

Revista da

# Biologia

Volume 20

Ano 2020

[revistas.usp.br/revbiologia](http://revistas.usp.br/revbiologia)



*Apis mellifera* Linnaeus 1758



USP

## Revista da Biologia

A Revista da Biologia é um periódico científico voltado à divulgação de estudos de todas as áreas da Biologia, sem custo algum para autores e leitores. Sua criação é resultado de uma iniciativa de acadêmicos de diferentes universidades brasileiras que desejam aumentar a visibilidade dos trabalhos realizados nas diferentes áreas de Biologia, especialmente aqueles oriundos de alunos de graduação ou jovens pesquisadores.

**ISSN 1984-5154**

[www.revistas.usp.br/revbiologia](http://www.revistas.usp.br/revbiologia)

## Contato

[revistadabiologia@ib.usp.br](mailto:revistadabiologia@ib.usp.br)

### Revista da Biologia

Rua do Matão, trav. 14, 321  
Cidade Universitária, São Paulo  
São Paulo, SP Brasil  
CEP 05508-090

### Volume 20

Publicado em 2020



## Expediente do volume

### Editor Executivo

Marcos Buckeridge

### Editores

Bruno Edson Chaves  
Fabiann Lucena da Ponte  
Felipe Tsuzuki  
Henrique Rodrigues Vieira  
Juliana Sobral de Barros  
Karen dos Santos Toledo  
Laila Asth

### Editores gráficos

Karen dos Santos Toledo

### Consultores científicos

Anônimos

**Ilustração da capa:** MSc. Iago Bueno da Silva, Doutorando em Zoologia, Departamento de Biologia Geral e Aplicada, UNESP - Campus de Rio Claro. Ilustração contida no artigo "Revisão da anatomia do sistema nervoso central de *Apis mellifera*: uma base teórica para estudos ecotoxicológicos".

# Volume 20

## Índice

- Papilomavírus humano (HPV) e o câncer cervical: o entendimento de universitárias da unidade descentralizada de Campos Sales – CE** 4  
Human papillomavirus (HPV) and cervical cancer: the understanding of university students from the decentralized unit of Campos Sales - CE  
*Valéria Rufino da Silva e Luciene Ferreira de Lima*
- Revisão da anatomia do sistema nervoso central de *Apis mellifera*: uma base teórica para estudos ecotoxicológicos** 10  
Review of *Apis mellifera* central nervous system anatomy: a theoretical basis for ecotoxicological studies  
*Patrícia Azevedo e Roberta Cornélio Ferreira Nocelli*
- Aspectos históricos, evolutivos e paleobiológicos dos titanossauros** 21  
Historical, evolutionary and paleobiological aspects of titanosaurs  
*Julian Cristian Gonçalves da Silva Junior*

# Papilomavírus humano (HPV) e o câncer cervical: o entendimento de universitárias da unidade descentralizada de Campos Sales – CE

Human papillomavirus (HPV) and cervical cancer: the understanding of university students from the decentralized unit of Campos Sales - CE

Valéria Rufino da Silva<sup>1\*</sup>; Luciene Ferreira de Lima<sup>2</sup>

Discente do curso de Ciências Biológicas da Universidade Regional do Cariri-URCA;<sup>2</sup> Docente do curso de Ciências Biológicas Universidade Regional do Cariri-URCA.

\*Contato: : luciene.ferreira@urca.br

**Resumo.** O vírus do papiloma humano (HPV) é o agente causador do terceiro câncer mais comum no Brasil e o quarto tipo que mais mata mulheres. Este trabalho analisou a percepção de acadêmicas dos cursos de Biologia, Matemática e Letras, sobre o HPV e sua relação com o câncer cervical. Foi realizada a aplicação de um questionário semiestruturado para as universitárias com perguntas objetivas, onde se pode observar o nível de conhecimento das mesmas sobre o HPV e a relação do mesmo com o câncer cervical, e a importância do Exame Papanicolau. Os resultados demonstraram que as participantes têm vida sexual ativa e conhecem pouco as Infecções Sexualmente Transmissíveis e seus riscos, sendo necessário a prática rotineira de consultas e dos exames ginecológicos.

**Palavras-chave.** *Infecção Viral; Teste Papanicolau; Neoplasias Cervicais Uterinas.*

**Abstract.** The human papillomavirus (HPV) is the causing agent third most common cancer in Brazil and the fourth type that kills most women. This work analyzed the perception of undergraduate students of the Biology, Mathematics and Letters courses on HPV and its relationship with cervical cancer. A semi structured questionnaire was applied to university students with objective questions, where they can observe their level of knowledge about HPV and its relation to cervical cancer, and the importance of the Papanicolaou Exam. The results demonstrated that the participants have an active sexual life and are not very familiar with sexually transmitted diseases and their risks, requiring the routine practice of gynecological examinations and examinations.

**Keywords.** *Viral Infection; Papanicolaou test; Uterine Cervical Neoplasms.*

## Introdução

A Organização Mundial da Saúde (OMS) estima que cerca de 1 milhão de pessoas contraem Infecções Sexualmente Transmissíveis (IST's) curáveis em todo o mundo. E estima-se que total de 357 milhões de casos novos por ano de indivíduos que contraem clamídiase, gonorréia, sífilis e tricomoníases (WHO, 2019). Outras IST's não curáveis (virais), incluindo o herpes genital, infecções pelo papiloma vírus humano, hepatite B e infecção pelo Vírus da Imunodeficiência Humana (HIV) ocorrem anualmente (Junior et al., 2009).

Pouco conhecido pela população, o Papilomavírus humano (HPV), é um vírus da família Papillomaviridae que se destaca no grupo das IST's por ser altamente transmissível (Sanches, 2010). Segundo Souza et al (2015), o câncer de colo uterino (CCU) é um importante problema de saúde pública, sendo o terceiro tumor mais frequente em mulheres, atrás do câncer de mama e co-

lorretal, e a quarta causa de morte mais comum no Brasil, embora passível de prevenção e de fácil diagnóstico quando tratado precocemente. Foi estipulado por Sousa (2011) que esse carcinoma foi responsável pelo óbito de 265 mil mulheres em 2012, sendo que 87% desses óbitos ocorreram em países em desenvolvimento.

De acordo com Sousa e Costa (2015), os principais fatores que dificultam os hábitos preventivos são o desconhecimento sobre as doenças e sobre o exame de Papanicolau, a acessibilidade e a qualidade dos serviços de saúde pública, as práticas de cuidado com a saúde sexual, as atitudes dos parceiros, o medo da dor e os pudores relacionados à exposição do corpo, entre outros variados fatores que interferem para que esses cuidados sejam adotados como rotina, e tornem-se praxe.

O uso de camisinha é o mais indicado para a prevenção do HPV, como também o exame rotineiro de Papanicolau, conhecido também como Preventivo do Câncer

Recebido:  
25maio19

Aceito: 21mar20

Publicado: 29out20

Editorado por

Henrique Vieira

Rodrigues

Diagramado por

Karen S. Toledo

de Colo de Útero, considerado o procedimento de maior sucesso no controle de câncer cervical, sendo observada uma redução de 70% nos casos clínicos (Bosch e Harper, 2006). Na atualidade, a vacina do HPV é fornecida para meninas de 9 a 14 anos e meninos de 11 a 14 anos (INCA, 2018), pois o sistema imunológico nessa idade apresenta melhor resposta imunológica às vacinas para HPV, no caso (Rodrigues e Sousa, 2015).

Segundo o Instituto Nacional de Câncer (INCA, 2018) no Brasil são estimados cerca de 16.370 casos de câncer de colo de útero para cada ano, risco de 15,43 a cada 100 mil mulheres, onde o maior índice se encontra nas regiões Norte (25,62 a cada 100 mil mulheres) e Nordeste (20,47 a cada mil mulheres), assim ocupando a terceira posição dos cânceres mais comuns e que mais matam mulheres no Brasil.

A realidade social e econômica da cidade de Campos Sales, na qual se encontra a unidade universitária, repercute nos cuidados a saúde quanto a educação sexual, pois essa ainda é tratada como um tabu. Os esclarecimentos quanto as IST's se resumem a ações pontuais em postos de saúde e nas escolas o que não atinge toda a população. Por isso, a escolha do tema se justifica por ser um relevante problema social e de saúde pública, que atualmente é pouco discutido. A pesquisa realizada buscou identificar o grau de conhecimento sobre a infecção do HPV, entre acadêmicas dos cursos de Biologia, Letras e Matemática, na Universidade Regional do Cariri - URCA, Unidade Descentralizada de Campos Sales - UDCS.

## Materiais e métodos

O presente trabalho foi desenvolvido na Universidade Regional do Cariri -URCA, na Unidade Descentralizada de Campos Sales - CE, tendo como público alvo as universitárias dos cursos de Biologia, Letras e Matemática. Trata-se de um estudo de abordagem qualitativa e quantitativa, buscando entender o conhecimento de mulheres acadêmicas de variados cursos, sobre o Papiloma vírus humano (HPV), e sua relação com o CCU.

A primeira etapa da pesquisa foi solicitar uma autorização para a realização da pesquisa na referida instituição de ensino, a autorização foi assinada e carimbada pela Diretora Geral da UDCS em exercício. Na segunda etapa foi apresentada a pesquisa as universitárias, elas receberam um Termo de Consentimento Livre e Esclarecido (TCLE), que foi lido e foram elucidadas quaisquer dúvidas. Caso aceitassem participar da pesquisa, assinavam o TCLE e na sequência recebiam o questionário. Os três cursos no ano vigente da pesquisa possuíam 720 alunos matriculados. Todas as turmas foram contatadas e informada a pesquisa, sendo que 122 discentes se propuseram a participar da pesquisa.

Em seguida foi aplicado um questionário às universitárias, contendo oito questões objetivas. As questões foram de múltipla escolha para medir as opiniões e atitudes do público-alvo feminino da UDCS. As perguntas foram direcionadas para saber três eixos de informações: 1. Início da vida sexual; 2. Hábitos de saúde; 3. Nível de informação sobre o HPV. Então, as perguntas eram se as

discentes possuíam vida sexual ativa, se usavam preservativos e se tinham mais de um parceiro sexual, sendo que as respostas eram SIM, NÃO ou TALVEZ. Quanto aos hábitos de saúde, foi perguntado se elas costumavam ir a um profissional ginecologista com frequência e consequentemente se faziam exames ginecológicos. E por fim, se sabiam o que é o HPV e se tinham consciência de que o HPV está associado ao câncer de colo do útero e o grau de informação sobre essa doença na população na qual estão inseridas. A aplicação do questionário foi feita no horário do intervalo das aulas, para que não houvesse quaisquer prejuízos para as discentes ou os docentes.

A coleta de dados aconteceu nos meses de agosto a outubro de 2018, a pesquisa realizada é de caráter pesquisa-participante/ação, onde os membros participantes da pesquisa são considerados apenas reservatórios de informações, onde suas informações são preservadas e mantidas em absoluto sigilo.

A terceira etapa da pesquisa foi a análise de dados, onde a amostra foi classificada em três grupos: 1. Grupo de discentes de Biologia; 2. Grupo de discentes de Matemática; 3. Grupo de discentes de Letras. Todos os resultados foram armazenados no programa Excel 2010®, a classificação foi feita utilizando o cálculo de porcentagem no qual foram organizados por meio do agrupamento e descritos no texto.

Para o desenvolvimento desta pesquisa, o projeto foi submetido ao CEP - Comitê de Ética e Pesquisa da URCA aprovado com número 3.045.544. É imprescindível enfatizar que todas as participantes da pesquisa assinaram o TCLE, e estavam aparados eticamente, atendendo a Resolução de nº Resolução 466/2016 do Conselho Nacional de Saúde.

## Resultados e discussão

Diante dos dados obtidos através da pesquisa com 122 universitárias da UDCS/URCA, 67 universitárias do curso de Biologia com faixa etária entre 19 a 45 anos, no curso de Matemática com 25 universitárias com idade entre 18 e 24 anos e no curso de Letras 30 graduandas participantes da pesquisa tinham idade entre 19 a 42 anos. Os hábitos de vida têm importância com a aquisição do vírus HPV e do desenvolvimento do câncer cervical, essa relação está ligada a alguns fatores como número de parceiros sexuais, início precoce das atividades sexuais e infecções ginecológicas repetidas (Lima et al., 2006).

Um estudo feito com mulheres no Nordeste com idade entre 15 e 69 anos, que já haviam iniciado a vida sexual, demonstrou que a maioria das mulheres entrevistadas 96 % consideram o exame de Papanicolau importante, mas apenas 55% tem a prática de fazer exames preventivos todos os anos, 15 % nunca fizeram e o restante das entrevistadas disseram ter feito alguma vez na vida (Fernandes et al., 2009). Como demonstrado na tabela 2 ao analisar a frequência relativa entre a vida sexual ativa e o hábito de realizar exames ginecológicos das universitárias pesquisadas no qual 81% da amostra realiza exames ginecológicos, sendo um valor bem abaixo do total dos três cursos com vida sexual ativa (217%).

**Tabela 1.** Respostas do questionário (P1 a P6) aplicado as universitárias da UDCS/URCA.

PERGUNTAS	BIOLOGIA	MATEMÁTICA	LETRAS
P1. Você tem vida sexual ativa?	SIM: 67%	SIM: 80%	SIM: 70%
	NÃO: 33%	NÃO: 20%	NÃO: 30%
P2. Costuma utilizar preservativos durante suas relações sexuais?	SIM: 40%	SIM: 28%	SIM: 60%
	NÃO: 60%	NÃO: 72%	NÃO: 40%
P3. Tem mais de um parceiro sexual?	SIM: 0,0%	SIM: 4%	SIM: 0,0%
	NÃO: 100%	NÃO: 96%	NÃO: 100%
P4. Você costuma ir a consultas com um ginecologista com frequência?	SIM: 18%	SIM: 36%	SIM: 27%
	NÃO: 82%	NÃO: 64%	NÃO: 73%
P5. Você costuma fazer exames ginecológicos todos os anos?	SIM: 34%	SIM: 24%	SIM: 37%
	NÃO: 66%	NÃO: 76%	NÃO: 63%
P6. Você conhece o Papiloma virus humano (HPV)?	SIM: 33 %	SIM: 16%	SIM: 23%
	NÃO: 37%	NÃO: 48%	NÃO: 10%
	TALVEZ: 30%	TALVEZ: 36%	TALVEZ: 67%

**Tabela 2.** Tabela de contingência demonstrando a frequência relativa entre a vida sexual ativa e o hábito de realizar exames ginecológicos das universitárias.

	VIDA ATIVA	SEXUAL	HÁBITO REALIZAR EXAMES GINECOLÓGICOS	DE	Total
<b>Biologia</b>	67%		18%		51%
<b>Matemática</b>	80%		36%		52%
<b>Letras</b>	70%		27%		50%
<b>Total</b>	217%		81%		153%

Durante alguns anos, a importância dada à infecção pelo HPV, foi mínima por ser considerada uma doença benigna, mas a relação causal entre o câncer uterino e o HPV é maior do que a do câncer de pulmão com o cigarro (Souza e Catão, 2012). Somente após a associação do HPV com o CCU, tornou-se importante realizar campanhas de prevenção, pois a detecção precoce da infecção permite evitar ou retardar a progressão para o câncer invasivo. No geral, mudanças que ocorreram nas últimas décadas têm alterado o perfil das IST's, transformando seu controle em um problema de saúde pública, não apenas por sua incidência e permanência, mas por suas consequências, como as complicações psicossociais e econômicas, pois acometem a grande parcela da sociedade em idade produtiva (Luz et al., 2014).

Os meios preventivos são mais conhecidos de acordo com o grau de escolaridade das mulheres, quando a escolaridade é baixa tendem a conhecer menos sobre o assunto, enquanto que mulheres com o grau de escolaridade alto conhecem mais sobre os meios preventivos, entretanto deixam passar despercebido na hora do ato sexual (Brenna et al, 2001). O problema é que apesar do conhecimento de que o sexo sem o uso do preservativo pode trazer graves consequências, homens e mulheres praticam o ato sem o preservativo (Sanches et al, 2013) como pode ser corroborado com essa pesquisa, ressaltando que mais de 66 % das mulheres que responderam ao questionário relataram não usar preservativos.

Na Tabela 3 é possível analisar a correlação entre vida sexual ativa e o uso de preservativos em porcentagem. As universitárias do curso de Matemática demons-

traram relação distante entre a vida sexual ativa e o uso de preservativos, seguido das universitárias da Letras e Biologia respectivamente. Em parte, estes dados confirmam a não prática de uso de preservativos por parte de mulheres ativas, o que propicia a contaminação pelo HPV.

**Tabela 3.** Tabela de contingência demonstrando a frequência relativa entre a vida sexual ativa e o uso de preservativos das universitárias.

	VIDA ATIVA	SEXUAL	USO DE PRESERVATIVOS	DE	Total
<b>Biologia</b>	67%		40%		107%
<b>Matemática</b>	80%		28%		108%
<b>Letras</b>	70%		60%		130%
<b>Total</b>	217%		128%		345%

Atualmente o número de mulheres no mundo que são portadoras do HPV, chega a mais de 290 milhões, destas 32% estão infectadas pelos tipos 16, 18 ou ambos que são os percursoros do câncer do colo uterino. Comparando-se esse dado com a incidência anual de aproximadamente 500 mil casos de câncer de colo do útero, pode-se analisar que o câncer é um desfecho raro, mesmo na presença da infecção pelo HPV, mas de preocupação para a saúde pública (INCA, 2018; OPAS, 2019; Nascimento et al., 2013) e isso se dá pela falta de informação ou desconhecimento do assunto, cerca de 62 % de todas as universitárias participantes disseram não possuírem informações sobre o HPV em seu meio social.

