



Aspectos biológicos da evolução das penas: uma revisão integrativa

Glauco Verner Firmino*; Luís Gustavo da Conceição Galego*.

*Universidade Federal do Triângulo Mineiro-UFTM, Brasil.

Autor para correspondência e-mail: luís.galego@uftm.edu.br

Palavras-chave

Evo-devo
Anexos tegumentares
Vias de sinalização celular
Modelo evolutivo de Prum

Keywords

Evo-devo
Tegumentar attachments
Cell signalling pathways
Prum evolutionary model

Resumo: O tegumento dos tetrápodes passou por diversas modificações ao longo da evolução desse grupo taxonômico, o que inclui grupos vivos e extintos, e que estão relacionadas a diversas vantagens adaptativas, como é o caso das penas, traço morfológico este restrito atualmente às aves. Esse caráter é resultante da evolução do tegumento em grupos de répteis desde o Triássico. Nesse sentido, este trabalho de revisão bibliográfica objetivou investigar publicações sobre a origem das penas, suas possíveis morfologias e estágios ancestrais, o desenvolvimento delas nas aves viventes, os impactos adaptativos das penas e quais os grupos que apresentaram penas ou seus possíveis estágios precursores. As penas ancestrais, possivelmente, surgiram no grupo Avemetatarsalia cuja origem remete ao Período Triássico e seriam estruturas que possibilitariam o isolamento térmico e, com isto, manter taxas metabólicas mais altas que outros grupos em um ambiente competitivo. Embora não existam evidências fósseis que tracem as modificações morfológicas ocorridas nas penas desde a sua origem, um modelo evolutivo é aceito levando-se em consideração as novidades evolutivas que as penas apresentam durante o seu desenvolvimento em um cenário característico de Evo-Devo.

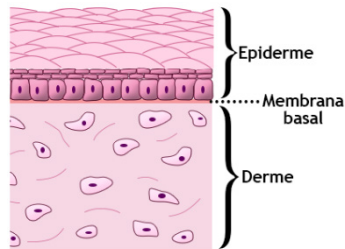
Biological aspects of feathers evolution: an integrative revision

Abstract: The tetrapod teguments has undergone several modifications throughout their evolution, which includes living and extinct groups, and it is related to several adaptive advantages, as the case of feather, a morphological trait that is currently restricted to birds. This character is the result of the tegument evolution in reptile groups since the Triassic. In this sense, this literature review aimed to investigate publications on the origin of feathers, their possible morphologies and ancestral stages, their development in living birds, the adaptive impacts of feathers and which groups presented feathers or their possible precursor stages. The ancestral feathers possibly arised in the Avemetatarsalia group whose origin refers to the Triassic period and would be structures that would enable thermal insulation and thus maintain higher metabolic rates than other groups in a competitive environment. Although there is no fossil evidence tracing morphological changes in feathers since their origin, an evolutionary model is accepted leading totake into account the evolutionary novelties that feathers present during their development in a characteristic scenario of Evo-Devo.

Introdução

Várias características relacionadas à adaptação ao ambiente terrestre evoluíram nos primeiros tetrápodes terrestres, dentre as quais destaca-se a origem de um tegumento impermeável relacionado tanto à regulação térmica, quanto à redução da perda de água (POUGH; HEISER; MCFARLAND, 2003). Além disso, esse tegumento proporciona vantagens adaptativas aos animais, tais como proteção mecânica evitando lesões e desgastes e proporcionando a formação de barreiras contra micro-organismos (HICKMAN, 2019). O tegumento, também chamado de pele, é um órgão composto por diferentes camadas principais, sendo a mais superficial chamada epiderme, que é desenvolvida a partir do ectoderma embrionário, seguida da membrana basal, também chamada de lâmina basal ou lâmina reticular, e logo abaixo, a derme que se origina a partir do mesoderma (Figura 1) (KARDONG, 2016).

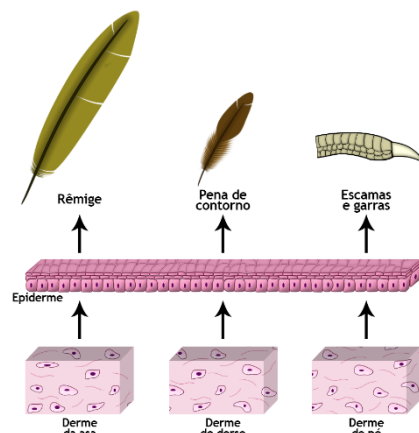
Figura 1 - Estrutura do tegumento esquematizando a epiderme, a membrana basal e a derme.



Fonte: Adaptado de Kardong (2016).

Os dois tecidos que compõem o tegumento, epiderme e derme, são responsáveis pela formação das penas e das escamas em aves, além de produzir proteínas capazes de sinalizar quimicamente processos que modificarão os tecidos a fim de produzir seus anexos tegumentares. Nesse processo, a origem da derme orienta a formação do anexo tegumentar, ou seja, a derme da região da asa induz à formação de penas, enquanto a derme da região dos pés induz à formação de escamas e garras, independente da origem da epiderme (Figura 2) (GILBERT; BARRESI, 2019).

Figura 2 - Indução específica para a produção de anexos tegumentares em aves, a partir da derme de diferentes origens.



Fonte: Adaptado de Gilbert e Barresi (2019).

Apesar das penas serem atualmente características exclusivas das aves (FOTH, 2020; POUGH; HEISER; MCFARLAND, 2003), vários fósseis de dinossauros não-avianos, ou seja, dinossauros que não são aves (BENTON *et al.*, 2019) e pterossauros (CINCOTTA *et al.*, 2022; YANG *et al.*, 2019) apresentam evidências de penas ou estruturas semelhantes a elas (GODEFROIT *et al.*, 2014; HU



et al., 2009; JASINSKI; SULLIVAN; DODSON, 2020). A existência de penas em dinossauros não avianos e em répteis que não são dinossauros sugerem que as penas se originaram no Triássico Inferior (cerca de 250 milhões de anos, antes da origem das próprias aves) e após a extinção em massa ocorrida no final do Permiano, quando houve uma pressão seletiva na qual a presença de altas taxas metabólicas nos organismos era mais adaptativo de que a de baixas (BENTON *et al.*, 2019), como ocorre com as aves.

As aves apresentam uma grande variedade de espécies que ocupam diversos nichos e apresentam distribuição cosmopolita, sendo representadas desde indivíduos pequenos como os beija-flores com cerca de dois gramas até indivíduos com cerca de 140 quilogramas como os avestruzes. É um grupo taxonômico que possui o corpo revestido por penas que proporciona a capacidade de voo a maioria das espécies do táxon, possuem sentidos sensíveis, como a percepção da gravidade, da pressão, de campo magnético, percepção mecânica, além da audição, visão, olfato e paladar, várias espécies possuem capacidades de vocalização e utilização de ferramentas (GILL, 2007).

As aves atuais possuem sua história evolutiva analisada por meio dos estudos de fósseis e de análises filogenéticas moleculares de seus representantes vivos, além de estudos macroevolutivos. Esses estudos indicam que elas evoluíram a partir dos dinossauros há mais de 100 milhões de anos e diversificaram-se rapidamente depois da extinção dos dinossauros não-avianos há 66 milhões de anos (BRUSATTE; O'CONNOR; JARVIS, 2015).

A subclasse Neornithes é representada pelas aves viventes e todos os descendentes de um ancestral comum. Segundo Brusatte, O'Connor e Jarvis (2015), o primeiro indicativo de que as aves evoluíram de ancestrais répteis foi a descoberta do fóssil do *Archaeopteryx lithographica* por M. Hermann von Meyer e de seu estudo pelo anatomista Richard Owen descrevendo-o como portador tanto de características avianas, tais como asas e penas, quanto de reptilianas, como garras nos membros anteriores e uma cauda óssea comprida (OWEN, 1863). A partir de então, com a descoberta de novos fósseis e com o desenvolvimento de novos meios de análises, várias filogenias foram traçadas para compreender a origem e diversificação das aves convergindo ao ponto de que as aves se originaram de dinossauros sendo, portanto, dinossauros, como também muitos dinossauros não-avianos apresentavam penas não se parecendo com lagartos ou crocodilos (BRUSATTE; O'CONNOR; JARVIS, 2015).

A origem das aves é debatida à medida que novos fósseis são descobertos e estudados, mas fica cada vez mais claro que as primeiras aves tinham sua anatomia muito semelhante a dromeossaurídeos primitivos e troodontídeos (NORELL; MAKOVICKY, 2004), o que poderia indicar que as aves fazem parte desse grupo ou apresentam relações filogenéticas próximas (BRUSATTE; O'CONNOR; JARVIS, 2015). Brusatte, O'Connor e Jarvis (2015) garantem que os debates sobre a origem das aves continuarão, porém, mantendo-se os fatos de que as aves já aparecem nos registros fósseis por volta de 165 a 150 milhões de anos, no Jurássico e que os ancestrais mais próximos das aves eram pequenos, leves, com asas e penas.

A diversificação das aves ocorreu no Cretáceo Inferior, constatada a partir da descoberta e estudos de diversos fósseis que datam de 130,7 a 120 milhões de anos atrás que exibiram espécies arbóreas, semiaquáticas, aquáticas, generalistas e forrageiras (MITCHELL; MAKOVICKY, 2014). Conforme foram descobertos fósseis de dinossauros que possuíam penas em diferentes graus de complexidade, incluindo os simples filamentos chamados de protopenas semelhantes aos pelos, evidencia-se o surgimento e evolução desse caráter em dinossauros que não tinham a capacidade de voar, sendo associadas primeiramente à exibição para seleção sexual, termorregulação ou incubação de ovos e, só mais tardiamente, para o voo nas aves e grupos muito relacionados com elas, lembrando que outras características, além da presença de penas, são essenciais para a capacidade de voo (BRUSATTE; O'CONNOR; JARVIS, 2015; SHAHID; ZHAO; PASCAL, 2019).

Nesse sentido, este trabalho objetivou investigar os aspectos biológicos relacionados à evolução das penas, o que inclui sua origem e estruturas precursoras, grupos taxonômicos nos quais elas surgiram, a evolução da sua morfologia, impactos adaptativos e como elas se desenvolvem nos organismos atuais.



