

Nelson Ferreira Junior
Paulo Cesar de Paiva

Introdução à Zoologia





Fundação

CECIERJ

Consórcio **cederj**

Centro de Educação Superior a Distância do Estado do Rio de Janeiro

Introdução à Zoologia

Volume 2 – Módulo 2

Nelson Ferreira Junior

Paulo Cesar de Paiva



SECRETARIA DE
CIÊNCIA E TECNOLOGIA



Ministério
da Educação



Apoio:



Fundação Cecierj / Consórcio Cederj

Rua Visconde de Niterói, 1364 – Mangueira – Rio de Janeiro, RJ – CEP 20943-001

Tel.: (21) 2334-1569 Fax: (21) 2568-0725

Presidente

Masako Oya Masuda

Vice-presidente

Mirian Crapez

Coordenação do Curso de Biologia

UENF - Milton Kanashiro

UFRJ - Ricardo Iglesias Rios

UERJ - Celly Saba

Material Didático

EDITORIAL

Tereza Queiroz

COORDENAÇÃO EDITORIAL

Jane Castellani

COORDENAÇÃO DE DESENVOLVIMENTO INSTRUCIONAL E REVISÃO

Cristine Costa Barreto

COORDENAÇÃO DE LINGUAGEM

Maria Angélica Alves

DESENVOLVIMENTO INSTRUCIONAL E REVISÃO

Carmen Irene Correia de Oliveira

Marcia Pinheiro

Márcia Elisa Rendeiro

REVISÃO TÉCNICA

Marta Abdala

COORDENAÇÃO GRÁFICA

Jorge Moura

PROGRAMAÇÃO VISUAL

Ana Paula Trece Pires

COORDENAÇÃO DE ILUSTRAÇÃO

Eduardo Bordoni

ILUSTRAÇÃO

Eduardo Bordoni

CAPA

David Amiel

PRODUÇÃO GRÁFICA

Oséias Ferraz

Patricia Seabra

ELABORAÇÃO DE CONTEÚDO

Nelson Ferreira Junior

Fez graduação em Zoologia no Instituto de Biologia / UFRJ, mestrado em Morfologia de Insetos no Museu Nacional / UFRJ e doutorado em Filogenia de Insetos no Instituto de Biociências / USP. Atualmente, Nelson é Professor-adjunto do Departamento de Zoologia do Instituto de Biologia da UFRJ, leciona as disciplinas “Zoologia III – Arthropoda” e “Entomologia I”, para a graduação em Ciências Biológicas, Instituto de Biologia / UFRJ e colabora na disciplina “Ecologia de Insetos Aquáticos”, para a pós-graduação em Ecologia; Instituto de Biologia / UFRJ e para a pós-graduação em Zoologia, Museu Nacional / UFRJ.

Paulo Cesar de Paiva

Fez graduação em Ciências Biológicas no Instituto de Biociências / USP, mestrado em Comunidades de Polychaeta no Instituto Oceanográfico / USP e doutorado em Bentos de Zonas Rasas no Instituto Oceanográfico / USP. Atualmente, Paulo é Professor-adjunto do Departamento de Zoologia do Instituto de Biologia de UFRJ e leciona as disciplinas “Zoologia II – Mollusca, Annelida e Echinodermata”, “Invertebrados Marinhos”, para a graduação em Ciências Biológicas, Instituto de Biologia / UFRJ; “Ecologia de Bentos de Fundos Inconsolidados, para a pós-graduação em Ecologia; Instituto de Biologia / UFRJ; e Polychaeta, para a pós-graduação em Zoologia, Museu Nacional / UFRJ.

Copyright © 2004, Fundação Cecierj / Consórcio Cederj

Nenhuma parte deste material poderá ser reproduzida, transmitida e gravada, por qualquer meio eletrônico, mecânico, por fotocópia e outros, sem a prévia autorização, por escrito, da Fundação.

F383i

Ferreira Junior, Nelson.

Introdução à zoologia. v.2 / Nelson Ferreira Junior. –
Rio de Janeiro: Fundação CECIERJ, 2010.

90p.; 19 x 26,5 cm.

ISBN: 85-89200-24-8

1. Origem das espécies. 2. Metazoários. I. Paiva, Paulo Cesar de. II. Título.

CDD: 590

Governo do Estado do Rio de Janeiro

Governador
Sérgio Cabral Filho

Secretário de Estado de Ciência e Tecnologia
Alexandre Cardoso

Universidades Consorciadas

**UENF - UNIVERSIDADE ESTADUAL DO
NORTE FLUMINENSE DARCY RIBEIRO**
Reitor: Almy Junior Cordeiro de Carvalho

**UFRJ - UNIVERSIDADE FEDERAL DO
RIO DE JANEIRO**
Reitor: Aloísio Teixeira

**UERJ - UNIVERSIDADE DO ESTADO DO
RIO DE JANEIRO**
Reitor: Ricardo Vieiralves

**UFRRJ - UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL
DO RIO DE JANEIRO**
Reitor: Ricardo Motta Miranda

UFF - UNIVERSIDADE FEDERAL FLUMINENSE
Reitor: Roberto de Souza Salles

**UNIRIO - UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESTADO
DO RIO DE JANEIRO**
Reitora: Malvina Tania Tuttman

SUMÁRIO

Aula 14 – Origem dos metazoários _____	7
<i>Nelson Ferreira Junior / Paulo Cesar de Paiva</i>	
Aula 15 – Arquitetura animal – Parte I _____	23
<i>Nelson Ferreira Junior / Paulo Cesar de Paiva</i>	
Aula 16 – Arquitetura animal – Parte II _____	37
<i>Nelson Ferreira Junior / Paulo Cesar de Paiva</i>	
Aula 17 – Origem do mesoderma _____	47
<i>Nelson Ferreira Junior / Paulo Cesar de Paiva</i>	
Aula 18 – Celoma, metameria e a diversidade animal _____	59
<i>Nelson Ferreira Junior / Paulo Cesar de Paiva</i>	
Aula 19 – Origem evolutiva do celoma e da metameria _____	73
<i>Nelson Ferreira Junior / Paulo Cesar de Paiva</i>	
Gabarito _____	85
Referências _____	89

Origem dos metazoários

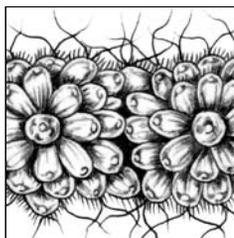
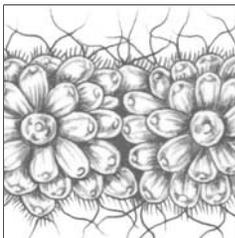
objetivo

Ao final desta aula, você deverá ser capaz de:

- Conhecer as principais teorias sobre a origem evolutiva dos metazoários, e seus prós e contras.

Pré-requisitos

Disciplina:
Diversidade dos Seres Vivos.



INTRODUÇÃO

No Módulo 1, você foi apresentado aos métodos para reconstrução da história evolutiva dos animais. Agora, neste módulo, você verá como se deu a diversificação, quanto à forma, ao tamanho e ao funcionamento, dos diferentes grupos animais. Ao longo da história evolutiva, a relação entre diversificação e modificação das estruturas dos animais será associada com a conquista de uma grande variedade de novos ambientes. Tal conquista ficou registrada na distribuição atual da fauna nos diversos ambientes.

Nesta aula, você terá contato com as principais teorias acerca do surgimento dos animais multicelulares, denominados metazoários.

OS METAZOÁRIOS

A definição atual de metazoários é: ser vivo eucarioto, multicelular, heterotrófico, provido de células gaméticas, com tecidos distintos e que apresenta reprodução sexual por meiose.

Na nossa primeira aula, esta mesma definição foi apresentada para os animais. No passado, era comum dividir-se os organismos eucariotos e heterotróficos em animais unicelulares e animais multicelulares. Desde que se constatou que somente os organismos eucariotos, unicelulares e heterotróficos não formam um agrupamento monofilético, ficou estabelecido que eles não deveriam e nem poderiam ser considerados animais. Tais organismos, juntamente com as algas, passaram a formar o reino Protista.

Atualmente, o termo animal é empregado como sinônimo de Metazoa. Os metazoários formam um grupo monofilético, sendo portanto descendentes de um único ancestral comum e exclusivo somente deles. Eles são definidos pelas seguintes sinapomorfias:

- multicelularidade,
- presença de tecidos distintos,
- células reprodutivas ou gaméticas,
- reprodução sexual por meiose.

A hipótese de monofiletismo dos Metazoa tem sido, entretanto, posta em dúvida por diversos cientistas que pressupõem ter o grupo uma origem polifilética, tendo evoluído, independentemente, a partir de diversas linhagens de organismos protistas. Por esta hipótese, portanto, as características consideradas como novidades evolutivas do grupo seriam, na realidade, homoplásticas, isto é, teriam surgido isoladamente em cada linhagem.

Como os primeiros metazoários devem ter sido formas pequenas e de corpos moles, o registro fóssil desses animais é praticamente inexistente. Desta forma, a condição monofilética do grupo e o reconhecimento de quem seria, entre os protistas, o seu ancestral comum estão restritos ao campo das hipóteses. Essas hipóteses se originaram no final do século XIX, com os trabalhos do zoólogo e evolucionista **ERNST HAECKEL**.

QUANDO E ONDE SE ORIGINARAM OS METAZOÁRIOS

Na ausência de um registro fóssil direto, a presença de marcas deixadas pelos animais, como rastros e galerias era, até os anos 1980, a única forma de registro da existência dos primeiros metazoários no passado. Com o desenvolvimento recente de técnicas moleculares de datação, como o **RELÓGIO MOLECULAR**, estima-se que estes animais teriam surgido há 600 – 900 m.a., nos períodos pré-cambrianos, provavelmente nos fundos dos oceanos e mares.

Esse período, marcado por intensas modificações na superfície terrestre, apresentou aumento dos níveis de O_2 produzidos pelo intenso florescimento de organismos fotossintetizantes (**Figura 14.1**).



Sobre estas intensas modificações, reveja a primeira aula. A técnica denominada **RELÓGIO MOLECULAR** foi vista em Diversidade dos Seres Vivos.

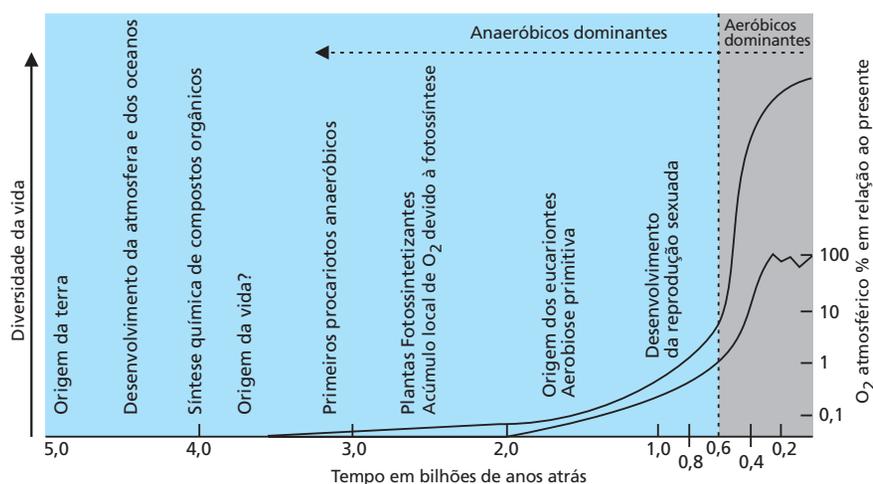


Figura 14.1: Níveis de oxigênio na Terra.



ERNST HEINRICH HAECKEL (1834-1919)

Zoólogo alemão nascido em Potsdam, foi professor de Anatomia Comparada e diretor do Instituto Zoológico de Jena. Convencido da validade da Teoria da Evolução de Darwin-Wallace, foi um de seus mais entusiasmados defensores e o maior responsável pela sua divulgação na Alemanha, como reconheceu o próprio Darwin. Haeckel construiu as primeiras e mais complexas árvores genealógicas animais, cunhando os termos Protozoários e Metazoários. Foi também autor da Lei Biogenética, que procurava explicar a filogenia animal, a partir das fases do desenvolvimento embrionário. Em 1866, cunhou o termo Ecologia, utilizado para definir um ramo da Biologia que estava surgindo.

Mas como tais modificações contribuíram para o surgimento dos metazoários? Vejamos.

O aumento dos níveis de O_2 nos oceanos e mares coincidiu ainda com o surgimento de mares rasos, devido ao início da separação dos continentes e, conseqüentemente, do aparecimento das plataformas continentais. A pouca profundidade dos mares, nas plataformas continentais, permitiu que a luz solar atingisse, em diversos pontos do planeta, uma grande área do fundo do mar. O oxigênio, subproduto do processo de produção de energia através da fotossíntese, já estava sendo utilizado no mecanismo de queima da matéria orgânica pelos protistas heterotróficos. Tal mecanismo é extremamente eficiente do ponto de vista energético.

Em suma, três condições foram propícias para o surgimento de formas heterotróficas de maior tamanho, nos fundos rasos dos mares e dos oceanos:

- conjunção de níveis elevados de oxigênio;
- preexistência de mecanismos de produção de energia utilizando-se do O_2 e
- aumento da área dos fundos rasos marinhos.



Assim, todo esse processo criou condições para o surgimento, a partir de protistas heterotróficos, organismos de maior tamanho. Eles seriam os primeiros metazoários ou os primeiros animais.

HIPÓTESES SOBRE A ORIGEM DOS METAZOÁRIOS

As diversas hipóteses sobre a origem dos metazoários se diferenciam pelos "atores" envolvidos e pela definição das estruturas para o estabelecimento de homologia, isto é, quais estruturas dos possíveis ancestrais protistas (unicelulares) seriam homólogas a quais estruturas dos metazoários (multicelulares). Essas hipóteses fundamentam-se na homologia entre o corpo dos protistas e as diversas células dos metazoários. Através da relação de homologia entre estas células se procura inferir quem seria, entre os protistas, o ancestral provável dos metazoários. No entanto, como não se conhece o(s) primeiro(s) metazoário(s), é necessário não apenas reconhecer o seu ancestral, mas também com qual grupo atual de metazoários o primeiro deles apresentaria maior semelhança.

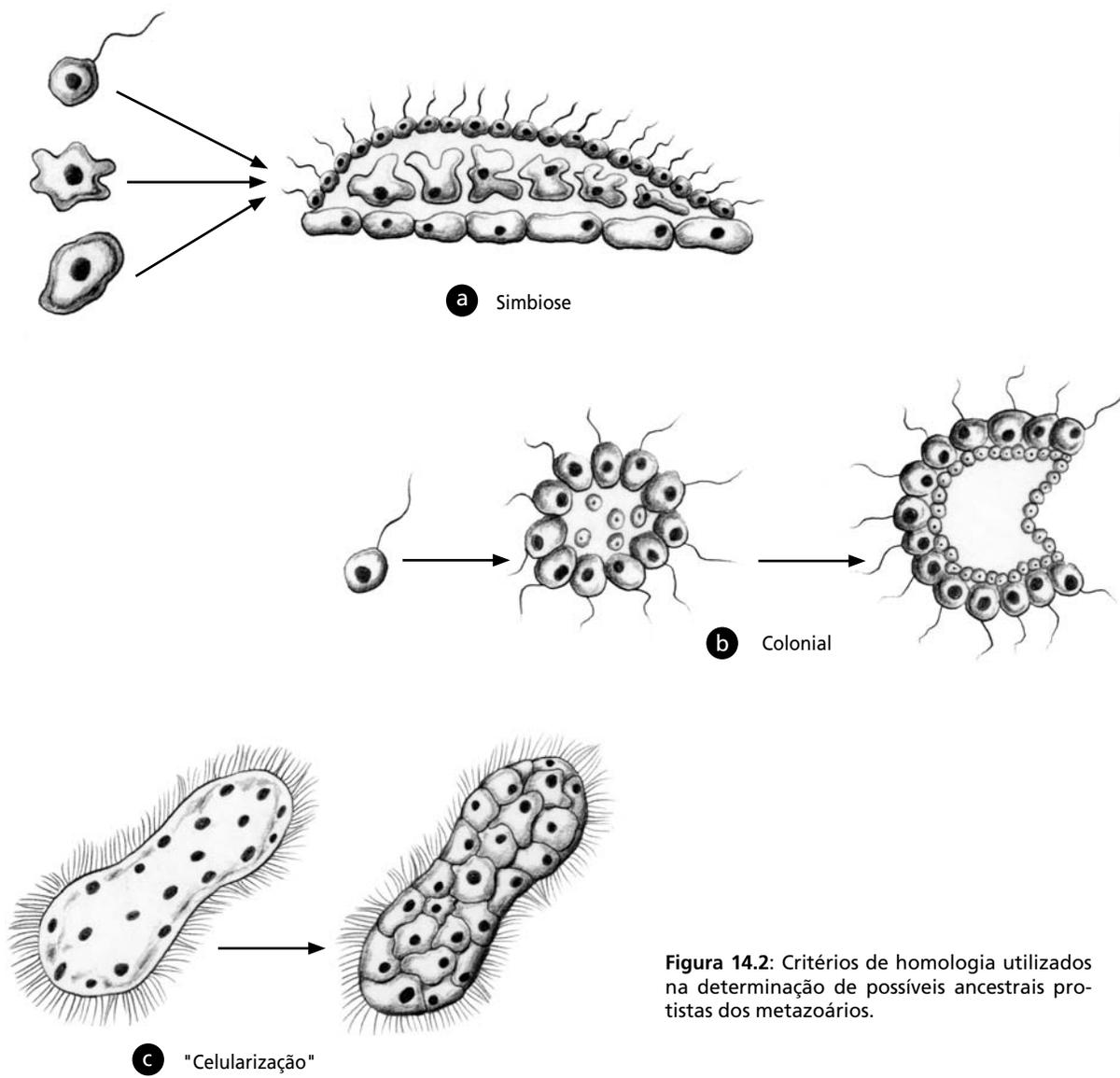


Figura 14.2: Critérios de homologia utilizados na determinação de possíveis ancestrais protistas dos metazoários.

É necessário, portanto, apresentar de forma sintética os principais "atores" que compõem os cenários evolutivos. Entre os protistas, os prováveis ancestrais dos metazoários são os ciliados, os flagelados ou as amebas.

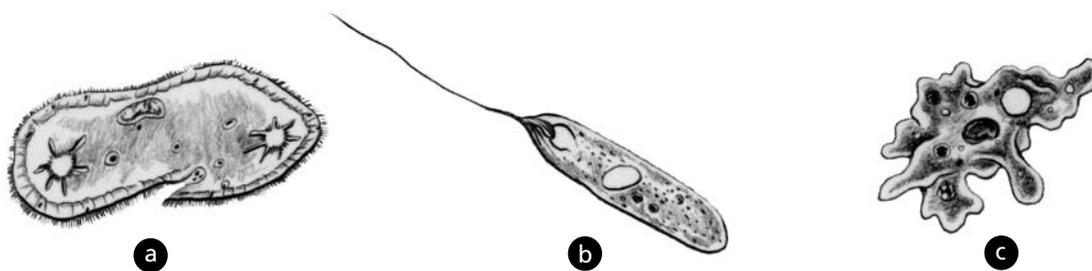


Figura 14.3: (a) Ciliado, (b) flagelado e (c) ameba.

Entre os grupos atuais, aqueles que apresentam maior semelhança com os primeiros metazoários seriam os poríferos, como as esponjas do mar; os celenterados, como as anêmonas e medusas (águas-vivas) e os platelmintes turbelários, como as planárias.

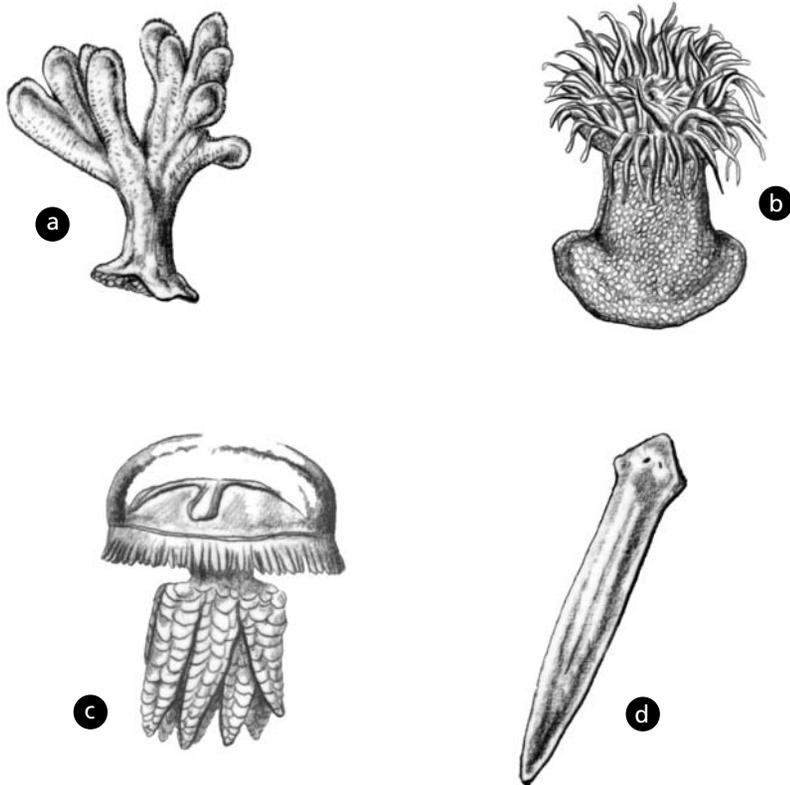


Figura 14.4: (a) Esponja *Haliclona sp.*, (b) Anêmona *Bunodosoma cangicum*, (c) Água-viva *Catostylus* e (d) Planária.

A seguir, apresentaremos as diferentes hipóteses acerca da origem dos metazoários. Frequentemente, elas são chamadas de **Teorias**. São elas:

- Hipóteses Coloniais.
- Hipótese Sincicial.
- Hipótese Simbiótica.

Hipóteses Coloniais

Em todas as hipóteses denominadas **Coloniais**, propõe-se que a célula única dos protistas é homóloga às diversas células dos metazoários. Assim, os metazoários teriam se originado de uma colônia de células protistas na qual ocorrera a especialização de algumas dessas células para desempenhar funções diferenciadas.

Tais hipóteses se diferenciam quanto aos atores, isto é, quanto aos supostos protistas ancestrais e quanto à estrutura básica dos primeiros metazoários. As Hipóteses Coloniais se baseiam nas fases do desenvolvimento embrionário dos animais que seguem a formação de um ovo ou zigoto até atingir o estágio de larva (**Figura 14.5**). Essas etapas são apresentadas e descritas sucintamente a seguir.

