;278(1):219-35.

Bon M, Bardua C, Goswami A, Fabre, AC. Cranial integration in the fire salamander, *Salamandra salamandra* (Caudata: Salamandridae). Biological Journal of the Linnean Society. 2020;130(1):178-94.

Bonett RM, Blair AL. Evidence for complex life cycle constraints on salamander body form diversification. Proceedings of the National Academy of Sciences. 2017;114(37):9936-41.

Bonett RM, Steffen MA, Lambert SM, Wiens JJ, Chippindale PT. Evolution of paedomorphosis in plethodontid salamanders: ecological correlates and re-evolution of metamorphosis. Evolution. 2014;68(2):466-82.

Brown DD. The role of thyroid hormone in zebrafish and axolotl development. Proceedings of the National Academy of Sciences. 1997;94(24):13011-16.

Buckley D, Wake MH, Wake DB. Comparative skull osteology of *Karsenia koreana* (Amphibia, caudata, plethodontidae). Journal of morphology. 2010;271(5):533-58.

Byrne HM, Green JAM, Balbus SA, Ahlberg PE. Tides: A key environmental driver of osteichthyan evolution and the fish-tetrapod transition?. Proceedings of the Royal Society A [Internet]. 2020 [citado 1 Junho 2023];476(2242):20200355. Disponível em: <https://doi.org/10.1098/rspa.2020.0355>

Capshaw G, Christensen Dalsgaard J, Carr CE. Hearing without a tympanic ear. Journal of Experimental Biology [Internet]. 2022 [citado 1 Junho 2023];225(12):jeb244130. Disponível em: <https://doi.org/10.1242/jeb.244130>

Challands TJ, Pardo JD, Clement AM. Mandibular musculature constrains brain–endocast disparity between sarcopterygians. *Royal Society Open Science* [Internet]. 2020 [citado 1 Junho 2023];7(9):200933. Disponível em: <https://doi.org/10.1098/rsos.200933>

Christensen CB, Lauridsen H, Christensen Dalsgaard J, Pedersen M, Madsen PT. Better than fish on land? Hearing across metamorphosis in salamanders. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* [Internet]. 2015 [citado 1 Junho 2023];282(1802):20141943. Disponível em: <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.1943>

Clack JA. Devonian climate change, breathing, and the origin of the tetrapod stem group. *Integrative and Comparative Biology*. 2007;47(4):510-23.

Clack JA. The fish–tetrapod transition: new fossils and interpretations. *Evolution: Education and Outreach*. 2009;2(2):213-23.

Clack JA. *Gaining Ground: the origin and evolution of tetrapods*. Indiana: Indiana University Press; 2012. p. 544.

Clack JA. *When the Invasion of Land Failed: The Legacy of the Devonian Extinctions*. 2015. p. 336.

Clemen G, Greven H. The buccal cavity of larval and metamorphosed *Salamandra salamandra*: Structural and developmental aspects. *Mertensiella*. 1994;4(9):83-109.

Clement AM, Mensforth CL, Challands TJ, Collin SP, Long JA. Brain reconstruction across the fish-tetrapod transition; Insights from modern amphibians. *Frontiers in Ecology and Evolution* [Internet]. 2021 [citado 1 Junho 2023];9:160. Disponível em: <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.640345>

Coates MI, Ruta M, Friedman M. Ever since Owen: changing perspectives on the early evolution of tetrapods. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 2008;9:571-92.

Cupello C, Hirasawa T, Tatsumi N, Yabumoto Y, Gueriau P, Isogai S, Matsumoto R, Saruwatari T, King A, Hoshino M, Uesugi K, Okabe M, Brito, PM. Lung evolution in vertebrates and the water-to-land transition. *Elife* [Internet]. 2022 [citado 1 Junho 2023];11:e77156. Disponível em: <https://doi.org/10.7554/eLife.77156>

Daeschler EB, Shubin NH, Jenkins Jr FA. A Devonian tetrapod-like fish and the evolution of the tetrapod body plan. *Nature*. 2006;440(7085):757-63.

Dickson BV, Clack JA, Smithson TR, Pierce SE. Functional adaptive landscapes predict terrestrial capacity at the origin of limbs. *Nature*. 2021;589(7841):242-45.

Fabre, AC, Bardua C, Bon M, Clavel J, Felice RN, Streicher JW, Bonnel J, Stanley EL, Blackburn DC, Goswami A. Metamorphosis shapes cranial diversity and rate of evolution in salamanders. *Nature Ecology & Evolution*. 2020;4(8):1129-40.

Fritzsich B. The evolution of metamorphosis in amphibians. *Journal of Neurobiology*. 1990;21(7):1011-21.