Metodologia

O presente trabalho teve como pergunta de pesquisa “Qual(is) a origem das penas e como elas evoluíram?”. Os referenciais teóricos consistiram de livros, artigos e revistas científicas. Esse levantamento foi utilizado para a realização de uma revisão integrativa, caracterizada por uma revisão da literatura que busca analisar trabalhos baseados em diferentes metodologias e integrar os resultados e posicionamento do autor em relação a eles (FLOR *et al.*, 2022; SOUZA *et al.*, 2010). Além disso, a revisão integrativa é uma modalidade de pesquisa bibliográfica, que é, segundo Gil (2008, p. 50):

[...] desenvolvida a partir de material já elaborado, constituído principalmente de livros e artigos científicos. Embora em quase todos os estudos seja exigido algum tipo de trabalho desta natureza, há pesquisas desenvolvidas exclusivamente a partir de fontes bibliográficas. Parte dos estudos exploratórios podem ser definidos como pesquisas bibliográficas, assim como certo número de pesquisas desenvolvidas a partir da técnica de análise de conteúdo.

Os livros utilizados como referenciais teóricos foram disponibilizados fisicamente na biblioteca da instituição de ensino superior Universidade Federal do Triângulo Mineiro (UFTM) e em livros digitais disponíveis na plataforma Minha Biblioteca, disponibilizada pela mesma instituição anteriormente citada. Foram utilizados ainda livros das áreas do conhecimento de Evolução, Zoologia de vertebrados, Ornitologia, Genética, Paleontologia, Fisiologia e Anatomia animal, Embriologia e Histologia.

Repositórios *online* tais como Google Acadêmico, SciELO, Pubmed e Periódicos Capes foram utilizados para o levantamento de publicações digitais relacionadas ao tema. A sintaxe utilizada para a busca foi baseada em termos relevantes à pergunta de pesquisa especificada, sendo eles: *Feather*, *Pena*, *Origin*, *Origem*, *Evolution*, *Evolução*, *Ontogeny* e *Ontogenia*. Os termos foram organizados nas sintaxes representadas no quadro 1 e os dados quantitativos organizados em fluxograma PRISMA adaptado (Figura 3).

Quadro 1 - Estratégia de busca nas bases de dados.

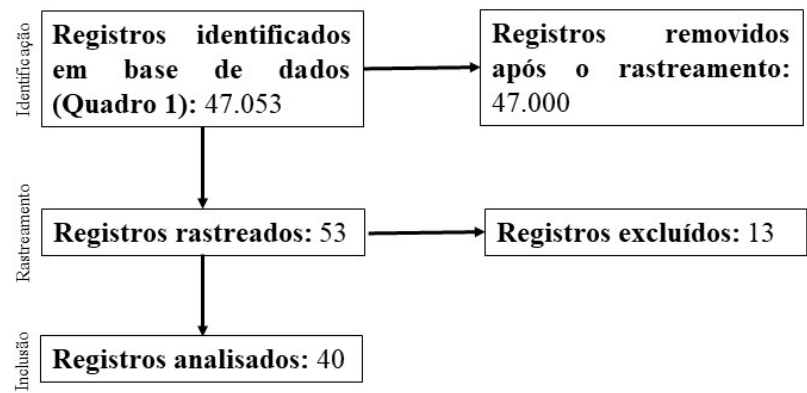
Base de dados	Busca	Estratégia de busca	Resultados
Sintaxe Geral	#1	Feather OR Pena	1.490
	#2	Origin OR Origem OR Evolution OR Evolução OR Ontogeny OR Ontogenia	45.563
	#3	#1 AND #2	
Google Acadêmico	#1	((Feather) OR (Pena)) AND ((Origin) OR (Origem) OR (Evolution) OR (Evolução) OR (Ontogeny) OR (Ontogenia))	112
SciELO	#1	(Feather) OR (Pena)	5.402
	#2	(Origin) OR (Origem) OR (Evolution) OR (Evolução) OR (Ontogeny) OR (Ontogenia)	3.856.692
	#3	#1 AND #2	22.498
Pubmed	#1	(Feather) OR (Pena)	*4.275.771
	#2	(((((Origin) OR (Origem)) OR (Evolution)) OR (Evolução)) OR (Ontogeny)) OR (Ontogenia))	**920.000
	#3	(#1) AND (#2)	1.490
Periódicos Capes	#1	Feather E Origin OU Evolution OU Ontogeny	45.563

*Acesso somente aos 50 resultados mais relevantes.

**Aproximadamente 920.000 resultados.



Figura 3- Fluxograma PRISMA (adaptado) para os dados quantitativos de publicações recuperadas a partir das pesquisas em base de dados com os descritores do Quadro 1.



Fonte: elaborado pelos autores, 2024.

Os títulos e resumos resultantes das buscas passaram por leituras para analisar se correspondiam aos objetivos da pesquisa e do total de bibliografias recuperadas, foram utilizadas nessa revisão cerca de 40 artigos científicos, além de informações obtidas a partir de 11 livros, que compuseram um banco de dados com 51 referenciais bibliográficos para a leitura integral e embasamento do presente manuscrito (Quadro 2).

Quadro 2 - Referenciais bibliográficos utilizados na presente revisão integrativa e o respectivo tema relacionado à evolução das penas. Os referenciais em *itálico* indicam fontes do tipo “livro”, enquanto os demais artigos publicados em periódicos científicos.

Autor	Ano	Assunto
<i>Alcock, J.</i>	<i>2011</i>	<i>Comportamento animal</i>
<i>Benedito, E.</i>	<i>2017</i>	<i>Morfologia e função</i>
Benton, M. J.	2021	Endotermia
Benton, M. J.	2021	Fóssil e datação
Benton, M. J. <i>et al.</i>	2019	Fóssil, penas e dinossauros
Birkhead, T. R. <i>et al.</i>	2022	Placas de incubação
Brusatte, S. L. <i>et al.</i>	2015	Aves
Calvert, A. M. <i>et al.</i>	2019	Placas de incubação
Carney, R. M. <i>et al.</i>	2020	Fóssil
Chuong, C.-M. <i>et al.</i>	2000	Anexos tegumentares
Cincotta, A. <i>et al.</i>	2022	Fóssil
Dhouailly, D. <i>et al.</i>	2009	Anexos tegumentares
Foth, C.	2020	Morfologia e desenvolvimento
Gao, T. <i>et al.</i>	2019	Fóssil
Gilbert, S. F. <i>et al.</i>	2019	Desenvolvimento
<i>Gill, F. B.</i>	<i>2007</i>	<i>Ornitologia</i>
Godefroit, P. <i>et al.</i>	2014	Fóssil



Graveley, J. M. F. <i>et al.</i>	2020	Termorregulação
Griffiths, A. J. <i>et al.</i>	2016	Genética
Harris, M. P. <i>et al.</i>	2002	Genética
Hickman, C. P. J.	2019	Morfologia e função
Hildebrand, M.	2006	Morfologia e função
Hu, D. <i>et al.</i>	2009	Fóssil
Jasinski, S. E. <i>et al.</i>	2020	Fóssil
Ji, Q. <i>et al.</i>	2001	Fóssil
John, T. M. <i>et al.</i>	1978	Termorregulação
Kardong, K. V.	2016	Morfologia e função
Kaye, T. G. <i>et al.</i>	2019	Fóssil
Lin, G.-W. <i>et al.</i>	2020	Morfologia e desenvolvimento
Lovegrove, B. G.	2017	Endotermia
Lü, J.	2015	Fóssil
Marini, M. Â. <i>et al.</i>	2007	Placas de incubação
Marini, M. Â. <i>et al.</i>	2001	Placas de incubação e mudas
Mitchell, J. S. <i>et al.</i>	2014	Fóssil e datação
Mota-Rojas, D. <i>et al.</i>	2021	Termorregulação
Norell, M. A. <i>et al.</i>	2004	Fóssil
Owen, R.	1863	Fóssil
Pough, F. H.	2003	Zoologia
Prum, R. O.	1999	Modelo evolutivo
Qiang, J. <i>et al.</i>	1998	Fóssil
Repenning, M.	2011	Muda
Sawyer, R. H. <i>et al.</i>	2003	Desenvolvimento
Sawyer, R. H. <i>et al.</i>	2005	Desenvolvimento
Schmidt-Nielsen, K.	2018	Fisiologia animal
Shahid, F. <i>et al.</i>	2019	Voo
Stuart-Fox, D.	2017	Termorregulação
Turner, A. <i>et al.</i>	2007	Fóssil
Whitney, B. M.	2007	Comportamento animal
Xu, X. <i>et al.</i>	2001	Fóssil
Yang, Z. <i>et al.</i>	2019	Fóssil
Zheng, X.-T. <i>et al.</i>	2009	Fóssil

Fonte: elaborado pelos autores, 2024.

Resultados e Discussão

Anexos do tegumento, como as garras presentes em vários grupos animais, os cascos e pelos evidentes em mamíferos terrestres e as penas presentes, atualmente, no táxon das aves são originados a partir da epiderme, camada constituída por um epitélio escamoso estratificado sendo



composta de várias camadas cujas células mais basais se multiplicam por mitose originando várias gerações celulares que são deslocadas para regiões mais externas (HICKMAN, 2019).

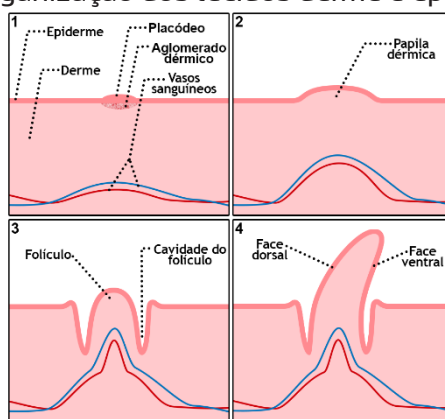
Durante o processo de deslocamento celular em direção à superfície, as células passam pelo processo de queratinização, que ocorre por meio dos queratinócitos. Essas células produzem e acumulam em seu citoplasma a queratina, uma proteína fibrosa que, ao preencher todo o citoplasma, causa a morte celular formando uma camada cornificada constantemente renovada e muito evidente em locais que sofrem atritos ou são utilizadas frequentemente, como nas escamas de répteis e aves e nos calos nas sola dos pés de mamíferos (HICKMAN, 2019). Dessa forma, uma pena é um anexo tegumentar cuja composição intracelular é uma matriz de queratina e que seu formato pode ser apresentado de forma ramificada ou pinada composta (PRUM, 1999).