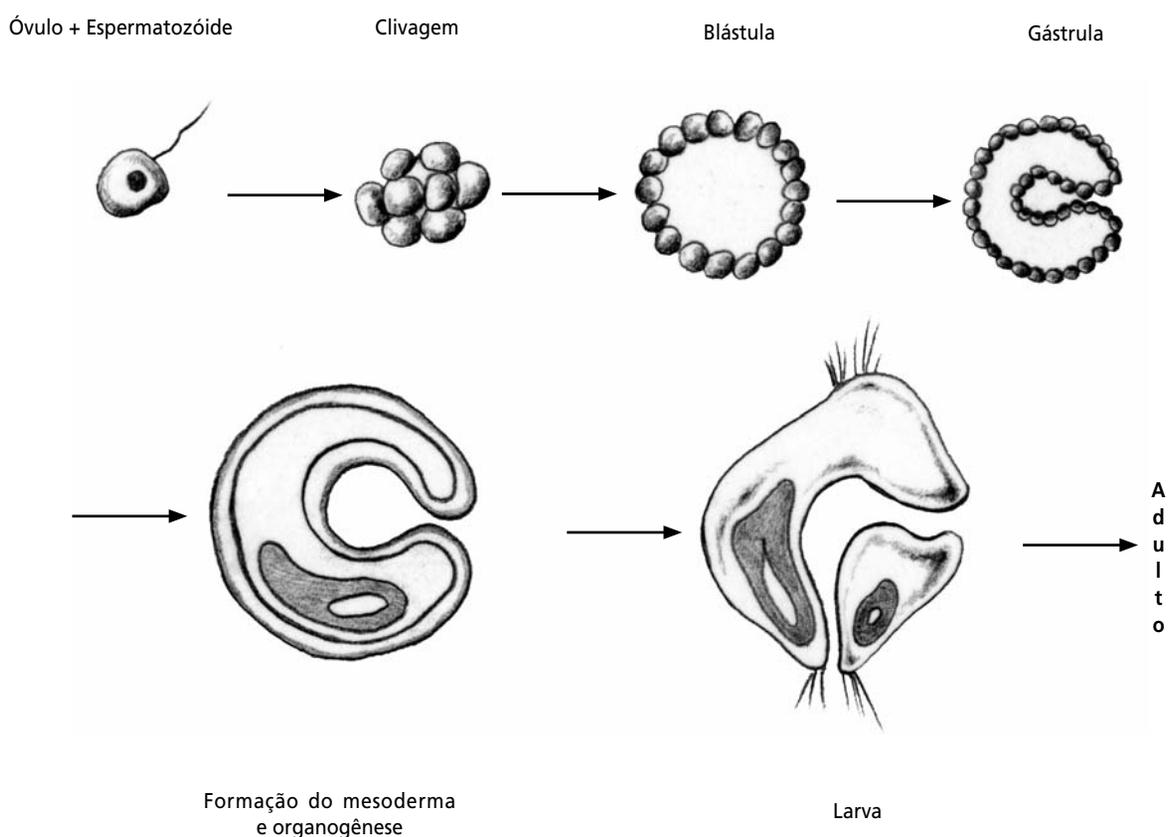


Figura 14.5: Desenvolvimento embrionário.

As Fases do Desenvolvimento Embrionário

O ovo fecundado, composto de apenas uma célula, começa a se dividir (processo denominado **clivagem**) em diversas células. Esse grupo de células, semelhante a uma amora, é denominado **mórula**. Com o contínuo processo de clivagem, e com o progressivo aumento do número de novas células-filhas, forma-se uma camada de células que envolvem uma cavidade preenchida por líquidos. Nessa fase do desenvolvimento, esse conjunto de células do embrião é denominado **blástula** e sua cavidade interna, **blastocoele**.

Na fase seguinte, ou **gastrulação**, as células começam a migrar para dentro, em um processo de **invaginação**, como se a blástula comesse a virar do avesso. Após a invaginação, o embrião, denominado **gástrula**, apresenta duas camadas de células, uma externa e uma interna, além de duas cavidades, a blastocoele e o **arquênteron** ou **gastrocele**, ou tubo digestivo primitivo. A abertura do tubo digestivo, formada na invaginação, é denominada **blastóporo**. O **blastóporo** irá originar, ao longo do desenvolvimento, ou a boca ou o ânus do futuro adulto.

Neste momento, para você compreender as Hipóteses Coloniais de origem dos metazoários, é necessário apenas reconhecer a fase inicial do desenvolvimento e estabelecer a relação de homologia entre as células dos metazoários e os possíveis ancestrais protistas.

As fases do desenvolvimento embrionário, apresentadas acima e representadas na **Figura 14.5**, foram descritas e interpretadas por Haeckel, no final do século XIX. Ele, como um dos evolucionistas mais entusiasmados com a então recente teoria da evolução de Darwin-Wallace, procurou relacionar as fases embrionárias de diferentes grupos animais com a sua história evolutiva (flogenia). Haeckel acreditava que os estágios embrionários dos animais atuais refletiriam a filogenia do grupo.

Por exemplo, embora os seres humanos já nasçam com a faringe em forma de tubo, a presença de fendas laterais na faringe nas fases iniciais de desenvolvimento do embrião humano seria “equivalente” ao de um peixe adulto (que tem fendas branquiais) e, portanto, nós humanos teríamos no peixe o nosso ancestral.

A visão de Haeckel é diferente das hipóteses mais aceitas atualmente, pois considera a evolução como uma forma linear. Na visão dele, alguns animais atuais representariam estágios intermediários no desenvolvimento de outros mais evoluídos, formando uma seqüência de ancestrais e descendentes.

Como você viu no Módulo 1, a idéia atual sobre evolução envolve a separação de grupos que possuem um ancestral comum. As semelhanças entre as formas ancestrais e os grupos atuais seriam causadas pelas plesiomorfias. O ancestral comum entre peixes e mamíferos já foi extinto. Entretanto, os peixes mantiveram uma série de características compartilhadas com este ancestral, sendo uma delas a presença de fendas branquiais.

Haeckel, no entanto, não estava completamente equivocado. Suas idéias sobre a relação entre embriogenia e filogenia são utilizadas como uma forma de polarização de séries de transformações (ver Módulo 1). Nesta concepção, as fases larvais são consideradas como homólogas, isto é, comparando somente as mesmas fases entre animais diferentes. Não é correto comparar diferentes fases de desenvolvimento, como no exemplo citado anteriormente.

A contribuição de Haeckel, nesta área do conhecimento, possibilitou o levantamento de hipóteses acerca da origem dos metazoários, estudando as fases iniciais do desenvolvimento a partir de uma célula única.

As diversas Hipóteses Coloniais, fundamentadas nas fases de desenvolvimento estabelecidas por Haeckel, serão apresentadas a seguir. As maiores evidências a favor dessas hipóteses estão no fato de que existem diversos grupos de protistas que têm o hábito de formar agrupamentos de células, denominados **Protistas Coloniais**.

Blastea/Gastrea

Esta hipótese, proposta inicialmente por Haeckel no século XIX, foi modificada por diversos zoólogos europeus ao longo do século XX. Ela se fundamenta na **LEI BIOGENÉTICA**, sugerindo que a blástula dos embriões atuais recapitularia um organismo ancestral (**Figura 14.6**), denominado **BLASTEIA**. A primeira blastea seria uma colônia de protistas flagelados, como os atuais protistas do gênero *Volvox*.

LEI BIOGENÉTICA

Como já mostramos, esta lei foi proposta por Haeckel, o qual acreditava que durante o desenvolvimento animal, estes passam pelos estágios adultos de seus ancestrais.

BLASTEIA

Nome dado ao organismo ancestral hipotético pela sua semelhança com uma blástula.

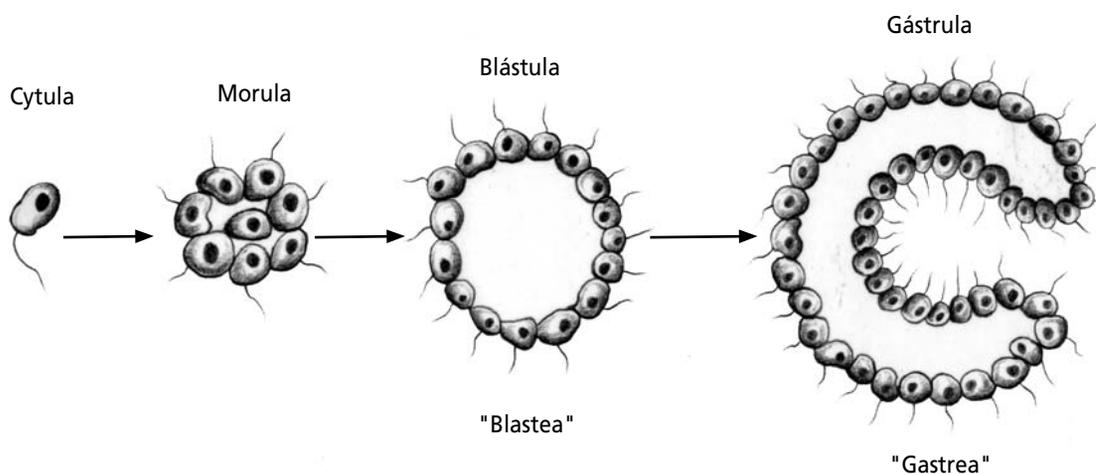


Figura 14.6: Hipótese Blastea/Gastrea.



Estes organismos flagelados são muito semelhantes às células flageladas das esponjas, os coanócitos, indicando uma possível homologia entre ambos (Figura 14.7).

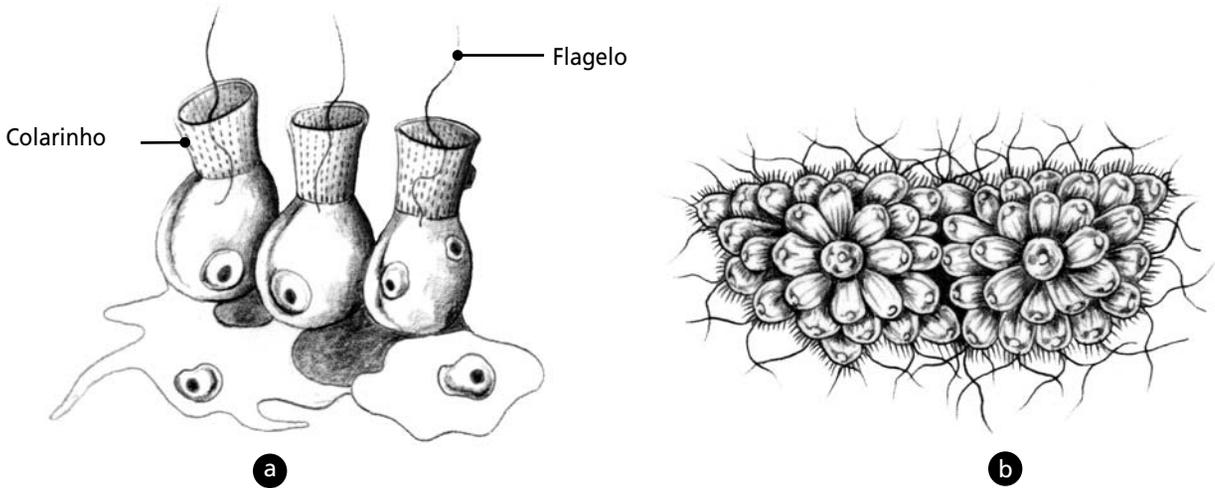


Figura 14.7: (a) Coanócito de esponja; (b) Colônia de protozoários flagelados.

Segundo esta hipótese, a gástrula dos animais atuais representaria um animal primitivo, denominado **GASTREA**. A gastrea possuía uma boca primitiva originada a partir do blastóporo que, por sua vez, se comunica a um tubo de fundo cego (o arquênteron ou tubo digestivo primitivo). Ela apresentaria duas camadas de células: uma externa, com função locomotora, e uma interna, com função digestiva. Esse tipo de organização corporal é muito semelhante dos cnidários atuais (Figura 14.4), providos de um endoderma digestivo interno e um ectoderma locomotor externo.



Portanto, por esta hipótese, os candidatos a primeiros metazoários seriam semelhantes aos cnidários atuais (caso da gastrea) ou a uma elaborada colônia de zooflagelados (blastea).

GASTREA

Nome dado ao organismo ancestral hipotético pela sua semelhança com uma gástrula.

Existem, entretanto, alguns argumentos contrários à aceitação desta hipótese:

- as colônias dos protistas atuais do tipo Volvox, apesar de já apresentarem uma divisão de trabalho entre suas células, são organismos haplóides e não-diplóides como os metazoários atuais;
- estas colônias atuais são exclusivas de água doce, contrariando as demais evidências da história evolutiva da vida, que indicam que os primeiros metazoários se originaram no ambiente marinho;
- embora existam atualmente muitos protistas flagelados coloniais, todos os que se assemelham a uma blástula são formas fotossintetizantes e, portanto, muito mais próximas das plantas do que dos animais.

Trochaea

Recentemente (final do século XX) alguns pontos da Hipótese Blastea/Gastrea foram modificados, mas manteve-se a idéia de que a observação do desenvolvimento inicial dos animais forneceria informações para uma reconstrução da origem dos metazoários. Nesta hipótese, denominada Hipótese da Trochaea, as fases iniciais do desenvolvimento embrionário apresentariam semelhanças com grupos atuais, isto é, a mórula representaria o ancestral dos primeiros poríferos (esponjas) e a gastrea seria o provável ancestral dos cnidários (medusas, anêmonas-do-mar). Acrescentando-se novos estágios, modificados a partir de uma gastrea, mas não representados no desenvolvimento embrionário, chega-se à **TROCHAEA** (Figura 14.8).

No início do seu desenvolvimento, a trochaea seria semelhante a uma gastrea, mas com coroas de cílios em volta da boca e na região apical (parte de cima). Nessa fase, a trochaea seria muito semelhante às larvas dos atuais **protostômios**, como os anelídeos, crustáceos, platelmintos e moluscos. Na fase seguinte de sua história evolutiva, surgiriam poros, a partir da extremidade do tubo digestivo primitivo que fica do lado oposto ao blastóporo. Nessa fase, a trochaea seria semelhante às larvas dos atuais **deuterostômios**, como os equinodermos e cordados.

TROCHAEA

Nome dado ao organismo ancestral hipotético pela sua semelhança com uma larva trocófora.

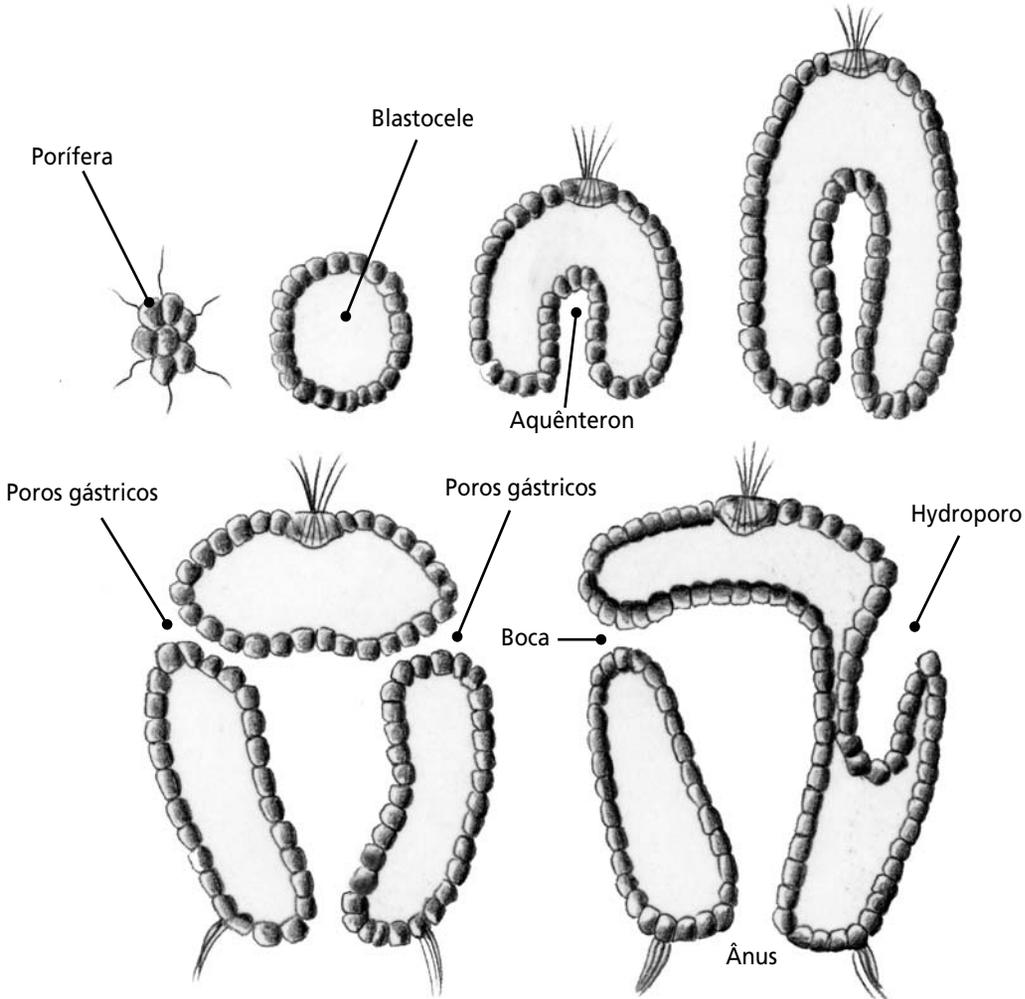


Figura 14.8: Teoria Trochaea.

A Hipótese da Trochaea baseia-se em uma seqüência de animais hipotéticos cujas fases iniciais, até gástrica, apresentariam correspondência no desenvolvimento embrionário dos metazoários atuais. A estrutura dos demais passos, ou melhor, dos demais ancestrais hipotéticos, seria baseada na estrutura das larvas dos adultos atuais.



A ONTOGENIA dos animais atuais seria, por esta hipótese, uma boa indicadora da história evolutiva dos primeiros metazoários.

ONTOGENIA

O curso total do desenvolvimento de um indivíduo e sua história de vida. O termo embriogenia se refere apenas à parte inicial do desenvolvimento dos ovos e embriões.

Blastea/Plânula

Nesta hipótese, os passos iniciais são semelhantes aos da teoria anterior, diferenciando-se, entretanto, pelo fato de utilizar a evidência embrionária apenas até a fase de blástula (Figura 14.9).

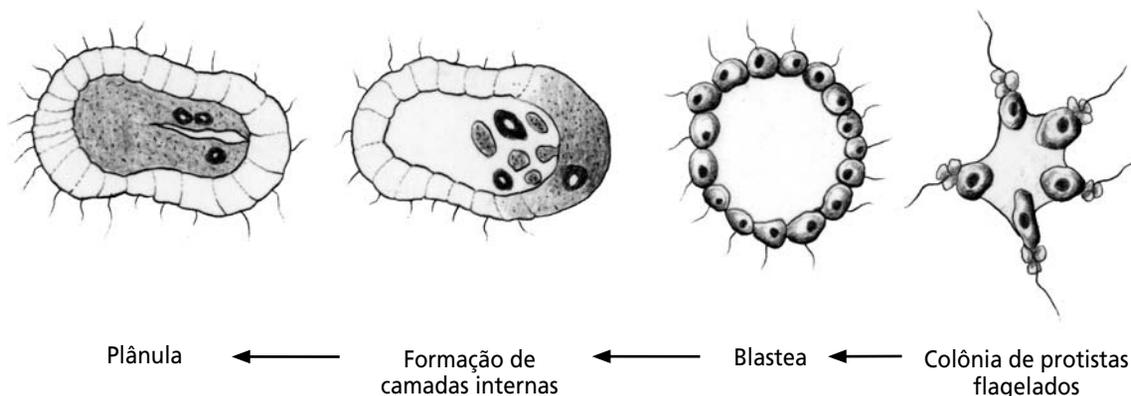


Figura 14.9: Blastea/Plânula.

Na hipótese Blastea/Plânula, o processo de invaginação não teria ocorrido na história evolutiva dos metazoários. A partir da blástula, teria se originado uma forma hipotética primitiva e sólida, denominada **planaea** ou **plânula**. Esta denominação se deve à semelhança que existe entre esta forma e a larva plânula dos cnidários.

O primeiro metazoário hipotético seria, portanto, uma forma bentônica ciliada que rastejava no fundo marinho. Através de pequenas alterações, ele teria dado origem primeiro às esponjas e **PLACOZOÁRIOS** e, posteriormente, após o surgimento de um tubo digestivo, aos cnidários, **CTENÓFOROS** e platelmintes.

O principal problema dessa hipótese é que as larvas plânulas, assim como os cnidários modernos, apresentam epitélio monociliado, isto é, cada célula apresenta apenas um cílio ou flagelo, enquanto os platelmintes atuais têm um epitélio multiciliado. Se a hipotética **planaea** tinha uma estrutura semelhante à larva plânula, o último passo dessa hipótese envolveria, portanto, uma profunda modificação na estrutura do epitélio.

PLACOZOÁRIOS

Pequeno grupo animal descoberto em um aquário marinho, na Áustria, em 1883. Compostos de uma camada dupla de células, sem qualquer simetria ou orientação anterior-posterior. As camadas dorsais e ventrais de células, no entanto, são diferenciadas. Sua afinidade com os demais grupos é incerta.

CTENÓFOROS

Grupo de animais diploblásticos de hábito planctônico providos de tentáculos e bandas de cílios locomotores. Devido à sua semelhança com as medusas, foram considerados, por muito tempo, como grupo próximo aos cnidários. Entretanto, a estrutura epitelial é idêntica a dos metazoários triploblásticos. Sua posição na filogenia dos metazoários é ainda incerta.

AMEBÓIDE/ACELÓIDE

Devido ao problema da ciliação, na teoria anterior, foi proposta uma modificação na qual o protista ancestral dos metazoários não apresentava ciliação, podendo originar tanto grupos multiciliados, como os **ACELOS**, ou monociliados, como os cnidários. O protista ancestral seria semelhante às atuais amebas, ou seja, possuiria uma forma amebóide. A origem dos demais metazoários seria uma derivação dos acelos. Essa teoria não prevê a origem dos poríferos, sugerindo, portanto, uma origem à parte para este grupo.

Hipótese Sincicial ou da Celularização

Na **HIPÓTESE SINCICIAL**, ou da **Celularização**, a célula protista é homóloga a todas aquelas que formam o corpo de um metazoário. Os metazoários teriam, portanto, se originado de uma única célula protista. Através do surgimento de novas paredes celulares, esta célula protista dividiu internamente o seu citoplasma, originando uma massa multicelular.

As evidências a favor desta hipótese se encontram nos protistas ciliados atuais, como os do gênero *Paramecium*. Estes ciliados, geralmente de grande tamanho, apresentam vários núcleos, ao invés de apenas um como na maioria dos demais protistas. O aparecimento de paredes internas levaria à formação de novas células, cada uma provida de um desses núcleos do ancestral protista. Os *Paramecium* apresentam ainda o fenômeno de conjugação, no qual dois indivíduos trocam material genético. Tal processo poderia ter originado a reprodução sexuada, uma das características dos metazoários.

Os primeiros metazoários seriam, por esta hipótese, animais bilaterais, sem tubo digestivo ou qualquer cavidade interna. Atualmente, existem platelmintos que apresentam tal estrutura corpórea, sendo denominados, devido à ausência de um tubo digestivo, **ACELOS**. Portanto, os primeiros metazoários seriam animais semelhantes aos platelmintos, com hábito de vida bentônico, que habitavam os fundos marinhos primitivos.

O principal problema desta hipótese é que, se o primeiro metazoário fosse um animal **TRIPLOBLÁSTICO**, deveria ocorrer uma regressão aos estágios mais simples de desenvolvimento, para o surgimento de animais estruturalmente mais simples, com apenas um ou dois folhetos, como os poríferos e os cnidários.

ACELOS

A = ausência; *Celos* = cavidade. Significando ausência de cavidades, neste caso, nem mesmo de um tubo digestivo.

HIPÓTESE SINCICIAL

A denominação desta hipótese deriva da palavra sincício que significa um grupo de células em que os citoplasmas estão interligados, devido à ausência de uma parede celular entre elas. O nome da hipótese não é, portanto, muito adequado, pois sincício se aplicaria à situação anterior à separação interna da célula, ou seja, à condição de um protista e não de um metazoário. O termo Hipótese da Celularização tem se tornado mais freqüente na literatura, pois este descreve melhor o processo de origem dos metazoários, pelo aparecimento de novas células a partir de uma célula primordial.

TRIPLOBLÁSTICO

Animal formado embrionariamente por três folhetos: ectoderma, mesoderma e endoderma.

Hipótese Simbiótica

Um outra hipótese, que você pode encontrar em diversos livros didáticos da área de Zoologia, é a **Hipótese Simbiótica**, na qual o primeiro metazoário teria se originado pela simbiose de células de diferentes organismos protistas.

Assim como as Hipóteses Coloniais, a Hipótese Simbiótica estabelece uma homologia entre as diferentes células protistas e as diversas células dos metazoários. Elas diferem pelo fato de as células protistas ancestrais pertencerem a grupos protistas diferentes, tais como flagelados e amebas, os quais teriam se agrupado através de uma relação de simbiose.