Gai Z, Zhu M, Ahlberg PE, Donoghue PC. The evolution of the spiracular region from jawless fishes to tetrapods. *Frontiers in Ecology and Evolution* [Internet]. 2022 [citado 1 Junho 2023];9:417. Disponível em: <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.887172>

Graham JB, Lee HJ. Breathing air in air: in what ways might extant amphibious fish biology relate to prevailing concepts about early tetrapods, the evolution of vertebrate air breathing, and the vertebrate land transition. *Physiological and Biochemical Zoology*. 2004;77(5):720-31.

Heiss E, Aerts P, Van Wassenbergh S. Flexibility is everything: prey capture throughout the seasonal habitat switches in the smooth newt *Lissotriton vulgaris*. *Organisms Diversity & Evolution*. 2015;15:127-42.

Ivanović A, Arntzen JW. Evolution of skull shape in the family Salamandridae (Amphibia: Caudata). *Journal of Anatomy*. 2018;232(3):359-70.

Kawano SM, Blob RW. Terrestrial force production by the limbs of a semi-aquatic salamander provides insight into the evolution of terrestrial locomotor mechanics. *Journal of Experimental Biology* [Internet]. 2022 [citado 1 Junho 2023];225(7):jeb242795. Disponível em: <https://doi.org/10.1242/jeb.242795>

Lauder GV, Reilly SM. Metamorphosis of the feeding mechanism in tiger salamanders (*Ambystoma tigrinum*): the ontogeny of cranial muscle mass. *Journal of Zoology*. 1990;222(1):59-74.

Ledbetter NM, Bonett RM. Terrestriality constrains salamander limb diversification: implications for the evolution of pentadactyly. *Journal of evolutionary biology*. 2019 [citado 1 Junho 2023];32(7):642-52. Disponível em: <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.1780>

Lertzman-Lepofsky G, Mooers AØ, Greenberg DA. Ecological constraints associated with genome size across salamander lineages. *Proceedings of the Royal Society B* [Internet]. 2019;286(1911):20191780.

Long JA, Gordon MS. The greatest step in vertebrate history: a paleobiological review of the fish-tetrapod transition. *Physiological and Biochemical Zoology*. 2004;77(5):700-19.

Lozano Fernandez J, Carton R, Tanner AR, Puttick MN, Blaxter M, Vinther J, Olesen J, Giribet G, Edgecombe GD, Pisani D. A molecular palaeobiological exploration of arthropod terrestrialization. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* [Internet]. 2016 [citado 1 Junho 2023];371(1699):20150133. Disponível em: <https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0133>

MacIver MA, Schmitz L, Mugan U, Murphey TD, Mobley CD. Massive increase in visual range preceded the origin of terrestrial vertebrates. *Proceedings of the National Academy of Sciences* [Internet]. 2017 [citado 1 Junho 2023];114(12):E2375-E2384. Disponível em: <https://doi.org/10.1073/pnas.1615563114>

MacIver MA, Finlay BL. The neuroecology of the water-to-land transition and the evolution of the vertebrate brain. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* [Internet]. 2022 [citado 1 Junho 2023];377(1844):20200523. Disponível em: <https://doi.org/10.1098/rstb.2020.0523>

Mai HV, Tran LX, Dinh QM, Tran DD, Murata M, Sagara H, Yamada A, Shirai K, Ishimatsu A. Land invasion by the mudskipper, *Periophthalmodon septemradiatus*, in fresh and saline waters of the Mekong River. *Scientific Reports* [Internet]. 2019 [citado 1 Junho 2023];9(1):14227. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/s41598-019-50799-5>

Molnar JL, Diogo R, Hutchinson JR, Pierce SE. Evolution of hindlimb muscle anatomy across the tetrapod water-to-land transition, including comparisons with forelimb anatomy. *The Anatomical Record*. 2020;303(2):218-34.

Molnar JL, Hutchinson JR, Diogo R, Clack JA, Pierce SE. Evolution of forelimb musculoskeletal function across the fish-to-tetrapod transition. *Science Advances* [Internet]. 2021 [citado 1 Junho 2023];7(4):eabd7457. Disponível em: <https://doi.org/10.1126/sciadv.abd7457>

Mueller RL, Cressler CE, Schwartz RS, Chong RA, Butler, MA. Metamorphosis Imposes Variable Constraints on Genome Expansion through Effects on Development. *Integrative Organismal Biology* [Internet]. 2023 [citado 1 Junho 2023];5(1):obad015. Disponível em: <https://doi.org/10.1093/iob/obad015>

Natchev N, Yordanova K, Topliceanu S, Koynova T, Doichev D, Cogălniceanu D. Ontogenetic Changes of the Aquatic Food Uptake Mode in the Danube Crested Newt (*Triturus dobrogicus* Kiritzescu 1903). *Frontiers in Ecology and Evolution* [Internet]. 2021 [citado 1 Junho 2023];9:641657. Disponível em: <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.641657>

Parr WCH, Wroe S, Chamoli U, Richards HS, McCurry MR, Clausen PD, McHenry C. Toward integration of geometric morphometrics and computational biomechanics:

new methods for 3D virtual reconstruction and quantitative analysis of Finite Element Models. *Journal of Theoretical Biology*. 2012;301:1-14.