Desenvolvimento e estrutura das penas

O desenvolvimento das penas exige que a epiderme e a derme (Figura 4.1) realizem processos de interação (PRUM, 1999) e de reorganização após a multiplicação celular em virtude de sua complexidade (FOTH, 2020). As penas têm seu crescimento a partir de suas bases, ao contrário de outras estruturas biológicas, ou seja, qualquer célula ou estrutura da pena mais distal é produzida antes de uma célula ou estrutura mais proximal (PRUM, 1999). Inicialmente, as células da epiderme passam a se organizar em aglomerados celulares conhecidos como estruturas placóides ou placódios (PRUM, 1999; SAWYER; KNAPP, 2003). Essas estruturas consistem de regiões onde há um grande e simétrico adensamento celular que originarão as estruturas seguintes para o desenvolvimento do anexo tegumentar (SAWYER; KNAPP, 2003; SAWYER *et al.*, 2005). Os placódios são distanciados uns dos outros (DHOUAILLY, 2009) e abaixo deles células dérmicas agrupam-se formando os aglomerados dérmicos (SAWYER; KNAPP, 2003).

O evento seguinte é a formação do broto da pena (Figura 4.2), também chamado de papila dérmica, que consiste em uma porção elevada (SAWYER; KNAPP, 2003) inserida em uma depressão, o folículo (Figura 4.3), responsável pela organização do crescimento e diversidade das penas (BENEDITO, 2017; KARDONG, 2016). As faces ventral e dorsal do broto (Figura 4.4) são definidas e evidenciadas após um aumento da proliferação de células no lado dorsal, levando a um crescimento mais intenso nessa face (PRUM, 1999). As células do folículo passam, então, por processos de multiplicação, crescimento e queratinização forçando células mais velhas para fora do folículo (Figura 4.4).

Figura 4 - Primeiras etapas da organização dos tecidos derme e epiderme para a formação de penas.



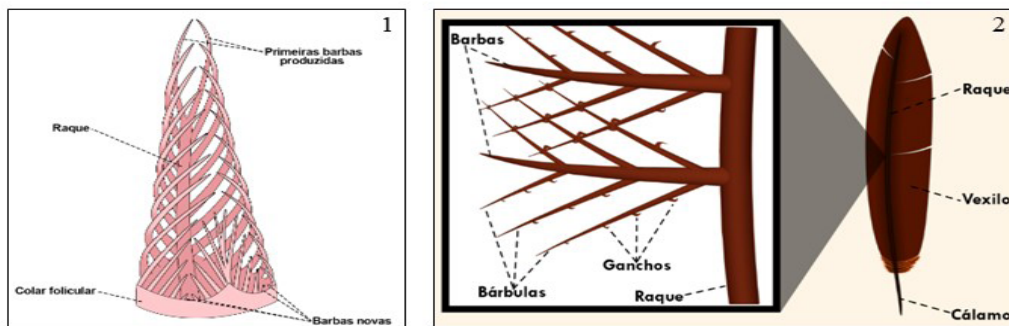
Fonte: Adaptado de Benedito (2017).

A estrutura folicular sofre várias divisões a partir do colar folicular formando cristas alongadas que crescem de forma helicoidal (Figura 5.1) formando uma estrutura tubular, a raque, que sustentará o vexilo na pena totalmente formada, de superfície plana e expandida composta de filamentos entrelaçados, que também são produzidos no colar folicular (PRUM, 1999). Esses filamentos, que podem chegar a várias centenas, são as barbas ou farpas que, por sua vez, possuem outros filamentos



menores da espessura de uma única célula (bárbulas), que têm estruturas em formato de pequenos ganchos que se prendem aos ganchos das bárbulas da barba adjacente (BENEDITO, 2017; FOTH, 2020; KARDONG, 2016; PRUM, 1999). Durante o desenvolvimento das barbas no colar do folículo, elas estão unidas por células que entrarão em morte celular ocasionando a individualização das mesmas (LIN; LI; CHUONG, 2020). A porção tubular que continua inserida na epiderme, o cálam, também faz parte da pena (Figura 5.2) (BENEDITO, 2017; FOTH, 2020; PRUM, 1999). Apesar da raque e do cálam serem estruturas tubulares e aparentarem contínuas, eles são separados por uma junção (FOTH, 2020).

Figura 5 - 1) Crescimento da raque e barbas a partir do colar folicular Modificado de Prum (1999); 2) Representação de uma pena de voo e suas estruturas.



Todo o corpo da pena é formado dentro de uma bainha protetora também constituída de queratina que se rompe gradualmente do ápice à base à medida que a pena cresce (HICKMAN, 2019). Conforme a pena chega ao seu tamanho final, as barbas param de ser produzidas no colar folicular. As últimas barbas se fundem à raque e o diâmetro do folículo diminui (PRUM, 1999). Essa descrição é válida para penas de voo, outros padrões de crescimento para os demais tipos de pena serão descritos a seguir.

Os folículos não cessam sua atividade após a produção da primeira pena. Eles são responsáveis por produzir as penas seguintes da ave, sendo, em sua maioria, capazes de produzir mais de um tipo de pena. Esta capacidade de produção complexa de diferentes tipos de penas evidencia que o folículo possui uma grande capacidade regulatória nos seus mecanismos de desenvolvimento (PRUM, 1999). Contudo, as penas das aves não apresentam, em geral, crescimento uniforme pelo corpo do animal. Nas regiões corporais conhecidas por pterilas ocorre o crescimento de penas e entre elas há regiões (aptérias) sem crescimento dessa estrutura. (FOTH, 2020; POUGH; HEISER; MCFARLAND, 2003).

A grande variedade morfológica das penas ocorre devido às variações de crescimento nas diferentes partes de uma pena, seja na raque, nas barbas ou nas bárbulas, e varia entre espécies e entre as penas de uma mesma espécie que se desenvolvem em diferentes regiões corporais, podendo as penas, portanto, apresentar diferentes papéis biológicos conforme a região corporal na qual se desenvolvem e sua morfologia (LIN; LI; CHUONG, 2020).

As colorações das penas fazem parte da diversidade das penas e são conferidas a elas no momento da sua produção (FOTH, 2020). Os pigmentos de melanina são sintetizados em células chamadas de melanócitos e distribuídos na pena através dos melanossomos. Dentre os pigmentos de melanina pode-se destacar dois: as eumelaninas (distribuídos pelos eumelanossomos de formato em bastonetes) que conferem as cores de castanho a preto; e as feomelaninas (distribuídos pelos feomelanossomos de formato redondo) que conferem as cores de amarelo a vermelho. Há também os pigmentos carotenoides, que não são sintetizados pelo animal, mas sim obtidos através da dieta, eles conferem tons brilhantes de vermelho, laranja e amarelo. Há alguns outros pigmentos presentes nas penas das aves atuais, como as psitacofulvins e porfirinas. As cores obtidas pelos pigmentos depositados nas penas podem se apresentar de forma iridescente ou não-iridescente a



dependem de como a luz interage com eles (absorção, reflexão e refração da luz), da concentração de pigmentos depositados, da maneira como o pigmento foi depositado nas estruturas das penas e da morfologia e disposição das próprias estruturas das penas (raque, barbas, bárbulas e ganchos).

Eventos genéticos/moleculares no desenvolvimento das penas

O desenvolvimento das escamas, das penas, dos pelos e das glândulas presentes no tegumento têm em comum algumas vias de sinalização (Quadro 3) que ocorrem na derme e na epiderme, sendo *Shh*, *Bmp*, *Wnt*, Ectodisplasia, *Dermo-1*, *En-1* e *Noggin* as mais relevantes (DHOUAILLY, 2009).

Quadro 3 - Vias envolvidas no desenvolvimento das penas.

Via	Ação
Shh	Padrão e polaridade do desenvolvimento.
Wnt	Formação dos placóides (agregados) □ Penas ou pelos
EDA/EDAR	Individualização dos placóides.
BMP7 e FGF4	Formação de aglomerados dérmicos abaixo dos placóides.
BMP2	Interrompe as vias BMP7 e FGF4.
DERMO-1	Espeçamento dos aglomerados dérmicos. Indução da via • Penas em regiões aptérias. • □ Penas nas ptéilas. • Formação de escamas (escudo) nos pés.
EN-1 e WNT-7A	Orientação dorso-ventral do broto da pena. □ Shh e Wnt-7a □ □ Anexos tegumentares nas palmas das mãos e planta dos pés. • □ Shh □ Retículos □ Penas.
Ephrin B1, Shh, BMP2, BMP4 e Noggin*.	Orientam o padrão de ramificação das penas. *Fusão das barbas à raque.

Fonte: elaborado pelos autores, 2024.

Os mecanismos genéticos relacionados a essas vias do desenvolvimento das penas dependem da ação de genes toolkits, também conhecidos como genes *hox* ou homeóticos, que participam de processos evolutivos do tipo *Evo-Devo* (uma abordagem comparada dos mecanismos e sequências do desenvolvimento embrionário, bem como a biologia evolutiva do desenvolvimento). Esses genes compõem e codificam vias de sinalização celular e fatores de transcrição gênica, cujo papel é regular o desenvolvimento de estruturas nos animais. Um deles é o *Sonic Hedgehog (SHH)*, identificado pela primeira vez em células de *Drosophila* em desenvolvimento, responsável por codificar uma proteína de sinalização essencial para a definição de polaridade no desenvolvimento de uma região do animal. Em aves, este gene é identificado nos brotos das penas que estão em desenvolvimento, sendo responsável pelo desenvolvimento destas estruturas orientando o padrão e a polaridade de formação (GRIFFITHS *et al.*, 2016).

O *Bone Morphogenetic Protein 2 (Bmp2)* é outro gene que codifica uma proteína de sinalização responsável para o desenvolvimento de anexos tegumentares em vertebrados, incluindo as penas. O desenvolvimento de todas as porções das penas estão associadas à modulação exercida pelo *Shh* e *Bmp2*, sendo suas vias de sinalização essenciais e críticas para o desenvolvimento dessa estrutura (HARRIS; FALLON; PRUM, 2002).

A via de sinalização *Wnt*, por outro lado, demonstrou ser essencial para a formação de várias estruturas placóides que podem dar origem a botões para a formação de penas assim como podem formar os pelos em mamíferos, isso irá depender apenas da origem da linhagem das células epidérmicas (DHOUAILLY, 2009).

Após ocorrer a ativação da via *Wnt*, é ativada a via das ectodisplasinas (*EDA/EDAR*), que induz a separação e individualização dos placóides. Em seguida, as células mais superficiais da derme se reorganizam se concentrando embaixo dos placóides, ficando separadas por uma derme interfolicular



frouxa. Essa reorganização é feita pelas vias *BMP7* e *FGF4* sendo interrompida pela via *Bmp2*. Essas vias (*Bmp7* e *Fgf4*) também ocorrem na formação de penas e de pelos (DHOUAILLY, 2009).

O evento seguinte é marcado pelo espessamento da camada de células dérmicas logo abaixo de cada placóide sendo orientado pela via *Dermo-1*. Experimentos de indução desta via para ocorrer uma alta expressão levaram a eventos como a produção de uma camada dérmica mais densa e de penas em regiões que seriam aptérias, uma maior produção de penas nas ptéris e a formação de escamas do tipo escudo nos membros posteriores (DHOUAILLY, 2009).