A simbiose ocorre em organismos atuais, como os líquens, que se formam pela interação entre algas e fungos. Mas, neste caso, cada um dos organismos componentes se reproduz separadamente, associando-se de novo para formar uma nova colônia.

A origem dos metazoários, por esta hipótese, não pode ser explicada geneticamente. Como dois protistas, com material genético diferente, poderiam originar um metazoário com material genético único, capaz de se reproduzir, é uma questão, por enquanto, que inviabiliza esta hipótese.

METAZOÁRIOS: MONOFILÉTICOS OU POLIFILÉTICOS?

A hipótese de que os metazoários são monofiléticos é sustentada por algumas sinapomorfias. Destas, aquela que mais se destaca é a **reprodução sexuada de um animal diplóide produzindo gametas haplóides, por meio de uma divisão reducional (meiose)**. Vários pesquisadores consideram que a complexidade deste tipo de reprodução não deve ter surgido de forma independente nos diversos grupos, como seria esperado caso os metazoários fossem polifiléticos.

E afinal, qual hipótese?

Entre as diversas hipóteses apresentadas, com exceção da Hipótese Colonial da Trochaea, não há evidências que expliquem de forma parcimoniosa a posterior origem dos demais grupos de metazoários a partir de um metazoário ancestral. Para os defensores da condição polifilética dos metazoários, cada teoria explica a origem de um determinado grupo de metazoário, a partir de grupos distintos de ancestrais protistas. Segundo esses pesquisadores, os metazoários teriam surgido de forma independente pelo menos três vezes:

- Os poríferos teriam surgido a partir de uma colônia de zooflagelados (Teoria Colonial).
- Os cnidários teriam surgido a partir de uma colônia de protistas amebóides (Teoria Colonial).
- Os demais metazoários triploblásticos a partir de um ciliado multinucleado (Teoria Sincicial ou da Celularização).

Não existe, até o momento, um consenso, na comunidade científica, quanto à origem dos metazoários. Tal questão encontra-se aberta ao debate e a novas descobertas. O desenvolvimento de técnicas moleculares talvez seja a chave para sua solução, já que os estudos morfológicos não puderam estabelecer uma resposta única, devido ao restrito número de hipóteses de homologias possíveis de serem propostas em uma comparação entre protistas e metazoários.

RESUMO

O termo metazoários (multicelular, heterotrófico) pode ser considerado como sinônimo de animais, pois as formas protistas (unicelulares heterotróficas) são hoje incluídas em um reino à parte. Devido à presença de algumas sinapomorfias, acredita-se que os metazoários formem um grupo monofilético (descendente de um ancestral comum) que se originou nos fundos oceânicos entre 600 e 900 m.a. Diversas hipóteses foram propostas para explicar a origem dos metazoários a partir de um protista heterotrófico. As principais diferenças entre essas hipóteses estão nas estruturas utilizadas para traçar homologias e nos candidatos (atores) à ancestral dos metazoários e ao primeiro metazoário. Entretanto, não existe até o momento um consenso entre os cientistas quanto à origem dos metazoários.

EXERCÍCIO AVALIATIVO

Utilizando as informações vistas nesta aula, construa um diagrama com duas colunas. Na primeira, inclua os principais candidatos a ancestrais dos metazoários e, na segunda coluna, os principais candidatos a primeiros metazoários. Faça linhas conectando os candidatos das duas colunas procurando reconhecer qual hipótese representa cada uma das linhas.

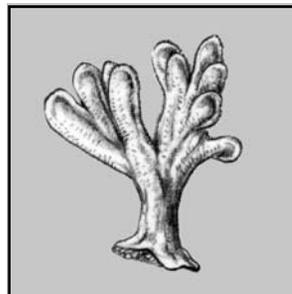
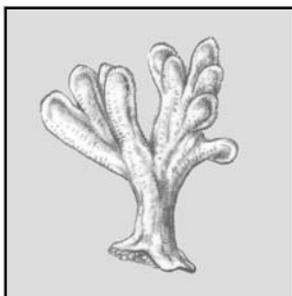
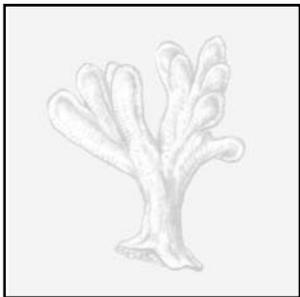
INFORMAÇÕES SOBRE A PRÓXIMA AULA

Na próxima aula, você verá os padrões gerais de organização corpórea dos animais, como eles surgiram e suas principais vantagens e limitações.

objetivos

Ao final desta aula, você deverá ser capaz de:

- Conhecer a disposição das principais partes do corpo dos animais.
- Definir os diferentes padrões gerais de organização corpórea.
- Aprender como surgiram esses padrões de organização.
- Conhecer as principais vantagens e limitações desses padrões.



Pré-requisitos

Aula 1 – Introdução ao Reino Animalia.

Aula 14 – Origem dos metazoários.

INTRODUÇÃO

Na aula anterior, você foi apresentado às principais hipóteses sobre a origem dos metazoários. As proposições que dão embasamento a essas hipóteses são muito diferentes, seja quanto ao possível ancestral seja quanto à estrutura dos primeiros metazoários. Como não se conhece a estrutura dos primeiros metazoários, não se pode estabelecer um padrão de evolução da arquitetura animal.

Nesta aula, apresentaremos os padrões de simetria do corpo, a evolução do tamanho corpóreo e a origem dos folhetos embrionários e a sua organização nos principais grupos animais.

PADRÕES DE SIMETRIA

As partes do corpo de um animal, na maioria das vezes, repetem-se simetricamente, isto é, apresentam correspondência, em grandeza, forma e posição relativa, de partes situadas em lados opostos de uma linha média ou distribuídas em torno de um eixo central. No homem, por exemplo, este eixo passaria pela coluna vertebral a partir da cabeça e em direção aos pés. A maneira como as partes do corpo se repetem é denominada **simetria**. Animais que não apresentam um padrão definido de simetria são denominados **assimétricos** (Figura 15.1). Por exemplo, muitas esponjas não apresentam qualquer padrão de simetria.



Figura 15.1: Esponja assimétrica (*Microciona polífera*).

Podemos observar que a organização corporal dos animais pode estar constituída segundo diferentes padrões de simetria. É sobre isso que iremos dissertar agora.



Figura 15.2: Corpo humano em corte mediano-sagital.

Simetria Bilateral

Animais bilateralmente simétricos apresentam correspondência entre as partes de seu corpo, situadas em lados opostos. Se traçarmos um corte mediano que passa da região anterior até a região posterior do corpo, obteremos duas metades, uma direita e outra esquerda. Este corte, ou plano mediano, é denominado **plano sagital**. Por exemplo, observe o corpo humano dividido, longitudinalmente, ao meio por um plano que passa entre os olhos e entre as pernas, como representado na **Figura 15.2**. Repare que ambos os lados são praticamente idênticos, como se um lado fosse a imagem do outro refletida em um espelho.

Nem todas as partes do corpo se repetem. Se analisarmos o corpo internamente, veremos que existem estruturas que não se repetem em ambos os lados do corpo. Entretanto a repetição de algumas indica uma cópia quase exata que se modificou ao longo da história evolutiva.

O corpo de um animal bilateralmente simétrico ainda pode ser dividido em outros planos (**Figura 15.3**).

Um plano longitudinal que passa perpendicularmente ao plano sagital, dividindo o corpo em lado de cima e lado de baixo, é denominado plano frontal. O lado situado na parte de cima do corpo é denominado dorsal e o lado de baixo, ventral. Qualquer plano que corte o corpo de um lado ao outro é denominado plano transversal. Este plano divide o corpo em lado anterior e posterior.

Nas aves e mamíferos que assumiram uma postura ereta, há uma convergência entre alguns lados do corpo. No corpo humano, por exemplo, o lado anterior corresponde ao lado ventral e o posterior, ao dorsal.

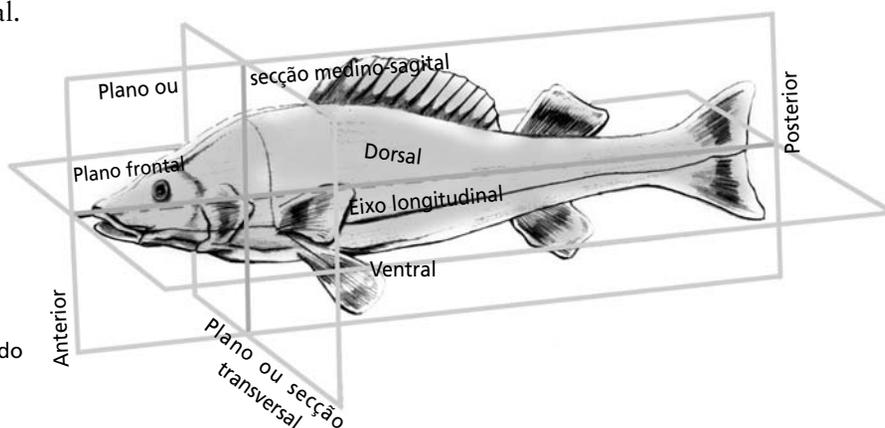


Figura 15.3: Animal cortado em diferentes planos.

A Simetria Bilateral não é a mais comum entre os animais, como pode ser observado na maioria daqueles que você conhece (Figura 15.4).

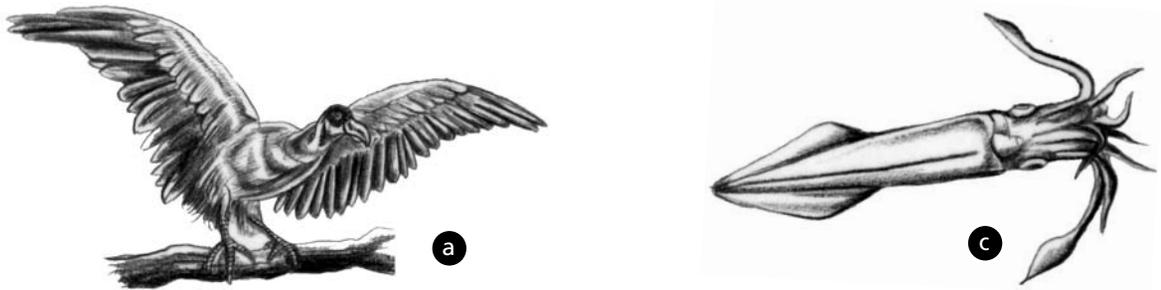
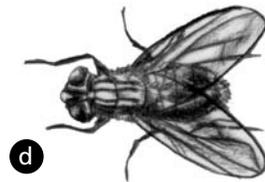
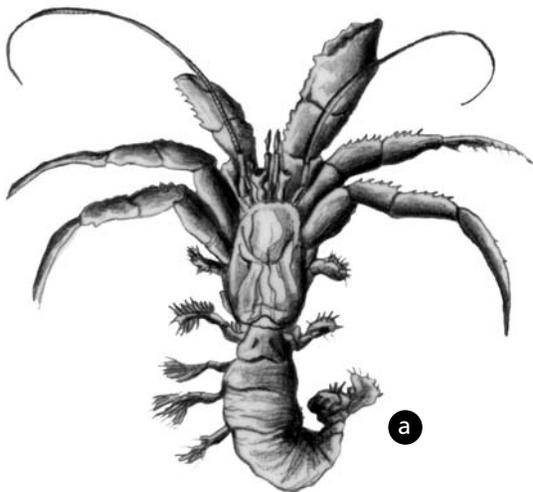


Figura 15.4: Exemplos de simetria bilateral: (a) Urubu-rei – *Sarcorhamphus papa*; (b) Sapo-Bufo *sp.*; (c) Lula - *Loligo sp.*; (d) Mosca – *Musca domestica*.



CEFALOTÓRAX

Região anterior do corpo de alguns artrópodes, formada pela fusão da cabeça e do tórax.



A Simetria Bilateral pode sofrer modificações. Alguns animais que, originalmente, apresentavam simetria bilateral, ao longo de sua história evolutiva, desenvolveram uma assimetria secundária. Por exemplo, a maioria dos moluscos gastrópodes atuais apresenta concha espiralada assimétrica. Embora os crustáceos sejam bilateralmente simétricos, os caranguejos ermitões apresentam seu CEFALOTÓRAX simétrico bilateralmente e o seu abdome assimétrico (Figura 15.5).

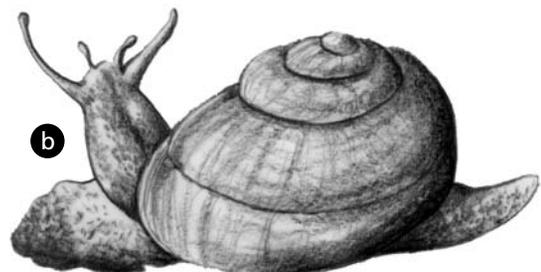


Figura 15.5: (a) Caranguejo ermitão – *Pagurus sp.* (b) Caramujo com concha assimétrica.

Simetria Radial

É aquela em que um eixo, e não um plano, passa através do animal, e as partes se repetem em volta desse eixo. Este tipo de simetria é encontrado em poríferos, cnidários, ctenóforos, equinodermos etc. Uma simetria radial aparentemente perfeita é relativamente rara, ocorrendo somente nos poríferos mais simples, entre os cnidários, em muitos pólipos e algumas medusas (Figura 15.6.a, b, c).

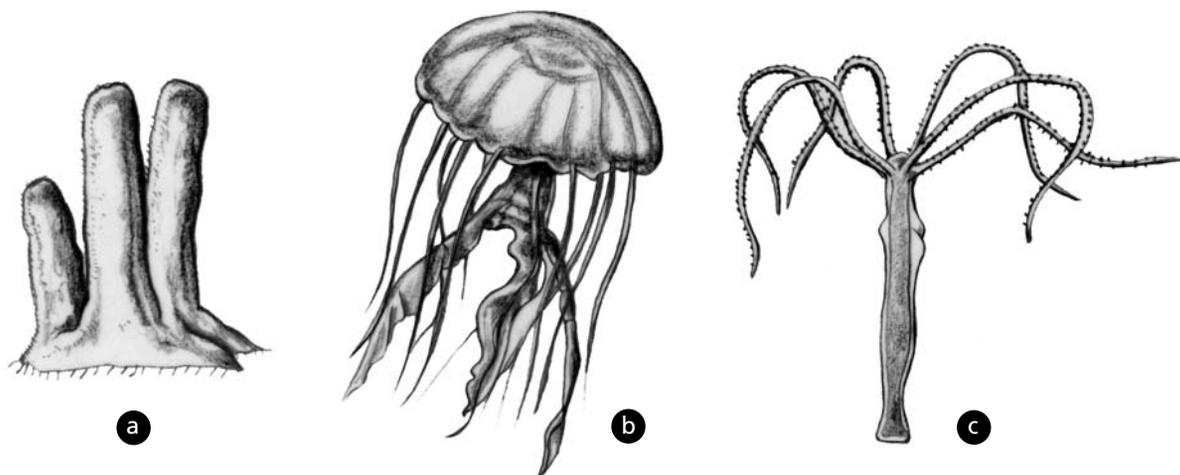


Figura 15.6: (a) Porífero tubular; (b) Cifomedusa; (c) *Hidra sp.*

Da mesma forma que a simetria bilateral pôde ser modificada ao longo da história evolutiva, a simetria radial também se alterou.

A maioria das esponjas não é perfeitamente radial. Muitas têm uma aparência disforme (assimétricas), por apresentarem uma forma irregular de crescimento e devido à forma de ocupação do espaço físico.

As anêmonas, entre os cnidários, e os ctenóforos apresentam-se internamente modificados. Seus corpos, por apresentarem porções especializadas, podem ser divididos em metades, sendo este tipo de organização denominada simetria birradial (Figura 15.7.a, b).

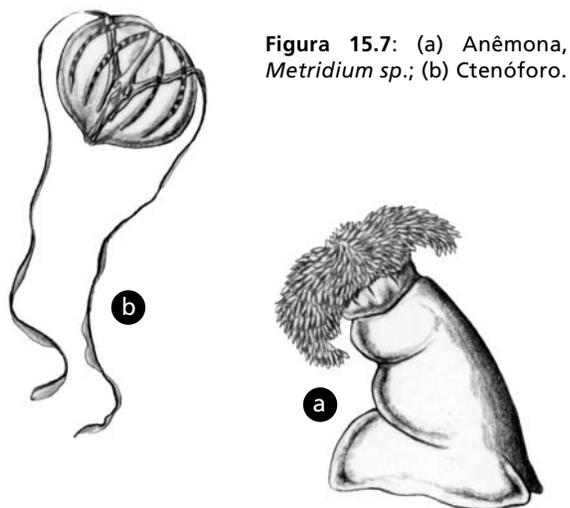


Figura 15.7: (a) Anêmona, *Metridium sp.*; (b) Ctenóforo.

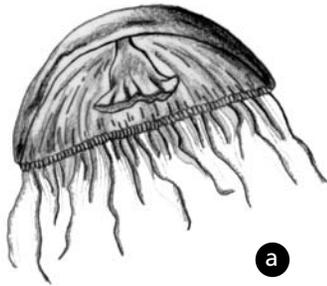
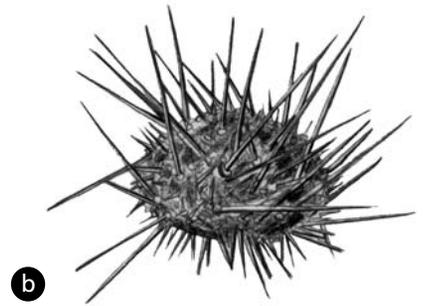
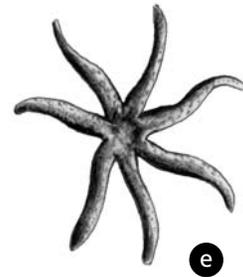
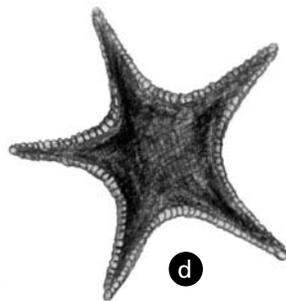
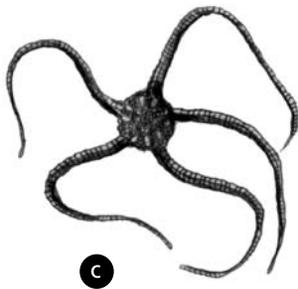


Figura 15.8:
(a) Hidromedusa, *Olindias sambaquiensis*;
(b) Ouriço-do-mar, *Echinoidea*;
(c) Ofiúros (serpente-do-mar), Ofiuroidea;
(d) Estrela-do-mar, Asteroidea;
(e) Estrela-do-mar, Asteroidea.



Especializações ocorridas posteriormente no plano básico radial podem, secundariamente, produzir outros tipos de organizações radiais. Por exemplo, muitas medusas possuem **simetria quadrirradial** (Figura 15.8.a), muitos equinodermos, **simetria pentarradial** (Figura 15.8.b, c e d) e algumas estrelas-do-mar, com vários braços, apresentam uma **simetria multirradial** (Figura 15.8.e).



Muitos pesquisadores consideram a simetria birradial como uma mera modificação da simetria radial, mas, como foi visto na aula anterior, não existe um consenso quanto à estrutura dos primeiros metazoários. Isto quer dizer que, se o ancestral dos metazoários apresentasse tanto a forma radial como a bilateral, as demais simetrias poderiam ter surgido de três maneiras.

Possibilidades de surgimento a partir de um ancestral com simetria radial (Figura 15.9):

- surgimento independente das simetrias birradial e bilateral;
- primeiro o surgimento da simetria birradial e, a partir desta, o surgimento da simetria bilateral, correspondendo a uma mudança gradual de forma;
- primeiro o surgimento da simetria bilateral e, a partir desta, o surgimento da simetria birradial, quase correspondendo a uma regressão à simetria radial (estado plesiomórfico).

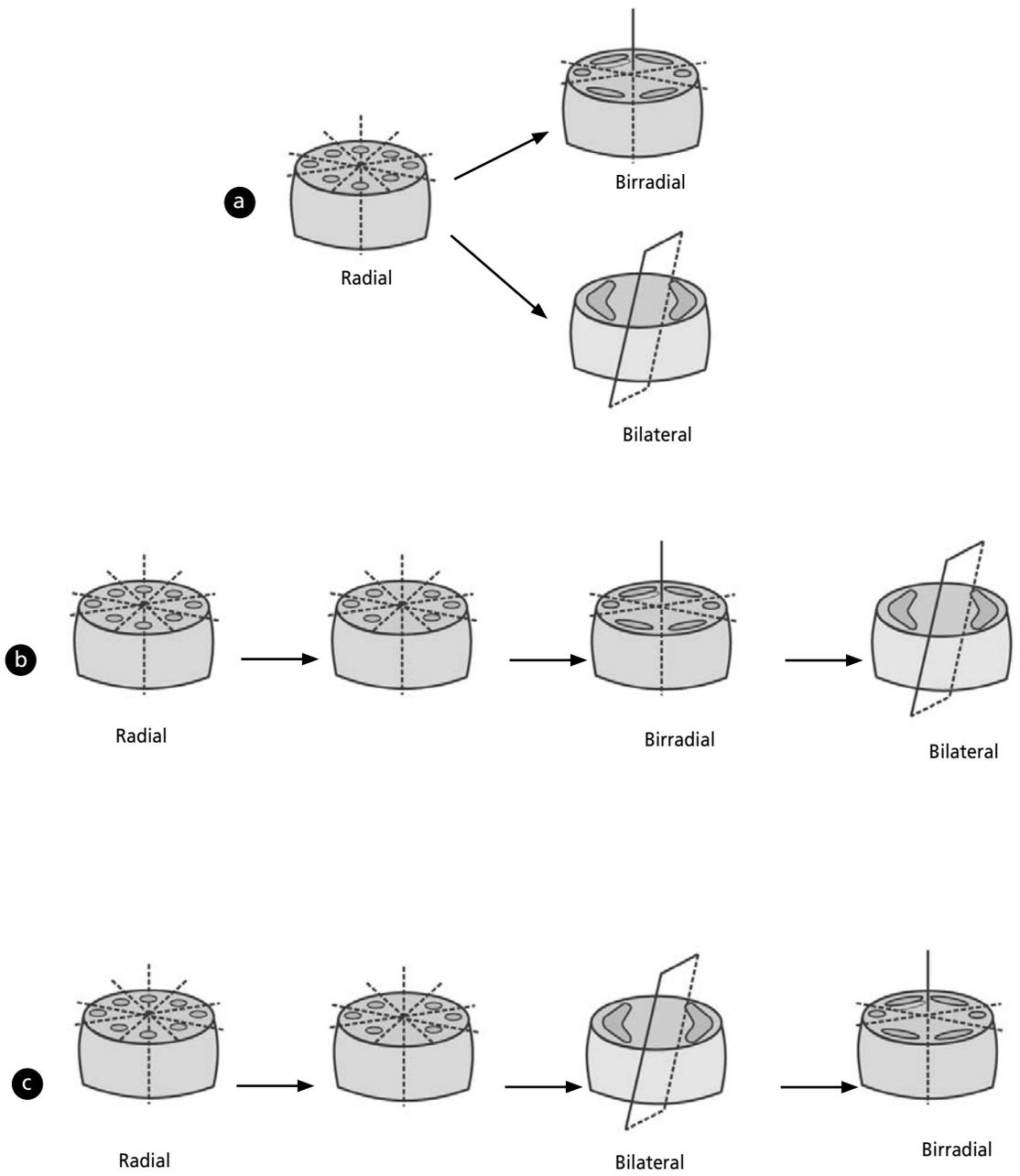


Figura 15.9: Possíveis passos na série de transformação da simetria radial.

Possibilidades de surgimento a partir de um ancestral bilateral (Figura 15.10):

- surgimento independente das simetrias birradial e radial;
- primeiro o surgimento da simetria birradial e, a partir desta, o surgimento da simetria radial, correspondendo a uma mudança gradual de forma;
- primeiro o surgimento da simetria radial e, a partir desta, o surgimento da simetria birradial, quase correspondendo a uma regressão.