Nesta pesquisa, 72% das universitárias dizem não possuir conhecimento sobre o HPV quando relacionamos os três cursos pesquisados. Correlacionando com a pergunta sobre vida sexual ativa os dados demonstram conhecimento de nível baixo, principalmente para as discentes de Matemática.

Ao analisar a frequência relativa entre o conhecimento do HPV e o hábito de realizar exames ginecológicos das universitárias corroboramos mais um dado, associado a tabela 4 sobre o nível de conhecimento sobre o HPV, na tabela 5 se verifica que o baixo nível de conhecimento sobre o HPV pode estar relacionado a falta do hábito de realizar exames ginecológicos.

**Tabela 4.** Tabela de contingência demonstrando a frequência relativa entre a porcentagem de mulheres sexualmente ativas e o conhecimento do HPV das universitárias.

	SEXUALMENTE ATIVAS	CONHECIMENTO DO HPV	Total
<b>Biologia</b>	67%	33%	100%
<b>Matemática</b>	80%	16%	96%
<b>Letras</b>	70%	23%	93%
<b>Total</b>	217%	72%	289%

**Tabela 5.** Tabela de contingência demonstrando a frequência relativa entre o conhecimento do HPV e o hábito de realizar exames ginecológicos das universitárias

	CONHECIMENTO DO HPV	HÁBITO REALIZAR EXAMES GINECOLÓGICOS	DE	Total
<b>Biologia</b>	33%	18%		51%
<b>Matemática</b>	16%	36%		52%
<b>Letras</b>	23%	27%		50%
<b>Total</b>	72%	81%		153%

Sabe-se que prevenção significa agir antecipadamente impedindo determinado agravo, como uma doença, a invalidez ou até mesmo a morte (Thum, 2008). A melhor forma de prevenção é a informação atrelada à discussão. Quando se fala e as pessoas ouvem e transferem a problemática para sua vida, se torna mais fácil procurarem pela prevenção. O que não foi demonstrado nesses resultados, já que as discentes demonstraram ter pouco conhecimento sobre o HPV e sua associação com o câncer de colo de útero.

Calza et al, (2016) em sua pesquisa constatou que as universitárias têm consciência dos métodos de prevenção como essenciais para evitar a contaminação e disseminação do vírus, porém, foi identificado que as ações preventivas não são realizadas corretamente pela falta de conhecimento sobre o assunto. Justificam este fato a falta de informações dos órgãos governamentais, 56 % acham que a população tem conhecimento, mas, falta muitas informações que são desconhecidas, apenas 4 % das entrevistadas acham que a população conhece as IST's e os riscos que essas doenças causam.

Os jovens com idades entre 18 e 26 anos são considerados a população de alta vulnerabilidade, devido estarem iniciando suas vidas sexuais muitas vezes sem o conhecimento devido. A faixa etária mais acometida pelo CCU é entre 18 aos 25 anos. Um estudo realizado no Instituto Adolfo Lutz, com revisão de 308.603 casos de câncer uterinos, de 1996 a 2001, verificou-se evidente aumento dos casos em adolescentes com essa faixa etária, havendo um decréscimo com os casos em mulheres adultas (Cirino et al., 2010).

Na pesquisa de Carvalho e outros com adolescentes pode comprovar que eles possuem conhecimento primário sobre o HPV, riscos, meios de contágio como também a profilaxia, entretanto é necessário que a instituição de ensino crie projetos para que as informações cheguem até os adolescentes, família e a escola, para juntos encontrarem soluções para um melhor conhecimento que influencie na melhor prevenção (De Carvalho et al, 2018).

Um total de 329 universitárias de Belém participaram de uma atividade de extensão para detecção precoce do CCU. Essa atividade demonstrou altas taxas de infecção por HPV em mulheres com idade inferior a 25 anos. Exames preventivos de Papanicolau e da PCR foram disponibilizados a todas as participantes do estudo. Durante a entrega dos resultados, as estudantes foram orientadas quanto à importância do diagnóstico precoce do câncer e quanto aos fatores de risco para a infecção por HPV. Essa ação enfatiza a importância de ações de extensão universitária (Vieira et al, 2017) como fator contribuinte para disseminação do conhecimento sobre o HPV. E nas regiões Sul e Sudeste as taxas de incidência do HPV caíram entre os anos de 2017 a 2018, devido na zona urbana, os serviços de saúde terem mais qualidade que nas zonas rurais (Santos, 2018).

Nesta pesquisa, nas perguntas 7 e 8 as discentes relataram não saber que o HPV pode estar associado ao câncer de colo do útero, confirmando a falta de informa-

ção, reforçando assim como elas afirmaram na pergunta 8 que a população ainda desconhece fatores e as consequências das IST's na população em geral. O que nos leva a entender que as informações sobre as IST's devem ser disseminadas em todos os ambientes da sociedade para as faixas etárias que podem estar sujeitas a contaminação através da prática sexual, inclusive os adolescentes e jovens.

**Tabela 6.** Respostas do questionário (P7 e P8) aplicado as universitárias da UDCS/URCA.

PERGUNTAS	BIOLOGIA	MATEMÁTICA	LETRAS
P7. Você sabia que o HPV pode estar associado ao câncer de colo uterino?	SIM: 37%	SIM: 20%	SIM: 30%
	NÃO: 63%	NÃO: 80%	NÃO: 70%
P8. Você acha que a população ainda desconhece muitas doenças sexualmente transmissíveis, e os danos que elas podem causar?	SIM: 69%	SIM: 40%	SIM: 77%
	NÃO: 1%	NÃO: 4%	NÃO: 0,0%
	TALVEZ: 30%	TALVEZ: 56%	TALVEZ: 23%

Quando se iniciou as vacinações pelo Sistema Único de Saúde (SUS) em 2014 apenas meninas de 9 a 13 anos de idade eram vacinadas com a vacina quadrivalente. Esta faixa etária foi escolhida por ser a que apresenta maior benefício pela grande produção de anticorpos e por ter sido menos exposta ao vírus por meio de relações sexuais. Em 2017, as meninas de 14 anos também foram incluídas. Além disso, o esquema vacinal do SUS foi ampliado para meninos de 11 a 14 anos. Para quem é portador de vírus da imunodeficiência humana (HIV) o SUS disponibiliza durante as faixas etárias de 9 a 26 anos, com esquema vacinal de três doses, onde o indivíduo recebe a primeira dose, após dois meses a segunda dose e com seis meses a terceira (INCA, 2018).

Não há tratamento específico para combater o vírus, o tratamento varia de indivíduo para indivíduo, de acordo com o grau da lesão, idade, e fatores de risco, os tratamentos existentes são a laser, eletrocauterização, ácido tricloroacético (ATA) e medicamentos que melhoram o sistema de defesa do organismo (INCA, 2018). Além do preservativo, existem vacinas profiláticas contra HPV aprovadas e registradas pela Agência Nacional de Vigilância Sanitária (ANVISA), e que estão disponíveis comercialmente e nas redes públicas de saúde desde o ano de 2014 em postos de atendimento à população (Cirino et al., 2016).

De acordo com Santos (2018), campanhas de prevenção contra IST's tem surtido um excelente efeito, diminuindo estatisticamente os números de novos casos. Campanhas que podem ser adotadas pelos serviços de saúde pública, como os postos de saúde que são localizados nas zonas rurais e urbanas de todo o país, dando ênfase na prevenção com exames como o Papanicolau e consultas frequentes ao médico ginecologista.

Analisando os resultados podemos observar que ainda existe uma falta de informação relevante por parte das universitárias. A pouca importância dada ao exame de Papanicolau pode trazer inúmeros prejuízos a saúde da mulher, tendo em vista que existem mais de 12 tipos de IST's, e que muitas são assintomáticas podendo levar anos para apresentarem manifestações clínicas. É necessá-

rio que o governo desenvolva projetos de conscientização sobre as IST's, pois apesar dos avanços tecnológicos, os números de casos de morte por Infecções Sexualmente Transmissíveis são altos, e precisam ser levados em consideração pela população.

### Considerações finais

Diante dos dados obtidos pode-se concluir que este trabalho contribuiu para que se tivesse uma compreensão do grau de conhecimento das universitárias sobre o Papiloma Vírus Humano (HPV), e a sua relação com o câncer cervical, mostrando que apesar do nível de escolaridade das mesmas ser relativamente alto, ainda pouco conhecem o vírus e os riscos que ele traz com sua aquisição. Ainda existe um preconceito ao se tratar do tema sexualidade, durante o período da pesquisa pode-se verificar que as graduandas recusavam participar da pesquisa por receio do tema, e as que participaram mostravam receio na exposição de sua intimidade.

A maior parte das mulheres entrevistadas possui uma vida sexualmente ativa, porém não costumam usar nenhum tipo de preservativos, assim facilitando a contaminação por uma IST. Além de a maioria não ter o hábito de fazer consultas e nem exames ginecológicos com frequência de pelo menos um ano.

Sendo assim é preciso desenvolver ações para que as mulheres no geral tenham conhecimento do tema, e venham a se adaptar a uma vida sexualmente ativa mais saudável, com o hábito de fazer exames e consultas periodicamente, para prevenção das IST's que podem trazer riscos e consequências para a saúde da mulher.

### Referências

Bosch X, Harper D. Prevention Strategies of cervical cancer in the HPV vaccine era. *Gynec Oncol* 2006;103(1):21-24. doi: 10.1016/j.ygyno.2006.07.019.

Brandão, CR, Borges, MC. 2007. A pesquisa participante: um momento da educação popular. *Revista de Educação Popular*, 6(1).

Brenna, SMF, Hardy, E, Zeferino, LC, & Namura, I. (2001). Conhecimento, atitude e prática do exame de Papanicolaou em mulheres com câncer de colo uterino. *Cadernos de Saúde Pública*, 17, 909-914.

INCA, Instituto Nacional do Câncer. Câncer do Colo do Útero., 06 de novembro de 2018. Disponível em <<https://www.inca.gov.br/tipos-de-cancer/cancer-do-colo-do-uterio>>. Acesso em: 06 de agosto de 2018.

Carvalho, JJM. 2004. Manual Prático do HPV: papiloma vírus humano, Instituto Garnet.

Calza, D., Tomazzeli, C., Covalski, D., de Brum, C., & Zuge, S. (2016). HPV: VULNERABILIDADE DAS JOVENS UNIVERSITÁRIAS. *Anuário Pesquisa E Extensão Unoesc São Miguel Do Oeste*, 1, e12692. Recuperado de <https://portalperiodicos.unoesc.edu.br/apeusmo/article/view/12692>.

Cirino, FMSB, Nichiata, LYI, Borges, ALV. 2016. Conhecimento, atitude e práticas na prevenção do câncer de colo uterino e HPV em adolescentes. *Escola Anna Nery*, v. 14, n. 1, p. 126-134.

De Carvalho, FLO, Rodrigues, WP, Pereira, RSF, Fraga, FV, & Brandão, IM. 2018. HPV como principal precursor do câncer de colo de útero em adolescentes. *Revista de Saúde ReAGES*, v. 1, n. 2, p. 23-36.

de Lima Camara, G. N., Cruz, M. R., Veras, V. S., & Martins, C. R. F. (2008). Os papilomavírus humanos-HPV: histórico, morfologia e ciclo biológico. *Universitas: Ciências da Saúde*, 1(1), 149-158.

Dos Santos Zimmer, A, Rosa, DD. 2007. Câncer de Colo Uterino. *Rev. Bras. Oncologia Clínica*, v. 4, n. 12, p. 27-31.

Fernandes, JV, Rodrigues, SHL, Costa, YGASD, Silva, LCMD, Brito, AMLD, Azevedo, JWVD, ... & Fernandes, T. A. A. D. M. 2009. Conhecimentos, atitudes e prática do exame de Papanicolaou por mulheres, Nordeste do Brasil. *Revista de Saúde Pública*, 43, 851-858.

Junior, WB, Shiratsu, R, & Pinto, V. 2009. Abordagem nas Infecções Sexualmente Transmissíveis. *An bras dermatol*, 84(2), 151-59.

Lima, CA, Palmeira, JAVCI, Polotti, R. 2006. Fatores associados ao câncer do colo uterino em Propriá, Sergipe, Brasil. *Cadernos de Saúde Pública*, v. 22, p. 2151-2156, 2006.

Lorenzi, A. T., Syrjänen, K. J., & Longatto-Filho, A. 2015 Human papillomavirus (HPV) screening and cervical cancer burden. *A Brazilian perspective. Virology journal*, 12(1), 112.

Luz, NNN, Lustosa, ÍR, da Conceição Machado, K, Pacheco, ACL, Peron, AP, & Ferreira, PMP. 2014. Acadêmicos, a percepção sobre o papilomavírus humano e sua relação com o câncer cervical. *Semina: Ciências Biológicas e da Saúde*, 35(2), 91-102.

Marconi, MDA, & Lakatos, EM 2002. Técnicas de pesquisa (Vol. 2, pp. 35-36). São Paulo: Atlas. Nascimento, MV, Souza, I, de Deus, MDSM, & Peron, AP. 2013. O que sabem os adolescentes do ensino básico público sobre o HPV. *Semina: Ciências Biológicas e da Saúde*, 34(2), 229-238.

Oliveira, MDC. 2008. Vacina contra o câncer do colo do útero HPV. *Revista eletrônica Estácio saúde*. Pelloso, SM, de Barros Carvalho, MD, & Higarashi, IH. 2004. Conhecimento das mulheres sobre o câncer cérvico-uterino. *Acta Scientiarum. Health Sciences*, 26(2), 319-324.

Rodrigues, AF, Sousa, JA. 2015 Papilomavírus humano: prevenção e diagnóstico. *Revista de Epidemiologia e Controle de Infecção*.

Sanches, EB. 2010. Prevenção do HPV: a utilização da vacina nos serviços de saúde. *Saúde e Pesquisa*, 3(2).

Sá, FMP, Costa, LT, & Júnior, NPS. 2018. Perfil epidemiológico da mortalidade por câncer do colo do útero no Brasil entre 2000 e 2015. *Olhar científico*, 4(1), 617-639.

Sanches Panobianco, M, Faim de Lima, AD, Barbosa Oliveira, IS, & de Oliveira Gozzo, T. 2013. O conhecimento sobre o HPV entre adolescentes estudantes de graduação em enfermagem. *Texto & Contexto Enfermagem*, 22(1).

Santos, GRB. 2018. Estudo do papilomavírus humano (HPV) 18 e variantes associadas ao câncer do colo do útero em usuárias da rede SUS. TEDE UFMA. São Luís-Ma.

Severino, AJ. 2017. Metodologia do trabalho científico. Cortez editora.

Sousa, LB, Cunha, DFF, Ximenes, LB, Pinheiro, AKB, Vieira, NFC. 2011. Conhecimentos, atitudes e prática de mulheres acerca do uso do preservativo. Rev. enferm. UERJ. [Internet], 19(1).

Souto, R, Falhari, JPB, Cruz, AD. 2005. O papilomavírus humano: um fator relacionado com a formação de neoplasias. Revista Brasileira de Cancerologia, 51(2), 155-160.

Souza, AFD, Costa, LHR. 2015. Conhecimento de Mulheres sobre HPV e Câncer do Colo do Útero após Consulta de Enfermagem. Revista Brasileira de Cancerologia, 61(4), 343-350.

Souza, DR, Catão, RMR. 2012. A importância do conhecimento sobre papilomavírus humano: considerações gerais. Revista de Biologia e Farmácia.

Thum, M, Heck, RM, Soares, MC, & Deprá, AS. 2008. Câncer de colo uterino: percepção das mulheres sobre prevenção. Cienc cuid saude, 7(4), 509-16.

WHO, World Health Organization. Sexually Transmitted Infections - ISTs. 28 de February de 2019. Disponível em: < [https://www.who.int/es/news-room/fact-sheets/detail/sexually-transmitted-infections-\(stis\)](https://www.who.int/es/news-room/fact-sheets/detail/sexually-transmitted-infections-(stis))> Acessado em: 14 de maio de 2019.

OPAS. Organização Pan-Americana da Saúde. Folha informativa - HPV e câncer do colo do útero. Fevereiro de 2019. Disponível em: <[https://www.paho.org/bra/index.php?option=com\\_content&view=article&id=5634:folha-informativa-hpv-e-cancer-do-colo-do-uterio&Itemid=839](https://www.paho.org/bra/index.php?option=com_content&view=article&id=5634:folha-informativa-hpv-e-cancer-do-colo-do-uterio&Itemid=839)>. Acessado em: 22 de maio de 2019.

Vieira, RC, Heninng, JD SL, da Silva Costa, CC, dos Prazeres, BAP, Trindade, JQ, do Nascimento Ferreira, R, de Sousa, MS. 2017. Câncer de colo uterino: detecção precoce e ações educativas com mulheres universitárias. Revista Ciência em Extensão, 13(1), 72-82.

# Revisão da anatomia do sistema nervoso central de *Apis mellifera*: uma base teórica para estudos ecotoxicológicos

Review of *Apis mellifera* central nervous system anatomy: a theoretical basis for ecotoxicological studies

Patrícia Azevedo<sup>1,2\*</sup>, Roberta Cornélio Ferreira Nocelli<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Universidade Federal de São Carlos (UFSCar), Departamento de Ciências da Natureza, Matemática e Educação, Rodovia Anhanguera, Km 174, 13600-970, Araras, SP, Brasil.