Uma outra via importante no desenvolvimento das penas é a via *Engrailed-1 (En-1)* que, juntamente com a *Wnt-7a* se expressando de forma assimétrica (LIN; LI; CHUONG, 2020), é responsável por dirigir a orientação dorso-ventral do broto da pena e também capaz de regular negativamente a própria expressão do *Shh* e do *Wnt-7a* sendo esta regulação responsável por não desencadear a formação de penas na epiderme dos pés das aves bem como não deixa ocorrer a formação de pelos nas superfícies plantares dos mamíferos, ou seja, nas palmas das mãos e plantas dos pés. Experimentos utilizando ácido retinóico aumentaram a expressão de *Shh* mesmo com o mecanismo natural de regulação pelo *En-1* e levaram a formação estruturas chamadas de retículos onde podem ser formadas penas (DHOUAILLY, 2009).

Uma condição chamada de ptilopodia consiste na observação de penas nos membros posteriores de algumas aves. Estas penas se desenvolvem nos placóides das escamas escutadas presentes nos pés o que leva a constatar que a programação genética de construção de penas está presente nos tecidos que desenvolvem as escamas das aves (SAWYER; KNAPP, 2003). Além das vias citadas, outras vias são responsáveis pela geração dos padrões morfológicos das penas em relação às ramificações (barbas e bárbulas). Essas ramificações são originadas a partir da expressão e regulação das vias *Ephrin B1*, *Shh*, *Bmp2*, *Bmp4* e *Noggin*, sendo este último também responsável por induzir a fusão das barbas à raque (LIN; LI; CHUONG, 2020).

Queratina e seu papel na produção das penas

Os queratinócitos são células queratinizadas que constituem tecidos que formam camadas córneas já presentes nos anfíbios, evidentes em dedos, espinhos e casulos (SAWYER; KNAPP, 2003). Existem dois tipos de queratina produzidas pelos queratinócitos, a α -queratina que se apresenta como uma forma menos rígida da proteína, comumente presente em camadas que necessitam ser flexíveis, comuns nos sinapsídeos, e a β -queratina que constitui uma forma mais rígida da proteína, presente em escamas duras, garras, bico e penas, sendo o grupo dos sauropsídeos possuidores das duas formas de queratina (KARDONG, 2016). A capacidade de queratinização também é constatada nas células que compõem o anexo embrionário cório, podendo produzir as formas α ou β da proteína queratina, inclusive em casos que este tecido possa ficar exposto ao ar atmosférico para formar uma camada queratinizada (SAWYER; KNAPP, 2003).

A β -queratina não é uma proteína única, ela se apresenta através de uma família de proteínas que são constituídas de variados peptídeos, ou seja, são originadas através de uma família multigênica de β -queratina. Também, as β -queratinas podem estar associadas a outras proteínas, como as próprias α -queratinas, cito-queratina, histidina e outras proteínas para formar as diferentes estruturas que evidenciarão os apêndices tegumentares (SAWYER; KNAPP, 2003). A β -queratina é expressa somente na epiderme através da regulação de seus genes (SAWYER; KNAPP, 2003) sendo caracterizada como uma classe de queratina que apresenta uma deleção em parte da sua sequência molecular (GILL, 2007). Todas essas vias de sinalização com a participação de diferentes produtos gênicos irão possibilitar a produção dos padrões morfológicos encontrados nas penas.

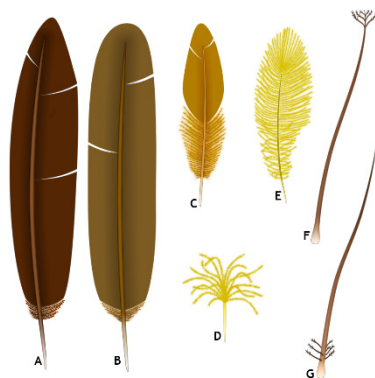
Padrões morfológicos das penas

As penas compreendem estruturas tegumentares que apresentam alto grau de complexidade (BENTON *et al.*, 2019; FOTH, 2020) exibindo grande variedade morfológica (Figura 6) e de funções. As penas podem se organizar em alguns tipos de acordo com a sua forma. As penas de voo podem ser rêmiges (Figura 6A), longas, assimétricas, capazes de gerar sustentação (LIN; LI; CHUONG,



2020), estão presentes nas porções dos braços e mãos das aves, e as rectrizes (Figura 6B), longas, simétricas e encontradas na cauda (BENEDITO, 2017).

Figura 6 - Tipos de penas em aves. **A** – Rêmige. **B** – Rectriz. **C** – Pena de contorno. **D** – Pluma. **E** – Semipluma. **F** – Filopluma. **G** – Cerda.



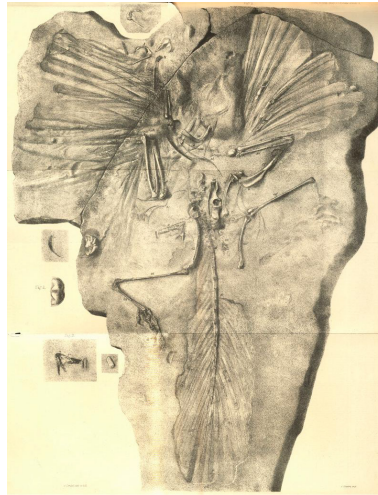
Por outro lado, as penas de contorno (Figuras 6C), também chamadas de tectrizes, são penas alongadas e com maior rigidez, com uma parte distal plana e outra proximal plumosa, são responsáveis pela maior parte do revestimento das aves e também podem auxiliar no voo. As plumas (Figura 6D), ao contrário das penas de contorno, são mais curtas devido à curta raque e ausência de ganchos em suas bárbulas (PRUM, 1999), sendo penas associadas à função sensorial colaborando para a movimentação e controle das penas de contorno evitando turbulências durante o voo. As chamadas semiplumas (Figura 6E) possuem características intermediárias entre uma pena de contorno e uma pluma, possuindo um vexilo plumáceo em uma raque longa e sendo responsáveis por ajudar no preenchimento da plumagem da ave (POUGH; HEISER; MCFARLAND, 2003). Outra função importante das plumas e das semiplumas é estarem associadas ao controle térmico, atribuído à capacidade da ave controlar suas disposições no corpo a fim de reter o ar próximo ao corpo da ave evitando a perda de calor (BENEDITO, 2017; POUGH; HEISER; MCFARLAND, 2003).

Outros tipos de penas podem ser notados, como as filoplumas e as cerdas (HICKMAN, 2019). As filoplumas (Figura 6F) são penas semelhantes aos pelos, sem função definida, que se apresentam como um eixo simples com algumas barbas na extremidade. Por fim, as cerdas (Figura 6G) são penas que se localizam geralmente ao redor do bico, têm função sensorial, também são semelhantes aos pelos, porém, em sua maioria, são pequenas e somente evidenciam o seu eixo. Um último tipo de pena a ser tratado aqui corresponde às penas de pó presentes em todas as aves, elas liberam grânulos de queratina no corpo da ave conferindo propriedades hidrofóbicas, ou seja, capacidade de repelir a água para as penas de contorno da ave.

Registro fóssil

É quase impossível não associar as penas às aves visto que, atualmente, somente esse grupo possui tal estrutura (FOTH, 2020; POUGH; HEISER; MCFARLAND, 2003). Neste sentido é importante citar a descoberta do fóssil do *Archaeopteryx lithographica* (datação de 150 milhões de anos atrás) por M. Hermann von Meyer em Solnhofen na Alemanha e da publicação da sua descrição pelo anatomista Richard Owen em 1862 que relatou um possível elo de transição entre répteis e aves. Owen descreveu o fóssil como de um indivíduo que possuía uma anatomia perceptivelmente reptiliana, mas com membros anteriores como asas e uma cauda óssea, ambos com penas semelhantes às notadas nas aves modernas (Figura 7) (OWEN, 1863).

Figura 7- Representação do fóssil do *Archaeopteryx lithographica* descoberto por M. Hermann von Meyer e descrito por Richard Owen em 1863.



Um estudo analisou vários aspectos de uma pena que aparece de forma isolada (Figuras 8A e 8C) na mesma laje em que se encontra o *Archaeopteryx lithographica*. A pena isolada, embora semelhante aquelas presentes nas asas e cauda do espécime, não tem o seu cálcio preservado, possui cerca de 2/3 (dois terços) do tamanho das penas do espécime, apresenta uma curvatura diferente e não se parece com as suas penas primárias, secundárias ou da cauda (Figura 8B) (KAYE *et al.*, 2019). O estudo indicou que a pena, muito possivelmente, seja de outro espécie de dinossauro emplumado ainda não identificado e, portanto, não podendo ser associada ao *Archaeopteryx lithographica* por não serem conhecidas todas as penas presentes nesta espécie mesmo analisando outros *Archaeopteryx* descritos e analisados. Um outro estudo posteriormente publicado por outro grupo de pesquisadores, analisou a mesma pena e chegaram a uma conclusão de que ela corresponde à plumagem do *Archaeopteryx lithographica* da mesma laje como sendo uma pena primária da asa do espécime (CARNEY; TISCHLINGER; SHAWKEY, 2020).

Figura 8 - A – Pena isolada sem o cálcio impressa na mesma laje do fóssil *Archaeopteryx lithographica* de von Meyer. **B** – Representação da pena isolada de *Archaeopteryx lithographica*.



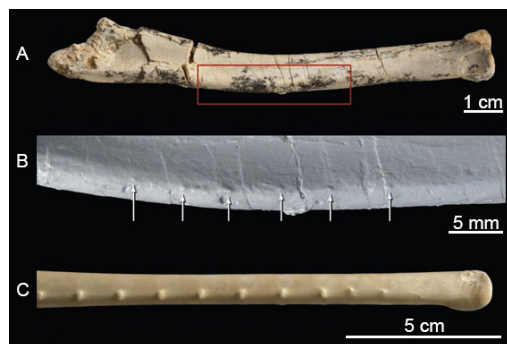
Fonte: Adaptado de Kaye *et al.* (2019).