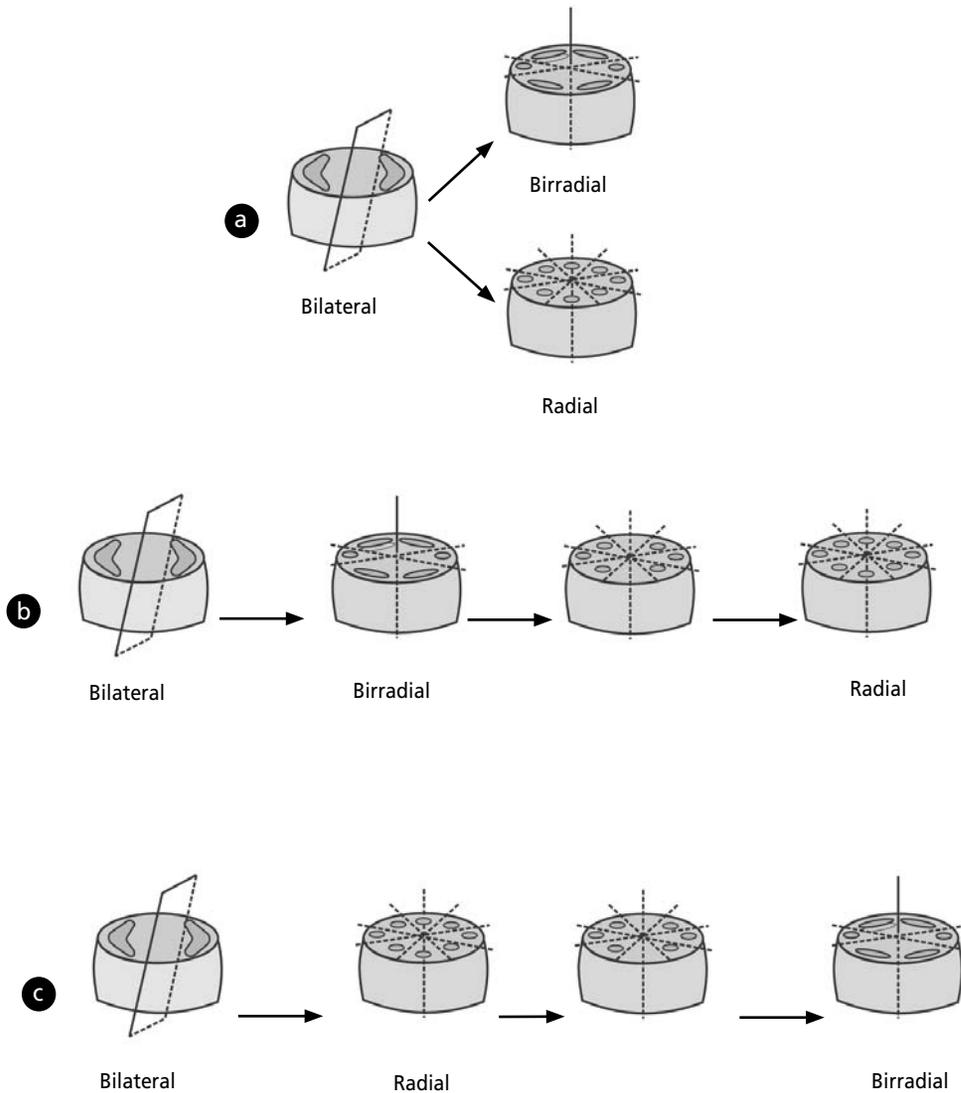


Figura 15.10: Possíveis passos na série de transformação da simetria bilateral.

A diferença entre a forma bilateral e a radial é que, dependendo da simetria do ancestral, as seqüências seriam opostas, com exceção dos surgimentos independentes de algumas simetrias. Segundo alguns pesquisadores, a simetria birradial é homoplástica, tendo evoluído independentemente nos diversos grupos.

A simetria radial apresentada pelos equinodermos adultos é secundária. Em sua fase larval, estes animais apresentam simetria bilateral. Somente após a larva sofrer metamorfose é que a simetria radial se desenvolve.

A simetria radial está tipicamente associada com o modo de vida sésil e com o modo de vida flutuante e a simetria bilateral é geralmente encontrada em animais com mobilidade controlada. Nestes animais, é a extremidade anterior do corpo que primeiro entra em contato com o ambiente. Conseqüentemente, a concentração de estruturas sensoriais e alimentares na região anterior do corpo está associada à evolução da simetria bilateral e do movimento unidirecional.

A diferenciação das superfícies dorsal e ventral está, geralmente, associada à especialização delas, para a proteção e para a locomoção, respectivamente.

Simetria Serial

Esta forma de simetria, como visto no Módulo 1, é considerada, usualmente, como um tipo de homologia, denominada Metameria ou Segmentação. Podemos considerar a metameria como uma forma de simetria na qual as partes similares do corpo se repetem em uma série ao longo do corpo (Figura 15.11).

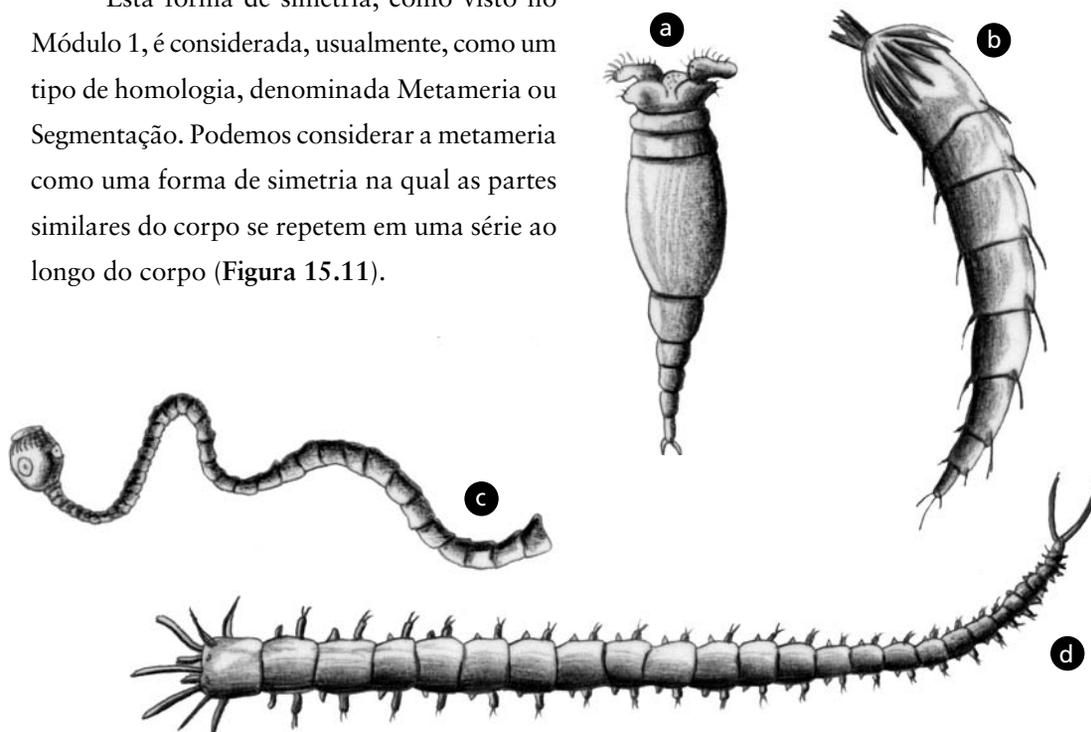


Figura 15.11: Metameria.
 (a) Rotífera – pseudometamérico;
 (b) Quinorhinca – pseudometamérico;
 (c) Platelmino – pseudometamérico;
 (d) Poliqueto – metamérico verdadeiro.

A repetição em série de partes do corpo parece ter sido uma solução para o problema do aumento do tamanho corporal dos animais, como mostraremos a seguir.

TAMANHO E PROPORCIONALIDADE DA FORMA

Os animais não devem ser considerados como entidades isoladas, independentes do meio em que vivem. Eles relacionam-se com o meio ambiente, absorvendo substâncias necessárias ao seu metabolismo e eliminando resíduos metabólicos. Sua relação com o meio se dá através da superfície corpórea.

Entre os metabólitos fundamentais para a manutenção da vida, absorvidos pela superfície corpórea, está o oxigênio, responsável pela queima da matéria orgânica consumida pelos animais e, portanto, pela produção de energia.

Como foi apresentado na aula anterior, os metazoários surgiram quando os níveis de oxigênio ambiental atingiram um determinado patamar.

! Por que existiam protistas capazes de absorver o pouco oxigênio disponível enquanto os metazoários só surgiram com o aumento exponencial dos níveis de oxigênio no planeta?

A resposta para esta questão não é apenas de origem biológica, mas de origem geométrica.

A limitação do crescimento corpóreo dos animais dependeu apenas da relação existente entre o aumento da superfície e o aumento do volume. Por quê?

Como vimos, é pela superfície que são absorvidas as moléculas de oxigênio, mas estas deverão suprir o metabolismo de todas as células que preenchem o volume do corpo. Um aumento deste volume teria que ser proporcional, portanto, ao aumento da área (= superfície) corpórea, para que todas as células continuassem recebendo o mesmo suprimento de oxigênio. Entretanto, este aumento não é proporcional. E este crescimento desproporcional levou a uma série de modificações na forma do corpo dos animais para que houvesse um aumento maior da superfície.

Para perceber como o aumento do volume não é proporcional à área, ou superfície, veja a Figura 15.12:

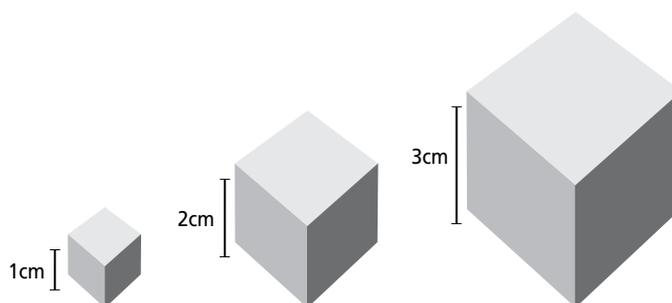


Figura 15.12: Diminuição crescente da razão superfície/volume.

No caso do primeiro cubo, cada aresta tem 1cm; a área de um dos lados do cubo é $1 \times 1 = 1\text{cm}^2$, e a área total do cubo (superfície) é de 6cm^2 . O volume do mesmo cubo é $1 \times 1 \times 1 = 1\text{cm}^3$. Podemos estabelecer, portanto, que a relação área/volume deste cubo, de 1cm de aresta, é $6/1 = 6$.

Considerando-se que o cubo cresceu e agora tem arestas de 2cm, a área de um lado do cubo passou para $2 \times 2 = 4\text{cm}^2$ e a área total do cubo ficou em $4 \times 6 = 24\text{cm}^2$. O seu volume seria $2 \times 2 \times 2 = 8\text{cm}^3$. Para este segundo cubo, a relação área/volume é portanto de $24/8 = 3$.

Aplicando-se o mesmo raciocínio para um maior crescimento do cubo (3cm de aresta), temos uma área total de 54cm^2 ($3 \times 3 \times 6$). Como o volume é de 27cm^3 ($3 \times 3 \times 3$) a relação área/volume, neste caso, é $54/27 = 2$. Para um crescimento do cubo correspondente a 25cm de aresta, tem-se uma área total de 1.350cm^2 ($15 \times 15 \times 6$) e um volume total de 3.375cm^3 ($15 \times 15 \times 15$) e sua relação área/volume é $1.350/3.375 = 0,4$.

Como você pode observar por este exemplo, quando ocorre aumento de tamanho e a forma é mantida, tem-se, por consequência, um incremento relativo maior do volume do que da área.



Diversas funções biológicas que dependem da área podem ficar prejudicadas com um aumento do tamanho.

A solução para esse problema é a alteração da forma, fazendo com que o aumento da superfície não seja tão desproporcional quanto o aumento do volume, embora ainda seja menor.

Por exemplo, suponha que você esteja fazendo uma reforma em sua casa e para isso comprou tijolos com uma certa antecedência. O tempo está chuvoso, e você só pode guardar o volume de tijolos (cerca de 1m^3) ao ar livre. Você tem duas opções: amontoá-los todos juntos ou espalhá-los por todo o seu quintal (**Figura 15.13**). Se você optar por amontoá-los e chover muito, os tijolos superficiais serão perdidos, mas aqueles que não estão em contato direto com a chuva ainda poderão ser utilizados. Caso você tivesse optado por espalhá-los, a superfície de contato com a chuva seria muito maior e você estaria sujeito a perder quase todos os seus tijolos.

Neste exemplo, entretanto, o aumento da superfície é prejudicial aos tijolos, ao contrário dos organismos no caso do suprimento de oxigênio. Note também que o volume de tijolos é o mesmo, o que mudou foi a superfície (ou área) de exposição ao meio nas duas situações.

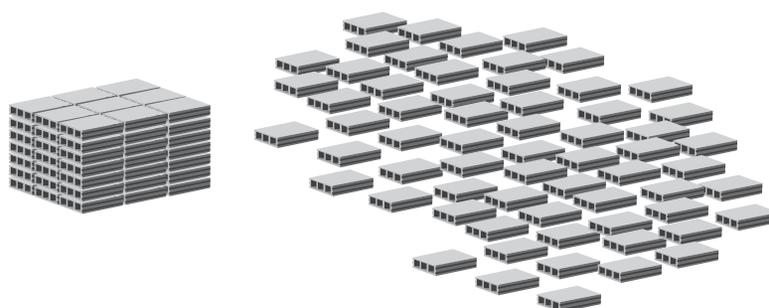


Figura 15.13: Tijolos espalhados x tijolos empilhados.

Esta alteração da forma, exemplificada pelos tijolos amontoados ou espalhados, altera a superfície relativa. O aumento do corpo dos metazoários fez com que o formato aproximadamente esférico, comum nos protistas e pequenos metazoários, fosse substituído pela forma achatada ou alongada (Figura 15.14). Ao comparar um animal de forma achatada a outro de forma esférica, sendo ambos do mesmo volume, você verá que o animal achatado expõe, ao meio, uma superfície muito maior, para o mesmo volume, do que o esférico.

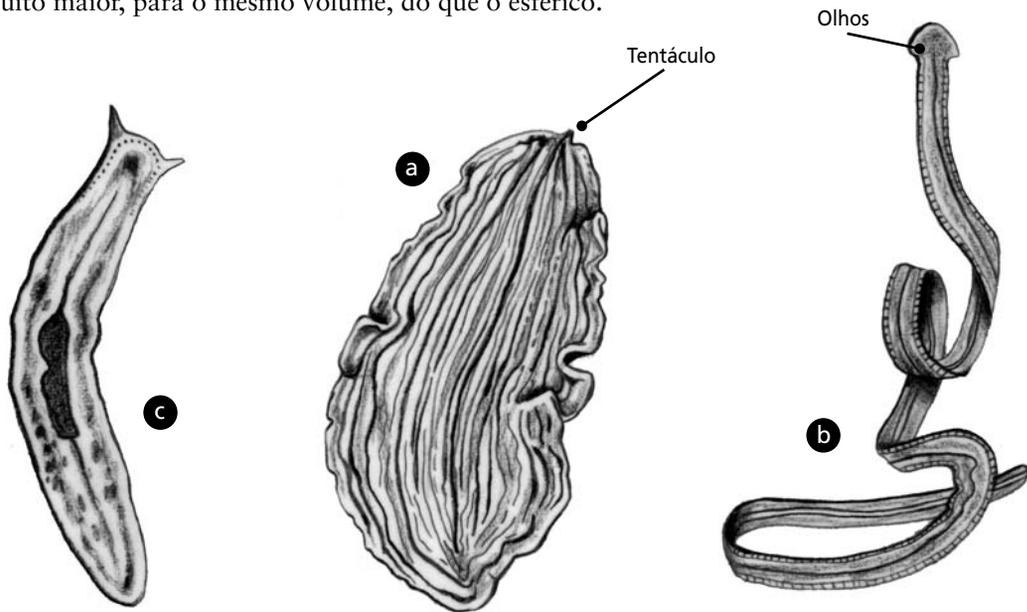


Figura 15.14: Vermes achatados: (a) *Prostheraeus sp.* (planária marinha); (b) *Biplaium Kewense* (planária terrestre); (c) *Polyceris sp.* (planária de água doce).

Esta tendência deveu-se à captação de oxigênio e a outras funções biológicas. A própria locomoção dos organismos, inicialmente dependente das células superficiais ciliadas, teve de ser modificada, pois o volume a ser arrastado aumentou mais do que a área (ou superfície) que gera o movimento.

O mesmo problema geométrico altera as funções internas. No caso do monte de tijolos, os mais internos estão longe da superfície. Da mesma forma, em um organismo, imaginando-o como um amontoado de células, as mais internas estarão muito mais distantes do ambiente, e, portanto, das fontes de oxigênio, de alimento e do local de eliminação de resíduos indesejáveis.

Embora a modificação para uma forma achatada ou alongada traga benefícios, em relação ao aumento da área superficial do corpo, ela traz também alguns problemas. Um dos principais refere-se à sustentabilidade do corpo. Quando um animal cresce demais, principalmente no ambiente terrestre, passa a ter dificuldade de sustentar o corpo e de se deslocar sem deformá-lo.

Abordaremos detalhadamente no próximo módulo, como as funções biológicas dependem do tamanho e da forma sendo apresentados os diversos sistemas e funções orgânicas dos metazoários.

RESUMO

As partes do corpo de um animal se repetem de forma simétrica. Os principais padrões de simetria encontrados entre os animais são as simetrias bilateral e radial. Geralmente, a primeira está associada a animais que se locomovem, enquanto a última ao hábito de vida sésil e aos animais flutuantes. A simetria radial pode se modificar secundariamente em simetria birradial, quadrirradial, pentarradial e multirradial. Não há consenso sobre qual forma de simetria é a mais primitiva entre os dois padrões básicos (bilateral e radial).

Existe uma relação entre o tamanho e a forma do corpo dos animais. Um aumento no tamanho leva a um aumento proporcionalmente maior do volume do corpo, em relação à superfície. Esta dependência tem conseqüências no metabolismo animal, já que, é pela superfície corpórea que o animal se relaciona com o meio.

EXERCÍCIO AVALIATIVO

Considere um cilindro de 2cm de diâmetro e 1cm de comprimento. Sabendo-se que o perímetro do cilindro é igual a $2\pi r$ e a área de uma circunferência é igual a πr^2 , calcule o seu volume e a sua superfície (= área total).

Agora, considere um cilindro com o mesmo diâmetro, mas com o dobro do comprimento. Calcule também o volume e a área total (= superfície). Compare as relações área/volume para os dois cilindros.

Por que você acha que um grande número de animais cresce longitudinalmente e não em todas as dimensões da mesma forma?

INFORMAÇÕES SOBRE A PRÓXIMA AULA

Na próxima aula, você verá como, a partir de uma única célula (o ovo ou zigoto), surgem as diferentes partes do corpo dos animais.

objetivos

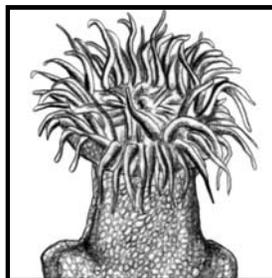
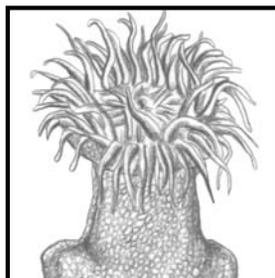
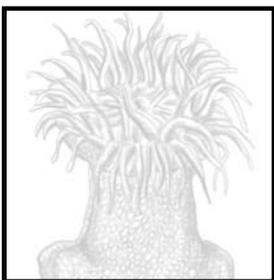
Ao final desta aula, você deverá ser capaz de:

- Conhecer, através do estudo da embriogenia animal, como, a partir de uma célula primordial, origina-se um animal multicelular.
- Relacionar os passos do desenvolvimento embriológico com a filogenia das principais linhagens animais.

Pré-requisitos

Aula 14 – Origem dos metazoários.

Aula 15 – Arquitetura animal – Parte I.



INTRODUÇÃO

Na aula anterior, iniciou-se a apresentação da arquitetura animal, a partir dos padrões de simetria do corpo e da evolução do tamanho corpóreo. Apresentaremos agora o desenvolvimento embrionário dos metazoários, a origem dos folhetos embrionários e como eles se organizam nos principais grupos animais.

DESENVOLVIMENTO EMBRIONÁRIO DOS METAZOÁRIOS

Na primeira aula deste módulo, você aprendeu como um organismo protista poderia, ao longo da história evolutiva, ter originado um animal multicelular ou metazoário. As evidências apresentadas foram baseadas, principalmente, na observação da embriogenia dos atuais grupos de animais, pois em seu desenvolvimento, ou na sua ontogenia, estes passam da fase de uma só célula, o **ovo**, para diversas fases com um número crescente de células.

O destino e o modo como estas células se multiplicam irão diferenciar, em um estágio mais avançado, a forma geral do corpo e, portanto, a diversidade de formas de vida que se conhece atualmente. O conhecimento dos primeiros passos da ontogenia, ou embriogenia, permite o levantamento de hipóteses acerca da origem dos metazoários a partir de seres protistas.

Após as divisões meióticas dos gametas, a fecundação, isto é, a penetração do espermatozóide no óvulo, dá início à fusão dos pró-núcleos masculino e feminino. A união dos dois pró-núcleos haplóides resulta em um **ovo** ou **zigoto**, primeira célula de um animal diplóide. Esta única célula, sozinha, dará origem a todo o corpo do animal. A fecundação estimula o ovo a sofrer um processo de divisão celular, normalmente denominado **clivagem**, como pode ser visualizado na **Figura 16.1**. A clivagem divide o ovo em um número progressivamente maior de células menores, cada uma com o mesmo número de cromossomos.

A clivagem se inicia através de uma divisão longitudinal ou meridional (semelhante aos meridianos do planeta Terra) através dos **PÓLOS ANIMAL** e **VEGETATIVO** do ovo, isto é, no sentido de cima para baixo, dividindo a célula em duas células irmãs. A esta clivagem inicial segue uma outra semelhante, perpendicular à primeira, dividindo a célula primordial ou ovo em quatro novas células, denominadas **blastômeros**.

PÓLO ANIMAL

Porção superior do embrião, ocupando uma posição análoga ao pólo norte do planeta Terra.

PÓLO VEGETATIVO

Porção inferior do embrião, equivalente ao pólo sul da Terra. Este pólo está associado à formação do futuro sistema digestivo.

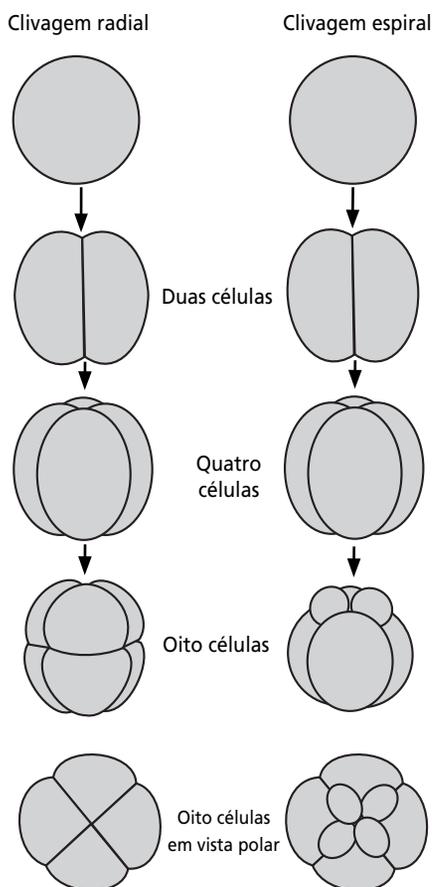


Figura 16.1: Clivagens radial e espiral.