Pierce SE, Hutchinson JR, Clack JA. Historical perspectives on the evolution of tetrapodomorph movement. *Integrative and comparative biology*. 2013;53(2):209-23.

Pierce SE, Lamas LP, Pelligand L, Schilling N, Hutchinson JR. Patterns of limb and epaxial muscle activity during walking in the fire salamander, *Salamandra salamandra*. *Integrative Organismal Biology* [Internet]. 2020 [citado 1 Junho 2023];2(1):obaa015. Disponível em: <https://doi.org/10.1093/iob/obaa015>

Quigley ZM, Blob RW, Kawano SM. Kinematic comparisons between mudskipper fins and salamander limbs during terrestrial locomotion. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological and Integrative Physiology*. 2022;337(6):612-25.

Rawson JR, Esteve Altava B, Porro LB, Dutel H, Rayfield EJ. Early tetrapod cranial evolution is characterized by increased complexity, constraint, and an offset from fin-limb evolution. *Science Advances* [Internet]. 2022 [citado 1 Junho 2023];8(36):eadc8875. Disponível em: <https://doi.org/10.1126/sciadv.adc8875>

Reilly SM. The ontogeny of aquatic feeding behavior in *Salamandra salamandra*: stereotypy and isometry in feeding kinematics. *Journal of Experimental Biology*. 1995;198(3):701-08.

Reilly SM. The metamorphosis of feeding kinematics in *Salamandra salamandra* and the evolution of terrestrial feeding behavior. *Journal of Experimental Biology*. 1996;199(5):1219-27.

Robin N, Noirit F, Chevrinais M, Clément G, Olive S. Vertebrate predation in the Late Devonian evidenced by bite traces and regurgitations: implications within an early tetrapod freshwater ecosystem. *Papers in Palaeontology* [Internet]. 2022 [citado 1 Junho 2023];8(4):e1460. Disponível em: <https://doi.org/10.1002/spp2.1460>

Ruta M, Wills MA. Comparable disparity in the appendicular skeleton across the fish–tetrapod transition, and the morphological gap between fish and tetrapod postcrania. *Paleontology*. 2016;59(2):249-67.

Santis, MD. Teleology and Biology: a defense of teleological thinking in biology. *Filosofia e História da Biologia*. 2020;5(1):61-78.

Sayer MDJ, Davenport J. Amphibious fish: why do they leave water?. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. 1991;1:159-81.

Schoch RR. The evolution of metamorphosis in temnospondyls. *Lethaia*. 2002a;35(4):309-27.

Schoch RR. The early formation of the skull in extant and Paleozoic amphibians. *Paleobiology*. 2002b;28(2):278-96.

Schoch RR. Early larval ontogeny of the Permo-Carboniferous temnospondyl *Sclerocephalus*. *Palaeontology*. 2003;46(5):1055-72.

Schoch RR. Skull ontogeny: developmental patterns of fishes conserved across major tetrapod clades. *Evolution & Development*. 2006;8(6):524-36.

Schoch RR. How body size and development biased the direction of evolution in early amphibians. *Historical Biology*. 2013;25(2):155-65.

Schoch RR. Amphibian skull evolution: the developmental and functional context of simplification, bone loss and heterotopy. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*. 2014;322(8):619-30.

Schoch RR, Fröbisch N. Metamorphosis and neoteny: alternative pathways in an extinct amphibian clade. *Evolution*. 2006;60(7):1467-75.

Standen EM, Du TY, Larsson HC. Developmental plasticity and the origin of tetrapods. *Nature*. 2014;513(7516):54-58.

Simões TR, Pierce SE. Sustained high rates of morphological evolution during the rise of tetrapods. *Nature Ecology & Evolution*. 2021;5(10):1403-14.

Stewart TA, Lemberg JB, Daly A, Daeschler EB, Shubin NH. A new elpistostegalian from the Late Devonian of the Canadian Arctic. *Nature*. 2022;608(7923):563-68.

Tihelka E, Howard RJ, Cai C, Lozano Fernandez J. Was There a Cambrian Explosion on Land? The Case of Arthropod Terrestrialization. *Biology*. 2022;11(10):1516.

Turko AJ, Rossi GS, Wright PA. More than breathing air: evolutionary drivers and physiological implications of an amphibious lifestyle in fishes. *Physiology*. 2021;36(5):307-14.

Vučić T, Sibinović M, Vukov TD, Tomašević Kolarov N, Cvijanović M, Ivanović A. Testing the evolutionary constraints of metamorphosis: The ontogeny of head shape in *Triturus* newts. *Evolution*. 2019;73(6):1253-64.

Witmer LM, Thomason JJ. The extant phylogenetic bracket and the importance of reconstructing soft tissues in fossils. *Functional morphology in vertebrate paleontology*. 1995;1:19-33.