Vários outros fósseis de dinossauros emplumados relacionados às aves foram descobertos desde o Jurássico, principalmente em depósitos da China, mostrando que as aves atuais descendem de dinossauros terópodes que viveram no Mesozoico (SHAHID; ZHAO; PASCAL, 2019). Mesmo sem a impressão direta de penas em fósseis as penas podem ser evidenciadas através de marcas presentes chamadas de botões de penas, ou *quill knobs*, nos ossos de aves atuais e



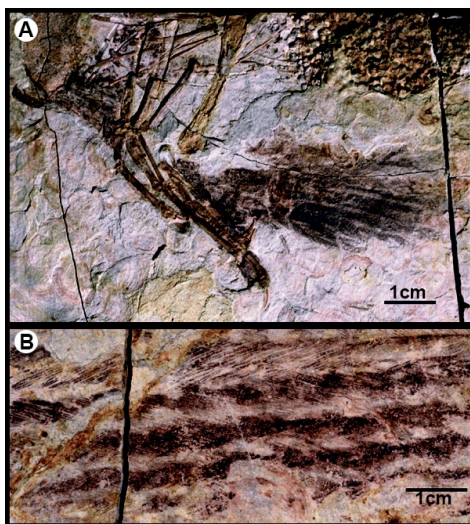
de fósseis (Figura 9), relacionados diretamente ou não às aves (JASINSKI; SULLIVAN; DODSON, 2020; TURNER; MAKOVICKY; NORELL, 2007). Outros reconhecidos fósseis evidenciaram penas formadas. Um deles é o *Caudipteryx zoui*, encontrado na China, descrito e publicado em 1998. Esse fóssil foi descrito como um dinossauro terópode não-aviano terrestre emplumado, possuidor de penas semelhantes às penas modernas e bem evidentes em seus membros anteriores e em sua cauda, ou seja, suas rêmiges e suas rectrizes, respectivamente (Figura 10) (QIANG *et al.*, 1998).

Figura 9 - **A** - Ulna de um Velociraptor. **B** - Marcas botões de penas presentes na ulna do fóssil. **C** – Botões de penas de um urubu (*Cathartes*).



Fonte: Adaptado de Turner *et al.* (2007).

Figura 10- **A** – Membro anterior do *Caudipteryx* com sua rêmiges. **B** – Penas da cauda do *Caudipteryx*.

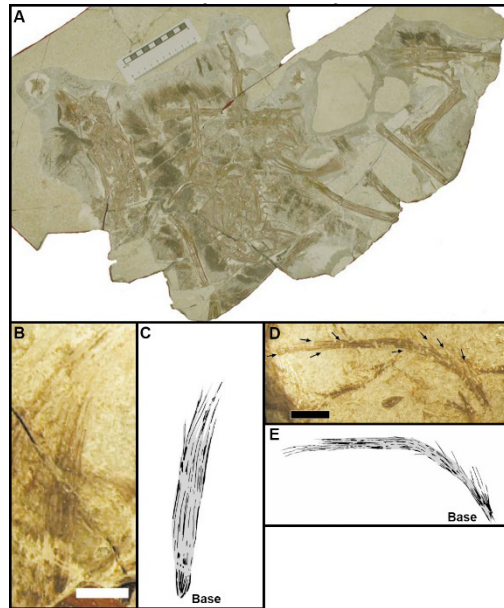


Fonte: Adaptado de Qiang *et al.* (1998).

Sinornithosaurus millenii corresponde a um dinossauro do grupo dos dromeossaurídeos não-avianos do Cretáceo Inferior (cerca de 124,6 milhões de anos atrás) e apresenta em seu tegumento estruturas filamentosas consideradas como penas plesiomórficas (Figura 11A) (XU; ZHOU; PRUM, 2001), ou seja, penas ancestrais.



Figura 11- **A** – Fóssil de *Sinornithosaurus millenii*. **B** – Filamentos do focinho de *Sinornithosaurus millenii*. Barra de escala branca, 5mm. **C** – Representação ilustrativa dos filamentos que partem de um só ponto do focinho de *Sinornithosaurus millenii*. **D** – Filamentos presentes no crânio do *Sinornithosaurus millenii*. Setas, filamentos que aparentam estar inseridas a um eixo. Barra de escala preta, 5mm. **E** – Representação ilustrativa dos filamentos que parecem estar ligados a um



Fonte: Adaptado de Xu, Zhou e Prum (2001).

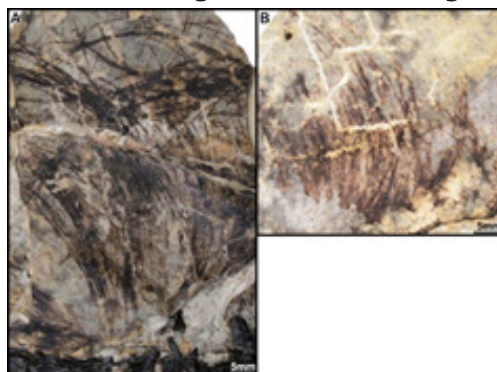
Os numerosos filamentos do fóssil estão dispostos na cabeça, no pescoço, nos membros anteriores e posteriores e na cauda não apresentando penas de voo, ou seja, nem rêmiges nem retrizes. Um dos tipos de estrutura tegumentar evidenciado no fóssil é de filamentos paralelos que suas bases partem de uma única origem formando um tufo de filamentos (Figura 11B e 11C). Tal estrutura é semelhante às penas encontradas em aves muito jovens cujas numerosas barbas são unidas em sua base num cálam. A outra estrutura tegumentar evidente são várias estruturas filamentosas que aparentam estar unidas a um filamento central único, ou seja, vários filamentos que se ramificam a partir de um eixo único (Figura 11D e 11E).

Apesar do *Sinornithosaurus millenii* não ser uma ave, ele faz parte de um grupo de dromeossaurídeos basais que são terópodes filogeneticamente próximos das aves e pela constatação dessas estruturas filamentosas ramificadas aparentemente unidas em um eixo demonstram que supostamente são estruturas homólogas às penas das aves. Os dois tipos de estruturas tegumentares constatados em *Sinornithosaurus millenii* seriam condições plesiomórficas das penas encontradas em aves atuais.

Outro tipo de estruturas filamentosas também aparece no registro fóssil constituída por filamentos únicos e não ramificados. Um exemplo ocorre no fóssil de *Tianyulong confuciusi* do Cretáceo (144-99 milhões de anos atrás) cujos filamentos ocorrem no seu dorso e cauda, caracterizados como não ramificados, rígidos, retos, curvados ou ondulados, sendo estruturas consideradas pelos seus examinadores, como possíveis estágios iniciais da evolução das penas (Figura 12) (ZHENG *et al.*, 2009).



Figura 12 - A – Filamentos presentes na região próxima da cauda de *Tianyulong confuciusi*. **B** – Filamentos presentes na região dorsal de *Tianyulong confuciusi*.



Fonte: Zheng *et al.* (2009).

Gao *et al.* (2019) analisaram fósseis de 100 milhões de anos (Cretáceo) de insetos ectoparasitas muito bem preservados em âmbar junto a penas que se apresentavam danificadas. Os insetos foram identificados como *Mesophthirus engeli* sendo relacionados a insetos que se alimentaram de penas, danificando-as (Figura 13). Tal constatação demonstrou que a alimentação de penas por insetos ectoparasitas já acontecia desde o Cretáceo quando já ocorria a irradiação das aves.

Figura 13 - Fóssil de pena com inseto ectoparasita *Mesophthirus engeli* gen et. sp. preservados em âmbar.

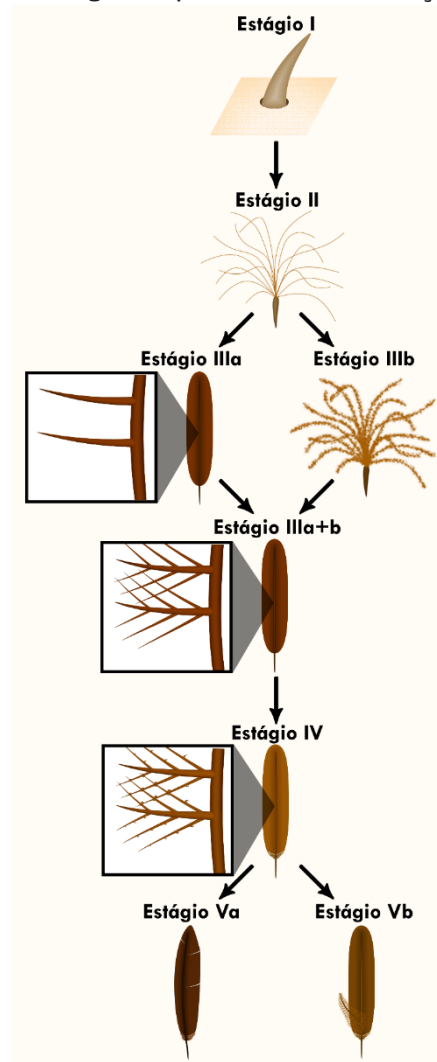


Fonte: Adaptado de Gao *et al.* (2019).

Cenários evolutivos

Embora não exista um registro fóssil capaz de traçar cronologicamente todas as mudanças morfológicas ocorridas nas penas desde a sua primeira estrutura até as penas de voo modernas como conhecemos hoje, modelos evolutivos já foram propostos para explicar como elas evoluíram. Baseado nas estruturas presentes nas penas e em como elas se desenvolvem, o ornitólogo Richard O. Prum propôs um modelo evolutivo baseado em Evo-Devo no qual as mudanças ocorridas neste caráter poderiam ter ocorrido conforme a sequência de novidades que surgem durante o desenvolvimento das penas (PRUM, 1999), sendo este o modelo mais citado e utilizado em estudos envolvendo as penas (CHUONG *et al.*, 2000; CINCOTTA *et al.*, 2022; JI *et al.*, 2001; LIN; LI; CHUONG, 2020; NORELL; MAKOVICKY, 2004; SAWYER; KNAPP, 2003; SAWYER *et al.*, 2005; SHAHID; ZHAO; PASCAL, 2019; XU; ZHOU; PRUM, 2001), conforme apresentado na Figura 14.

Figura 14 - Estágios hipotéticos da evolução das penas.



Estágio I – Desenvolvimento do folículo capaz de produzir um filamento único e cilíndrico (a protopena). **Estágio II** – Pena exibida como um tufo de filamentos não ramificados unidos em uma única base (cálamo). **Estágio IIIa** – Pena com raque desenvolvida com filamentos simétricos não ramificados (barbas sem bárbulas). **Estágio IIIb** – Pena com um tufo de filamentos que possuem ramificações (bárbulas sem ganchos). **Estágio IIIa+b** – Pena simétrica possuidora de cálamo, raque, barba e bárbulas sem ganchos. **Estágio IV** – Pena simétrica com o desenvolvimento dos ganchos nas bárbulas unindo-as dando o aspecto de um vexilo fechado. **Estágio Va** – Pena assimétrica totalmente desenvolvida e especializada para o voo. **Estágio Vb** – Pena complexa desenvolvida com uma pluma associada ao mesmo cálamo. Adaptado de Prum (1999).