<sup>2</sup>Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP), Instituto de Biologia, Grupo de Genética e Genômica da Conservação, Rodovia SP 127, km 30, 13412-050, Piracicaba, SP, Brasil.

\*Contato: azevedo.p89@gmail.com

**Resumo.** As abelhas são essenciais para a manutenção da variabilidade genética vegetal de plantas silvestres e cultivadas e, conseqüentemente, para a segurança alimentar mundial. Contudo, são altamente vulneráveis à ação neurotóxica de inseticidas, pelos quais têm como alvo de ação principal o Sistema Nervoso Central e Periférico. A busca por mudanças nas legislações vigentes para avaliação de risco e registro de agrotóxicos têm impulsionado diversos estudos ecotoxicológicos, sendo que avaliações dos impactos desses produtos em nível anatômico e celular são comumente utilizadas. Dessa forma, esta revisão buscou compilar informações essenciais da anatomia do Sistema Nervoso Central da abelha *A. mellifera*, espécie modelo e a mais estudada mundialmente, presentes na literatura e propõe novos esquemas, a fim de facilitar um primeiro contato do leitor com esse sistema visando orientar posteriores aprofundamentos sobre o assunto.

**Palavras-chave.** cérebro, corpos pedunculados, gânglio subesofágico, sistema estomogástrico, cadeia nervosa ventral.

**Abstract.** Bees are essential for the genetic variability maintenance of wild and cultivated plants and, consequently, for global food security. However, they are highly vulnerable to the neurotoxic action of insecticides, whose main target is the Central and Peripheral Nervous System. The search for changes in the current legislation for risk assessment and registration of pesticides has motivated several ecotoxicological studies, since the evaluations of the impacts of these products at the anatomical and cellular level are commonly used. Thus, this review aimed to compile essential information present in the literature about *A. mellifera* Central Nervous System anatomy, a model species and the most studied worldwide, and proposes new schemes, to facilitate a first contact of the reader with this system in order to guide further studies on the subject.

**Keywords.** brain, mushroom body, suboesophageal ganglion, stomatogastric nervous system, ventral nerve cord.

## Introdução

A inserção recorrente de diferentes espécies de abelhas na lista de espécies ameaçadas de extinção foi um dos principais argumentos levantados pelo Earthwatch Institute que garantiu às abelhas o título de organismos vivos mais importantes do mundo na última reunião da Royal Geographical Society of London (Concio, 2019; Selvaras et al., 2020). Além disso, os serviços ecossistêmicos prestados por esses insetos foram apontados como extremamente necessários para a manutenção da segurança alimentar mundial devido, principalmente, aos serviços de polinização, uma vez que eles são essenciais para a manutenção da biodiversidade e da variabilidade genética vegetal de plantas silvestres e cultivadas (Kearns e Inouye,

1997; Imperatriz-Fonseca, 2004).

Estima-se que cerca de 75% das principais culturas do mundo dependam da polinização, sendo as abelhas responsáveis por 73% do total dessas polinizações (FAO, 2004). De acordo com Giannini et al. (2015), a contribuição dos polinizadores nas principais culturas comercializadas no Brasil, tanto para exportação como para o mercado interno é de cerca de US\$ 12 bilhões de dólares ao ano, o que garante a produção e manutenção de diversas culturas agrícolas, impulsiona o agronegócio no país e movimenta grande parte da economia (Kremen, 2005; Brittain e Potts, 2011).

Apesar de sua importância, a abundância e diversidade desses polinizadores tem sofrido constantes amea-

Recebido: 02fev19

Aceito: 12nov20

Publicado: 17nov20

Editorado por

Karen dos S.

Toledo

Diagramado por

Karen dos S.

Toledo

ças e diminuído drasticamente devido a diversos fatores, dentre eles a perda de habitats, a incidência de doenças e parasitas, mudanças climáticas, à intensificação agrícola e ao aumento do uso de agrotóxicos, fatores esses que individualmente ou combinados podem prejudicar os serviços ecossistêmicos (Goulson et al., 2015; FAO, 2018; Grab et al., 2019).

Dentre os fatores apontados, o uso de agrotóxicos merece destaque, já que o Brasil está entre os três países que mais ampliaram o consumo de agrotóxicos nos últimos anos (período de 1991 a 2015) em meio aos países que representam as maiores economias do mundo - os países do Mercosul, os BRICS (Brasil, Rússia, Índia, China e África do Sul) e os países integrantes do Tratado Norte-Americano de Livre Comércio (Nafta) - sendo que para cada hectare de área cultivada a quantidade aplicada de agrotóxicos aumentou cerca de quatro vezes e, embora alguns países como a Itália e o Japão apresentem taxas de aplicação por área cultivada maiores que as do Brasil, o uso nesses países têm decrescido ao longo dos anos enquanto que no país o uso têm sido crescente (De Moraes, 2019). Além disso, a intensificação do uso não foi apenas quantitativa como também qualitativa, já que o aumento do uso de produtos de alta ou muita periculosidade teve crescimento, além da utilização de vários tipos de ingredientes ativos combinados (De Moraes, 2019).

Embora não alvos desses compostos, as abelhas são expostas a tais insumos agrícolas ao forragearem em busca de recursos, como o néctar e o pólen, e ao entrarem em contato com folhas/caules, fontes de água ou solos contaminados, além de estarem constantemente vulneráveis à deriva desses produtos aplicados ou pulverizados em áreas adjacentes que podem ser absorvidos pela cutícula ou espiráculos desses insetos (IBAMA, 2012; Kiljanek et al., 2016; Uhl e Brühl, 2019). Vale ressaltar que os efeitos causados por essa exposição podem variar de acordo com as doses e concentrações utilizadas, o tempo de exposição ao agrotóxico e o modo de intoxicação (Lu et al., 2020).

A avaliação da toxicidade dos agrotóxicos para as abelhas no Brasil e no mundo se baseia principalmente nos protocolos da Organização para Cooperação e Desenvolvimento Econômico (OECD, 1998), que visam mensurar as doses letais médias oral (DL50), ou seja, as doses do produto avaliado que causam a mortalidade de 50% da população experimental (EFSA, 2013; Cham et al., 2017). Além disso, a espécie *A. mellifera* é utilizada como organismo-teste, sendo representante dos insetos polinizadores nas avaliações de risco, já que possui uma ampla distribuição geográfica, biologia bem conhecida, é facilmente manejada e mantida em laboratório, um ótimo indicador de qualidade ambiental e é o visitante floral de culturas agrícolas mais frequente (Cham et al., 2017; Dietzsch e Jütte, 2020). Ainda, a espécie *A. mellifera* também é utilizada como modelo na determinação de novos métodos laboratoriais como, por exemplo, métodos de extração de hemolinfa (Butolo et al., 2020) e cultura de tecidos (Azevedo et al., 2020).

Dentre os agrotóxicos, merecem especial atenção os inseticidas, uma vez que as abelhas são insetos e, por-

tanto, altamente vulneráveis a essa classe de agrotóxicos. Grande parte dos inseticidas utilizados atualmente tem como principal alvo de ação o Sistema Nervoso Central e Periférico (SNC e SNP), sendo que as abelhas são altamente vulneráveis à ação neurotóxica desses produtos (Guez et al., 2003; Medrzycki et al., 2003; Decourtye et al., 2004). Ainda, as doses subletais, que normalmente apresentam efeitos subcrônicos (médio prazo) e crônicos (longo prazo), têm apresentado relação direta com modificações anatômicas e estruturais provocadas por alterações celulares nas principais redes de comunicação cerebral desses insetos produzindo, conseqüentemente, desordens na função neural que impactam diretamente as funções cognitivas (Decourtye et al., 2005; Almeida Rossi et al., 2013; Oliveira et al., 2014; Catae et al., 2018).

Os inúmeros impactos ocasionados pelos agrotóxicos nas populações de abelhas, somados à busca por mudanças nas legislações vigentes (IBAMA, 2017) por meio de comprovações científicas, têm impulsionado diversos estudos ecotoxicológicos, sendo que uma maneira bastante utilizada são as avaliações dos impactos desses insumos agrícolas em nível anatômico, celular e, mais recentemente, em nível molecular.

Contudo, apesar da relevância dos estudos ecotoxicológicos, o entendimento inicial da morfologia e anatomia do sistema nervoso central das abelhas mostra-se de difícil acesso, uma vez que grande parte do material disponível na literatura provém de livros textos gerais sobre insetos e de artigos em língua inglesa com assuntos dispersos acerca da caracterização anatômica do SNC de abelhas. Dessa forma, esta revisão buscou compilar informações essenciais da anatomia do Sistema Nervoso Central da abelha *A. mellifera* presentes na literatura, com o auxílio de esquemas, de forma a facilitar um primeiro contato do leitor com esse sistema visando orientar posteriores aprofundamentos sobre o assunto.

Restringimos nossa busca a publicações que descrevessem a anatomia do SNC da espécie *A. mellifera*, que além de ser a espécie modelo utilizada em estudo ecotoxicológicos, é a mais estudada e, portanto, a mais encontrada em artigos que descrevem a anatomia de abelhas.

## Estrutura geral do sistema nervoso da abelha *A. mellifera*

O padrão de organização do sistema nervoso de abelhas é basicamente o mesmo encontrado nos insetos em geral, sendo que uma de suas propriedades fundamentais é a capacidade de cognição para responder aos estímulos e variações ambientais, produzindo determinados comportamentos (Chmiel et al., 2020). Tal capacidade deve-se basicamente ao SNC, o qual é responsável por processar todas as informações recebidas pelo corpo, e ao Sistema Nervoso Periférico (SNP), cuja função é sensorial e está diretamente envolvida na captação dos estímulos ambientais (Cruz-Landim, 2009). Os elementos principais de ambos os sistemas, tanto o SNC quanto do SNP, são as células nervosas ou neurônios. As células de glia, ou células de sustentação também merecem destaque, já que se arranjam junto aos neurônios formando os gânglios

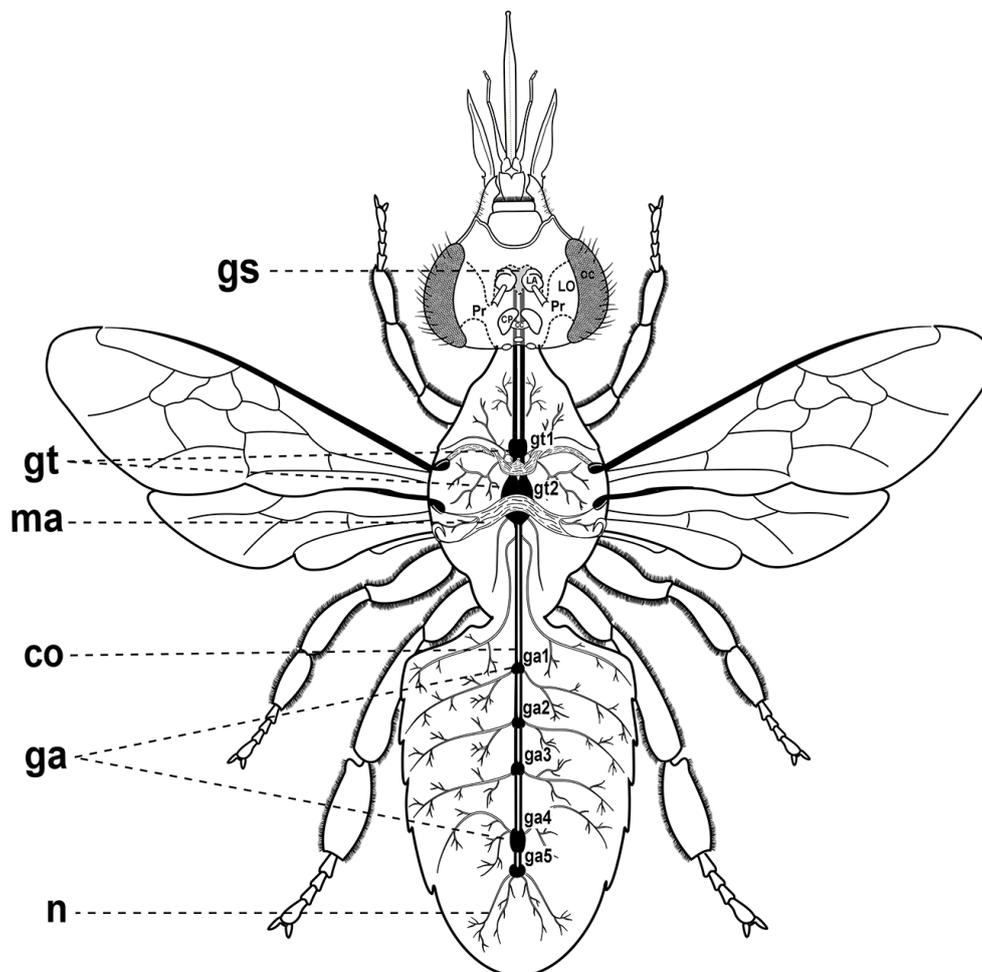
(Hähnlein e Bicker, 1997; Oland e Tolbert, 2003; Edenfeld et al., 2005).

O SNC das abelhas é composto pelo cérebro e pelo sistema estomogástrico, ambos localizados na cabeça, e pela cadeia nervosa ventral, que se estende ao longo do corpo (Cruz-Landim, 2009) (Figura 1). O cérebro é bilobado e constituído pelos gânglios supraesofágico e subesofágico. O gânglio supraesofágico é dividido em três partes: protocérebro, com o qual se relaciona a estrutura dos olhos, deutocérebro que está relacionado ao processamento das informações colhidas pelas antenas e o tritocérebro que, junto ao gânglio subesofágico, é responsável pelo controle das peças bucais e ambos estão relacionados com a percepção gustativa (Brandt et al., 2005; Rybak et al., 2010) (Figura 2a). O gânglio subesofágico é ligado fisicamente ao gânglio supraesofágico por meio da cadeia nervosa ventral (Rehder, 1988; Schröter et al., 2006) que, por sua vez, é composta de um conjunto de gânglios ligados entre si por conectivos e, concomitantemente ao cérebro, fazendo a conexão do SNC com todas as partes do organismo (Banerjee e Bharadwaj, 1974; Keller, 2019). Finalmente, o sistema estomogástrico é constituído por gânglios localizados posteriormente e defronte ao cérebro,

cujas funções são controlar o funcionamento das vísceras (Bollelli et al., 1998; Brandt et al., 2005; Cruz-Landim, 2009).

O SNP é constituído por nervos, bem como por suas ramificações, que saem dos gânglios dispostos ao longo da cadeia nervosa ventral, pelos neurônios sensoriais localizados nas extremidades do corpo desses insetos e pelos órgãos dos sentidos localizados nos sistemas motor e sensorial (Cruz-Landim, 2009). Vale ressaltar que os órgãos dos sentidos são bem desenvolvidos e são representados pelas sensilas, órgãos timpânicos, antenas, ocelos e olhos compostos (Menzel e Mercer, 1987).

O complexo sistema nervoso, juntamente com a pequena dimensão e as altas taxas reprodutivas fazem dos insetos ótimos organismos modelos. As abelhas, por exemplo, possuem alta capacidade cognitiva, de aprendizagem e memorização que, aliadas ao comportamento social de algumas espécies, tornam esses insetos excelentes modelos neurobiológicos (Roat e Cruz-Landim, 2011). Abelhas forrageiras, por exemplo, aprendem cores, odores, a posição de flores ricas em néctar e utilizam essas informações para aperfeiçoar o seu forrageamento (Galizia, 2007). Essa alta capacidade de aprendizagem está relacionada à forma como o sistema nervoso está estruturado.



**Figura 1.** Modelo ilustrando o SNC de *Apis mellifera*, evidenciando o cérebro e a cadeia nervosa ventral. Cabeça - CC: corpo central, CP: corpo pedunculado, gs: gânglio subesofageano, LA: lobo antenal, LO: lobo óptico, OC: olho composto, Pr: protocérebro. Tórax - gt: gânglio torácico, gt1: gânglio torácico 1, gt2: gânglio torácico 2, ma: músculo alar. Abdômen - co: conectivos, ga: gânglio abdominal, ga1: gânglio abdominal 1, ga2: gânglio abdominal 2, ga3: gânglio abdominal 3, ga4: gânglio abdominal 4, ga5: gânglio abdominal 5, n: nervos.

## Cérebro

O cérebro das abelhas tem volume médio de 1 mm<sup>3</sup>, cerca de 960.000 neurônios e, apesar do tamanho, esses insetos dispõem de um vasto repertório comportamental e organizacional, uma vez que possuem capacidade de percepção do ambiente atribuída a captação de informações e ao processamento cerebral (Menzel e Giurfa, 2001; Horridge, 2006). Exemplos disso são as navegações a longas distâncias utilizando referências como indicadores, sua extrema eficiência na memorização e aprendizagem ao inspecionar possíveis locais de nidificação e forrageamento e as capacidades sensoriais como identificação de cores e odores (Hammer e Menzel, 1995; Hammer, 1997; Menzel et al., 2006).