Todo o ovo pode sofrer o processo de divisão em blastômeros, como visto na **Figura 16.1**. Este tipo de divisão é denominado clivagem **total** ou **holoblástica**. A clivagem holoblástica ocorre no ovo de anfíbios e de mamíferos. Em muitos casos, apenas uma pequena porção do ovo sofre clivagem. O resto do ovo permanece como uma massa única que tem a função de nutrir o embrião. Esta massa é denominada **VITelo**. Um exemplo deste tipo de clivagem ocorre no “ovo” da galinha (na realidade o que você come é um óvulo não fecundado) cuja gema é uma massa única que, caso ocorra a fecundação, irá nutrir o embrião localizado no pólo animal. Este tipo de clivagem incompleta é denominado meroblástica (**Figura. 16.2**). Como nos passos iniciais da clivagem meroblástica, as células do embrião se restringem a apenas uma pequena área em forma de disco no pólo animal: esta **blástula** é denominada **discoblástula**.

VITelo
 Protoplasma de reserva do óvulo dos animais.

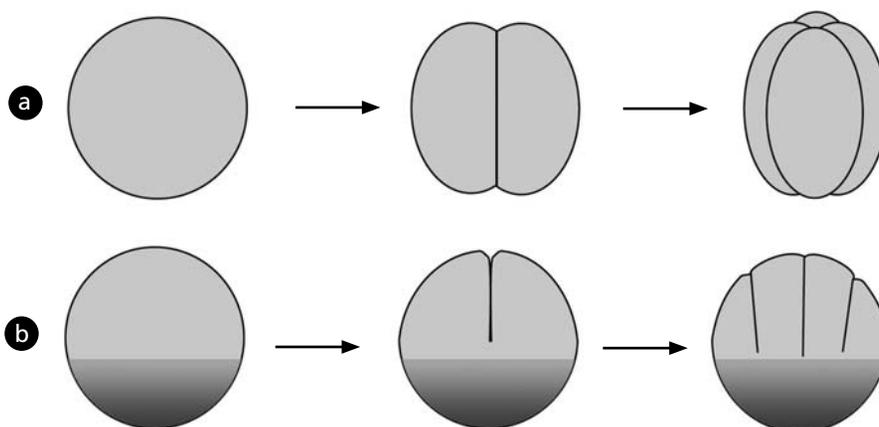


Figura 16.2: (a) Clivagens holoblástica; (b) Clivagem meroblástica.

MICRÔMERO

Mikrós = pequeno, curto; *méros* = parte, segmento.

MACRÔMERO

Makrós = grande, longo; *méros* = parte, segmento.

Na clivagem **holoblástica**, as quatro células-filhas, ou **blastômeros**, continuam sofrendo o processo de clivagem. Com isso originam novos blastômeros, que podem apresentar uma diferença marcante no tamanho, sendo denominadas **MICRÔMEROS**, quando menores ou **MACRÔMEROS**, quando maiores. A partir deste momento é que começam a ocorrer as principais diferenças entre os grupos de metazoários. As divisões subseqüentes das células são transversais, dividindo os quatro primeiros blastômeros em duas partes, uma superior e outra inferior (**Figura 16.1**).

Esta nova configuração, que pode ser visualizada como o globo terrestre, ocorre de duas formas principais:

- na primeira, a clivagem transversal ocorre praticamente no meio, ou no “equador” do embrião; tem-se, neste caso, 8 blastômeros semelhantes a uma laranja com 4 gomos cortada ao meio. Este tipo de clivagem, em que os novos blastômeros são semelhantes e se posicionam exatamente uns sobre os outros, é denominado **clivagem radial**. Visualizando-se o embrião por cima, como se fosse o “pólo norte” do embrião, os blastômeros se posicionam formando uma estrutura semelhante a uma cruz;
- na segunda, a clivagem transversal não é equatorial, mas ocorre numa posição mais superior, originando micrômeros superiores e macrômeros inferiores. Os micrômeros não se posicionam exatamente sobre os macrômeros como se pode visualizar pelo pólo animal (o “pólo norte” do embrião). Eles, após originados, se encaixam nos vãos entre os macrômeros inferiores. Tal tipo de clivagem é denominado **clivagem espiral**, com a sucessão de novas divisões originando um embrião de 16, 32, 64 blastômeros, e assim sucessivamente. A visualização pelo pólo é de uma espiral de blastômeros.

Como os blastômeros vão originar todas as partes do futuro adulto, um dos grandes desafios dos embriologistas ao longo dos últimos séculos foi estabelecer a homologia entre determinados blastômeros e futuros tecidos ou estruturas do animal, ou seja, examinar qual o destino de cada um deles.

Durante o desenvolvimento do embrião de alguns animais, o destino dos blastômeros pode ser estabelecido muito cedo. Nestes casos, o ovo ou embrião é denominado **mosaico** e a clivagem é denominada **determinada**. Este tipo de ovo ocorre, geralmente, naqueles metazoários que apresentam uma **clivagem espiral**.

Os ovos, cujo destino dos blastômeros só é definido tardiamente, são denominados **regulativos**, pois na perda de um ou mais blastômeros, estes podem ser substituídos e a clivagem é denominada **indeterminada**. Normalmente, os ovos regulativos ocorrem naqueles metazoários cuja clivagem é **radial**.

Os primeiros embriologistas observaram que existia uma relação direta entre **clivagem determinada** e **clivagem espiral** e entre **clivagem indeterminada** e **clivagem radial**. Entretanto, em estudos mais recentes (final do século XX), um grande número de exceções tem sido observado, pondo em dúvida a relação entre os tipos de clivagem. Também têm sido encontradas formas de clivagem intermediárias entre os tipos radial e espiral. Novos estudos serão necessários para que se possa avaliar a validade desta generalização para todos os grupos de metazoários

Para os grandes grupos animais o padrão acima parece ser válido. Assim, os animais denominados **protostomados**, como os platelmintos, os anelídeos, os moluscos e os artrópodes, têm **clivagem espiral** e **desenvolvimento determinado**. Já os animais **deuterostomados**, como os equinodermos e cordados, apresentam **clivagem radial** e **desenvolvimento indeterminado**. Esta é a razão de, nos seres humanos, que são deuterostomados, ocorrerem gêmeos idênticos ou gêmeos univitelinos. Assim, o ovo se dividiu em dois e, como o destino dos blastômeros ainda não estava determinado, cada metade originou um indivíduo inteiro. Nos protostomados, um ovo que, por alguma falha, se dividiu, não vinga, pois cada metade originará apenas metade do corpo do animal, uma vez que o destino dos blastômeros foi determinado muito cedo.

Formação da Blástula

PRIMEIRO FOLHETO
EMBRIONÁRIO = ECTODERMA

ECTODERMA

Ecto = fora, externo;
Derma = pele,
camada, folheto.
A mais externa das
três camadas
germinativas
primárias do embrião.

Após uma série de clivagens, geralmente o embrião se torna oco, com uma cavidade interna, preenchida por líquidos, denominada **blastocele**. Nesta fase do desenvolvimento, o embrião é denominado **blástula** (ver aula anterior sobre origem dos metazoários). A blástula nem sempre apresenta uma blastocele espaçosa. Esta pode ser reduzida, ou mesmo estar ausente, naqueles casos em que a clivagem do ovo não é total, a chamada **clivagem meroblástica**. Se a blástula for realmente oca, ela é denominada **celoblástula**; se for maciça, sem cavidade, é denominada **estereoblástula** (Figura 16.3).

Até esta fase, o embrião apresenta células de apenas um tipo, ou seja, um único folheto embrionário. Neste caso, por ser geralmente externo e recobrir uma cavidade, este folheto é denominado **ECTODERMA**. O ectoderma vai originar toda a superfície externa do corpo, como a epiderme, os pêlos e as unhas, os sistemas nervoso e sensorial e as membranas mucosas da boca e do ânus.

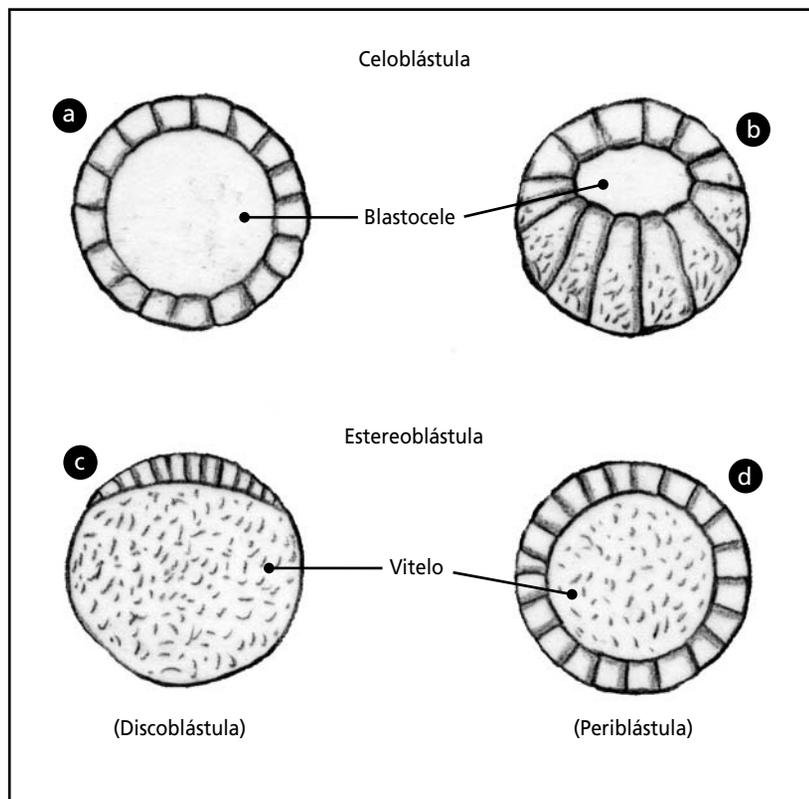


Figura 16.3: (a/b) Celoblástula; (c/d) estereoblástula.

Gastrulação

A fase denominada **GASTRULAÇÃO** é aquela em que surge o **SEGUNDO FOLHETO** do embrião. Todos os metazoários adultos têm pelo menos dois folhetos embrionários. O novo folheto se originará internamente e dará origem ao tubo digestivo e demais órgãos associados ao processo de digestão, sendo denominado **ENDODERMA**. O embrião, agora com dois folhetos, o ectoderma e o endoderma, é denominado **gástrula**. Alguns animais como, por exemplo, os cnidários, atingem seu máximo desenvolvimento neste estágio, sendo, portanto, denominados **diploblásticos** (com dois folhetos embrionários).

**SEGUNDO FOLHETO
EMBRIONÁRIO =
ENDODERMA**

ENDODERMA
Endo = dentro, interno; *derma* = pele, camada, folheto.
A mais interna das três camadas germinativas primárias do embrião.

COMO OCORRE A GASTRULAÇÃO?

A gastrulação pode ocorrer de diversas formas. Na mais comum, a gastrulação ocorre através de uma **INVAGINAÇÃO** (base da teoria de origem dos metazoários de Haeckel apresentada na aula anterior), com algumas células do ectoderma migrando para dentro, em direção à blastocele (**Figura 16.4**). Neste processo, forma-se uma abertura, o **blastóporo**, e as células da parte interna, o endoderma, originam uma nova cavidade denominada **ARQUÊTERON**. A gastrulação por invaginação só ocorre em animais que possuem uma blástula oca, a **celoblástula**.

**GASTRULAÇÃO POR
INVAGINAÇÃO**

ARQUÊTERON

Tubo digestivo primitivo, *arque* = primitivo, como em *arcaico*; *enteron* = tubo digestivo, daí a palavra *enterologista* = médico especializado em intestino ou tubo digestivo.

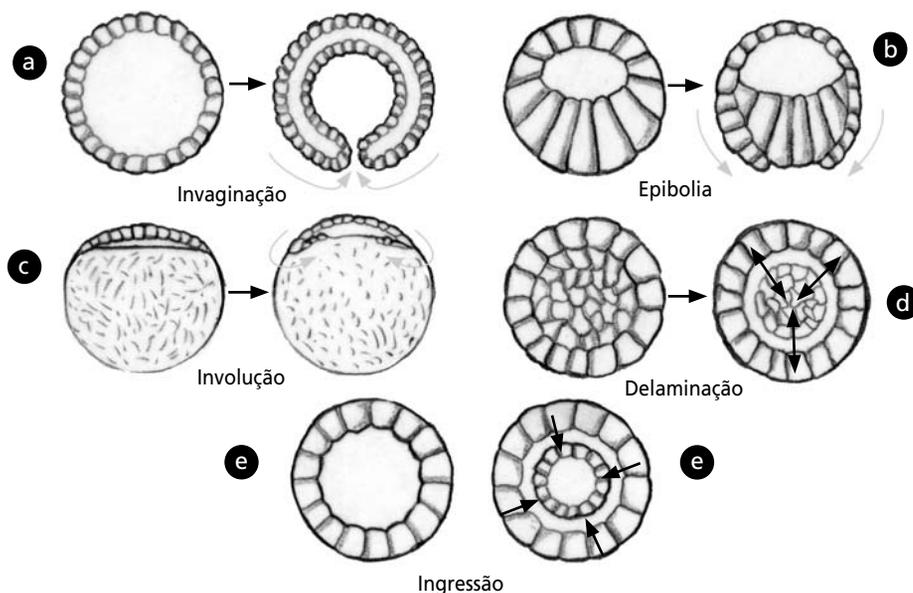


Figura 16.4: Tipos de gastrulação.

PROTOSTOMADOS

Relativo a **PROTOSTÔMIO** – Boca primária ou primitiva, *prot(o)* = primeiro; *stóma* = boca. São protostomados: Annelida (minhocas, sangue-sugas etc.), Arthropoda (aranhas, camarões, insetos, lacraias etc.), Mollusca (caramujos, mariscos, polvos etc.) etc.

GASTRULAÇÃO POR EPIBOLIA

DEUTEROSTOMADOS

– relativo **DEUTEROSTÔMIO** – Boca secundária, *deúter(o)* = segundo; *stóma* = boca. São deuterostomados: Chordata (anfíbios, aves, mamíferos, peixes etc.), Echinodermata (estrela-do-mar, pepino-do-mar, ouriço-do-mar etc.) etc.

GASTRULAÇÃO POR INGRESSÃO

O destino do blastóporo vai se diferenciar nas duas principais linhagens animais.

- Nos **PROTOSTOMADOS**, o blastóporo originará a futura boca.
- Nos **DEUTEROSTOMADOS**, o blastóporo se fechará e o ânus surgirá próximo da região onde antes se localizava o blastóporo.

Outra forma de gastrulação ocorre nas **estereoblástulas** em que a blastocele é pequena e localizada próximo ao pólo animal. Neste caso, os micrômeros, localizados sobre o pólo animal crescem sobre os macrômeros do pólo vegetal, encobrindo-os totalmente (**Figura 16.4**). No ponto onde os micrômeros em crescimento se encontram, vai formar-se o blastóporo. O processo é denominado **EPIBOLIA**. Os micrômeros que envolvem a gástrula se tornam o ectoderma, enquanto os demais se tornam o endoderma.

As demais formas de gastrulação, como a **invólucção**, a **INGRESSÃO** e a **delaminação**, são restritas apenas a grupos como alguns vertebrados (invólucção), poríferos e celenterados (ingressão) e certos cnidários hidróides (delaminação), ocorrendo em ovos holoblásticos e meroblásticos. Estas formas de gastrulação podem ser visualizadas na **Figura 16.4**.

A invólucção parece ser uma modificação do processo de epibolia. Ocorre nas estereoblástulas onde a blastocele é muito pequena ou praticamente ausente e onde a clivagem é incompleta, do tipo meroblástica. A formação do endoderma no processo de invólucção ocorre através de uma migração de células sob o disco do ectoderma. Porém, o endoderma ainda se encontra sobre a massa de vitelo que ocupa a maior parte do ovo. Forma-se, portanto, um embrião cujas células se restringem a uma pequena porção dorsal do embrião.

A **GASTRULAÇÃO POR INGRESSÃO**, comum em poríferos e diversos celenterados, ocorre apenas em blástulas ocas, as celoblástulas. Assim, as células do ectoderma, que formam a parede da blástula, se dividem, produzindo novas células internamente, as quais se soltam no interior da blastocele formando o novo folheto, o ectoderma.

A delaminação que ocorre apenas em alguns hidrozóários é semelhante à ingestão, porém ocorre em blástulas maciças, as estereoblástulas. As células externas da parede do corpo se separam das células internas, originando respectivamente o ectoderma e o endoderma.

Embora existam cinco tipos de gastrulação, não é difícil perceber que todos apresentam alguns passos em comum, indicando portanto que cada tipo é fruto de uma modificação de um dos outros tipos de gastrulação.

O próximo folheto embrionário que surge é o **MESODERMA**, que dará origem à musculatura e a diversos órgãos internos. Este folheto ocorre nos animais denominados triploblásticos (com três folhetos), como é o caso das duas linhagens já citadas: os protostômios e os deuterostômios. O surgimento deste terceiro folheto geralmente está associado ao surgimento de uma nova cavidade corpórea, o celoma, que substitui ou se funde à blastocele, a cavidade principal da maioria dos grupos animais atuais.

Os processos de origem da mesoderma serão abordados na próxima aula juntamente com a origem do celoma.

**GASTRULAÇÃO POR
DELAMINAÇÃO****TERCEIRO FOLHETO
EMBRIONÁRIO =
MESODERMA****MESODERMA**

Meso = meio; *Derma* = pele, camada, folheto. A camada média, das três camadas germinativas primárias do embrião.

RESUMO

Os processos pelos quais um organismo metazoário se origina a partir de uma única célula, o ovo ou zigoto, podem ser observados nos primeiros passos do seu desenvolvimento embrionário. O ovo primordial começa a se transformar em um animal multicelular, através de uma série de divisões celulares, ou seja, a partir da clivagem que origina os blastômeros. A clivagem pode ser do tipo radial ou espiral, dependendo de como os blastômeros se posicionam uns em relação aos outros. Após uma série de clivagens, um embrião encontra-se organizado na forma de uma massa de células, denominada blástula, cuja cavidade interna é denominada blastocele.

A blástula pode ser maciça, do tipo estereoblástula, ou oca, do tipo celoblástula. As células externas formam o primeiro folheto embrionário, o ectoderma; enquanto o próximo folheto, o endoderma, vai se originar internamente, num processo denominado gastrulação. Dependendo do tipo de blástula, a gastrulação pode ocorrer de cinco formas diferentes, observadas nos diversos grupos animais. Muitos grupos animais, os triploblásticos, apresentam um terceiro folheto embrionário, o mesoderma. O surgimento deste novo folheto está associado, em muitos casos, ao surgimento de uma nova cavidade corpórea, o celoma.

INFORMAÇÕES SOBRE A PRÓXIMA AULA

Os processos de formação do mesoderma e do celoma serão abordados na próxima aula.

objetivos

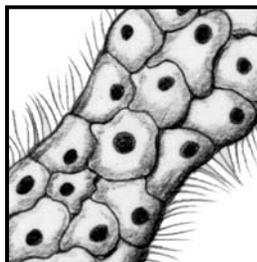
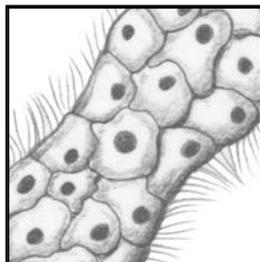
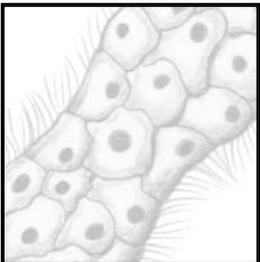
Ao final desta aula, você deverá ser capaz de:

- Aprender a embriogenia dos animais triploblásticos, apresentando as principais etapas do surgimento do mesoderma.
- Conhecer como este novo folheto embrionário pode originar uma nova cavidade corpórea, o celoma, a qual irá substituir a blastocele ao longo do desenvolvimento embrionário.
- Compreender como as etapas da ontogenia podem ser relacionadas com a reconstrução da história evolutiva dos principais ramos animais.

Pré-requisitos

Aula 15 – Arquitetura animal – Parte I.

Aula 16 – Arquitetura animal – Parte II.



INTRODUÇÃO

Na última aula, mostramos a você as diversas formas pelas quais o endoderma surge a partir de uma blástula, originando uma gástrula composta por dois folhetos embrionários. Alguns animais como, por exemplo, os cnidários, atingem seu máximo desenvolvimento neste estágio, sendo, portanto, denominados diploblásticos. Na maioria dos metazoários esta é apenas uma etapa do desenvolvimento embrionário, ou seja, da sua ontogenia. Neles, este estágio é sucedido por novos eventos, incluindo o surgimento de um terceiro folheto embrionário, o mesoderma. Por isso, esses metazoários são denominados triploblásticos e representam a maior parte da diversidade animal. Durante o desenvolvimento embrionário dos animais triploblásticos, o mesoderma pode se originar de dois modos distintos. É da formação deste terceiro folheto embrionário que iremos tratar nesta aula.

ORIGEM DO MESODERMA E DO CELOMA NOS PROTOSTÔMIOS

Nos protostômios, aqueles triploblásticos em que a clivagem é determinada, o destino dos blastômeros é estabelecido muito cedo em sua embriogenia. Por exemplo, todo o mesoderma se origina de um único blastômero, quando a blástula é constituída de apenas 64 células. Este blastômero, denominado **MESENTOBlasto**, **célula mesentoblástica** ou simplesmente **célula M**, migra para o interior da blastocele. A **célula M** divide-se em duas células, denominadas **teloblastos**, as quais vão originar, nos dois lados do corpo destes animais, um novo folheto embrionário, o mesoderma.

As células-filhas, os teloblastos, começam a se multiplicar dentro da blastocele formando massa deste novo folheto, que ocupa portanto uma posição intermediária entre o ectoderma e o endoderma.

MESENTOBlasto

A denominação mesentoblasto deriva dos termos mesênquima e blastômero, isto é, a célula que origina o mesênquima. O termo mesênquima é utilizado para os tecidos de preenchimento animal, que no caso são todos originados pelo mesoderma.

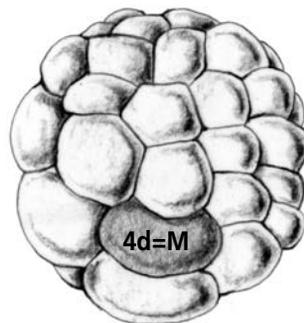


Figura 17.1: Blástula com célula mesentoblástica.

Com o crescimento desta massa, podem ocorrer três situações distintas quando o animal atinge a forma adulta:

- A massa preenche todo o espaço antes ocupado pela blastocele, originando um animal praticamente maciço (Figura 17.2.a).
- A massa de células preenche apenas parcialmente a blastocele, que, portanto, permanece quando o animal atinge a fase adulta (Figura 17.2.b).
- Durante o crescimento a massa de mesoderma se fende internamente, originando uma nova cavidade, denominada **celoma**, a qual substituirá a blastocele (Figura 17.2.c).

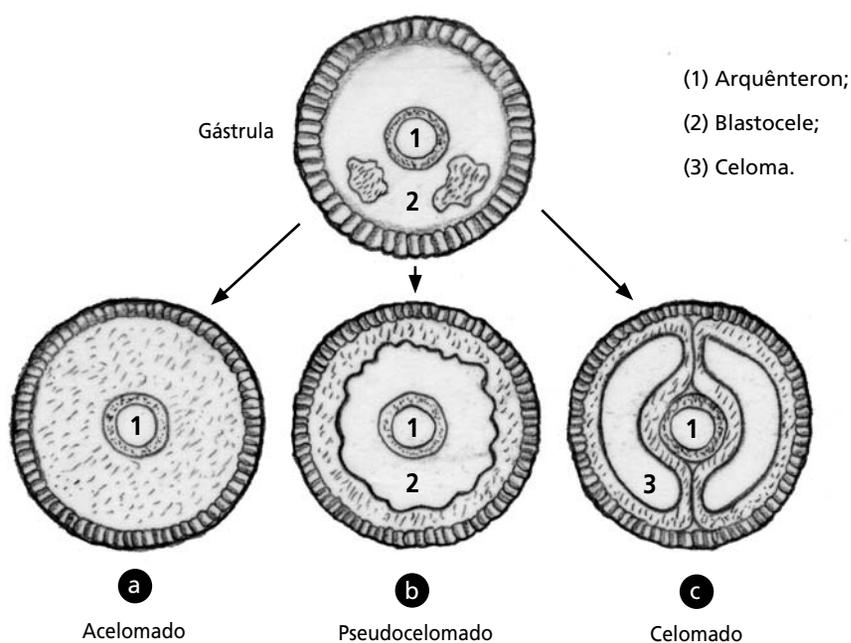


Figura 17.2: Condições acelomada, pseudocelomada e celomada.