Estágio I: O primeiro estágio de uma pena segundo o modelo evolutivo proposto (PRUM, 1999) apresentaria a pena como um cilindro oco que se assemelharia ao cálamo presente nas penas modernas. Para a formação desta primeira forma seria necessário o desenvolvimento do folículo através de uma invaginação cilíndrica da epiderme com um colar folicular ocorrendo em torno da base do broto da pena (Figura 14, Estágio I).

Estágio II: O estágio II do modelo evolutivo (PRUM, 1999) propõe que o colar na base do folículo sofreu diferenciações capazes de produzir cristas que dariam origem a filamentos não ramificados que partiriam de um cálamo basal. Quando madura, esta estrutura se apresentaria como um tufo de filamentos não ramificados unidos em sua base (Figura 14, Estágio II).



Estágio III: O modelo evolutivo (PRUM, 1999) propõe que no terceiro estágio surgiram novidades, durante o desenvolvimento, essenciais para a continuidade da evolução das penas em seus estágios seguintes, sendo estas novidades surgidas em qualquer sequência. Uma das novidades seria o desenvolvimento de cristas helicoidais no colar do folículo com a fusão de algumas cristas medianas para originar a raque. As demais cristas helicoidais se fundiriam a futura raque durante o desenvolvimento da pena originando uma pena plana simétrica com barbas não ramificadas (Figura 14, Estágio IIIa). A outra novidade diz respeito à ramificação somente dos filamentos unidos em uma mesma base (Estágio II) formando bárbulas sem ganchos (Figura 14, Estágio IIIb). Posteriormente, ocorreriam as duas novidades em uma estrutura única semelhante à pena moderna simétrica com raque, barba e bárbulas sem ganchos (Figura 14, Estágio IIIa+b).

Estágio IV: No estágio IV, o modelo evolutivo (PRUM, 1999) propõe a novidade dos ganchos nas bárbulas que teriam a função de unir as barbas adjacentes entre si formando uma pena ainda simétrica de palheta fechada (Figura 14, Estágio IV).

Estágio V: O último estágio do modelo evolutivo (PRUM, 1999) sugere que as novidades seguintes originaram as diversas formas das penas. Uma das novidades seria no desenvolvimento da assimetria em penas de voo, surgindo a partir do deslocamento dos locus das cristas que formariam um lado do vexilo da pena diferente do outro (Figura 14, Estágio Va). A outra novidade seria o desenvolvimento de uma pena plumosa secundária associada na mesma base (cálamo) da pena principal (plana) a partir do deslocamento dos filamentos helicoidais de forma oposta no colar folicular durante o desenvolvimento da pena (Figura 14, Estágio Vb). As filoplumas poderiam ter se originado após um cessar ou perda no desenvolvimento de cristas de filamentos helicoidais durante o desenvolvimento da pena. As cerdas provavelmente surgiram mediante a redução drástica do desenvolvimento de barbas e bárbulas a partir de suas cristas de filamentos helicoidais.

Funções e comportamentos associados às penas

As penas podem assumir funções importantes para o sucesso reprodutivo de algumas aves, na maioria das vezes relacionado aos machos de várias espécies que têm as cores e outros aspectos de suas penas analisadas por fêmeas, pois estas estruturas são capazes de ser associadas à integridade da saúde do macho, principalmente ao seu sistema imunológico. A exibição de características extravagantes na plumagem demanda alto custo energético de desenvolvimento e aumentam a vulnerabilidade frente a predadores e competidores. Em disputas entre machos de algumas espécies de aves, os conflitos são resolvidos apenas com cantos ou a movimentação das suas penas sem ocorrer o contato entre os indivíduos (ALCOCK, 2011).

Ainda relacionando as penas à reprodução, pode-se citar a sua utilização na incubação de ovos. A construção de ninhos utilizando penas é notada em várias espécies como evidenciado na espécie *Tachornis squamata* que constrói seus ninhos em folhas de palmeiras utilizando material vegetal, sua saliva e as penas. Porém as penas utilizadas na construção dos seus ninhos são obtidas através da cleptoptilia, comportamento que consiste em roubar penas de outras aves ainda com a ave em pleno voo (WHITNEY, 2007).

A ausência de penas também é importante na reprodução das aves. As placas de incubação (Figura 15) correspondem a áreas das aves que perdem as suas penas para ocorrer a troca de calor de forma eficaz entre a ave e o ovo a fim de promover a incubação dos ovos (BENEDITO, 2017; MARINI *et al.*, 2007; MARINI; DURÃES, 2001). Estas placas de incubação surgem nas aves em períodos reprodutivos específicos de cada espécie de ave (MARINI; DURÃES, 2001), nas fêmeas ou nos machos (BENEDITO, 2017), sendo estruturas capazes de aumentar a capacidade reprodutiva em comparação a aves das mesmas espécies que não as possuem (CALVERT; ALISAUSKAS; KELLETT, 2019; MARINI *et al.*, 2007). Um recente estudo sugere que uma mesma ave (a extinta espécie *Pinguinus impennis*) poderia apresentar duas placas de incubação mesmo para um único ovo posto (BIRKHEAD *et al.*, 2022).

Figura 15 - Placa de incubação em Carcará (*Caracara plancus*).

Fonte: Foto do arquivo pessoal de Glauco Verner Firmino.

Outro processo importante relacionado às penas é a muda. Esse processo consiste na troca de penas antigas por novas a partir de um mesmo folículo (BENEDITO, 2017), por meio da reorganização de suas células para produzir a nova pena (PRUM, 1999) e consome uma grande quantidade de energia (REPENNING; FONTANA, 2011). Essa muda ocorre periodicamente (uma ou mais vezes no ano) a fim de substituir as penas que já se desgastaram frente às ações do ambiente e é regulado pela tireoide da ave e geralmente relacionado ao seu período reprodutivo, mesmo que não ocorra a reprodução. Em adição, a muda ocorre de forma ordenada na plumagem da ave a fim de não apresentar partes nuas, ou seja, sem a presença de penas e será completada em um tempo a depender da espécie, podendo se em poucas semanas ou em vários meses. Um processo interessante é a muda de susto caracterizada pela perda de numerosas penas quando a ave é submetida a alguma ameaça. Neste caso, as penas são perdidas como mecanismo de defesa, porém elas são repostas rapidamente (BENEDITO, 2017).

Em várias espécies de aves a cor da plumagem dos filhotes é diferente da cor da plumagem dos adultos, que é atingida somente após algumas mudas. Esses indivíduos juvenis podem exibir plumagens diferentes que reduziram os riscos de predação ou de eventos agonísticos oriundos da interação entre machos de espécies territorialistas (BENEDITO, 2017). Além da cor, o tipo de pena pode variar de um indivíduo filhote e jovens para um adulto, sendo as plumas o tipo de cobertura predominante em filhotes nos primeiros dias de vida sendo substituídas por penas de contorno e voo possuidoras de raque, barba e bárbulas típicas de indivíduos adultos (MOTA-ROJAS *et al.*, 2021).

A coloração da plumagem pode conferir a propriedade de camuflagem em várias aves dependendo do meio onde elas se encontram (Figura 16 A–D). A ave conhecida como Urutau-comum (Common Potoo, *Nyctibius griseus*) encontrada nas regiões tropicais das Américas tem sua plumagem semelhante ao tronco seco de árvores, papagaios podem ser confundidos com o verde da vegetação arbórea, outras aves podem ser confundidas com a neve, com o solo recoberto de folhas secas e também podem ser confundidas em ambientes rochosos e aquáticos (GILL, 2007).

Figura 16 - Camuflagem conferida pelas penas em aves.



A – Psitacídeo (espécie não identificada) se alimentando de uma jabuticaba em uma jabuticabeira. **B** – Pardal (*Passer domesticus*) em uma jabuticabeira. **C** – Dois Sanhaço-verde (Sanhaço-do-coqueiro, *Thraupis palmarum*) em uma palmeira (espécie não identificada). **D** – Rolinha (Rolinha-roxa, *Columbina talpacoti*) em um ninho feito em um limoeiro (espécie não identificada). Fotos do arquivo pessoal de Glauco Verner Firmino.

A endotermia e as penas

O desenvolvimento da endotermia nos grupos das aves e dos mamíferos corresponde ao acontecimento de maior importância na história evolutiva desses grupos (LOVEGROVE, 2017). Os animais considerados endotérmicos são os que conseguem produzir o calor endógeno, utilizando-o para aumentar e manter a temperatura do próprio corpo acima da temperatura do ambiente (LOVEGROVE, 2017). Tal produção do calor endógeno pode advir de reações químicas do metabolismo do animal (POUGH; HEISER; MCFARLAND, 2003), mas isto não quer dizer que a temperatura corporal dos animais endotérmicos é constante em todo o corpo e sempre a mesma no decorrer de um dia.

A temperatura corporal de um organismo pode variar, em média, de 1 a 2°C durante um período de 24 horas e ainda apresentar temperaturas diferentes entre as partes do seu corpo e regiões mais internas e externas, sendo as regiões mais externas mais frias do que as regiões corpóreas mais internas (SCHMIDT-NIELSEN, 2018). Ao contrário dos animais endotérmicos, os animais considerados ectotérmicos não conseguem gerar calor suficiente para elevar suas temperaturas corporais em níveis desejados por suas próprias vias endógenas (LOVEGROVE, 2017), dependendo do calor advindo do meio externo por meio do contato com objetos mais quentes que o corpo do animal ou expor o próprio corpo ao sol (POUGH; HEISER; MCFARLAND, 2003). Segundo Pough; Heiser e Mcfarland (2003), os animais terrestres, sobretudo os de pequeno porte, estão sujeitos a uma maior variação da temperatura corporal por habitarem o ambiente terrestre, cuja temperatura pode sofrer alterações rapidamente.

O processo pelo qual os organismos buscam manter a homeostase da temperatura corpórea quando a temperatura do ambiente sofre alterações é chamado de termorregulação, que pode envolver alterações biológicas diversas, tais como na circulação, na fisiologia, no comportamento ou no metabolismo de modo a manter a homeostase ou minimizar as consequências que uma brusca alteração da temperatura do ambiente possa gerar no organismo. As variações térmicas ambientais são percebidas por vários receptores térmicos capazes de estimular vias do sistema nervoso central promovendo alterações em vias fisiológicas e no comportamento (MOTA-ROJAS *et al.*, 2021).