As regiões do cérebro que contém corpos celulares de neurônios são denominadas somata e as regiões contendo os prolongamentos celulares são denominadas neurópila (Brandt et al., 2005; Schröter e Menzel, 2003). Vale ressaltar que os neurônios são constituídos do corpo celular, onde localizam-se o núcleo e as organelas, e dos prolongamentos citoplasmáticos, denominados dendritos e axônios, e são classificados em sensoriais, motores e de associação, também denominado como interneurônio, já que se intercala entre os dois primeiros tipos de neurônios (Banerjee e Bharadwaj, 1974; Rehder, 1989; Kloppenburg, 1995; Brandt et al., 2005). Os interneurônios apresentam complexa organização e estão localizados principalmente nos corpos pedunculados, estruturas pertencentes ao protocérebro (Menzel e Giurfa, 2001).

Como mencionado anteriormente, em abelhas adultas o cérebro é bilobado e constituído pelos gânglios supraesofágico e subesofágico. O gânglio supraesofágico é formado pela fusão de três gânglios: o protocérebro, o deutocérebro e o tritocérebro (Bicker et al., 1987) (Figura 2b), que serão detalhados a seguir.

Roat e Cruz-Landim (2010) estudaram as diferenças morfológicas do cérebro de operárias, rainhas e zangões de *A. mellifera* associadas ao comportamento de cada indivíduo. Nos zangões, o protocérebro é mais desenvolvido devido ao maior tamanho dos lobos ópticos, uma vez que eles não participam da organização social, mas precisam de uma visão aguçada para o acasalamento. Nas rainhas, as autoras descrevem apenas maior quantidade de células neurosecretoras, as quais produzem hormônios reguladores do comportamento reprodutivo. Nas operárias, entretanto, os corpos pedunculados são mais desenvolvidos, apresentando maior profundidade e muitos pontos convergentes para o pedúnculo indicando a presença de muitas sinapses (Roat e Cruz-Landim, 2005; Roat e Cruz-Landim, 2008; Roat e Cruz-Landim, 2010).

## Protocérebro

O protocérebro é constituído por dois lobos, os quais ocupam grande parte do cérebro, que são unidos na região central pela ponte cerebral, ou *pons cereбрalis*. Lateralmente, o protocérebro é continuado por dois lobos ópticos, sendo que um localiza-se do lado esquerdo e um do lado direito (Brandt et al., 2005). Quanto à composição celular, o protocérebro é constituído de uma grande quan-

tidade emaranhada de neurópila na região central, que são identificadas por tratos interneuronais (vias neurais) e de uma somata na região periférica, caracterizada por subcompartimentos densos e compactados formados por arborizações sobrepostas de neurônios que partem dos lobos antenais, lobos ópticos e dos corpos pedunculados (Rybak, 2012). O protocérebro divide-se em *pons cereбрalis*, complexo ou corpo central, os *corpora pedunculata*, *pars intercereбрalis* e lobos ópticos (Brandt et al., 2005; Cruz-Landim 2009) (Figura 2a e 2c).

A *pons cereбрalis*, ou ponte cerebral, é basicamente uma grande quantidade de prolongamentos nervosos (massa de neurópila) responsáveis pela conexão e comunicação entre os lobos esquerdo e direito do protocérebro (Cruz-Landim, 2009). De acordo com estudo de Homberg (1984), foram encontrados quarenta e seis neurônios que inervam a *pons cereбрalis*, tanto na região superior quanto na região inferior. Destes, cerca de 65% dos neurônios respondeu a um estímulo da antena (odor e estímulos táteis), 56% a estímulos de luz e 50% a estímulos mecânicos no tórax ou no abdômen.

O complexo ou corpo central também se constitui de uma elevada quantidade de prolongamentos nervosos, ou seja, uma massa de neurópila, e encontra-se disposto em dois corpos no formato de semicírculo acima da *pons cereбрalis* (Hensgen, 2020). Apesar de responderem fracamente a estímulos visuais e a estímulos mecânicos das antenas ou do abdômen, estudos eletrofisiológicos e de modelagem computacional apontam que o complexo central exerce papel importante na orientação espacial guiada pelo céu em abelhas (Held et al., 2016; Stone et al., 2017).

Os *corpora pedunculata* ou corpos pedunculados, também conhecidos como corpos em forma de cogumelo (do inglês mushroom bodies), são estruturas pares constituídas cada uma de duas massas de neurópilas em forma de taça ou cálice, de onde partem dois pedúnculos que se unem na base (Figura 2a e 2c) (Heisenberg, 1998). Os denominados lábios correspondem à borda do cálice, o colar corresponde às paredes do cálice e o anel basal corresponde ao fundo do cálice (Strausfeld, 2002). Do anel basal partem os pedúnculos, sendo o mais externo designado  $\beta$  e o mais interno  $\alpha$  (Menzel et al., 1994). Os cálices são preenchidos pelos corpos celulares de neurônios, chamados células de Kenyon, que são diferenciadas em compactas internas, não compactas e compactas externas de acordo com a localização e com a quantidade de citoplasma em relação ao núcleo (Fahrbach, 2006; Roat e Cruz-Landim, 2011). Os corpos pedunculados estão relacionados com a plasticidade comportamental das abelhas, uma vez que são centros de integração e processamento de informações olfativas, visuais, gustatórias e mecanossensoriais (Komischke et al., 2005; Kiya et al., 2007).

A *pars intercereбрalis*, também conhecida como *pars intermedia*, é constituída por somata de neurônios e disposta entre os corpos pedunculados. Além de conectar-se com os ocelos através de prolongamentos neuronais, a região da *pars intercereбрalis* também possui células neurosecretoras de onde partem os prolongamentos neu-

ronais para os corpos cardíacos, gânglios pertencentes ao sistema estomogástrico (Cruz-Landim, 2009).

As abelhas apresentam duas estruturas relacionadas a fotorrecepção: os olhos compostos e os ocelos. Os olhos compostos, também denominados lobos ópticos, são constituídos de uma complexa estrutura de elementos nervosos e celulares como, por exemplo, os omatídeos que são as células com formato hexagonal que constituem os olhos. Além disso, cada omatídeo possui nove células fotorreceptoras, as quais são divididas em células S, M e L, para curto, médio e longo alcance de comprimentos de onda, respectivamente (Mota et al., 2011). Ainda, os lobos ópticos possuem três massas de neurópila, denominadas (de fora para dentro) lâmina, medula e lóbulo (Antonio e Hartfelder, 2006). Entre o lóbulo e a medula localiza-se o quiasma interno e entre a medula e a lâmina localiza-se o quiasma externo. Os quiasmas caracterizam-se pelo cruzamento de axônios entre duas massas de neurópila (Kenyon, 1986; Almeida Rossi, 2013). Paulk et al. (2009) demonstraram em seu estudo que a sensibilidade pelas cores captadas pelos lobos ópticos são principalmente segregadas para as laterais do protocérebro, indicando que a informação visual é transformada a partir da retina para o protocérebro.

Os ocelos localizam-se no topo da cabeça das abelhas e, em operárias, cada um dos três ocelos formam um triângulo equilátero, enquanto em zangões eles distinguem-se por serem mais largos e próximos (Cruz-Landim, 2009; Ribi et al., 2011). Eles são compostos, de fora para dentro, de uma lente convexa, uma camada de células vítreas, também denominadas células córneas e por uma camada retinular (Toh e Kuwabara, 1974). Ribi et al. (2011) verificaram que as células da camada retinular são extremamente sensíveis ao plano de polarização da luz e que sua função estaria relacionada a orientação do voo das abelhas.

### Corpos Pedunculados

Como já citado anteriormente, as células de Kenyon são os elementos principais dos corpos pedunculados, uma vez que ditam sua anatomia e fisiologia (Heisenberg, 1998). As abelhas possuem aproximadamente 17.000 células de Kenyon em cada corpo pedunculado e cerca de 14.000 fora de cada cálice (Fahrbach, 2006). Uma típica célula de Kenyon se estende em fibras finas que se dividem para formar um dendrito com arborizações no cálice dos corpos pedunculados e um ramo de axônios que se divide novamente, dando origem a novas arborizações que se separam em duas neurópilas, formando os lobos associados ao cérebro (Brandt et al., 2005; Fahrbach, 2006). Normalmente, as células de Kenyon são visualizadas heterogeneamente, entretanto, subdivisões têm sido feitas baseadas na morfologia das arborizações no cálice e suas projeções para os lobos do protocérebro, na imunoreatividade, no padrão de expressão gênica e no diâmetro da somata (Fahrbach, 2006). Nas abelhas, as subdivisões celulares refletem o padrão da neurogênese: células de Kenyon compactas externas são produzidas primeiro e localizam-se na borda do cálice ou lábios, seguidas pelas

células de Kenyon não compactas internas que localizam-se na parede do cálice ou colar e, por último, as compactas internas, as quais localizam-se no interior no cálice ou mais comumente chamado de anel basal (Farris et al., 1999; Fahrbach, 2006; Roat e Cruz-Landim, 2011).

De acordo com análises ultra estruturais das células de Kenyon durante a metamorfose, Roat e Cruz-Landim (2011) observaram que as células compactas internas apresentam núcleo menor, porém evidente, uma cromatina condensada, nucléolo evidente, citoplasma delgado contendo diversas mitocôndrias, aparelho de Golgi e poucos perfis de retículo endoplasmático granuloso em relação as demais subpopulações de células. Já as células não compactas apresentam núcleo grande, maior quantidade de citoplasma e a presença das mesmas organelas descritas para o subtipo anterior. As células compactas externas são intermediárias em seu tamanho, apresentam núcleo e citoplasma maiores que os das células compactas internas, porém menores que os das células não compactas, além de possuírem aparelho de Golgi mais desenvolvido e um retículo endoplasmático com mais perfis.

Os corpos pedunculados recebem informações de diferentes áreas do cérebro, os estímulos visuais e olfativos, por exemplo, são largamente segregados no cálice, sendo os olfativos segregados na borda do cálice denominada lábio, e os visuais nas paredes do cálice, denominadas colar e ambos no anel basal (Gronenberg, 2001). Os estímulos visuais são bilaterais no cérebro dos himenópteros, em contraste, os olfativos são sempre unilaterais (Gronenberg, 2001).

De acordo com Paulk e Gronenberg (2008), as células nervosas responsáveis pela transmissão de sinais visuais aos corpos pedunculados são capazes não só de captar sinais de cores e informações de movimentos, como também sinalizar aspectos temporais dos estímulos, expandindo o repertório funcional dos corpos pedunculados. Segundo os mesmos autores, se uma quantidade de processamento visual elevada ocorrer a nível do lobo óptico, então o corpo pedunculado pode receber informações sobre as características do ambiente e não apenas a identificação da presença de uma cor, ou seja, recebe-se combinações de cores, movimentos e de objetos específicos, sejam eles conhecidos ou não.

No que diz respeito ao olfato, pode-se citar um neurônio particularmente notável no cérebro das abelhas, o VUMmx1, que têm sua origem no gânglio subesofágico. Ele inerva o glomérulo do lobo antenal, a lateral do protocérebro, os lábios e o anel basal do cálice dos corpos pedunculados, ou seja, os estímulos olfatórios recebidos pelas antenas são segregados ao longo do SNC até o cérebro das abelhas, onde são processados (Menzel et al., 1994). A atividade deste neurônio está envolvida com a recompensa alimentar em associação ao olfato (Menzel e Giurfa, 2001). Guerrieri et al. (2005) demonstraram em seus estudos que todos os odores apresentados às abelhas através de experimentos de odor-recompensa (REP: reflexo de extensão da probóscide) poderiam ser aprendidos e posteriormente memorizados. No estudo, o nível de aprendizado variou de acordo com o grupo funcional do

líquido que foi apresentado às abelhas e com o comprimento da cadeia de carbono presente nos produtos, sendo que a cadeia curta de cetonas apresentou menor poder de aprendizado nos insetos. Ainda no que diz respeito ao olfato, Hourcade et al. (2010) demonstraram em seus estudos mudanças na densidade glomerular do cálice dos corpos pedunculados de acordo com a memória olfativa de abelhas tratadas no sistema odor-recompensa. A neuroplasticidade nos corpos pedunculados ocorreu apenas nos lábios do cálice, ou seja, na região responsável pelo olfato. A região responsável pela visão, o colar, não foi alterada. Estudos como os de Guerrieri et al. (2005) e de Hourcade et al. (2010) envolvendo olfato e visão e a projeção desses dois sentidos ao nível cerebral reafirmam a capacidade de aquisição e armazenamento de novas informações pelas abelhas, ou seja, de memória e de aprendizagem.

Outro aspecto bastante estudado e relacionado ao aprendizado, memória e socialização das abelhas é a mudança no volume dos corpos pedunculados relacionados à idade e a exposição ao ambiente, o que culmina na plasticidade comportamental. A exemplo disso, Farris et al. (2001) evidenciaram que há diferenças nas ramificações dendríticas das células de Kenyon entre as abelhas forrageiras e operárias que executam atividades intracoloniais, como as nutridoras. O tamanho e o número de ramificações nessas células são aumentados nas abelhas forrageiras, permitindo um maior contato entre as superfícies sinápticas das células nervosas, enriquecendo os estímulos sensoriais e fortalecendo a capacidade do cérebro. Ainda, de acordo com Barchuk et al. (2017) apesar de cérebros de abelhas forrageiras adultas não apresentarem neurogênese, estudos utilizando a impregnação pelo método de Golgi evidenciaram um maior espalhamento e alongamento dos dendritos do corpo pedunculado, confirmando alterações na estrutura desse tecido e sugerindo que tais alterações refletem os efeitos de memória e aprendizagem nesses indivíduos.

Roat et al. (2005) concluíram que estudos neurológicos em abelhas operárias se mostram mais vantajosos em relação a outros insetos, uma vez que, análises morfológicas do cérebro de operárias de *A. mellifera* africanizadas apresentaram um maior desenvolvimento dos corpos pedunculados, os quais apontaram evidências de maior quantidade de sinapses. A maior quantidade de sinapses dos corpos pedunculados das operárias explica a plasticidade comportamental desses indivíduos na manutenção da colônia em detrimento das demais castas, já que o estudo foi comparativo entre operárias, rainhas e zangões associados a diferenças comportamentais.

#### Deutoérebro

O deutoérebro é o segundo gânglio do cérebro e localiza-se ventralmente na região central. Esse gânglio é constituído basicamente de dois lobos laterais ao esôfago, denominados lobos antenais, que são responsáveis pelo processamento quimiosensorial (Figura 2a e 2c). Os lobos antenais são estruturas esféricas formadas de prolongamentos de neurônios sensitivos que recebem estímulos olfatórios captados pelos corpos celulares presentes nas antenas e nas estruturas da boca (Galizia e Rössler, 2010;

Rybak, 2012). Estes prolongamentos neuronais se organizam em aproximadamente 150 glomérulos envolvidos por corpos celulares de neurônios motores que controlam o movimento das antenas (Kloppenburg, 1995). O cálice dos corpos pedunculados é um dos locais onde a informação neuronal do lobo antenal é expressa explicando a relação entre aprendizado e odores (Giurfa, 2007; Rybak, 2012; Giurfa, 2013).

Winnington et al. (1996) mostraram que os glomérulos dos lobos antenais sofrem constantes modificações durante a vida de uma abelha operária adulta. Por exemplo, o volume total da neurópila glomerular aumentou significativamente durante os primeiros 4 dias da vida adulta. Cinco dos glomérulos estudados exibiram mudanças no seu volume, sendo que para dois deles a mudança foi associada ao forrageamento.

#### Tritocérebro

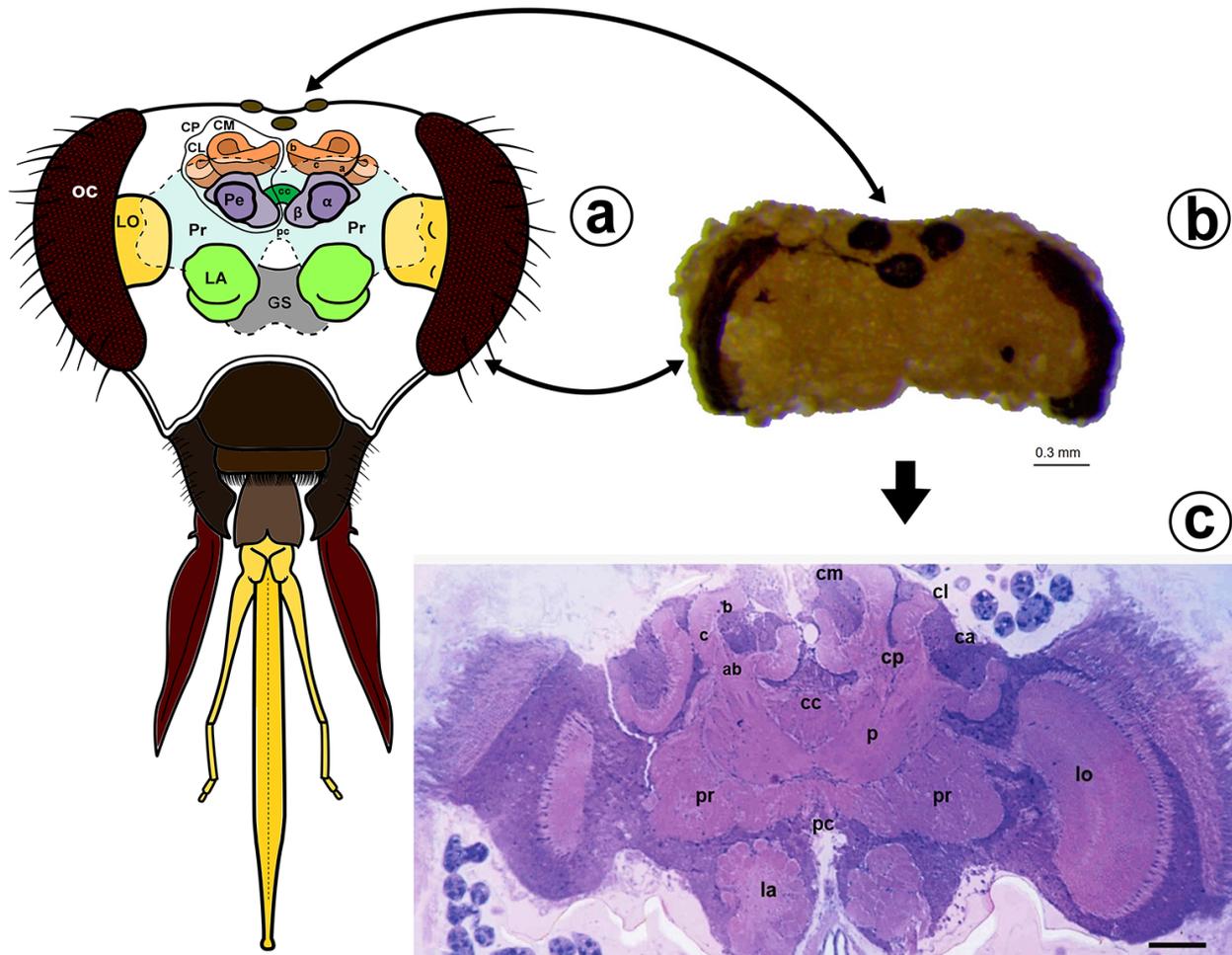
O tritocérebro é o terceiro e menor gânglio do cérebro composto por um par de lobos localizados ventralmente aos lobos antenais e sob o deutoérebro. Estes lobos são ligados por uma comissura transversal que passa por baixo do esôfago. Do tritocérebro partem conectivos que fazem a ligação entre o cérebro e o gânglio subesofágico, e nervos motores e sensoriais que o ligam ao gânglio frontal pertencente ao sistema estomogástrico (Cruz-Landim, 2009).