Na Figura 17.2, você pode observar estas três situações. As denominações **acelomado**, **pseudocelomado** e **celomado** serão explicadas mais adiante, e estão relacionadas ao surgimento, ou não, do celoma.

Na Figura 17.3, você tem passo a passo o processo de formação do celoma dos protostômios.

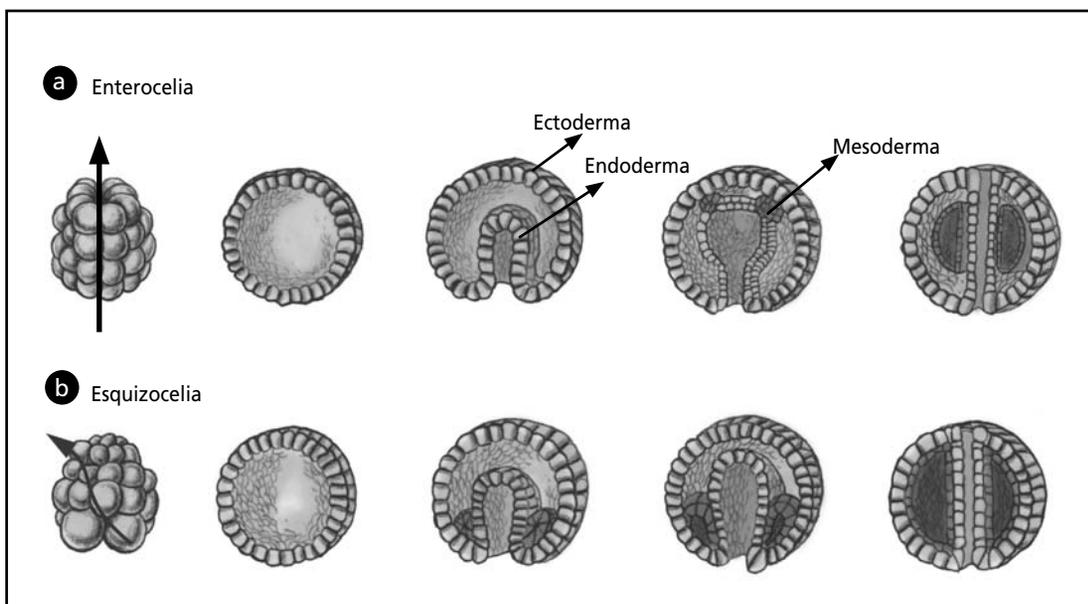
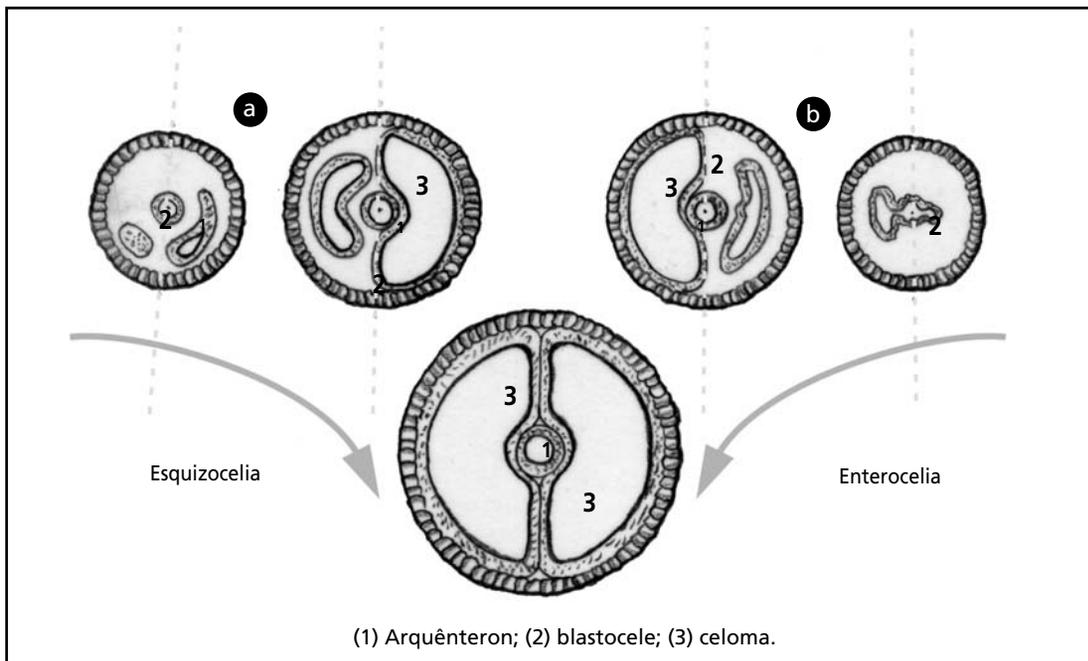


Figura 17.3: Origem do celoma.

O celoma torna-se a principal cavidade do corpo do animal adulto, embora tenha surgido secundariamente na ontogenia. Os animais triploblásticos que apresentam esta cavidade são denominados **celomados** e estão entre os grupos animais mais conhecidos e diversos entre todos os protostômios. A grande diversidade adaptativa e de formas dos grupos celomados indica que esta cavidade tem um papel extremamente importante na história evolutiva dos animais. As possíveis vantagens adaptativas, assim como a possível origem evolutiva de tal cavidade, serão discutidas em detalhes na próxima aula.

Devido à importância desta cavidade na história evolutiva dos animais, aqueles animais maciços cujo mesoderma preenche totalmente o espaço antes ocupado pela blastocele são denominados **acelomados**. Esta é uma denominação infeliz, pois está baseada na ausência de uma característica (imagine que todas as pessoas – homens ou mulheres – que não apresentam bigodes, fossem denominadas de **abigodados**). Entretanto, devido ao uso histórico desse termo, ele tem se mantido até os dias de hoje na literatura científica.

Já os animais **pseudocelomados** (= celoma falso) são aqueles cuja blastocele se mantém na forma adulta, devido ao não preenchimento total desta cavidade pelo mesoderma. Este termo também é outra denominação infeliz, pois a cavidade que aparece no adulto é a blastocele (que aliás, surgiu no desenvolvimento embrionário muito antes do celoma pensar em existir).



Mas por que, nos casos em que a blastocele permanece no adulto, esta não pode receber a denominação de celoma?

A resposta a esta questão está na definição formal de celoma.



Celoma é a cavidade principal do corpo dos animais celomados, a qual é totalmente revestida pelo mesoderma.

Portanto, nos ditos pseudocelomados, o mesoderma não reveste totalmente a cavidade do corpo (uma blastocele permanente), a qual tem contato com o endoderma, como pode ser visto na **Figura 17.2**.

Durante o desenvolvimento embrionário dos protostomados, o celoma se origina através de uma fissão da massa de mesoderma em crescimento. Este modo de formação do celoma é denominado **ESQUIZOCELIA**. Sendo, esta, mais uma característica do grupo, além daquelas apresentadas na aula anterior:

- Blastóporo origina a boca.
- Clivagem espiral.
- Clivagem determinada.

ESQUIZOCELIA

Esquizo = fissão; *Cele*
= cavidade.

ORIGEM DO MESODERMA E DO CELOMA NOS DEUTEROSTÔMIOS

Nos deuterostômios, as células que originarão o mesoderma não estão definidas na fase de blástula. A definição se dá apenas após a gastrulação, quando o endoderma já forma o tubo digestivo primitivo ou arquênteron. De sua parede, surgem bolsas laterais que vão aumentando progressivamente de tamanho, aumentando muito o tamanho do tubo digestivo (**Figura 17.3**). Estas bolsas, em um determinado momento, se soltam do tubo digestivo, originando o mesoderma, um novo folheto embrionário na ontogenia destes animais. As bolsas, agora livres do tubo digestivo, continuam a crescer, ocupando o espaço da blastocele. No final, esta cavidade primitiva é totalmente ocupada pelas bolsas, as quais apresentam, por sua vez, uma cavidade interna, totalmente revestida pela parede de mesoderma, e portanto denominada **celoma**, como visto no segundo item desta aula.

Note que, embora nos triploblásticos os processos de formação do celoma, nos protostômios e nos deuterostômios, sejam distintos, o resultado final é muito semelhante. Em ambos, o celoma é uma cavidade secundária (que surge depois da blastocele na ontogenia) que torna-se a principal cavidade do corpo do adulto. Isto evidencia bem a importância da ontogenia no estudo da história evolutiva dos organismos, pois estruturas, aparentemente idênticas, podem se originar de forma muito diferente.

O processo de origem embrionária do celoma é denominado **ENTEROCELIA** ou origem **enterocélica**, já que o celoma é formado a partir de bolsas do tubo digestivo.

ENTEROCELIA

Entero = tubo digestivo;
cele = cavidade.

ORIGEM DA METAMERIA OU SEGMENTAÇÃO

A segmentação ou metameria é muito comum em diversos grupos de animais triploblásticos. Ela está intimamente relacionada com o surgimento do mesoderma e do celoma. A metameria ou segmentação pode ser definida formalmente como: **repetição seriada de partes do corpo, incluindo representantes dos órgãos e sistemas.**

Esta definição se aplica aos animais cuja divisão do corpo se inicia no mesoderma, durante sua ontogenia. Como é o mesoderma que origina a maioria dos órgãos, a segmentação deste folheto se refletiria nos diversos órgãos e sistemas.

Alguns protistas e vermes com o corpo dividido em diversos segmentos (Figura 17.4), apresentam uma forma de pseudometamerismo, não sendo considerados como verdadeiramente metaméricos. Apesar de o corpo destes animais ser segmentado, em seus segmentos não está incluído a maioria dos órgãos e sistemas.

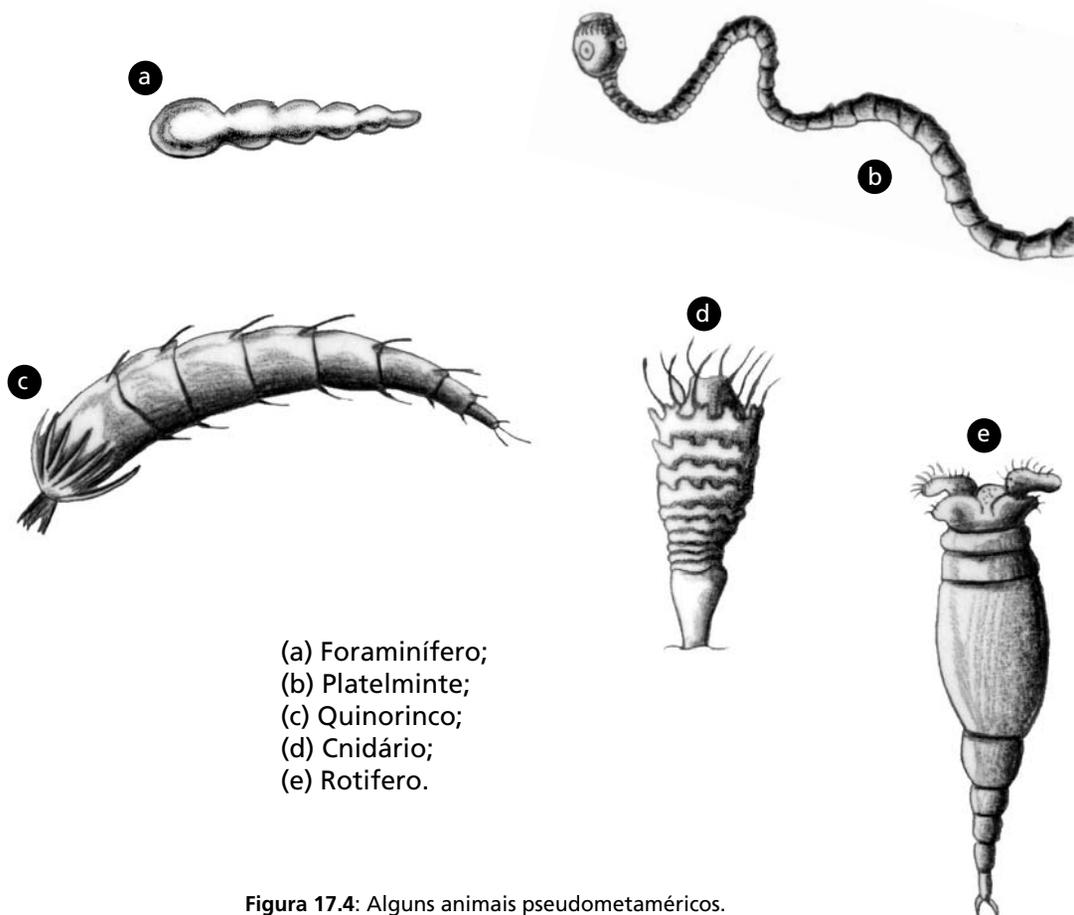
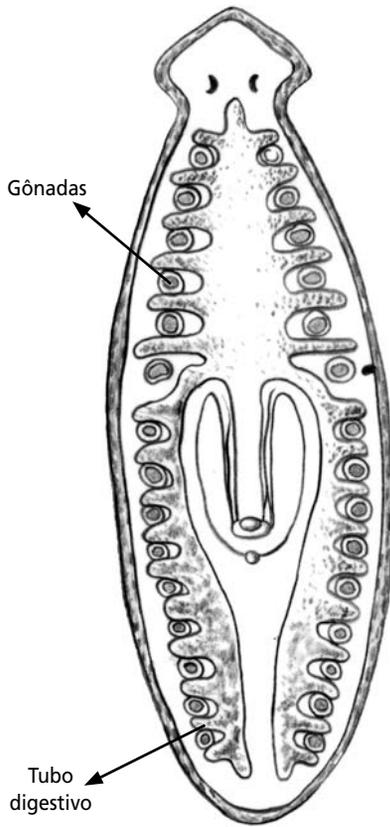


Figura 17.4: Alguns animais pseudometaméricos.



Esta distinção entre metameria verdadeira e falsa, entretanto, não é tão simples. Algumas planárias, animais considerados como não-metaméricos, apresentam gônadas seriadas, com o tubo digestivo ocupando os espaços entre elas (Figura 17.5). Nestes animais, portanto, existe uma forma de metameria interna, embora esta não se reflita na superfície corpórea. As populares solitárias, que são platelmintes como as planárias, apresentam uma série de segmentos, denominados **proglótides**, embora também façam parte de um grupo considerado como não-metamérico.

Figura 17.5: Pseudometamerismo em planária.

ORIGEM EMBRIONÁRIA DA METAMERIA

A origem embrionária da metameria ocorre junto com o surgimento do mesoderma. Apresentaremos a seguir como ocorrem estes processos ontogenéticos nos dois grandes grupos animais.

Os deuterostômios são um grupo de metazoários sempre metaméricos. A metameria nos adultos dos deuterostômios mais primitivos difere daquela dos protostômios pelo número restrito de segmentos. Seu corpo é dividido basicamente em três metâmeros (Figura 17.6).

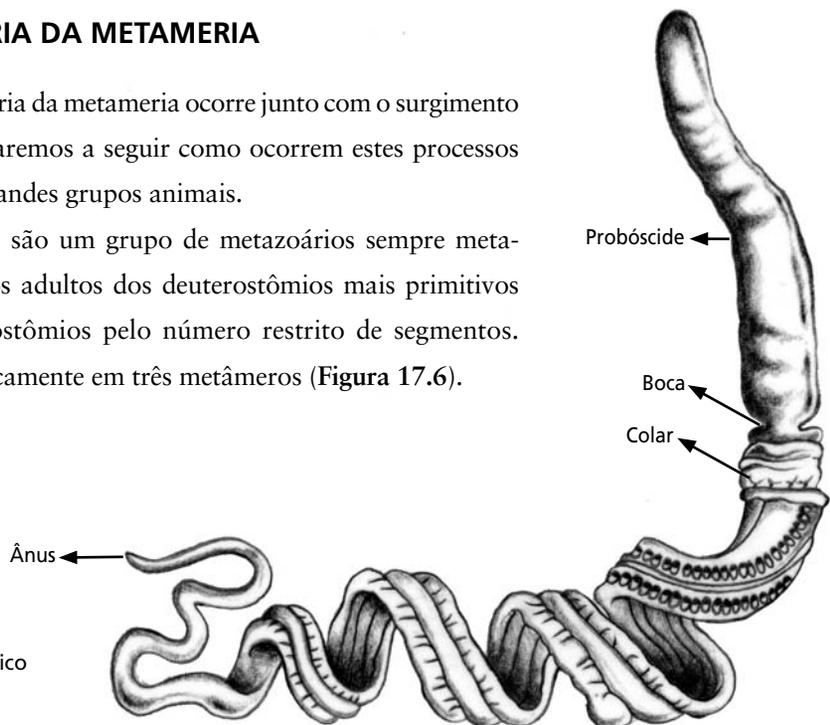


Figura 17.6: Animal metamérico tripartido (*Balanoglossus* sp.).

Alguns deuterostômios mais derivados, como os vertebrados e alguns equinodermos, apresentam ainda uma metameria secundária, que está associada principalmente à locomoção. Nestes casos, os músculos ou esqueletos são divididos em segmentos secundários para facilitar a locomoção. Essa metameria secundária não atinge os demais órgãos e sistemas.

Nos deuterostômios, as bolsas que originam o mesoderma, a partir de evaginações do tubo digestivo primitivo, dividem-se em três porções denominadas protocele, mesocele e metacele. Elas, após se desprenderem, formam um conjunto de três “pacotes” de celoma (envolvidos pelo mesoderma) conforme pode ser visualizado, em corte sagital, no processo de enterocelia (**Figura 17.7**).

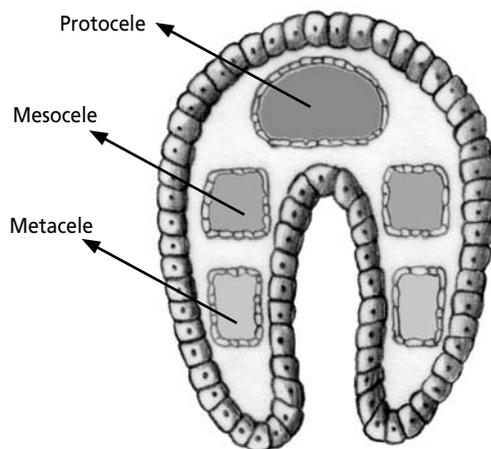


Figura 17.7: Esterocelia em corte sagital.

Nos protostômios, nos quais o mesoderma se origina da célula mesentoblástica (Figura 17.3), a fissão das duas massas mesodérmicas se dá na forma de pequenos “pacotes”. Eles irão formar de 3 a 12 segmentos, denominados **segmentos** ou **metâmeros larvais** (Figura 17.8), os quais permanecem por toda a vida do animal.

Após esta fase e ao longo de todo o desenvolvimento, novos metâmeros são produzidos, de forma diferente, na região posterior do corpo. Este crescimento continua através de duas massas de células localizadas ao lado do ânus. Elas vão produzir, de forma gradual, os novos segmentos. Este tipo de crescimento é conhecido como **crescimento teloblástico** e os segmentos produzidos são os **segmentos** ou **metâmeros adultos** (Figura 17.8).

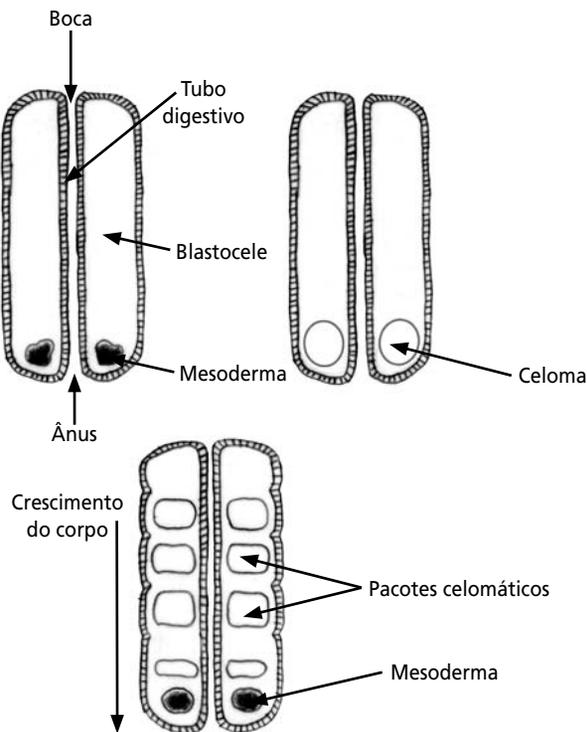


Figura 17.8: Crescimento teloblástico.

Portanto, os primeiros segmentos de um protostômio metamérico (ou segmentado) têm a mesma idade. Eles podem ser distinguidos dos demais pela ausência de alguns órgãos ou sistemas comuns nos adultos. Os metâmeros adultos, por sua vez, são progressivamente mais jovens quanto mais próximo do ânus se localizarem.

Se alguém lhe perguntar qual a parte mais velha de uma minhoca, a resposta é simples, aquela mais próxima do ânus. O problema será você resolver o velho dilema de qual é a cabeça e qual é a cauda da minhoca.

O conhecimento da ontogenia do mesoderma, do celoma e da metameria será fundamental para que se possa estabelecer hipóteses ou teorias sobre a origem evolutiva destas estruturas que, como veremos, foram fundamentais para a diversificação dos metazoários no planeta.

RESUMO

Nesta aula, você viu como o mesoderma, o celoma e a metameria aparecem ao longo do desenvolvimento embrionário dos metazoários triploblásticos. Nos protostômios a origem é através de uma massa de células que invadem a blastocele. Esta massa pode: a) preencher totalmente a cavidade primária ou blastocele (acelomados); b) preencher apenas parcialmente, restando uma boa parte da cavidade primária (pseudocelomados); c) ocupar toda a cavidade, mas com o mesoderma sofrendo uma fissão interna que origina uma nova cavidade corpórea, o celoma (celomados). Nos deuterostômios, o mesoderma surge a partir de bolsas do tubo digestivo primitivo, as quais, ao se soltarem, ocupam o espaço da blastocele, mantendo uma cavidade interna revestida de mesoderma, o celoma. O processo de formação do celoma, nos protostômios, é denominado esquizocelia, enquanto, nos deuterostômios, é denominado enterocelia.

O aparecimento do celoma e do mesoderma está associado à repetição seriada de partes do corpo, a metameria ou segmentação. Ela surge de forma distinta nos dois grandes grupos de metazoários. Nos protostômios, produz, por crescimento teloblástico, segmentos ou metâmeros numerosos, e nos deuterostômios, apenas três metâmeros, como é visível nos deuterostômios mais primitivos. Estas estruturas foram fundamentais para a diversificação dos metazoários no planeta.

EXERCÍCIO AVALIATIVO

Construa um diagrama mostrando as formas como surgem o mesoderma, o celoma e a metameria nos animais.

INFORMAÇÕES SOBRE A PRÓXIMA AULA

Na próxima aula, veremos que a maioria dos grupos animais são de animais celomados e metaméricos, por esta razão serão discutidas quais as possíveis vantagens, do ponto de vista adaptativo, destes animais possuírem um celoma e um corpo metamérico.

Celoma, metameria e a diversidade animal

AULA 18

objetivo

Ao final desta aula, você deverá ser capaz de:

- Aprender as principais vantagens adaptativas do celoma e da metameria e sua relação com a diversidade morfológica dos metazoários.