As aves possuem estratégias de termorregulação diversas para a homeostasia térmica. Uma delas é a presença de plumagem que possibilita um isolamento térmico do corpo da ave ao ponto de manter suas temperaturas estáveis quando em clima frio mas podendo levar a estresse térmico em caso de clima muito quente. A propriedade de isolamento térmico considera que a plumagem pode variar nas diferentes regiões do corpo, sendo as plumas e a porção mais proximal das penas de contorno as principais responsáveis pela retenção de uma camada de ar termoisolante. Para controlar a termorregulação relacionada ao isolamento térmico proporcionado pelas penas, as aves podem modificar a disposição das penas afofando-as ou molhando-as (MOTA-ROJAS *et al.*, 2021). Ainda, a cor da plumagem das aves influencia diretamente na temperatura da ave pois diferentes cores tem diferentes capacidades de refletir ou absorver a radiação solar (STUART-FOX; NEWTON; CLUSELLA-TRULLAS, 2017).

A cobertura emplumada de aves, por exemplo, é capaz de promover relativa estabilidade térmica mesmo variando entre espécies (GRAVELEY; BURGIO; RUBEGA, 2020). Nesse caso, a transferência de calor do corpo para o meio externo através das penas varia de acordo com a disposição das penas na pele da ave e também com o nível de ereção das penas em relação à pele para formar uma camada de ar que isola termicamente a ave, ou seja, elas têm papel importante na conservação do calor (HILDEBRAND; GOSLOW, 2006) constituindo uma barreira física entre o tegumento da ave e o meio externo.-



JOHN; ITOH e GEORGE (1978) demonstraram que a glândula pineal de uma espécie de ave é essencial para a termorregulação, embora não seja uma estrutura essencialmente exclusiva para o controle da temperatura da ave no decorrer de um dia. Outras formas de termorregulação nas aves podem ser evidenciadas como a presença de musculatura esquelética (peitoral e coracoide principalmente) capaz de produzir calor por movimentação, voo ou tremores, retenção de camada de gordura no corpo para isolamento térmico, mudança de postura corporal, troca de calor entre regiões vascularizadas da pele de poucas penas com o meio ambiente, mudança da ventilação do sistema respiratório e evaporação de líquidos (evaporação dérmica, bucofaríngea e cloacal) (MOTA-ROJAS *et al.*, 2021).

Outras questões sobre as penas

Apesar da endotermia ser um processo que exige um gasto energético significativo (POUGH; HEISER; MCFARLAND, 2003), o custo adaptativo é compensado pela maior capacidade competitiva e reprodutiva dos organismos que a apresentam. A endotermia teria surgido pelo menos no Triássico Inferior, podendo ocorrer no Permiano, de forma paralela em representantes de dois grupos taxonômicos: os sinapsídeos (atuais mamíferos) e os arcossauros (grupo do qual as aves fazem parte). Essa característica teria sido selecionada em virtude das altas taxas metabólicas que os grupos que competiam entre si logo após a extinção ocorrida no final do Permiano apresentavam (BENTON, 2021).

O registro fóssil de penas com suas supostas estruturas precursoras e intermediárias foi enriquecido alguns anos após a primeira constatação de penas já complexas no fóssil de *Archaeopteryx lithographica* em 1863 (OWEN, 1863). Mesmo que o registro fóssil seja abundante (JASINSKI; SULLIVAN; DODSON, 2020; LÜ; BRUSATTE, 2015; NORELL; MAKOVICKY, 2004; XU; ZHOU; PRUM, 2001) a descoberta de fósseis adicionais poderia contribuir para uma melhor análise de como este caráter surgiu, como evoluiu e quais foram as suas primeiras vantagens evolutivas.

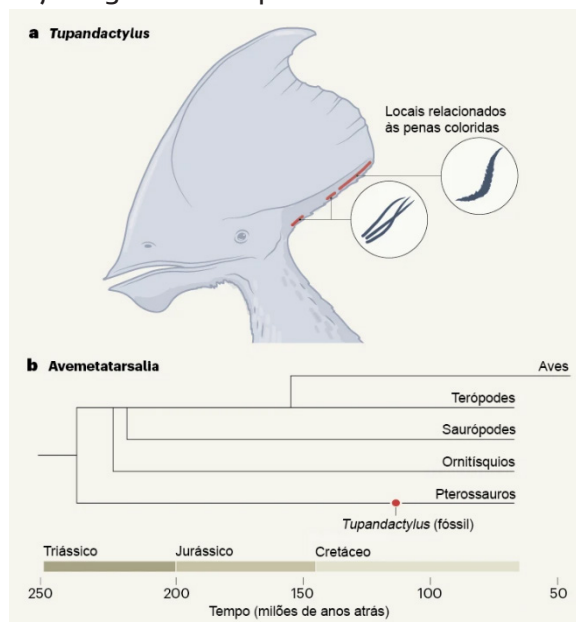
Cincotta *et al.* (2022) analisaram um fóssil do pterossauro *Tupandactylus cf. T. imperator* possuidor de estruturas filamentosas, com ou sem ramificações, chamadas de picnofibras que foram interpretadas como penas. Nelas, foram analisados os formatos dos melanossomos presentes, células especializadas em conferir pigmentos melanínicos às penas. Dentre os formatos de melanossomos presentes nestas picnofibras do *Tupandactylus cf. T. imperator* (Figura 17), foram constatados um tipo com alto grau de semelhança com os melanossomos encontrados em fósseis de penas de dinossauros avianos, o que indicaria que a maquinaria genética relacionada à coloração das penas destes dois grupos de répteis aparentados esteve presente em um ancestral comum e que seria anterior ao surgimento das próprias penas complexas.

Esse ancestral emplumado com filamentos seria do grupo dos avemetatarsalianos (Avemetatarsalia) que divergiu no início do Triássico, há 250 milhões de anos, 100 milhões de anos antes do que se estimava, o que sugere que esse caráter poderia ter favorecido grupos de répteis emplumados em uma corrida fisiológica diante da competição entre espécies que tentavam se estabelecer após a extinção em massa ocorrida no final do Permiano (BENTON, 2022).

O tegumento do ancestral comum do grupo dos amniotas poderia ter sido glandular ou granuloso, tipos de tegumentos presentes nos anfíbios atuais. Nesse sentido, a pele dos mamíferos teria mantido o tegumento do tipo glandular e passado por processos de diversificação, enquanto em sauropsídeos ele teria sido quase que integralmente perdido (DHOUAILLY, 2009). Há uma baixa diversidade de glândulas nos tegumentos dos representantes saurópsidas atuais, basicamente representadas pelas glândulas uropigiais em aves, que produzem uma secreção de aspecto oleoso que reveste as penas, pelas pré-cloacais e femorais, presentes em alguns répteis e estão associadas à atração de parceiros, e as de sal, presentes em algumas aves marinhas relacionadas à excreção de sal (DHOUAILLY, 2009; KARDONG, 2016).



Figura 17 - A – Representação do *Tupandactylus* cf. *T. imperator* possuidor de filamentos constatados na análise de seu fóssil. **B** – Representação do táxon Avemetatarsalia que une dinossauros e pterossauros cuja origem ocorre por volta de 250 milhões de anos atrás.



Fonte: Adaptado de Benton (2022).

Considerações Finais

As penas atuais como notamos nas aves estão relacionadas diretamente com a evolução deste grupo. A origem evolutiva das aves se iniciou há cerca de 150 milhões de anos a partir de linhagens de dinossauros terópodes e a sua diversificação ocorreu de maneira gradual possuindo dois picos sendo o primeiro no Mesozoico quando o primeiro dinossauro de pequeno porte já estava emplumado e com estruturas anatômicas para o voo e o segundo pico quando as espécies sobreviventes da extinção ocorrida no final do Cretáceo puderam se desenvolver.

Dessa forma, as penas se apresentam como um anexo tegumentar com alto grau de complexidade em vários aspectos. A sua complexidade se mostra em análises ontogênicas observando seu desenvolvimento desde a organização ocorrida entre os tecidos epiderme e derme para a formação do folículo, estrutura essencial para a formação dos diversos tipos de pena. A complexidade se estende para o seu desenvolvimento ao observar a ativação e regulação das vias genéticas envolvidas na formação ou não das penas.

O modelo evolutivo proposto por Prum (1999), a despeito dos achados fossilíferos relacionados à evolução das penas realizados desde a proposição desse cenário ainda não apresentaram evidências suficientes dele, ainda é válido e propõe a existência de cinco estágios evolutivos, que considera o desenvolvimento de estruturas intermediárias partindo de uma protopena de aspecto unifilamentar até a complexa pena de voo possuidora de barba, bárbulas, ganchos e pena adjacente. Nesse sentido, as penas provavelmente tiveram sua origem no Triássico por volta de 250 milhões de anos atrás surgindo no clado Avemetatarsalia, grupo que relaciona dinossauros e pterossauros, ambos apresentando penas ou estruturas consideradas precursoras das penas. Mesmo assim, futuros fósseis poderão contribuir para uma melhor compreensão da origem e evolução das penas.

As penas se mostram, atualmente, como um importante caráter para a termorregulação proporcionando a ave manter estáveis índices metabólicos, mas outras características relacionadas a termorregulação também são notadas e essenciais. Portanto, atribuir a origem das penas como estrutura única e determinante para o sucesso fisiológico de animais emplumados não seja prudente, mas considerar como uma vantagem seja mais sensato.