De acordo com Mitchell et al. (1999) as sensilas gustativas presentes principalmente na boca e nas antenas, no caso das abelhas, estão ligadas diretamente a células nervosas que emitem estímulos tanto para o gânglio subesofágico, composto dos gânglios da mandíbula, maxila e lábios (Cruz-Landim, 2009), quanto para o tritocérebro. Sugerindo, portanto, que o tritocérebro, assim como o gânglio subesofágico, seja um centro primário gustativo e mecanossensorial em insetos.

#### Gânglio subesofágico

O gânglio subesofágico está posicionado no plano ventral e posterior ao cérebro e continuamente ao deutoérebro e ao tritocérebro. Além disso, o gânglio subesofágico está diretamente conectado com as peças bucais já que é constituído pelos gânglios da mandíbula, maxila e lábios, os quais recebem projeções sensoriais dos nervos das peças bucais (Rehder e Boycott, 1988; Cruz-Landim, 2009). Dois neurônios bem conhecidos do gânglio subesofágico, o VUM e o DUM inervam o cérebro das abelhas, sendo que o VUMmx1 inerva tanto os glomérulos dos lobos antenais, quanto o anel basal dos cálices dos corpos pedunculados e as laterais do protocérebro (Hammer, 1997; Menzel e Giurfa, 2001).

Em 2003 Schröter e Menzel descreveram o trato subesofágico do cálice, que conecta o gânglio subesofágico aos cálices do corpo pedunculado, indicando que os neurônios desse trato podem processar informações gustativas e mecanossensoriais das peças bucais. Ainda, experimentos realizados na mesma pesquisa mostraram que as projeções neuronais do trato subesofágico do cálice não se sobrepõem as projeções neuronais olfativas e visuais.



**Figura 2.** (a) Ilustração associando as diferentes estruturas morfológicas do cérebro da abelha *Apis mellifera* africanizada (adaptada de Brandt et al., 2005) ao (b) tecido nervoso dissecado e a (c) fotomicrografia de corte frontal do tecido (Thaís Cristina Roat – acervo pessoal) (a) cc: corpo central, GS: gânglio subesofágico, LA: lobo antenal, LO: lobo óptico, OC: olho composto, Pr: protocérebro, pc: *pons cerebrealis*, CP: corpo pedunculado (destacado com linha preta sólida à esquerda, com suas divisões indicadas) - CL: cálice lateral, CM: cálice medial, Pe: pedúnculo - (corpo pedunculado à direita com subdivisões indicadas) -,  $\alpha$ : pedúnculo externo,  $\beta$ : pedúnculo interno, a: anel basal; b: borda, c: colar -, (c) lo: lobo óptico, pr: protocérebro, pc: *pons cerebrealis*, la: lobo antenal, cc: corpo central, cp: corpo pedunculado (à direita indicações das divisões e à esquerda indicações das sub divisões dos corpos pedunculados) - ca: cálice medial, cl: cálice lateral, p: pedúnculo, ab: anel basal, b: borda e c: colar. Entre as imagens a e b, a seta maior indica a correspondência dos ocelos no esquema 1a e no cérebro dissecado e a seta menor indica a correspondência dos olhos compostos no esquema 1a e no cérebro dissecado.

### Sistema Estomogástrico

O sistema estomogástrico consiste em três gânglios: o gânglio frontal e dois gânglios hipocerebrais (Cruz-Landim, 2009). O gânglio frontal irradia nervos para o tritocérebro e para a *pars intercerebrealis*, conectando-se, portanto, ao sistema nervoso central, para a faringe e para o esôfago. Já os gânglios hipocerebrais são ligados aos *corpora cardiaca*, órgãos neuroendócrinos que controlam a liberação hormonal, e ao intestino médio (Hartenstein, 1997; Boleli, 1998; Ayali, 2004).

As principais funções do sistema estomogástrico são controlar os movimentos peristálticos, uma vez que ele está ligado especialmente ao sistema digestório, e controlar o sistema endócrino já que os corpos cardíacos estão ligados aos gânglios hipocerebrais (Cruz-Landim, 2009).

### Cadeia nervosa ventral

A cadeia nervosa ventral consiste em uma série

de gânglios, os quais são formados por uma neurópila central e uma somata periférica, interligados entre si e ao cérebro por conectivos que desempenham importantes funções como andar e voar (Cruz-Landim, 2009). A cadeia nervosa ventral da abelha *A. mellifera* é constituída por oito gânglios sendo eles o subesofágico, localizado na cabeça, dois gânglios torácicos e cinco abdominais (Figura 1) (Banerjee e Bharadwaj, 1974).

Contudo, o número e a posição dos gânglios podem variar de acordo com a família, tribo, gênero, entre as castas de indivíduos da mesma espécie e a fase de vida em abelhas (Niven et al., 2007). O número de nervos que partem do gânglio permite a constatação de quantos gânglios foram fundidos, pois de cada gânglio simples parte apenas um par de nervos (Cruz-Landim, 2009). Alterações na posição e na fusão dos gânglios sugere que existem fortes evidências de custo/benefício relacionados ao melhor desempenho do indivíduo (Niven et al., 2007).

## Considerações finais

Apesar de apresentarem tamanho corporal e, portanto, cerebral reduzido, o sistema nervoso central das abelhas é extremamente complexo. Tal complexidade está diretamente relacionada as diversas estruturas anatômicas interconectadas do SNC, as quais são responsáveis pelo vasto repertório organizacional e comportamental desses insetos, uma vez que tais estruturas apresentam grande especificidade em relação às funções desempenhadas e a capacidade de processar informações captadas do ambiente. Além disso, a anatomia e estrutura organizacional do SNC das abelhas viabilizam a capacidade cognitiva desses insetos como, por exemplo, a capacidade de aprendizagem e memorização, que levam ao aperfeiçoamento de atividades de forrageamento.

Pelo exposto, entender a anatomia e função do SNC das abelhas possibilita o entendimento de como possíveis desordens a nível anatômico podem afetar negativamente as atividades desses insetos, já que todas as estruturas anatômicas estão intimamente ligadas entre si para o correto funcionamento do sistema. Além disso, esse conhecimento pode auxiliar na compreensão dos impactos neurobiológicos causados pelos agrotóxicos e abrir portas para posteriores pesquisas como, por exemplo, o desenvolvimento de agrotóxicos que sejam seletivos, direcionados às estruturas exclusivas dos insetos que se deseja controlar ou, ainda, moléculas que não possuam receptores aos quais possam se ligar no sistema nervoso das abelhas.

## Agradecimentos

Agradeço à Universidade Federal de São Carlos, *Campus* Araras, onde fiz meu Trabalho de Conclusão de Curso, o qual gerou este artigo, à Hellen M. Soares, à Thaisa Cristina Roat, ao Ricardo Fujihara e ao Caio E. C. Domingues pela correção da primeira versão do manuscrito e ao Iago Bueno da Silva pela presteza e paciência na reformulação dos esquemas do SNC de *A. mellifera*. Finalmente agradecemos à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) pela concessão dos processos nº 2018/24245-6 e 2017/21097-3.

## Referências

Almeida Rossi C, Roat TC, Tavares DA, Cintra-Socolowski P, Malaspina O. 2013. Brain morphophysiology of Africanized bee *Apis mellifera* exposed to sublethal doses of imidacloprid. *Archives of environmental contamination and toxicology*, 65(2):234-243.

Antonio DSM, Hartfelder K. 2016. Toward an Understanding of Divergent Compound Eye Development in Drones and Workers of the Honeybee (*Apis mellifera* L.): A Correlative Analysis of Morphology and Gene Expression. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, 328B:139-156.

Ayali A. 2004. The insect frontal ganglion and stomatogastric pattern generator networks. *Neurosignals*, 13(1-2):20-36.

Azevedo P, Butolo NP, de Alencar LD, Soares-Lima HM, Sales VR, Malaspina O, Nocelli RCF. 2020.

Standardization of in vitro nervous tissue culture for honeybee: A high specificity toxicological approach. *Ecotoxicology and environmental safety*, 189(110040).

Banerjee SK, Bharadwaj RK. 1974. The nervous system and muscle innervations of *Apis cerana indica* (Hymenoptera: Apidae). *Journal of Natural History*, 8(1):19-28.

Barchuk AR, Santos GD dos, Caneschi RD, de Paula Junior DE, Moda LMR. 2017. The ontogenic saga of a social brain. *Apidologie*, 49:32-48.

Brandt R et al. 2005. A three-dimensional average-shape atlas of the honeybee brain and its applications. *Journal of Comparative Neurology*, 492(1):1-19.

Brittain C, Potts SG. 2011. The potential impacts of insecticides on the life-history traits of bees and the consequences for pollination. *Basic and Applied Ecology*, 12(4):321-331.

Bicker G, Schäfer S, Rehder V. 1987. Chemical neuroanatomy of the honeybee brain. In: *Neurobiology and Behavior of Honeybees* (edited by Menzel R. e Mercer A.) p202-224.

Boleli IC, Paulino Simões ZL, Hartfelder K. 1998. The stomatogastric nervous system of the honey bee (*Apis mellifera*) in a critical phase of caste development. *Journal of morphology*, 236(2):139-149.

Butolo NP, Azevedo P, Alencar LDD, Domingues CE, Miotelo L, Malaspina O, Nocelli RCF. 2020. A high quality method for hemolymph collection from honeybee larvae. *PloS one*, 15(6):e0234637.

Catae AF, Roat TC, Pratavieira M, da Silva Menegasso AR, Palma MS, Malaspina O. 2018. Exposure to a sublethal concentration of imidacloprid and the side effects on target and nontarget organs of *Apis mellifera* (Hymenoptera, Apidae). *Ecotoxicology*, 27(2):109-121.

Cham KDO, Rebelo RM, Oliveira RDP, Ferro AA, Vianasilva FDC, Borges LDO, Macedo TC. 2017. Manual de avaliação de risco ambiental de agrotóxicos para abelhas. Brasília: Ibama/Diqua, 105.

Chmiel JA, Daisley BA, Pitek AP, Thompson GJ, Reid G. 2020. Understanding the Effects of Sublethal Pesticide Exposure on Honey Bees: A Role for Probiotics as Mediators of Environmental Stress. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8(22).

Concio CJH. 2019. Bees declared to be the most important living being on Earth. Recuperado em 09 de julho, 2019, de <https://www.sciencetimes.com/articles/23245/20190709/bees-are-the-most-important-living-being-on-earth.htm>.

Cruz-Landim C. 2009. *Abelhas - Morfologia e Função de Sistemas*. 1ª ed. São Paulo: Editora UNESP, 407 P.

Decourtye A, Devillers J, Cluzeau S, Charreton M, Pham-Delègue MH. 2004. Effects of imidacloprid and deltamethrin on associative learning in honeybees under semi-field and laboratory conditions. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 57(3):410-419.

Decourtye A, Devillers J, Genecque E, Le Menach K, Budzinski H, Cluzeau S, Pham-Delègue MH. 2005. Comparative sub-lethal toxicity of nine pesticides

- on olfactory learning performances of the honeybee *Apis mellifera*. Archives of Environmental Contamination and Toxicology, 48:242-250.
- De Moraes RF. 2019. Agrotóxicos no Brasil: padrões de uso, política da regulação e prevenção da captura regulatória TD 2506. Brasília: IPEA, 76.
- Dietzch AC, Jütte T. 2020. Non-Apis bees as model organisms in laboratory, semi-field and field experiments. Journal für Kulturpflanzen, 72(5):162-172.
- Edenfeld G, Stork T, Klämbt C. 2005. Neuron-glia interaction in the insect nervous system. Current opinion in neurobiology, 15(1):34-39.
- European Food Safety Authority (EFSA) 2013. Guidance Document on the risk assessment of plant protection products on bees (*Apis mellifera*, *Bombus* spp. and solitary bees). EFSA Journal, 11(7):3295.
- Fahrbach SE. 2006. Structure of the mushroom bodies of the insect brain. Annual Review of Entomology, 51:209-232.
- Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). 2018. Unlocking the potential of agriculture innovation for family farmers - Thematic catalogue for smallholder farmers to promote innovation. Licence: CC BY-NC-SA 3.0 IGO, 100p.
- Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). 2004. Conservation and management of pollinators for sustainable agriculture. The international response. In: Freitas BM, Pereira JOP (orgs) Solitary Bees: Conservation, Rearing and Management for Pollination, Imprensa Universitária: Fortaleza, p19-25.
- Farris SM, Robinson GE, Davis RL, Fahrbach SE. 1999. Larval and pupal development of the mushroom bodies in the honey bee, *Apis mellifera*. Journal of Comparative Neurology, 414(1):97-113.
- Farris SM, Robinson GE, Fahrbach SE. 2001. Experience-and age-related outgrowth of intrinsic neurons in the mushroom bodies of the adult worker honeybee. Journal of Neuroscience, 21(16):6395-6404.
- Galizia CG, Rössler W. 2010. Parallel olfactory systems in insects: anatomy and function. Annual review of entomology, 55:399-420.
- Galizia CG. 2007. Neuroscience: Brainwashing, honeybee style. Science, 317(5836):326-327.
- Giannini TC, Cordeiro GD, Freitas BM, Saraiva AM, Imperatriz-Fonseca VL. 2015. The dependence of crops for pollinators and the economic value of pollination in Brazil. Journal of Economic Entomology, 108(3):849-857.
- Giurfa M. 2007. Behavioral and neural analysis of associative learning in the honeybee: a taste from the magic well. Journal of Comparative Physiology A, 193(8):801-824.
- Giurfa M. 2013. Cognition with few neurons: higher-order learning in insects. Trends in neurosciences, 36(5):285-294.
- Goulson D, Nicholls E, Botías C, Rotheray EL. 2015. Bee declines driven by combined stress from parasites, pesticides, and lack of flowers. Science, 347(6229).
- Grab H, Branstetter MG, Amon N, Urban-Mead KR, Park MG, Gibbs J, Blitzer EJ, Poveda K, Loeb G, Danforth BN. 2019. Agriculturally dominated landscapes reduce bee phylogenetic diversity and pollination services. Science, 363(6424):282-284.
- Gronenberg W. 2001. Subdivisions of hymenopteran mushroom body calyces by their afferent supply. Journal of Comparative Neurology, 435(4):474-489.
- Guerrieri F, Schubert M, Sandoz JC, Giurfa M. 2005. Perceptual and neural olfactory similarity in honeybees. PLoS Biology, 3(4):e60.
- Guez D, Belzunces LP, Maleszka R. 2003. Effects of imidacloprid metabolites on habituation in honeybees suggest the existence of two subtypes of nicotinic receptors differentially expressed during adult development. Pharmacology Biochemistry and Behavior, 75:217-222.
- Hähnelin I, Bicker G. 1997. Glial patterning during postembryonic development of central neuropiles in the brain of the honeybee. Development genes and evolution, 207(1):29-41.
- Hammer M, Menzel R. 1995. Learning and memory in the honeybee. Journal of Neuroscience, 15(3):1617-1630.
- Hammer M. 1997. The neural basis of associative reward learning in honeybees. Trends in neurosciences, 20(6):245-252.
- Hartenstein V. 1997. Development of the insect stomatogastric nervous system. Trends in neurosciences, 20(9):421-427.
- Heisenberg M. 1998. What do the mushroom bodies do for the insect brain? An introduction. Learning & Memory, 5(1):1-10.
- Held M, Berz A, Hensgen R, Muenz TS, Scholl C, Rössler W, Pfeiffer K. 2016. Microglomerular synaptic complexes in the sky-compass network of the honeybee connect parallel pathways from the anterior optic tubercle to the central complex. Frontiers in behavioral neuroscience, 10(186).
- Hensgen R, England L, Homberg U, Pfeiffer K. 2020. Neuroarchitecture of the central complex in the brain of the honeybee: neuronal cell types. Journal of Comparative Neurology, 1-28.
- Homberg U. 1984. Processing of antennal information in extrinsic mushroom body neurons of the bee brain. Journal of Comparative Physiology A, 154(6):825-836.
- Horridge A. 2005. What the honeybee sees: a review of the recognition system of *Apis mellifera*. Physiological Entomology, 30(1):2-13.
- Hourcade B, Muenz TS, Sandoz JC, Rössler W, Devaud JM. 2010. Long-term memory leads to synaptic reorganization in the mushroom bodies: a memory trace in the insect brain? Journal of Neuroscience, 30(18):6461-6465.
- Imperatriz-Fonseca VL. 2004. Serviços aos ecossistemas, com ênfase nos polinizadores e polinização. São Paulo: USP.
- Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis (IBAMA). 2017. Nota técnica: Avaliação de risco de agrotóxicos para insetos poliniza-

dores e lacunas de conhecimento. Recuperado em 20 de julho, 2020, de <https://www.gov.br/ibama/pt-br/centrais-de-conteudo/nota-tecnica-avaliacao-de-risco-de-agrotoxicos-pdf/view>.