Pré-requisitos

Aula 15 – Arquitetura animal – Parte I.

Aula 16 – Arquitetura animal – Parte II.

Aula 17 – Origem do mesoderma.



INTRODUÇÃO

Na última aula, mostramos a você como o celoma e a metameria surgem ao longo do desenvolvimento embrionário dos animais triploblásticos. Devido ao fato de tanto o celoma como a metameria serem características comuns aos metazoários que apresentam a maior diversidade de formas e de espécies, procuraremos sintetizar as possíveis vantagens adaptativas destas características.

CELOMA E METAMERIA COMO "GATILHO" DA DIVERSIFICAÇÃO ANIMAL

Como você viu, nas disciplinas Dinâmica da Terra e Diversidade dos Seres Vivos, a vida surgiu muito cedo na história geológica da Terra. Apenas poucos milhões de anos separam a formação da Terra e o aparecimento das primeiras evidências da presença de vida.

Embora a vida tenha surgido muito cedo, ela foi se desenvolvendo a passos lentos, pelo menos no tocante ao tamanho e à diversidade morfológica dos seres vivos. Aparentemente, nos primeiros bilhões de anos, houve uma evolução do aparato bioquímico, do surgimento das primeiras células e de todo o seu maquinário. As células dos primeiros procariotos e, principalmente, dos primeiros eucariotos não diferem muito das células de um animal complexo e de grande tamanho, como uma baleia ou uma mosca, por exemplo.

Conforme mostramos na Aula 14 (Origem dos metazoários), a história da vida no planeta pode ser representada como uma “longa estrada”.

Quanto à morfologia, os primeiros organismos eram formas de tamanho pequeno e, provavelmente, habitantes do fundo do mar, local ao qual se restringia a vida. Desde o surgimento da vida, há cerca de 3,8 bilhões de anos, decorreram pelo menos 2,8 bilhões de anos até o aparecimento dos primeiros metazoários. Eles eram, entretanto, formas de pequeno tamanho e ocupavam os mesmos nichos que seus contemporâneos protistas.

O registro fóssil, embora incompleto, não traz qualquer evidência de animais de maior porte até aproximadamente 565 milhões de anos atrás. É nesse período que aparecem os primeiros fósseis de animais macroscópicos, atingindo uma escala de vários centímetros.

Essa fauna, denominada **FAUNA DE EDIACARA**, era caracterizada por animais supostamente fixos e de afinidade pouco clara com a fauna atual. É provável que fossem animais como poríferos e cnidários.

Entretanto, há cerca de 535 milhões de anos, surge uma maior diversidade de fósseis, seja quanto ao número de espécies seja quanto ao número de grupos animais. Praticamente, todos os filos animais atuais estão representados nesses registros fossilíferos. Esse curto período geológico, denominado Período Cambriano, é um marco na história evolutiva dos animais, surpreendendo pelo surgimento de muitos planos corpóreos novos. Devido a isto, esse evento foi denominado por muitos autores **EXPLOÇÃO CAMBRIANA** ou **big-bang**, numa analogia com o termo utilizado para a explosão que teria originado o Universo.

Os fatores que poderiam justificar tal mudança no cenário evolutivo são:

- um incremento ainda maior nos níveis de oxigênio livre na atmosfera, devido ao aumento de organismos fotossintetizantes;
- mudanças no fundo marinho propiciando o surgimento de fundos rasos, as plataformas continentais, onde a fotossíntese seria possível próxima ao fundo;
- a elevação da diversidade da vida levaria ao aumento das interações entre as espécies, como a competição e a predação, causando uma maior pressão seletiva e, conseqüentemente, diversificação animal;
- alterações genéticas, como duplicação de genes e grupos de genes.

FAUNA DE EDIACARA

A denominação Ediacara deve-se à localidade na Austrália de onde foram descritos os primeiros fósseis dessa fauna. Este é um procedimento comum em estudos paleontológicos.

EXPLOÇÃO CAMBRIANA

Do ponto de vista zoológico, todos esses fatores são relevantes, mas fica uma questão: Quais caracteres adaptativos justificariam uma diversificação tão intensa?

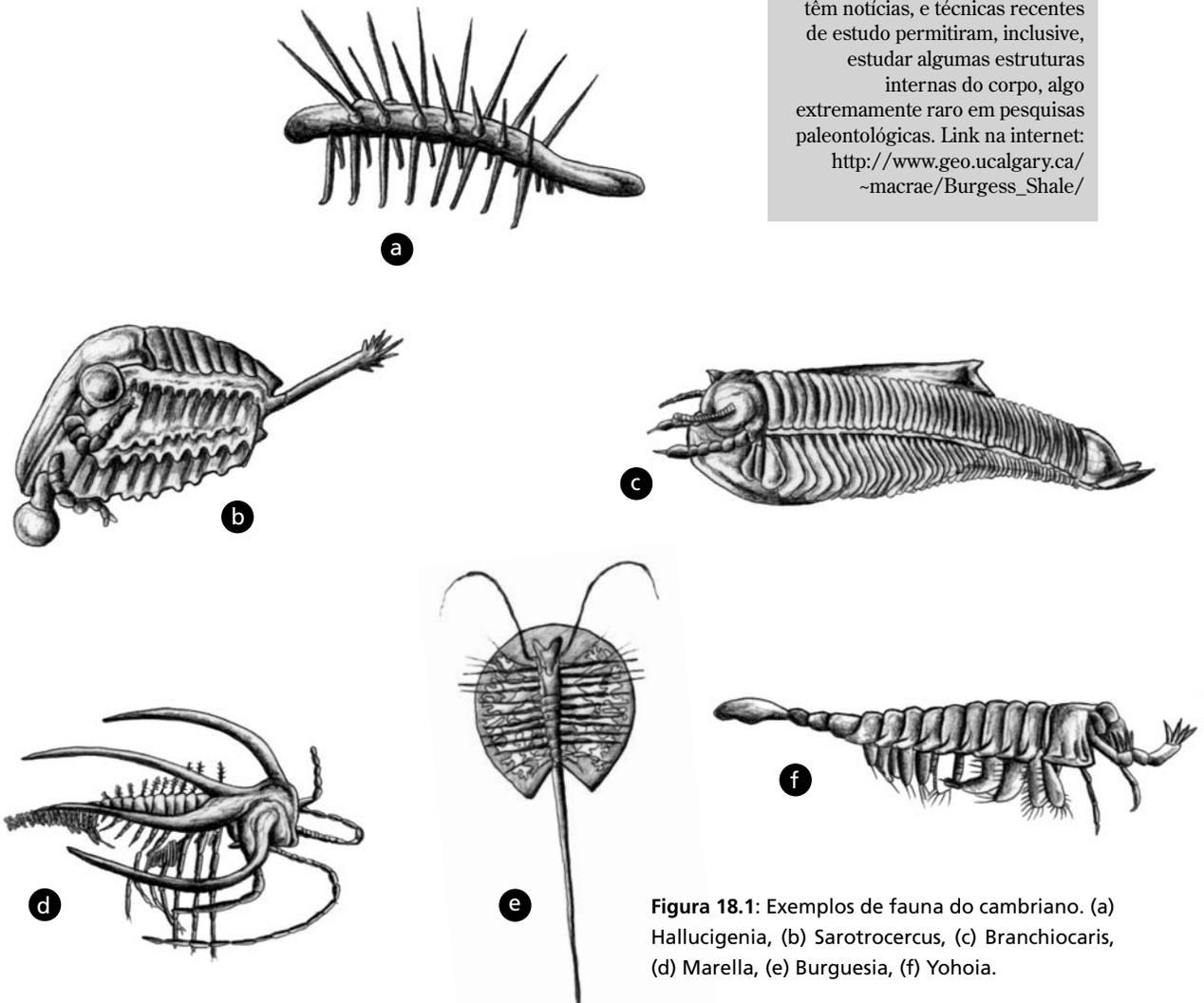
Para respondê-la, poderíamos observar a fauna cambriana, procurando os caracteres novos, comuns à maioria da fauna e que estavam ausentes no registro fóssil antes desse período.

Em uma rápida observação da **Figura 18.1**, onde estão representadas as reconstruções dos principais animais da **FAUNA CAMBRIANA**, podemos notar algumas características comuns:

- os metazoários representados apresentam dimensões relativamente muito grandes (alguns atingindo mais de 50cm de comprimento);
- muitos animais são metamerizados (= segmentados);
- é freqüente a ocorrência de espécies móveis;
- muitos apresentam esqueletos complexos;
- a maioria apresenta uma afinidade com grupos celomados atuais.

FAUNA CAMBRIANA

A página na World Web apresentada abaixo fornece fotos de fósseis do período Cambriano, especialmente do Folhelho de Burgess no Canadá. As fotos são acompanhadas de desenhos que procuram reconstituir a aparência dos animais daquele período. São alguns dos fósseis mais bem preservados de que se têm notícias, e técnicas recentes de estudo permitiram, inclusive, estudar algumas estruturas internas do corpo, algo extremamente raro em pesquisas paleontológicas. Link na internet: http://www.geo.ucalgary.ca/~macrae/Burgess_Shale/



Vamos, neste momento, nos deter no celoma e na metameria, pois como veremos mais adiante, o aumento do tamanho, a mobilidade e os esqueletos complexos são conseqüências da presença de um corpo celomado e metamerizado.

É, portanto, plausível que o celoma, em conjunto com a metameria, tenha tido um papel adaptativo fundamental para a diversificação animal em diversos planos corpóreos, como é o caso dos filos encontrados atualmente.

Os filos não celomados são aqueles pouco conhecidos pelas pessoas comuns. Isto é uma indicação, meio grosseira, da baixa diversidade morfológica e de hábito, ou mesmo pequena abundância dos não celomados.

Fica relativamente claro por que os zoólogos e evolucionistas consideram o celoma e a metameria como “gatilhos da diversificação animal”.

Mas quais seriam as vantagens adaptativas de uma estrutura como o celoma e a metameria?

Como estamos trabalhando com hipóteses acerca de animais que viveram há mais de 300 milhões de anos e, portanto, impossíveis de serem testadas com simples experimentos de laboratório, procuraremos sugerir possíveis vantagens adaptativas.

Para isso, devemos tomar como referência a fauna e o ambiente atual, tendo sempre em mente que aqueles animais do cambriano realmente existiram. Portanto, qualquer hipótese acerca de possíveis ancestrais deve considerar a funcionalidade daqueles animais.

VANTAGENS ADAPTATIVAS DO CELOMA

O celoma, sendo a cavidade principal do corpo, teria as seguintes funções:

- Espaço para o tubo digestivo e para a sua livre movimentação.
- Aumento do tamanho do corpo sem o incremento proporcional do volume de células.
- Espaço para transporte de alimentos, gases e resíduos metabólicos.
- Esqueleto hidrostático.

Espaço para o tubo digestivo e para sua livre movimentação

Uma cavidade espaçosa dentro do corpo permite que o tubo digestivo possa ser mais longo do que em um animal sem cavidade, no qual os espaços internos são ocupados por células mesodérmicas. Isto permite, ainda, um aumento na variedade de alimentos a serem consumidos, principalmente em um animal de grande porte. Esse tubo pode, portanto, apresentar enrolamentos (como o nosso intestino) ou divertículos (projeções ou alças laterais) (Figura 18.2).

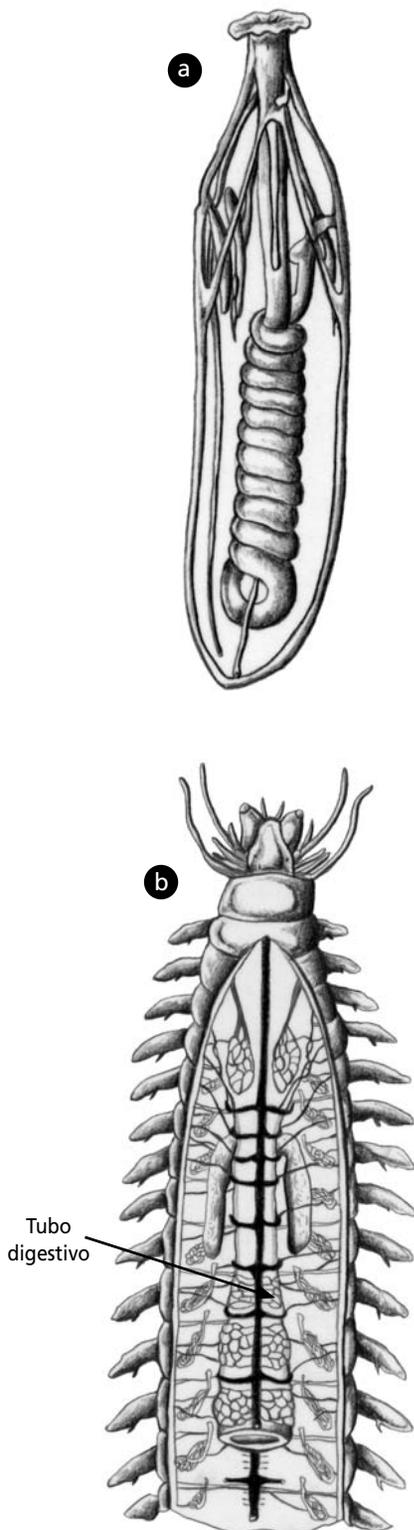


Figura 18.2: (a) Tubo digestivo de sipuncula; (b) tubo digestivo de poliqueta.

Com o aumento do tamanho do corpo, o animal pode lidar com uma variedade de alimentos que requer uma digestão mais apurada. Desse modo, o alimento deve passar em diferentes regiões do tubo digestivo, onde são realizadas as várias etapas do processo digestivo. Para que isto ocorra, é necessário que o tubo digestivo tenha musculatura própria, responsável pelos **MOVIMENTOS PERISTÁLTICOS**.

Aumento do tamanho do corpo sem um incremento proporcional do volume de células

O problema geométrico, apresentado na Aula 15 (Arquitetura animal – Parte I), em que a superfície corpórea aumenta proporcionalmente menos do que o **VOLUME CORPÓREO**, tem grande influência no metabolismo animal. Como o celoma é uma cavidade, o aumento do volume do corpo não é proporcional ao aumento da demanda metabólica das células, como no caso de um animal acelomado. Neste, o mesoderma celular preenche os espaços internos do corpo.



O animal celomado “cresce sem aumentar muito o volume celular corpóreo”. É uma espécie de “falso crescimento”. O limite de tamanho, comparando-se animais de forma e metabolismo semelhantes, é maior para um celomado do que para um acelomado.

MOVIMENTOS PERISTÁLTICOS

Movimento caracterizado por ondas de contração ao longo do tubo digestivo que tendem a empurrar o alimento por dentro deste. É comum se observar em animais domésticos após as refeições na forma de movimentos na barriga.

VOLUME CORPÓREO

O aumento da superfície (= área) é proporcional ao quadrado do aumento da dimensão linear (= comprimento) em um animal esférico. O aumento do volume é proporcional ao cubo da dimensão linear. A superfície cresce, portanto, ao quadrado enquanto o volume cresce ao cubo. Para maiores detalhes ver exemplo na aula de arquitetura animal.

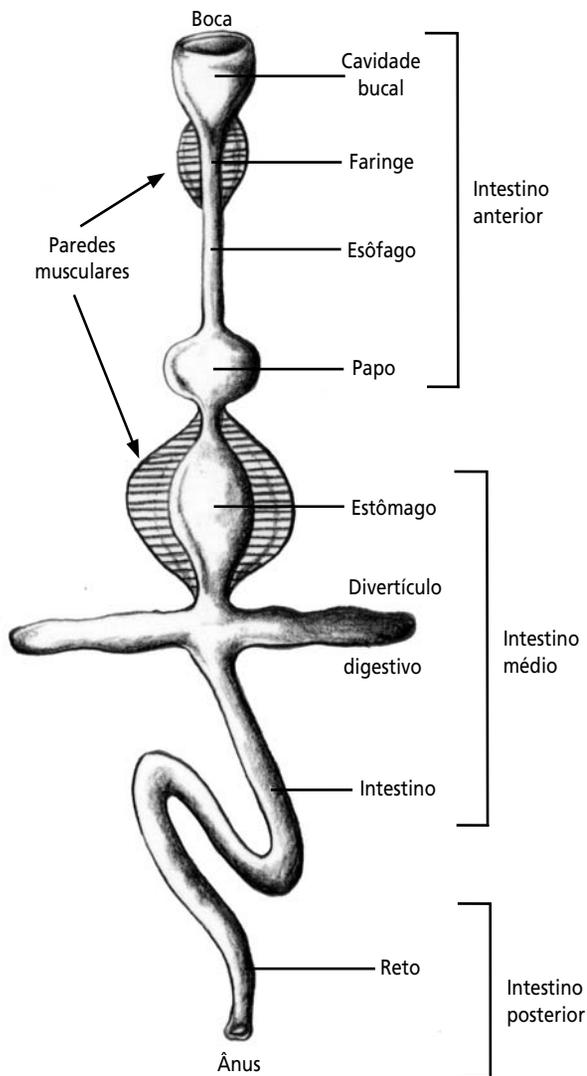


Figura 18.3: Tubo digestivo de um metazoário.

Espaço para transporte de alimentos, gases e resíduos metabólicos

Como o celoma é preenchido por um líquido, denominado **líquido celomático**, este pode funcionar como um sistema circulatório. A absorção de oxigênio ocorre, normalmente, pela superfície externa do corpo, nas formas animais primitivas ou mais simples, e a absorção de alimentos dá-se pelo tubo digestivo (Figura 18.3). Pela ação da musculatura e através da deformação do corpo, o líquido celomático se movimenta, podendo acelerar o transporte e a distribuição de oxigênio e de nutrientes para todas as células. Esta é outra limitação para o aumento do corpo em animais acelomados, pois a difusão célula a célula é muito lenta. Todos eles requerem um suprimento de alimento e, principalmente, de oxigênio para manter seu metabolismo.

Resíduos metabólicos são muitas vezes tóxicos, e sua eliminação, primeiro do meio intracelular e, posteriormente, do próprio corpo do animal, pode também ser acelerada através de um meio líquido como o líquido celomático.

Esqueleto hidrostático

O líquido celomático é composto basicamente de água com íons dissolvidos, um líquido muito semelhante à água do mar (o que fornece mais indícios quanto à origem marinha dos metazoários e da própria vida). A água, por ser praticamente incompressível (isto é, ao ser comprimida praticamente não reduz o seu volume), pode funcionar como uma alavanca, propiciando o antagonismo à ação muscular.

Por exemplo, quando você flexiona seu antebraço, os músculos da região anterior do braço estão sendo contraídos, puxando os ossos do antebraço para próximo do braço. Para estender o mesmo antebraço, os músculos da região posterior do braço se contraem, agindo de forma antagônica aos da região anterior que se relaxam. O mesmo processo descrito acima leva

a deformações no corpo de um animal com um celoma muito espaçoso, como uma minhoca. Neste caso, o corpo da minhoca se afina quando sua **musculatura circular** se contrai, e o líquido celomático, que é incompressível, empurra o corpo da minhoca, esticando-a (**Figura 18.4**). Quando na mesma minhoca o corpo se infla (“engorda”), houve a contração da **musculatura longitudinal**, musculatura antagônica à circular. O líquido celomático empurra a parede do corpo que se distende se a musculatura circular estiver relaxada (**Figura 18.4**). A contração alternada e o antagonismo muscular agindo sobre um esqueleto líquido, o esqueleto hidrostático, permitem que animais de grande porte possam se sustentar. A coordenação destas mesmas musculaturas agindo de forma antagônica através do esqueleto hidrostático pode levar à locomoção, como será visto no próximo módulo.

VANTAGENS ADAPTATIVAS DA METAMERIA

A metameria parece estar associada ao crescimento animal. Algumas possíveis vantagens de um corpo composto por uma repetição de partes semelhantes são:

- Crescimento embrionário e morfogênese.
- Controle neural da locomoção.
- Locomoção.

Crescimento embrionário e morfogênese

A **morfogênese** ou o surgimento das estruturas do corpo de um organismo ao longo da ontogenia é controlada pelo material genético do animal. A partir de uma única célula, o ovo, existe um mecanismo de controle para a produção das várias partes do embrião. Para que o animal atinja dimensões maiores do que a larva, seria necessário uma quantidade maior de material genético responsável pelas informações que coordenariam a produção dos tecidos e órgãos do adulto. Entretanto, em um animal metamerizado, cada metâmero é praticamente uma cópia dos demais, assim a informação para a produção de cada metâmero é muito semelhante, não requerendo uma quantidade muito maior de material genético.

Para melhor compreender este mecanismo de morfogênese, podemos nos valer de uma analogia com uma fábrica de trens. Nessa fábrica, existe uma seção cuja equipe é responsável pela produção da locomotiva e uma outra seção, responsável pela produção dos vagões. Ambas as seções contam com seu próprio manual de instruções para produzir seus componentes.

Embora o número de vagões seja muito maior do que o de locomotivas, não é necessária a criação de uma seção para cada vagão. O manual de instruções é o mesmo, só é necessário repetir os procedimentos em seqüência. É claro que nem todos os vagões são exatamente iguais, assim a seção de vagões precisa apenas fazer pequenas alterações na produção de cada um, pois as instruções básicas são praticamente as mesmas. Da mesma forma, em um animal metamerizado primitivo, onde os metâmeros são muito semelhantes, basta repetir a mesma “receita genética” para a produção de um número muito grande de segmentos, os quais, como vimos nos protostômios, são acrescentados à região posterior da larva durante o desenvolvimento.

Controle neural da locomoção

A locomoção de um animal alongado, como é o caso dos animais metamerizados mais notáveis, normalmente ocorre através de ondas de contração muscular que correm ao longo do corpo. A coordenação para esse tipo de locomoção depende de “ordens” neurais que partem de um centro nervoso, o **cérebro** ou **gânglio cerebral**.

Coordenar o corpo grande e longo de um animal metamerizado não requer necessariamente um centro nervoso muito mais complexo do que aquele de um animal não metamerizado de menor tamanho. A “ordem” para que o corpo se locomova pode ser efetuada através de movimentos **METACRÔNICOS**, isto é, ondas de contração correm ao longo do corpo com uma certa defasagem de tempo. Esse tipo de locomoção é facilitado em animais metamerizados, onde o gânglio nervoso de cada segmento do corpo recebe uma única “ordem” do gânglio cerebral com uma defasagem de tempo. Portanto, cada segmento se encontra em uma fase diferente do movimento.

Na locomoção **SINCRÔNICA**, onde todos os segmentos estariam na mesma fase do movimento (todos juntos), cada metâmero deve iniciar o movimento ao mesmo tempo, o que requer uma coordenação muito complexa. Por exemplo, um grupo de crianças em fila entra em uma sala de aula quando recebe uma ordem da professora. Enquanto os primeiros alunos começam a andar, os últimos da fila estão parados. Cada criança espera a criança da frente andar para começar o mesmo movimento, um típico caso de “locomoção metacrônica” de uma fila de escola.

Em contrapartida, tente fazer uma fila sincrônica em uma escola para um desfile de 7 de setembro, e você verá quanta coordenação é necessária. Para um grupo de soldados marchar sincronicamente em uma parada militar é requerida uma grande coordenação.

Uma outra analogia para a **METACRONIA** e a **SINCRONIA** é a de uma “ola” em um estádio de futebol. A “ola” é uma onda de movimento, um caso típico de metacronia em que você só se levanta quando as pessoas ao seu lado já se levantaram pouco antes. Imagine a dificuldade de coordenar um movimento sincrônico em que todas as pessoas em um estádio levantassem ao mesmo tempo?

Locomoção

Como visto, um celoma volumoso pode funcionar como um esqueleto hidrostático. Entretanto, em um corpo celomado não metamerizado todo o corpo fica envolvido no processo de locomoção, e a contração muscular pressiona todo o líquido celomático do animal.

Em um celoma dividido em compartimentos, como em muitos animais metamerizados, a contração muscular de apenas um ou poucos segmentos age somente sobre o líquido celomático daqueles segmentos. O animal pode apresentar uma independência de partes do corpo. A região posterior pode estar se movendo, enquanto a região anterior pode estar relaxada ou envolvida na alimentação, por exemplo. O animal pode “andar e mascar chiclete ao mesmo tempo”.