Referências

- ALCOCK, J. **Comportamento animal: uma abordagem evolutiva**. 9 ed. Porto Alegre: Artmed, 2011.
- BENEDITO, E. **Biologia e ecologia dos vertebrados**. 1 ed. Rio de Janeiro: Roca, 2017.
- BENTON, M. J. The origin of endothermy in synapsids and archosaurs and arms races in the Triassic. **Gondwana Research**, 100, p. 261-289, 2021.
- BENTON, M. J. A colourful view of the origin of dinosaur feathers. : Nature Publishing Group 2022.
- BENTON, M. J.; DHOUAILLY, D.; JIANG, B.; MCNAMARA, M. The Early Origin of Feathers. **Trends Ecol Evol**, 34, n. 9, p. 856-869, 2019.
- BIRKHEAD, T. R.; FIEBIG, J.; MONTGOMERIE, R.; SCHULZE-HAGEN, K. The Great Auk (*Pinguinus impennis*) had two brood patches, not one: confirmation and implications. **Ibis**, 164, n. 2, p. 494-504, 2022.
- BRUSATTE, S. L.; O'CONNOR, J. K.; JARVIS, E. D. The origin and diversification of birds. **Current Biology**, 25, n. 19, p. R888-R898, 2015.
- CALVERT, A. M.; ALISAUSKAS, R. T.; KELLETT, D. K. Fitness heterogeneity in adult Snow and Ross's geese: Survival is higher in females with brood patches. **The Auk**, 136, n. 3, 2019.
- CARNEY, R. M.; TISCHLINGER, H.; SHAWKEY, M. D. Evidence corroborates identity of isolated fossil feather as a wing covert of *Archaeopteryx*. **Scientific Reports**, 10, n. 1, p. 15593, 2020.
- CHUONG, C.-M.; CHODANKAR, R.; WIDELITZ, R. B.; JIANG, T.-X. Evo-devo of feathers and scales: building complex epithelial appendages. **Current opinion in genetics & development**, 10, n. 4, p. 449, 2000.
- CINCOTTA, A.; NICOLAÏ, M.; CAMPOS, H. B. N.; MCNAMARA, M.; D'ALBA, L.; SHAWKEY, M. D.; KISCHLAT, E.-E.; YANS, J.; CARLEER, R.; ESCUILLIÉ, F. Pterosaur melanosomes support signalling functions for early feathers. **Nature**, 604, n. 7907, p. 684-688, 2022.
- DHOAILLY, D. A new scenario for the evolutionary origin of hair, feather, and avian scales. **Journal of anatomy**, 214, n. 4, p. 587-606, 2009.
- FLOR, T. O.; VINHOLI JR., A. J. S.; TRAJANO, V. S. **Revisões de literatura como métodos de pesquisa: aproximações e divergências**. Anais do VI CONAPESC... Campina Grande: Realize Editora, 2022.
- FOTH, C. Introduction to the morphology, development, and ecology of feathers. In: The evolution of feathers: **Springer**, 2020. cap. 1, p. 1-II.
- GAO, T.; YIN, X.; SHIH, C.; RASNITSYN, A. P.; XU, X.; CHEN, S.; WANG, C.; REN, D. New insects feeding on dinosaur feathers in mid-Cretaceous amber. **Nature Communications**, 10, n. 1, p. 5424, 2019.
- GIL, A. C. Métodos e Técnicas de Pesquisa Social. São Paulo: **Atlas**, 2008.
- GILBERT, S. F.; BARRESI, M. J. **Biologia do desenvolvimento**. Artmed Editora, 2019.
- GILL, F. B. **Ornithology**. 3 ed. New York: W. H. Freeman and Company, 2007.
- GODEFROIT, P.; SINITSIA, S. M.; DHOUAILLY, D.; BOLOTSKY, Y. L.; SIZOV, A. V.; MCNAMARA, M. E.; BENTON, M. J.; SPAGNA, P. A Jurassic ornithischian dinosaur from Siberia with both feathers and scales. **Science**, 345, n. 6195, p. 451-455, 2014.
- GRAVELEY, J. M. F.; BURGIO, K. R.; RUBEGA, M. Using a Thermal Camera to Measure Heat Loss Through Bird Feather Coats. **J Vis Exp**, n. 160, 2020.



- GRIFFITHS, A. J.; WESSLER, S. R.; LEWONTIN, R. C.; GELBART, W. M.; SUZUKI, D. T.; MILLER, J. H. **Introdução à genética**. 11 ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2016.
- HARRIS, M. P.; FALLON, J. F.; PRUM, R. O. Shh-Bmp2 signaling module and the evolutionary origin and diversification of feathers. **Journal of Experimental Zoology**, 294, n. 2, p. 160-176, 2002.
- HICKMAN, C. P. J. **Princípios Integrados de Zoologia**. 16 ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2019.
- HILDEBRAND, M.; GOSLOW, G. **Análise da Estrutura dos Vertebrados**. 2 ed. São Paulo: Atheneu, 2006.
- HU, D.; HOU, L.; ZHANG, L.; XU, X. A pre-Archaeopteryx troodontid theropod from China with long feathers on the metatarsus. **Nature**, 461, n. 7264, p. 640-643, 2009.
- JASINSKI, S. E.; SULLIVAN, R. M.; DODSON, P. New Dromaeosaurid Dinosaur (Theropoda, Dromaeosauridae) from New Mexico and Biodiversity of Dromaeosaurids at the end of the Cretaceous. **Scientific Reports**, 10, n. 1, p. 5105, 2020.
- JI, Q.; NORELL, M. A.; GAO, K.-Q.; JI, S.-A.; REN, D. The distribution of integumentary structures in a feathered dinosaur. **Nature**, 410, n. 6832, p. 1084-1088, 2001.
- JOHN, T. M.; ITOH, S.; GEORGE, J. C. On the Role of the Pineal in Thermoregulation in the Pigeon. **Hormone Research in Paediatrics**, 9, n. 1, p. 41-56, 1978.
- KARDONG, K. V. **Vertebrados: anatomia comparada, função e evolução**. 7 ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2016.
- KAYE, T. G.; PITTMAN, M.; MAYR, G.; SCHWARZ, D.; XU, X. Detection of lost calamus challenges identity of isolated Archaeopteryx feather. **Scientific Reports**, 9, n. 1, p. 1182, 2019.
- LIN, G.-W.; LI, A.; CHUONG, C.-M. Molecular and cellular mechanisms of feather development provide a basis for the diverse evolution of feather forms. In: **The Evolution of Feathers**: Springer, 2020. cap. 2, p. 13-26.
- LOVEGROVE, B. G. A phenology of the evolution of endothermy in birds and mammals. **Biological Reviews**, 92, n. 2, p. 1213-1240, 2017.
- LÜ, J.; BRUSATTE, S. L. A large, short-armed, winged dromaeosaurid (Dinosauria: Theropoda) from the Early Cretaceous of China and its implications for feather evolution. **Scientific Reports**, 5, n. 1, p. 1-11, 2015.
- MARINI, M. Â.; AGUILAR, T. M.; ANDRADE, R. D.; LEITE, L. O.; ANCIÃES, M.; CARVALHO, C. E. A.; DUCA, C.; MALDONADO-COELHO, M.; SEBAIO, F.; GONÇALVES, J. Biologia da nidificação de aves do sudeste de Minas Gerais, Brasil. **Revista Brasileira de Ornitologia**, 15, n. 3, p. 367-376, 2007.
- MARINI, M. Â.; DURÃES, R. Annual Patterns of Molt and Reproductive Activity of Passerines in South-Central Brazil. **The Condor**, 103, n. 4, p. 767-775, 2001.
- MITCHELL, J. S.; MAKOVICKY, P. J. Low ecological disparity in Early Cretaceous birds. Proceedings of the Royal Society B: **Biological Sciences**, 281, n. 1787, 2014.
- MOTA-ROJAS, D.; TITTO, C. G.; DE MIRA GERALDO, A.; MARTÍNEZ-BURNES, J.; GÓMEZ, J.; HERNÁNDEZ-ÁVALOS, I.; CASAS, A.; DOMÍNGUEZ, A.; JOSÉ, N.; BERTONI, A.; REYES, B.; PEREIRA, A. M. F. Efficacy and Function of Feathers, Hair, and Glabrous Skin in the Thermoregulation Strategies of Domestic Animals. **Animals**, 11, n. 12, 2021.
- NORELL, M. A.; MAKOVICKY, P. J. Dromaeosauridae. In: **The Dinosauria: Second Edition**: University of California Press, 2004. cap. 10, p. 196-209.



- OWEN, R. III. On the archeopteryx of von Meyer, with a description of the fossil remains of a long-tailed species, from the lithographic stone of Solenhofen. **Royal Society**, n. 153, p. 33-47, 1863.
- POUGH, F. H.; HEISER, J. B.; MCFARLAND, W. N. **A vida dos vertebrados**. São Paulo: Atheneu, 2003.
- PRUM, R. O. Development and evolutionary origin of feathers. **Journal of Experimental Zoology**, 285, n. 4, p. 291-306, 1999.
- QIANG, J.; CURRIE, P. J.; NORELL, M. A.; SHU-AN, J. Two feathered dinosaurs from northeastern China. **Nature**, 393, n. 6687, p. 753-761, 1998.
- REPENNING, M.; FONTANA, C. Seasonality of breeding, moult and fat deposition of birds in subtropical lowlands of southern Brazil. *Emu - Austral Ornithology*, 111, n. 3, p. 268-280, 2011.
- SAWYER, R. H.; KNAPP, L. W. Avian skin development and the evolutionary origin of feathers. **Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution**, 298, n. 1, p. 57-72, 2003.
- SAWYER, R. H.; ROGERS, L.; WASHINGTON, L.; GLENN, T. C.; KNAPP, L. W. Evolutionary origin of the feather epidermis. **Developmental dynamics: an official publication of the American Association of Anatomists**, 232, n. 2, p. 256-267, 2005.
- SCHMIDT-NIELSEN, K. **Fisiologia animal: adaptação e meio ambiente**. 5 ed. São Paulo: Santos Ed, 2018.
- SHAHID, F.; ZHAO, J.-S.; PASCAL, G. Design of flying robots inspired by the evolution of avian flight. Proceedings of the Institution of Mechanical Engineers, Part C: **Journal of Mechanical Engineering Science**, 233, n. 23-24, p. 7669-7686, 2019.
- SOUZA, M. T.; SILVA, M.D.; CARVALHO, R. Revisão integrativa: o que é e como fazer. **Einstein**, São Paulo. v.8, n.1 p.102-106, 2010.
- STUART-FOX, D.; NEWTON, E.; CLUSELLA-TRULLAS, S. Thermal consequences of colour and near-infrared reflectance. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, 372, n. 1724, p. 20160345, 2017.
- TURNER, A.; MAKOVICKY, P.; NORELL, M. Feather Quill Knobs in the Dinosaur Velociraptor. **Science**, 317, n. 5845, p. 1721, 2007.
- WHITNEY, B. M. "Kleptoptily": How the Fork-tailed Palm-Swift Feathers Its Nest. **The Auk**, 124, n. 2, p. 712-715, 2007.
- XU, X.; ZHOU, Z.-h.; PRUM, R. O. Branched integumental structures in Sinornithosaurus and the origin of feathers. **Nature**, 410, n. 6825, p. 200-204, 2001.
- YANG, Z.; JIANG, B.; MCNAMARA, M. E.; KEARNS, S. L.; PITTMAN, M.; KAYE, T. G.; ORR, P. J.; XU, X.; BENTON, M. J. Pterosaur integumentary structures with complex feather-like branching. **Nature Ecology & Evolution**, 3, n. 1, p. 24-30, 2019.
- ZHENG, X.-T.; YOU, H.-L.; XU, X.; DONG, Z.-M. An Early Cretaceous heterodontosaurid dinosaur with filamentous integumentary structures. **Nature**, 458, n. 7236, p. 333-336, 2009.