Kearns C, Inouye DW. 1997. Pollinators, flowering plants, and conservation biology. Much remains to be learned about pollinators and plants. *Bioscience*, 47(3):297-307.

Keller E. 2019. Nervous system of a honey bee illustration. Recuperado em 20 de junho, 2020, de <https://www.bloopatone.com/projects/nQ20Yr>.

Kenyon FC. 1896. The brain of the bee. A preliminary contribution to the morphology of the nervous system of the Arthropoda. *Journal of Comparative Neurology*, 6(3):133-210.

Kiljanek T, Niewiadowska A, Posyniak A. 2016. Pesticide poisoning of honeybees: a review of symptoms, incident classification, and causes of poisoning. *Journal of Apicultural Science*, 60(2):5-24.

Kiya T, Kunieda T, Kubo T. 2007. Increased neural activity of a mushroom body neuron subtype in the brains of forager honeybees. *Plos One*, 2(4):371.

Kloppenborg P. 1995. Anatomy of the antennal motoneurons in the brain of the honeybee (*Apis mellifera*). *Journal of Comparative Neurology*, 363(2):333-343.

Komischke B, Sandoz J-C, Malun D, Giurfa M. 2005. Partial unilateral lesions of the mushroom bodies affect olfactory learning in honeybees *Apis mellifera* L. *European Journal of Neuroscience*, 21(2):477-485.

Kremen C. 2005. Managing ecosystem services: what do we need to know about their ecology? *Ecology letters*, 8(5):468-479.

Lima MCD, Rocha SDA. 2012. Efeitos dos agrotóxicos sobre as abelhas silvestres no Brasil. Brasília: Iama.

Lu C, Hung YT, Cheng Q. 2020. A Review of Sub-lethal Neonicotinoid Insecticides Exposure and Effects on Pollinators. *Current Pollution Reports*, 1-15.

Medrzycki P, Montanari R, Bortolotti L, Sabatini AG, Maini S, Porrini C. 2003. Effects of imidacloprid administered in sub-lethal doses on honey bee behaviour. *Bulletin of Insectology*, 56(1):59-62.

Menzel R, Mercer AR (eds). 1987. *Neurobiology and behaviour of honey bees*. Berlin, Germany: Springer-Verlag p310.

Menzel R, Durst C, Erber J, Eichbaum S. 1994. The mushroom bodies in the honeybee: from molecules to behaviour. *Fortschritte der zoologie*, 39:81-81.

Menzel R, Giurfa M. 2001. Cognitive architecture of a mini-brain: the honeybee. *Trends in cognitive sciences*, 5(2):62-71.

Menzel R, Lebouille G, Eisenhardt D. 2006. Small brains, bright minds. *Cell*, 124(2):237-239.

Mitchell BK, Itagaki H, Rivet MP. 1999. Peripheral and central structures involved in insect gustation. *Microscopy research and technique*, 47(6):401-415.

Mota T, Yamagata N, Giurfa M, Gronenberg W, Sandoz JC. 2011. Neural organization and visual processing in the anterior optic tubercle of the honeybee brain.

*Journal of Neuroscience*, 31(32):11443-11456.

Niven JE, Graham CM, Burrows M. 2008. Diversity and evolution of the insect ventral nerve cord. *Annual review of entomology*, 53:253-271.

Organisation for Economic Co-operation and Development (OECD). 1998. Test No. 213: Honeybees, Acute Oral Toxicity Test. Guidelines for the Testing of Chemicals, Section 2). Recuperado em 30 de junho, 2020, de [https://www.oecd-ilibrary.org/environment/test-no-213-honeybees-acute-oral-toxicity-test\\_9789264070165-en](https://www.oecd-ilibrary.org/environment/test-no-213-honeybees-acute-oral-toxicity-test_9789264070165-en).

Oland LA, Tolbert LP. 2003. Key interactions between neurons and glial cells during neural development in insects. *Annual review of entomology*, 48(1):89-110.

Oliveira RA, Roat TC, Carvalho SM, Malaspina O. 2014. Side-effects of thiamethoxam on the brain and midgut of the africanized honeybee *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae). *Environmental Toxicology*, 29(10):1122-1133.

Paulk AC, Gronenberg W. 2008. Higher order visual input to the mushroom bodies in the bee, *Bombus impatiens*. *Arthropod structure & development*, 37(6):443-458.

Paulk AC, Dacks AM, Phillips-Portillo J, Fellous JM, Gronenberg W. 2009. Visual processing in the central bee brain. *Journal of Neuroscience*, 29(32):9987-9999.

Rehder V, Boycott BB. 1988. A neuroanatomical map of the suboesophageal and prothoracic ganglia of the honey bee (*Apis mellifera*). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological sciences*, 235(1279):179-202.

Rehder V. 1989. Sensory pathways and motoneurons of the proboscis reflex in the suboesophageal ganglion of the honey bee. *Journal of Comparative Neurology*, 279(3):499-513.

Ribi W, Warrant E, Zeil J. 2011. The organization of honeybee ocelli: Regional specializations and rhabdom arrangements. *Arthropod structure & development*, 40(6):509-520.

Roat TC, Nocelli RCF, Landim CC. 2005. Comparative study of the brain of workers, queens and males of *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae). *Anais do XX Congresso da Sociedade Brasileira de Microscopia e Microanalise. Brazilian Journal of Morphological Sciences, Águas de Lindóia, SP, Brasil*.

Roat TC, da Cruz Landim C. 2008. Temporal and morphological differences in post-embryonic differentiation of the mushroom bodies in the brain of workers, queens, and drones of *Apis mellifera* (Hymenoptera, Apidae). *Micron*, 39(8):1171-1178.

Roat TC, da Cruz Landim C. 2010. Differences in mushroom bodies morphogenesis in workers, queens and drones of *Apis mellifera*: Neuroblasts proliferation and death. *Micron*, 41(4):382-389.

Roat TC, da Cruz-Landim C. 2011. Differentiation of the honey bee (*Apis mellifera* L.) antennal lobes during metamorphosis: a comparative study among castes and sexes. *Animal Biology*, 61(2):153-161.

Rybak J, Kuss A, Lamecker H, Zachow S, Hege H, Lienhard M, Singer J, Neubert K, Menzel R. 2010. The

digital bee brain: integrating and managing neurons in a common 3D reference system. *Frontiers in Systems Neuroscience*, 4:30.

Rybak J. 2012. The digital honey bee brain atlas. In: *Honeybee Neurobiology and Behavior*. Dordrecht: Springer, p. 125-140.

Selvaraj R, Schmidling N, Ryner A. 2020. Hives. Recuperado em 16 de julho, 2020, de <https://digitalcommons.imsa.edu/slx/2020/socent/11/>.

Schröter U, Malun D, Menzel R. 2007. Innervation pattern of suboesophageal ventral unpaired median neurones in the honeybee brain. *Cell and tissue research*, 327(3):647-667.

Schröter U, Menzel R. 2003. A new ascending sensory tract to the calyces of the honeybee mushroom body, the subesophageal-calycal tract. *Journal of Comparative Neurology*, 465(2): 168-178.

Strausfeld NJ. 2002. Organization of the honey bee mushroom body: representation of the calyx within the vertical and gamma lobes. *Journal of Comparative Neurology*, 450(1):4-33.

Stone T, Webb B, Adden A, Weddig NB, Honkaniemi A, Templin R, Heinze S. 2017. An anatomically constrained model for path integration in the bee brain. *Current Biology*, 27(20): 3069-3085.

Toh Y, Kuwabara M. 1974. Fine structure of the dorsal ocellus of the worker honeybee. *Journal of Morphology*, 143(3):285-305.

Uhl P, Brühl CA. 2019. The impact of pesticides on flower-visiting insects: A review with regard to European risk assessment. *Environmental toxicology and chemistry*, 38(11):2355-2370.

Winnington AP, Napper RM, Mercer AR. 1996. Structural plasticity of identified glomeruli in the antennal lobes of the adult worker honey bee. *Journal of Comparative Neurology*, 365(3):479-490.

# Aspectos históricos, evolutivos e paleobiológicos dos titanossauros

Historical, evolutionary and paleobiological aspects of titanosaurs

Julian Cristian Gonçalves da Silva Junior<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>Laboratório de Paleontologia de Ribeirão Preto, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Av. Bandeirantes, 3900, 14040-901, Ribeirão Preto, São Paulo, Brasil.

\*Contato: juliancristiangoncalves@gmail.com

**Resumo.** Os titanossauros representam o grupo com o maior número de espécies conhecidas entre os saurópodes e também o grupo de dinossauros mais diverso do Cretáceo brasileiro. A grande diversidade atingida pelos titanossauros se deve a diversas adaptações e estratégias evolutivas. Nesta revisão, serão abordadas informações a respeito da história, evolução e também sobre a paleobiologia destes animais congregando as pesquisas mais atuais e relevantes, a fim de fornecer uma base para futuros estudos.

**Palavras-chave.** *Titanossauros; Saurópodes; Cretáceo do Brasil; Paleontologia.*

**Abstract.** Titanosaurs represent the group with the largest number of species within sauropods and also the most diverse group of dinosaurs from the Brazilian Cretaceous. The high diversity reached by titanosaurs is due to several adaptations and evolutionary strategies. On this review, it will be addressed information regarding history, evolution and also paleobiology of these animals, congregating the most recent and relevant research, aiming to provide a basis for future researches.

**Keywords.** *Titanosaurs; Sauropods; Brazilian Cretaceous; Paleontology.*

Recebido: 26out19

Aceito: 08set20

Publicado: 17nov20

Editorado por

Ana Botallo

Diagramado por

Karen S. Toledo

## Introdução

Os saurópodes foram os maiores vertebrados terrestres de todos os tempos, possuindo um plano corpóreo único, com cabeça pequena, cauda e pescoço longos e postura quadrúpede. O primeiro saurópode foi descrito pelo naturalista inglês Richard Owen (1804-1892) e nomeado *Cetiosaurus* em 1841. Porém, o termo saurópode só foi cunhado pelo paleontólogo americano Othniel Charles Marsh (1831-1899) em 1878, e, na época, este grupo continha somente o recém descoberto *Camarasaurus* (Cope, 1877). Desde então, muitas novas espécies de Saurópodes foram descritas para todos os continentes, inclusive para a Antártica (Cerde et al., 2012). Dependendo da definição e do grau de inclusão filogenética utilizada, esses animais aparecem no registro fóssil no fim do Triássico ou no começo do Jurássico (McPhee e Choiniere, 2017), persistindo até o fim do Cretáceo e atingindo seu pico de diversidade entre o Neojurássico e o Eocretáceo (McIntosh, 1990; Upchurch et al., 2004).

Dentre as diversas linhagens de saurópodes já registradas, uma delas se destaca por seu grande número de espécies: os titanossauros. A primeira espécie de titanossauro, *Titanosaurus indicus*, foi descrita pelo inglês Richard Lydekker (1849-1915) com base em duas vértebras caudais e um fêmur encontrados em rochas do Cretáceo da Índia Central. Devido ao mau estado de preservação de seus fósseis, não foram encontradas características diagnósticas e atualmente essa espécie é considerada inválida (Salgado, 2003; Wilson e Upchurch, 2003). Supõe-se que os titanossauros surgiram no período Jurássico e atingi-

ram uma distribuição cosmopolita no final do Mesozóico (Wilson, 2006).

Os titanossauros se distinguem de outros saurópodes por diversas características anatômicas, entre elas: textura espongiiforme dos ossos pré-sacrais, costelas dorsais com cavidades pneumáticas e vértebras caudais procelicas (e.g., Wilson e Sereno, 1998; Wilson, 2006, D'emic, 2012) (Fig. 1).

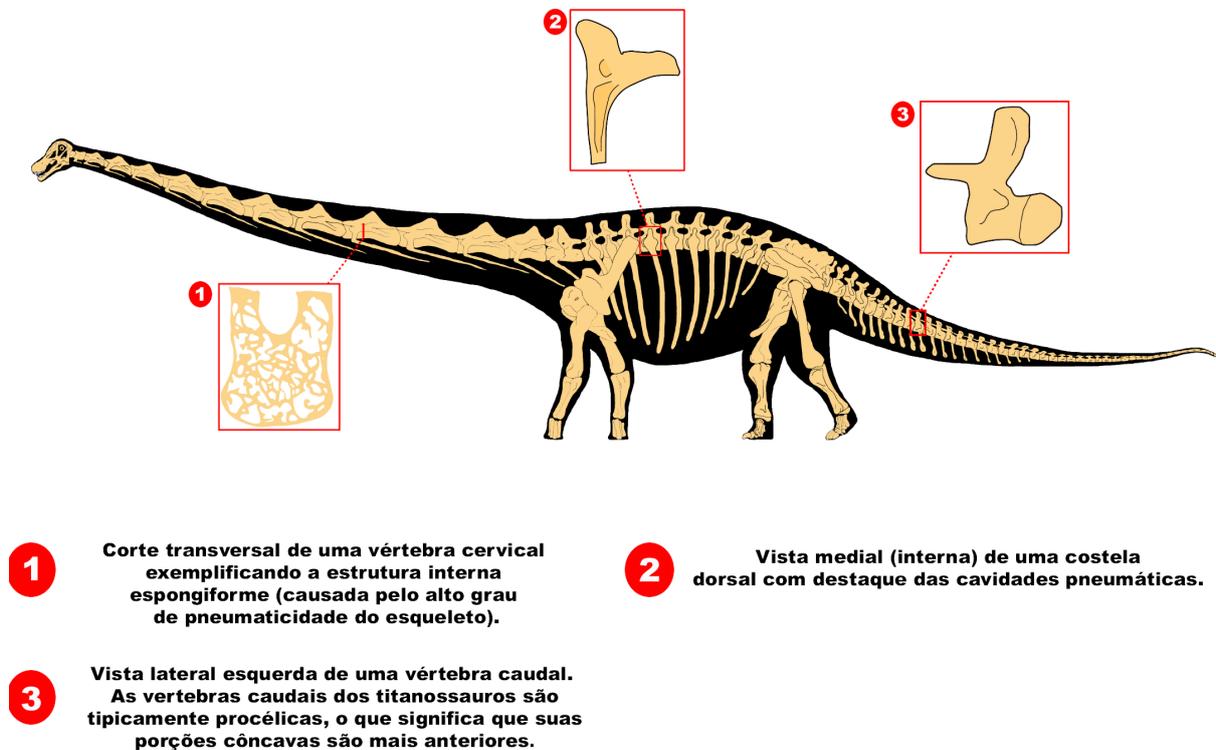
## Diversidade e história evolutiva

Os titanossauros formam o clado de saurópode de maior diversidade e mais ampla distribuição geográfica, com cerca de 70 espécies descritas em todo o mundo (de Jesus Faria et al., 2015; González Riga et al., 2018; González Riga et al., 2019; Mannion et al., 2019). No registro fóssil do Cretáceo do Brasil, eles representam o clado de dinossauros com a maior riqueza taxonômica (Kellner e Azevedo, 1999; Novas, 2009; Bittencourt e Langer, 2011; Carvalho et al., 2017; Ghilard et al., 2016; Bandeira et al., 2018). O primeiro titanossauro brasileiro, "*Antarctosaurus brasiliensis*", foi descrito por Arid e Vizotto (1971), encontrado em rochas do Cretáceo na região de São José do Rio Preto, São Paulo. A espécie, porém, foi considerada inválida por seu mau estado de preservação (Powel, 2003; Santucci e Bertini, 2006). Desde então, diversas outras espécies já foram descritas para o território brasileiro (Tabela 1).

O grande número de espécies, somado a uma combinação de características altamente derivadas e um pós-crânio generalizado tem gerado controvérsias entre

sistematas envolvidos nos estudos filogenéticos com titanossauros (Salgado, 2003; D'emic 2012; Mannion et al., 2019; González Riga et al., 2019). Com isso, diversas hipóteses filogenéticas altamente conflitantes entre si surgiram nos últimos anos. Embora hajam discrepâncias, existe um certo consenso em alguns aspectos das relações evolutivas desse clado. Os titanossauros estão incluídos em um clado maior definido como Titanosauriformes (e.g. Mannion et

al., 2013; Poropat et al., 2016; Royo-Torres et al., 2017; González Riga et al., 2018) (figura 2), onde também estão presentes os Brachiosauridae, com uma distribuição geográfica quase cosmopolita, porém com um número reduzido de espécies, e os Euhelopodidae, restritos ao continente asiático (Gorscak e O'connor, 2016; Poropat et al., 2016).



**Figura 1.** Esquema anatômico exemplificando características de titanossauros (Esqueleto modificado de Lacovara et al., 2014). (1) Corte transversal de uma vértebra cervical (modificado de Wedel et al., 2000); (2) Vista medial de uma costela dorsal e (3) vista lateral esquerda de uma vértebra caudal.

**Tabela 1.** Lista de espécies de titanossauros do Brasil.

Espécie	Descrição	Localidade	Contexto Geológico
<i>Adamantisaurus mezzalirai</i>	Santucci e Bertini, 2006	Flórida Paulista, São Paulo	Formação Adamantina, Campaniano-Maastrichtiano (Cretáceo Superior), Bacia Bauru
<i>Aeolossaurus maximus</i>	Santucci e Arruda-Campos, 2011	Monte Alto, São Paulo	Formação Adamantina, Campaniano-Maastrichtiano (Cretáceo Superior), Bacia Bauru
<i>Austroposeidon magnificus</i>	Bandeira et al., 2016	Presidente Prudente, São Paulo	Formação Presidente Prudente, Campaniano-Maastrichtiano (Cretáceo Superior), Bacia Bauru
<i>Baurutitan britoi</i>	Kellner et al., 2005	Uberaba, Minas Gerais	Formação Marília, Maastrichtiano (Cretáceo Superior), Bacia Bauru
<i>Brasilotitan nemophagus</i>	Machado et al., 2013	Presidente Prudente, São Paulo	Formação Adamantina, Campaniano-Maastrichtiano (Cretáceo Superior), Bacia Bauru
<i>Gondwanatitan faustoi</i>	Kellner e Azevedo, 1999	Álvares Machado, São Paulo	Formação Adamantina (Cretáceo Superior), Campaniano-Maastrichtiano, Bacia Bauru
<i>Maxakalisaurus topai</i>	Kellner et al., 2006	Prata, Minas Gerais	Formação Adamantina, Campaniano-Maastrichtiano (Cretáceo Superior), Bacia Bauru
<i>Tapuiasaurus macedoi</i>	Zaher et al., 2011	Coração de Jesus, Minas Gerais	Formação Quiricó, Aptiano (Cretáceo Inferior), Bacia Sanfranciscana
<i>Trigonosaurus pricei</i>	Campos et al., 2005	Uberaba, Minas Gerais	Formação Marília, Maastrichtiano (Cretáceo Superior), Bacia Bauru
<i>Triunfosaurus leonardii</i>	Carvalho et al., 2017	Triunfo, Paraíba	Formação Rio Piranhas, Berriasiano-Hauteriviano (Cretáceo Inferior), Bacia Triunfo
<i>Uberabatitan ribeiroi</i>	Salgado e Carvalho, 2008	Uberaba, Minas Gerais	Formação Marília, Maastrichtiano (Cretáceo Superior), Bacia Bauru

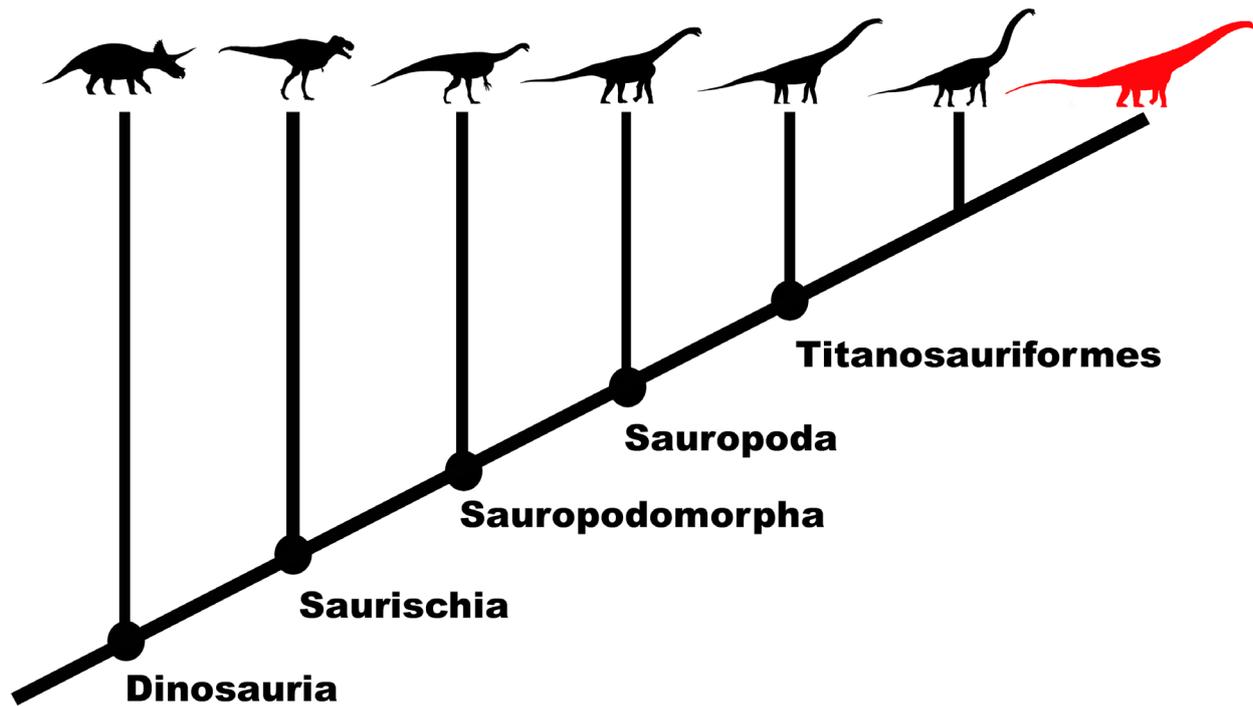


Figura 2. Relações filogenéticas simplificada de Dinosauria (*sensu* Seely, 1887) destacando a linhagem dos titanossauros (em vermelho).

As relações evolutivas das espécies brasileiras são igualmente conflitantes. Com exceção da única espécie, *Tapuiasaurus macedoi* (Zaher et al., 2011), que possui material craniano completo, todos os outros titanossauros brasileiros ou não possuem nenhum material craniano, ou possuem elementos fragmentados (i.e. *Maxakalisaurus topai*, pré-maxila (Kellner et al., 2006) dentário (França et al., 2016) e *Brasilotitan*, dentário (Machado et al., 2013), fato que dificulta a alocação destas espécies em algum estudo filogenético. Até a data, um único estudo filogenético abrangendo em conjunto grande número de espécies brasileiras foi conduzido (Bandeira et al., 2016), porém, um consenso sobre a resolução das inter-relações entre elas parece não estar próximo.

## Paleobiologia

### Pneumatização

A linhagem dos dinossauros saurópodes é dotada de um complexo sistema de sacos aéreos similar ao encontrado nas aves atuais. Essa extensa pneumatização é originada por uma rede de divertículos, extensões do sistema pulmonar, que se expandem pelo esqueleto destes animais (Wedel, 2003). O fato dos saurópodes possuírem esqueletos pneumáticos possivelmente estaria relacionado com a redução de sua massa total e poderia ter contribuído para a linhagem atingir grandes tamanhos (Wedel, 2009). Durante o crescimento, esse sistema pneumático se tornava cada vez mais desenvolvido, possivelmente por conta da expansão dos divertículos dos sacos aéreos abdominais; essa mudança, ao mesmo tempo que reduzia o peso do esqueleto (e.g. Wedel et al., 2000; Wedel, 2003b; Wedel, 2009; Salgado et al., 2006), aumentava a disposição de oxigênio em resposta ao aumento das taxas metabó-

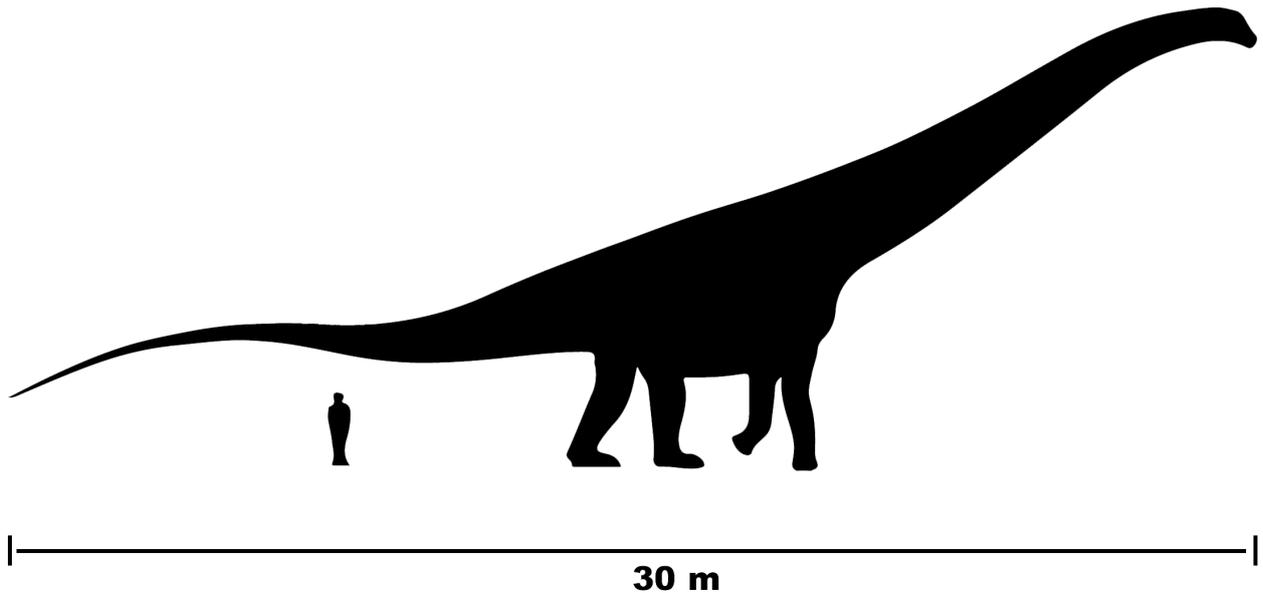
licas desencadeadas pelo crescimento (Silva Junior et al., 2017).

Uma das linhagens dentro dos titanossauros, os Saltasauridae (Bonaparte e Powell, 1980) representam o exemplo extremo de pneumatização em saurópodes. Eram animais de pequeno porte (7m-12m) nos quais os sacos aéreos invadiam a região da cintura escapular, e até mesmo porção da cauda (Powell, 2003; Cerda et al., 2012; Zurriaguz e Cerda, 2017). O fato de uma das menores linhagens de saurópodes ser a mais pneumática, pode ser contra intuitivo, levando em conta a possível relação entre pneumatização e gigantismo nestes animais (e.g., Mazetta et al., 2004; Stein et al., 2010), o que faz com que este assunto ainda seja amplamente discutido entre os pesquisadores.

### Gigantismo

Nos últimos anos, diversos titanossauros de grandes proporções foram descritos, principalmente para o Cretáceo da Argentina (e.g. Novas et al., 2005; Calvo et al., 2007; Lacovara et al., 2014; Carballido et al., 2017), dentre estes, a espécie *Argentinosaurus huinculensis* (Bonaparte e Coria, 1993) destaca-se, atingindo cerca de 30 metros de comprimento e pesando cerca de 72 toneladas (Mazzetta et al., 2004) (Figura 3). No Brasil, existem pelo menos dois registros de saurópodes de grande porte, *Austropodeidon magnificus* (Bandeira et al., 2016) e *Uberabatitan ribeiroi* (Silva Junior et al., 2019), animais que atingiam mais de 25 metros de comprimento.

Os titanossauros não foram os únicos saurópodes a atingir tamanhos colossais, pois existem registros de espécies do clado Diplodocidae pesando mais de 40 toneladas (Paul, 2016; Paul, 2019). Uma das linhagens do grupo dos titanossauros que se destacam são os Lognkosauria,



**Figura 3.** Representação de um espécime gigante de titanossauro (modificado de Mazzeta et al., 2004).

um grupo sul-americano, que representa a radiação dos maiores animais terrestres de todos os tempos (Carballido et al., 2017).

Os grandes tamanhos corpóreos adquiridos por estes animais, possuíam vantagens e desvantagens: ao mesmo tempo que seriam menos vulneráveis à predadores e mudanças climáticas, demandariam mais recursos para se manterem em homeostase e um maior tempo para o desenvolvimento até atingirem a idade adulta/reprodutiva (*sensu* Hone e Benton, 2005).

A aquisição do gigantismo pelos saurópodes possivelmente foi devido a presença de seu complexo sistema pneumático (Wedel, 2003b) e também graças aos seus longos pescoços, que lhes davam grande mobilidade para se alimentarem, alcançando desde a vegetação rasteira até a presente no dossel (Sander et al., 2011; Taylor et al., 2011).

#### Osteodermos

Outra característica exclusiva dos titanossauros é a presença de osteodermos (Bonaparte e Coria, 1980; D'Emic et al., 2009). Osteodermos são estruturas mineralizadas incrustadas na derme (Romer, 1956). Apesar de diversos registros da associação de restos fossilíferos de titanossauros junto com osteodermos, não se sabe bem como essas estruturas eram distribuídas nos corpos destes animais, nem mesmo se estariam presentes em todas as espécies do grupo (*sensu* Vidal et al., 2017). Em relação a função, diversas hipóteses já foram levantadas, como a de que serviriam para a proteção, termorregulação ou até mesmo para *display* sexual e reconhecimento intraespecífico (Salgado, 2003b; Marinho, 2007; Cerda e Powell, 2010; Curry Rogers et al., 2011; Marinho e Iori, 2011). Atualmente, a hipótese mais aceita em relação à função dessas estruturas nos titanossauros é de que serviria como reserva de cálcio, sendo este mineral usado para repor aquele perdido durante o crescimento ou oviposição (Marinho, 2007; Curry Rogers et al., 2011; Cerda et al., 2015; Vidal et al., 2017).

#### Nidificação

Os primeiros ovos de dinossauros que se tem registro foram encontrados na região sudeste da França em 1859 pelo padre naturalista romano Jean-Jacques Pouech (1814 – 1892). Na época, Pouech acreditou que se tratava de ovos de aves gigantes (Le Loeuff, 1991). Dez anos depois, o geólogo francês Philippe Matheron (1807 – 1899) encontrou ovos associados a restos de um animal, que na época acreditou ser de um crocodilo gigante, na região sul da França (Depéret, 1900). Somente no começo do século 20, os achados de Pouech e Matheron foram corretamente identificados como ovos de saurópodes, mais especificamente de titanossauros (Joleaud, 1924; Buffetaut e Le Loeuff; 1994)

No Brasil, os primeiros ovos de dinossauros foram encontrados na região de Uberaba, Minas Gerais, pelo paleontólogo brasileiro Llewellyn Ivor Price (1905 – 1980) em 1951. Estes achados, em conjunto com posteriores ocorrências da mesma região, foram identificados como ovos de titanossauros (Magalhães Ribeiro, 2002; Grellet-Tiner e Zaher, 2008). Mesmo que o registro de ovos fósseis no Brasil seja limitado, achados em outras regiões do mundo (e.g., Auca Mahuevo, Chiappe et al., 1998; sítio Sanagasta, Grellet-Tinner e Fiorelli, 2010) permitiram que alguns aspectos da biologia reprodutiva destes animais fossem conhecidos.

Durante a estação reprodutiva, as fêmeas se agregavam para botar seus ovos em uma mesma região (Chiappe et al., 2005). Esses ovos eram colocados em buracos e tapados, ou então, colocados sobre o solo e cobertos por sedimento (Hechenleitner et al., 2015). Porém, ninhadas encontradas em diferentes paleoambientes ao redor do mundo mostram que estes animais eram extremamente versáteis e possuíam diferentes estratégias reprodutivas (*sensu* García et al., 2015).

#### Considerações finais

Os titanossauros fazem parte do clado de sauró-

podem mais diversos e representam a maior diversidade de dinossauros do Cretáceo brasileiro. Nesta revisão foram explorados alguns aspectos envolvendo a biologia destes animais, mostrando que: (i) os titanossauros estão incluídos em um clado maior dentro de Sauropoda, denominado Titanosauriformes, e embora existam diversas hipóteses filogenéticas para este grupo, suas relações evolutivas, incluindo aqui os animais brasileiros, ainda são bastante debatidas; (ii) os saurópodes possuíam um sistema de pneumatização similar ao encontrado nas aves modernas e que era especialmente mais desenvolvido em alguns titanossauros derivados; (iii) ainda que várias linhagens de saurópodes tenham atingido tamanhos gigantes, o grupo dos titanossauros se destaca nesse quesito, sendo os maiores animais terrestres de todos os tempos; (iv) algumas espécies de titanossauros apresentavam osteodermos que possivelmente serviam como reservas de cálcio para que, ao crescerem ou se reproduzirem, pudessem repor esse mineral; (v) os titanossauros apresentavam mais de uma estratégia para oviposição, sendo a principal delas enterrar ou cobrir seus ovos.

### Agradecimentos

Agradeço as dicas e sugestões feitas por Tatiane Barbosa Martins, Silvio Yuji Onary Alves e aos dois revisores anônimos. Esta pesquisa foi realizada durante meu doutorado, financiado pela FAPESP, processo: 2018/21094-7.

### Referências

- Arid FM., Vizotto, LD. 1971. *Antarctosaurus brasiliensis*, um novo saurópode do Cretáceo Superior do sul do Brasil. In Congresso Brasileiro de Geologia 25: 297-305.
- Bandeira KL, Simbras FM, Machado EB, Almeida Campos D, Oliveira GR, Kellner A W. 2016. A new giant Titanosauria (Dinosauria: Sauropoda) from the Late Cretaceous Bauru Group, Brazil. *PloS one*, 11, e0163373.
- Bandeira KL, Brum AS, Pêgas RV, Cidade GM, Holgado B, Cidade A, de Souza RG. 2018. The Baurusuchidae vs Theropoda record in the Bauru Group (Upper Cretaceous, Brazil): a taphonomic perspective. *Journal of Iberian Geology*, 44(1), 25-54.
- Bittencourt JS, Langer MC. 2011. Mesozoic dinosaurs from Brazil and their biogeographic implications. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 83: 23-60.
- Bonaparte JF, Powell JE. 1980. A continental assemblage of tetrapods from the Upper Cretaceous beds of El Brete, northwestern Argentina (Sauropoda-Coelurosauria-Carnosauria-Aves).
- Bonaparte JF, Coria RA. 1993. Un nuevo y gigantesco saurópodo titanosaurio de la Formación Río Limay (Albiano-Cenomaniano) de la Provincia del Neuquén, Argentina. *Ameghiniana*, 30: 271-282.
- Buffetaut E, Le Loeuff J. 1994. The discovery of dinosaur eggshells in nineteenth-century France. Carpenter K, Hirsch KF, Horner J (Eds.), *Dinosaur eggs and babies*. Cambridge University Press, Nueva York, 31-34.
- Calvo JO, Porfiri JD, González-Riga BJ, Kellner AW. 2007. A new Cretaceous terrestrial ecosystem from Gondwana with the description of a new sauropod dinosaur. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 79: 529-541.
- Campos DDA., Kellner AW, Bertini RJ., Santucci RM. 2005. On a titanosaurid (Dinosauria, Sauropoda) vertebral column from the Bauru group, Late Cretaceous of Brazil. *Arquivos do Museu Nacional*, 63: 565-593.
- Carballido JL, Pol D, Otero A, Cerda IA, Salgado L, Garrido AC, Krause JM. 2017. A new giant titanosaur sheds light on body mass evolution among sauropod dinosaurs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284(1860), 20171219.
- Carvalho IS, Salgado L, Lindoso RM, Araújo-Júnior HI, Nogueira FCC, Soares JA. 2017. A new basal titanosaur (Dinosauria, Sauropoda) from the Lower Cretaceous of Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, 75: 74-84.
- Cerda IA, Powell JE. 2010. Dermal armor histology of *Saltasaurus loricatus*, an Upper Cretaceous sauropod dinosaur from Northwest Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica*, 55: 389-399.
- Cerda IA, Salgado L, Powell JE. 2012. Extreme postcranial pneumaticity in sauropod dinosaurs from South America. *Paläontologische Zeitschrift*, 86: 441-449.
- Cerda IA, García RA, Powell JE, Lopez O. 2015. Morphology, microanatomy, and histology of titanosaur (Dinosauria, Sauropoda) osteoderms from the Upper Cretaceous of Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 35, e905791.
- Chiappe LM, Coria RA, Dingus L, Jackson F, Chinsamy A, Fox M. 1998. Sauropod dinosaur embryos from the Late Cretaceous of Patagonia. *Nature*, 396(6708), 258-261.
- Chiappe LM, Jackson F, Coria RA, Dingus L. 2005. Nesting titanosaurs from Auca Mahuevo and adjacent sites. *The sauropods*. University of California Press, Berkeley, 285-302.
- Cope, ED. 1877. On a gigantic saurian from the Dakota epoch of Colorado.
- Curry Rogers KA, D'Emic M, Rogers R, Vickaryous M, Cagan A. 2011. Sauropod dinosaur osteoderms from the Late Cretaceous of Madagascar. *Nature communications*, 2, 564.
- D'Emic MD. 2011. Early evolution of titanosauriform sauropod dinosaurs: taxonomic revision, phylogeny, and paleobiogeography. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 31. 95-95.
- D'Emic MD, Wilson JA, Chatterjee S. 2009. The titanosaur (Dinosauria: Sauropoda) osteoderm record: review and first definitive specimen from India. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29: 165-177.
- Deperét C. 1900. Notice biographique sur Philippe Matheron (1807-1899). *Bulletin de la Société Géologique de France* 28: 511-26.
- França MA, Júlio CDA, Riff D, Hsiou ASO, Langer MC. 2016. New lower jaw and teeth referred to *Maxakalisaurus topai* (Titanosauria: Aeolosaurini) and their implications for the phylogeny of titanosaurid sauropods.

- PeerJ, 4, e2054.
- de Jesus Faria CC, Riga BG, Candeiro CR, Marinho T, David LO, Simbras FM, Castanho Rb, Muniz FP, Pereira PVLG. 2015. Cretaceous sauropod diversity and taxonomic succession in South America. *Journal of South American Earth Sciences*, 61: 154-163.
- García RA, Salgado L, Fernández MS, Cerda IA, Carabajal AP, Otero A, Fiorelli LE. 2015. Paleobiology of titanosaurs: reproduction, development, histology, pneumaticity, locomotion and neuroanatomy from the South American fossil record. *Ameghiniana*, 52: 29-69.
- Ghildardi AM, Aureliano T, Duque RR, Fernandes MA, Barreto AM, Chinsamy A. 2016. A new titanosaur from the Lower Cretaceous of Brazil. *Cretaceous Research*, 67, 16-24.
- González Riga BJ, Mannion PD, Poropat SF, Ortiz David LD, Coria JP. 2018. Osteology of the Late Cretaceous Argentinean sauropod dinosaur *Mendozasaurus neguyelap*: implications for basal titanosaur relationships. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 184: 136-181.
- González Riga B.J, Lamanna MC, Otero A, David LDO, Kellner AW, Ibiricu LM. 2019. An overview of the appendicular skeletal anatomy of South American titanosaurian sauropods, with definition of a newly recognized clade. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 91.
- Gorscak E, O'Connor PM. 2016. Time-calibrated models support congruency between Cretaceous continental rifting and titanosaurian evolutionary history. *Biology Letters*, 12: 20151047.
- Grellet-Tinner G, Zaher H. 2007. Taxonomic identification of the Megaloolithid egg and eggshells from the Cretaceous Bauru Basin (Minas Gerais, Brazil): comparison with the Auca Mahuevo (Argentina) Titanosaurid eggs. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 47: 105-112.
- Grellet-Tinner G, Fiorelli LE. 2010. A new Argentinean nesting site showing neosauropod dinosaur reproduction in a Cretaceous hydrothermal environment. *Nature Communications*, 1(1), 1-8.
- Hechenleitner EM, Grellet-Tinner G, Fiorelli LE. 2015. What do giant titanosaur dinosaurs and modern Australasian megapodes have in common?. *PeerJ*, 3, e1341.
- Hone DW, Benton MJ. (2005). The evolution of large size: how does Cope's Rule work? *Trends in Ecology & Evolution*, 20: 4-6.
- Joleaud L. 1924. Oeufs de dinosauriens et d'oiseaux paleognathes fossiles. *La Feuille des Naturalistes* 3: 44-8.
- Kellner AW, Azevedo SD. 1999. A new sauropod dinosaur (Titanosauria) from the Late Cretaceous of Brazil. *National Science Museum Monographs*, 15: 111-142.
- Kellner AWA, Campos DDA, Trotta MN. 2005. Description of a titanosaurid caudal series from the Bauru Group, Late Cretaceous of Brazil. *Arquivos do Museu Nacional*, 63: 529-564.
- Kellner AW, Campos DA, Azevedo SAK, Trotta MNF, Henriques DDR, Craik MMT, Silva HP. 2006. On a new titanosaur sauropod from the Bauru Group, Late Cretaceous of Brazil. *UFRJ*.
- Lacovara KJ, Lamanna MC, Ibiricu LM, Poole JC, Schroeter ER, Ullmann PV, Egerton VM. 2014. A gigantic, exceptionally complete titanosaurian sauropod dinosaur from southern Patagonia, Argentina. *Scientific Reports*, 4, 6196.
- Le Loeuff J. 1992. L'Abbé Pouech et les dinosaures du Plantaurel. In *Colloque Jean-Jacques Pouech* (pp. 23-30).
- Lydekker, R. 1877. Notices of new and other Vertebrata from Indian Tertiary and Secondary rocks. *Records of the Geological Survey of India*, 10: 30-43
- Machado EB, Avilla LS, Nava WR, Campos DA, Kellner AW. 2013. A new titanosaur sauropod from the Late Cretaceous of Brazil. *Zootaxa*, 3701: 301-321.
- Magalhães Ribeiro CM. 2002. Ovo e fragmentos de cascas de ovos de dinossauros, provenientes de região de Peirópolis, Uberaba, Minas Gerais. *Arquivos do Museu Nacional*, 60: 223-228.
- McIntosh JS. 1990. Sauropoda. 345-401 in DB Weishampel, P. Dodson, and H. Osmólska, eds. *The Dinosauria*.
- Mannion PD, Upchurch P, Barnes RN., Mateus O. 2013. Osteology of the Late Jurassic Portuguese sauropod dinosaur *Lusotitan atalaiensis* (Macronaria) and the evolutionary history of basal titanosauriforms. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 168: 98-206.
- Mannion PD, Upchurch P, Schwarz D, Wings O. 2019. Taxonomic affinities of the putative titanosaurs from the Late Jurassic Tendaguru Formation of Tanzania: phylogenetic and biogeographic implications for eusauropod dinosaur evolution. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 185(3), 784-909.
- Marinho TS. 2007. Functional aspects of titanosaur osteoderms. *Nature Precedings*, 1-1.
- Marinho TS, Iori FV. 2011. A large titanosaur (Dinosauria, Sauropoda) osteoderm with possible bite marks from Ibirá, São Paulo state, Brazil. *Paleontologia: Cenários de Vida*, 4: 369-379.
- Marsh OC. 1881. Principal characters of American Jurassic dinosaurs, part V. *American Journal of Science*, 125: 417-423.
- Mazzetta GV, Christiansen P, Fariña RA. 2004. Giants and bizarres: body size of some southern South American Cretaceous dinosaurs. *Historical Biology*, 16: 71-83.
- McPhee BW, Choiniere JN. 2017. The osteology of *Pulanesaura eocollum*: implications for the inclusivity of Sauropoda (Dinosauria). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 182: 830-861.
- Novas FE. 2009. *The age of dinosaurs in South America*. Indiana University Press.
- Novas FE, Salgado L., Calvo J, Agnolin F. 2005. Giant titanosaur (Dinosauria, Sauropoda) from the Late Cretaceous of Patagonia. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales Nueva Serie*, 7: 31-36.
- Owen R. 1841. A description of a portion of the skeleton of the *Cetiosaurus*, a gigantic extinct saurian reptile occurring in the oolitic formations of different portions of England. *Proceedings of the Geological Society of London*, 80: 457-462.

- Paul GS. 2016. The Princeton field guide to dinosaurs. Princeton University Press.
- Paul GS. 2019. Determining the largest known land animal: a critical comparison of differing methods for restoring the volume and mass of extinct animals. *Annals of Carnegie Museum*, 85(4), 335-358.
- Poropat SF, Mannion PD, Upchurch P, Hocknull SA, Kear BP, Kundrát M, Elliott DA. 2016. New Australian sauropods shed light on Cretaceous dinosaur palaeobiogeography. *Scientific reports*, 6, 34467.
- Pouech JJ. 1859. Mémoire sur les terrains tertiaires de l'Ariège, rapportés à une coupe transversale menée de Fossat à Aillères, passant par le Mas d'Azil, et projetée sur le méridien de ce lieu. *Bulletin de la Société géologique de France*, 16, 381-411.
- Powell JE. 2003. Revision of South American titanosaurid dinosaurs: palaeobiological, palaeobiogeographical and phylogenetic aspects. Queen Victoria Museum and Art Gallery.
- Price LI. 1951. Ovo de dinossauro na formação Bauru, do estado de Minas Gerais. *Notas Preliminares da Divisão de Geologia de Mineralogia*, 53: 1-7.
- Romer AS. 1956. *Osteology of the Reptiles*.
- Royo-Torres R, Fuentes C, Mejjide M, Mejjide-Fuentes F, Mejjide-Fuentes M. 2017. A new Brachiosauridae sauropod dinosaur from the Lower Cretaceous of Europe (Soria province, Spain). *Cretaceous Research*, 80: 38-55.
- Salgado, L. 2003. Should we abandon the name Titanosauridae? Some comments on the taxonomy of titanosaurian sauropods (Dinosauria). *Revista Española de Paleontología*, 18: 15-21.
- Salgado, L. 2003b. Considerations on the bony plates assigned to titanosaurs (Dinosauria, Sauropoda). *Ameghiniana*, 40: 441-456.
- Salgado L, Apesteguía S, Heredia SE. 2005. A new specimen of *Neuquensaurus australis*, a Late Cretaceous saltasaurine titanosaur from north Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25: 623-634.
- Salgado L, Carvalho, IS. 2008. *Uberabatitan ribeiroi*, a new titanosaur from the Marília formation (Bauru group, Upper Cretaceous), Minas Gerais, Brazil. *Paleontology*, 51: 881-901.
- Sander PM, Christian A, Clauss M, Fechner R, Gee CT, Griebeler EM, Preuschoft H. 2011. Biology of the sauropod dinosaurs: the evolution of gigantism. *Biological Reviews*, 86: 117-155.
- Santucci RM, Arruda-Campos AD. 2011. A new sauropod (Macronaria, Titanosauria) from the Adamantina Formation, Bauru Group, Upper Cretaceous of Brazil and the phylogenetic relationships of Aeolosaurini. *Zootaxa*, 3085: 1-33.
- Santucci RM., Bertini, RJ. 2006. A new titanosaur from western São Paulo State, Upper Cretaceous Bauru Group, south-east Brazil. *Paleontology*, 49: 59-66.
- Silva Junior, JCG, Martinelli AG, Ribeiro LC, Marinho TS. 2017. Description of a juvenile titanosaurian dinosaur from the Upper Cretaceous of Brazil. *Cretaceous Research*, 76: 19-27.
- Silva Junior JCS, Marinho TS, Martinelli AG, Langer, MC. (2019). Osteology and systematics of *Uberabatitan ribeiroi* (Dinosauria; Sauropoda): a Late Cretaceous titanosaur from Minas Gerais, Brazil. *Zootaxa*, 4577: 401-438.
- Stein K, Csiki Z, Rogers KC, Weishampel DB, Redelstorff R, Carballido JL, Sander P M. 2010. Small body size and extreme cortical bone remodeling indicate phyletic dwarfism in *Magyarosaurus dacus* (Sauropoda: Titanosauria). *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(20), 9258-9263.
- Taylor MP, Hone DW, Wedel MJ, Naish D. 2011. The long necks of sauropods did not evolve primarily through sexual selection. *Journal of Zoology*, 285: 150-161.
- Upchurch, P. 1995. The evolutionary history of sauropod dinosaurs. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 349: 365-390.
- Upchurch P, Barrett PM, Dodson P, Weishampel DB, Osmólska H. 2004. The dinosauria. The sauropods, 259-354.
- Vidal D, Ortega F, Gascó F, Serrano-Martínez A, Sanz JL. 2017. The internal anatomy of titanosaur osteoderms from the Upper Cretaceous of Spain is compatible with a role in oogenesis. *Scientific reports*, 7, 42035.
- Wedel MJ. 2003. The evolution of vertebral pneumaticity in sauropod dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23: 344-357.
- Wedel MJ. 2003b. Vertebral pneumaticity, air sacs, and the physiology of sauropod dinosaurs. *Paleobiology*, 29: 243-255.
- Wedel MJ, Cifelli RL, Sanders RK. 2000. Osteology, paleobiology, and relationships of the sauropod dinosaur *Sauroposeidon*. *Acta Palaeontologica Polonica*, 45: 343-388.
- Wedel, MJ. 2009. Evidence for bird-like air sacs in saurischian dinosaurs. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology*, 311: 611-628.
- Wilson, JA. 2006. An overview of titanosaur evolution and phylogeny. *Actas de las III Jornadas sobre Dinosaurios y su Entorno*. Burgos: Salas de los Infantes, 169, e190.
- Wilson JA, Sereno PC. 1998. Early evolution and higher-level phylogeny of sauropod dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 18: 1-79
- Wilson JA, Upchurch P. 2003. A revision of *Titanosaurus Lydekker* (Dinosauria-Sauropoda), the first dinosaur genus with a 'Gondwanan' distribution. *Journal of Systematic Paleontology*, 1(3), 125-160.
- Zaher H, Pol D, Carvalho, AB, Nascimento PM, Riccomini C, Larson P, Almeida Campos, D. 2011. A complete skull of an Early Cretaceous sauropod and the evolution of advanced titanosaurians. *PLoS One*, 6, e16663.
- Zurriaguz VL, Cerda IA. 2017. Caudal pneumaticity in derived titanosaurs (Dinosauria: Sauropoda). *Cretaceous Research*, 73: 14-24.