Esta possível vantagem pode ser observada quando comparamos a locomoção de uma minhoca com a de um celomado metamerizado como os **SIPUNCULÍDEOS**, cuja locomoção se restringe aos curtos períodos em que o animal escava o sedimento marinho.

SIPUNCULÍDEOS

Animais do filo Sipuncula. Formas marinhas comuns em sedimentos e dentro de conchas abandonadas. A sua aparência peculiar levou alguns naturalistas americanos a se referir a ele como *peanut-worms* = vermes-amendoim.

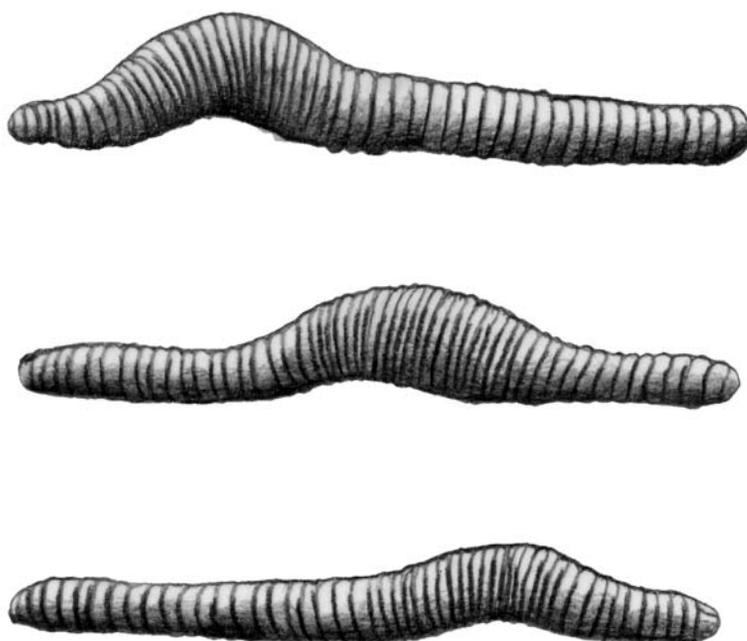


Figura 18.4: Minhoca se locomovendo.

VANTAGENS ADAPTATIVAS E EVOLUÇÃO

A proposição de vantagens adaptativas para o celoma e a metameria é baseada principalmente na observação da fauna atual e dos fósseis através do método comparativo. Evidências favoráveis ou contrárias às diferentes hipóteses são apontadas pelos cientistas considerando-se a viabilidade destas. As vantagens apontadas acima são, portanto, apenas suposições.

Na próxima aula, ainda no campo das hipóteses ou teorias, veremos como estes caracteres muito adaptativos, celoma e metameria, teriam se originado ao longo da evolução animal.

RESUMO

O registro fóssil mostra que a maior diversificação animal ocorreu no período cambriano, quando surgiram duas novidades evolutivas, o celoma e a metameria, que teriam funcionado como um gatilho para esta diversificação. Um animal celomado pode adquirir dimensões muito maiores do que aqueles desprovidos de uma cavidade. Esta cavidade proporciona também um aumento e uma liberdade de movimentação para o tubo digestivo, além de poder funcionar como um sistema circulatório. Essas duas vantagens possibilitam um metabolismo muito eficiente, permitindo um aumento na capacidade de locomoção, já que o celoma pode também funcionar como um esqueleto hidrostático, através do mecanismo de antagonismo muscular.

A metameria teria sido vantajosa para a morfogênese animal, permitindo um aumento do tamanho do corpo sem um incremento proporcional de material genético. O controle nervoso da locomoção também é facilitado em um animal metamerizado grande, através de uma locomoção metacrônica, onde cada segmento responde a um único sinal com uma defasagem de tempo. A metameria também permitiu o processo de locomoção por esqueletos hidrostáticos, através da independência de movimentos das diversas partes do corpo.

EXERCÍCIO AVALIATIVO

Foram citadas, na aula, as vantagens adaptativas do corpo com uma cavidade interna, o celoma. Estas vantagens também seriam válidas se o corpo possuísse alguma outra cavidade, como o pseudoceloma ou a cavidade gastrovascular ?

Quase todas as vantagens do celoma são válidas para outras cavidades. No entanto, o surgimento do celoma junto com a metameria é que talvez explique a grande diversidade morfológica e adaptativa destes animais, quando comparados àqueles que apenas possuem outra cavidade.

INFORMAÇÕES SOBRE A PRÓXIMA AULA

Os processos de formação do mesoderma e do celoma serão abordados na próxima aula.

Origem evolutiva do celoma e da metameria

AULA 19

objetivo

Ao final desta aula, você deverá ser capaz de:

- Conhecer as principais teorias acerca da origem evolutiva do celoma e da metameria.

Pré-requisitos

Aula 15 – Arquitetura animal – Parte I.

Aula 16 – Arquitetura animal – Parte II.

Aula 17 – Origem do mesoderma e do celoma.

Aula 18 – Celoma, metameria e a diversidade animal.



INTRODUÇÃO

Na aula anterior, você estudou as diversas hipóteses sobre as possíveis vantagens adaptativas do celoma e da metameria. Elas procuram explicar por que, depois do surgimento de ambas as estruturas, a diversificação animal foi acelerada. A partir de agora, veremos novas hipóteses e teorias acerca do surgimento do celoma e da metameria. A partir de quais estruturas teriam surgido e quais seriam os candidatos a ancestral dos primeiros celomados e dos primeiros seres metamerizados. As teorias mais aceitas para a origem evolutiva dessas estruturas, em geral, apontam para uma origem comum, pois ambas estão associadas embrionariamente ao surgimento da mesoderma. As principais teorias são:

- Teoria Gonocélica ou do Pseudometamerismo.
- Teoria Enterocélica ou do Ciclomerismo.
- Teoria Esquizocélica ou Locomotória.

TEORIA GONOCÉLICA OU DO PSEUDOMETAMERISMO

Esta teoria supõe que o ancestral dos celomados seria um animal com um plano corpóreo acelomado, semelhante aos **PLATELMINTOS** e **NEMERTINOS** atuais. Ela se baseia na organização do corpo de alguns platelmintos, como as planárias, que apresentam gônadas em série ao longo do corpo, e de alguns nemertinos que apresentam gônadas gigantes (**Figura 19.1**).

PLATELMINTOS

Animais acelomados que constituem o filo Platyelminthes. São bilateralmente simétricos, achatados e de tubo digestivo (quando presente) desprovido de ânus. Geralmente pequenos, são encontrados em ambientes aquáticos (marinhos e água doce) e terrestres. A maioria é parasita, como as populares solitárias humanas. Entre as formas de vida livre, as planárias são as mais abundantes e conhecidas.

NEMERTINOS

Animais acelomados que constituem o filo Nemertea. São formas de vida livre, principalmente marinhas. Assemelham-se aos platelmintos externamente, mas, internamente, são mais derivados, incluindo uma probóscide independente do tubo digestivo. O maior verme do planeta é um nemertino, *Lineus longissimus*, que pode atingir até 30 metros de comprimento.

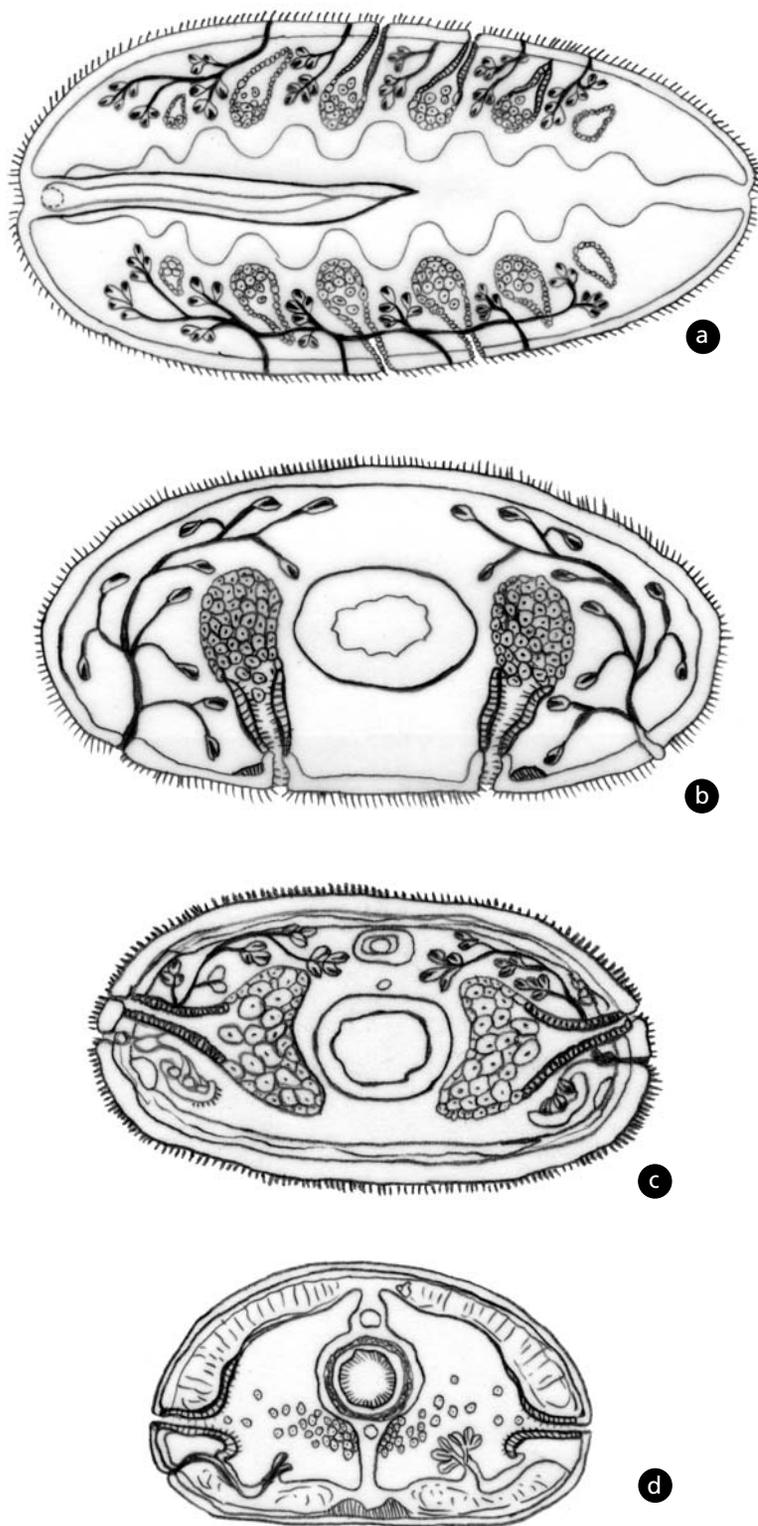


Figura 19.1:

- (a) Diagrama de nemertino com gônadas gigantes.
- (b) Mesmo nemertino (corte transversal).
- (c) Animal hipotético intermediário (corte transversal).
- (d) Anelídeo atual (corte transversal).

Os defensores desta teoria comparam a estrutura do celoma de um anelídeo com a de um nemertino. Eles acreditam que o celoma seria uma gônada gigante de um animal semelhante aos nemertinos. Este animal, após liberar os gametas na reprodução, teria crescido e se tornado parcialmente estéril. O celoma seria a cavidade interna desta gônada cuja parede é de origem mesodérmica. As principais evidências a favor desta teoria são:

- A estrutura do corpo dos atuais platelmintos, nemertinos e anelídeos, como citado anteriormente.
- O fato de que, em anelídeos mais primitivos, os gametas se originam da própria parede do celoma, não havendo uma gônada definida, a não ser que o celoma fosse a própria gônada.
- Se o ancestral apresentasse gônadas seriadas, como as atuais planárias, as gônadas gigantes formariam um celoma do tipo metamérico. Portanto, o celoma e a metameria se originariam ao mesmo tempo, como ocorre na embriogenia dos protostomados metamerizados.

Diversos autores apontam, entretanto, uma série de problemas para a aceitação desta teoria:

- Embora as gônadas estejam normalmente associadas à cavidade celomática, durante o desenvolvimento embrionário, o celoma surge antes das gônadas e não a partir delas.
- É difícil imaginar por que as gônadas de um pequeno acelomado aumentariam de tamanho ao invés de regredir, após a liberação dos gametas.
- Muitos animais morrem imediatamente após a reprodução, como por exemplo o polvo. Portanto, suas gônadas não poderiam ter originado um celoma.
- Por esta teoria, o celoma e a metameria surgem juntos, o que não explicaria o fato de existirem celomados sem quaisquer indícios de segmentação corpórea.

Esta teoria foi proposta, pela primeira vez, em 1878, mas adquiriu muitos defensores durante a década de 1970. Atualmente ela apresenta poucos defensores.

TEORIA ENTEROCÉLICA OU DO CICLOMERISMO

Esta teoria baseia-se na já citada idéia de Hackel (ver Aula 14 – Origem dos metazoários) de que a ontogenia poderia refletir as mudanças ocorridas ao longo da evolução animal, ou seja, a própria filogenia.

Os defensores desta teoria baseiam-se na observação da ontogenia dos celomados atuais, aqueles cujo celoma surge como bolsas do tubo digestivo. Sugerem, portanto, que ao longo da evolução bolsas teriam surgido do tubo digestivo de um animal diploblástico (o mesoderma só surge junto com o celoma neste caso).

Baseando-se em anêmonas cujo tubo digestivo é dividido em quatro bolsas (**Figura 19.2.a**), Rensselaer, na década de 1960, propôs que os primeiros celomados seriam semelhantes aos atuais cnidários ou celenterados.

Ele sugere que este animal sésil teria se alongado, esticando as bolsas e fazendo com que a única boca se transformasse em uma longa fenda, a qual originaria, nos seus extremos, uma boca e um ânus (**Figura 19.2.b**). Na fase seguinte, a fenda se fecharia, mantendo apenas a boca e o ânus. As bolsas do tubo digestivo se soltariam, formando três grupos de bolsas que originariam um celoma dividido em compartimentos, os metâmeros (**Figura 19.2.c**).

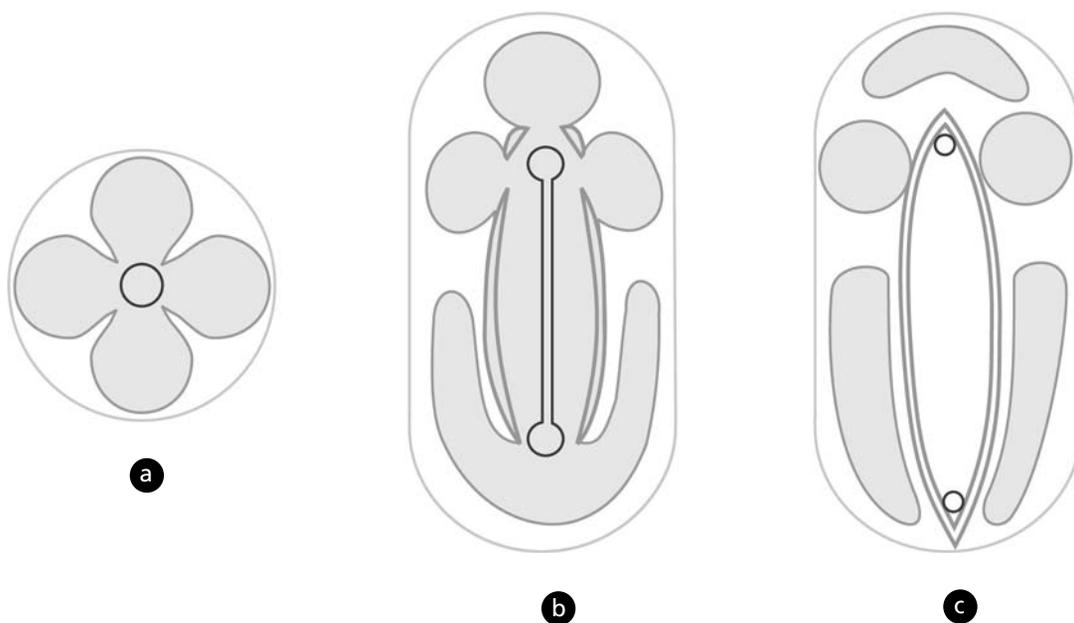


Figura 19.2: Teoria enterocélica.

As principais evidências a favor desta teoria são:

- A ontogenia dos celomados deuterostômios, na qual o celoma surge a partir de bolsas do tubo digestivo.
- A estrutura do corpo dos atuais celomados deuterostômios é dividida em três metâmeros e, portanto, compatível com a idéia do alongamento do corpo de um animal semelhante à anêmona, por exemplo.

Os principais problemas desta teoria são:

- Ela se baseia em uma relação improvável entre animais diploblásticos sésseis, que são estruturalmente muito simples, e animais muito derivados, como é o caso dos celomados metaméricos.
- O desenvolvimento embrionário dos celomados protostomados é diferente do dos deuterostômios, não fornecendo evidências ontogenéticas para a origem do celoma neste grupo.
- Para aceitar esta teoria é necessário assumir que os celomados não metaméricos são uma derivação secundária dos celomados metaméricos.
- Como esta teoria prevê um cnidário como ancestral, para aceitá-la é necessário assumir que os acelomados surgiram a partir dos celomados e não o contrário.
- É difícil imaginar a vantagem adaptativa das etapas evolutivas intermediárias, ou seja, de um animal com bolsas soltas dentro da blastocele, que não fazem mais parte de um tubo digestivo e não tem as vantagens adaptativas de um futuro celoma.

Esta teoria é muito difundida entre zoólogos europeus, principalmente alemães. Embora as evidências contrárias sejam muitas, e muito fortes, estudos recentes utilizando-se de métodos moleculares, como a comparação de seqüências de DNA, têm encontrado uma grande similaridade entre deuterostômios e cnidários. Isso, portanto, fortalece as idéias de zoólogos do século passado. Elas eram consideradas por muitos como meras curiosidades históricas, e agora estão sendo reavaliadas à luz de técnicas moleculares modernas.

MESÊNQUIMA

Tecido constituído de células mesodérmicas que preenche todo o corpo de um animal acelomado.

ANELÍDEOS POLIQUETAS

Animais marinhos, da classe Polychaeta, pertencentes ao filo Annelida. São considerados como as formas mais próximas dos ancestrais dos anelídeos, possuindo muitas características primitivas em relação aos anelídeos de água doce e do ambiente terrestre, como as populares minhocas (anelídeos da classe Oligochaeta) e sanguessugas (anelídeos da classe Hirudinea). São muito abundantes e diversos no ambiente marinho, onde são conhecidos como "minhocas marinhas" ou "vermes marinhos". Algumas formas são conhecidas das praias e dos aquários como os "vermes de fogo" ou "taturanas do mar" e os "vermes árvore de natal".

TEORIA ESQUIZOCÉLICA OU LOCOMOTÓRIA

Esta teoria foi proposta por Clark, um zoólogo britânico, em 1964. Clark considerou que o celoma como um esqueleto hidrostático foi fundamental para a subseqüente evolução dos animais celomados. Assim, ele propõe que o ancestral dos celomados seria um animal acelomado semelhante aos platelmintos que rastejava pelos sedimentos do fundo oceânico.

Este animal teria sofrido pressão seletiva para ocupar novos nichos, como, por exemplo, escavar e habitar o interior dos sedimentos marinhos, fato semelhante ao que ocorre com as atuais minhocas no ambiente aéreo.

Neste processo, o **MESÊNQUIMA** do ancestral acelomado teria se fendido, de forma semelhante ao que se observa na ontogenia dos protostômios. Ele formaria, então, uma cavidade, a qual seria preenchida por líquidos extracelulares. Esta nova cavidade, o celoma, permitiria uma melhora na qualidade da locomoção, utilizando-se de seu líquido como um esqueleto hidrostático. O celoma poderia, também, se dividir em compartimentos, facilitando a independência de movimentos entre as partes do corpo.

Por esta teoria, os primeiros celomados seriam os anelídeos marinhos, como os atuais **ANELÍDEOS POLIQUETAS** (Figura 19.3).

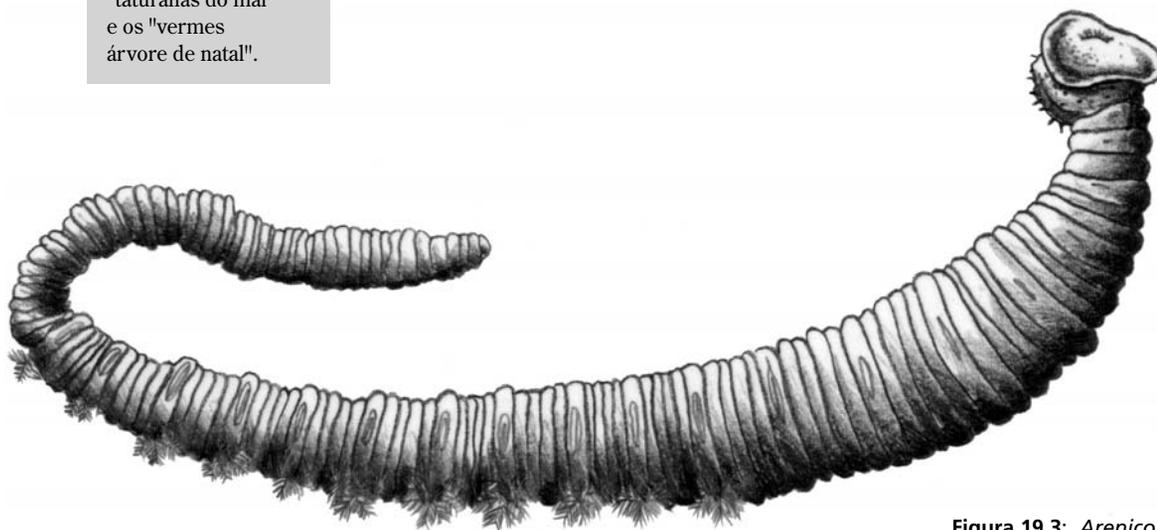


Figura 19.3: *Arenicola* sp.

As principais evidências a favor desta teoria são:

- Na ontogenia dos celomados protostômios, o surgimento do celoma, como fendas dentro da massa de mesoderma, é semelhante ao processo de abertura de uma cavidade dentro do mesênquima.
- Todas as etapas intermediárias do processo evolutivo representam passos vantajosos para a sobrevivência dos animais que as possuíam. Cavidades progressivamente maiores dentro do mesênquima seriam cada vez mais úteis para a locomoção.
- Existem platelmintos que apresentam um mesênquima frouxo, isto é, um tecido de preenchimento no qual suas células estão relativamente soltas. Ele, com seu grande volume de líquido celular, funcionaria como um celoma incipiente.
- Por esta teoria, a seqüência evolutiva seria a seguinte: 1ª) dois folhetos embrionários (diploblásticos); 2ª) surgimento do terceiro folheto (triploblásticos); 3ª) surgimento do celoma (triploblásticos celomados); 4ª) surgimento da metameria (triploblásticos celomados metaméricos). Esta seqüência evolutiva é mais parcimoniosa do que a da Teoria Enterocélica.
- A origem dos celomados não metamerizados também seria possível dentro desta teoria; o celoma e a metameria teriam, portanto, origens independentes.

Esta teoria foi a mais aceita para a origem do celoma durante as décadas de 1960, 1970 e 1980, no século XX. Apesar do grande número de evidências favoráveis, muitos autores consideram alguns problemas:

- A evidência ontogenética, na qual o celoma surge como fendas na mesoderma durante o processo de esquizocelia (ver Aula 17 – Origem do mesoderma), só explica a origem evolutiva do celoma nos protostômios e não nos deuterostômios, onde a ontogenia é diferente.
- Não se pode afirmar que os primeiros anelídeos, os candidatos a primeiros celomados, fossem formas cavadoras. É possível que o hábito cavador seja apenas uma convergência adaptativa.

O CELOMA E A METAMERIA SURGIRAM INDEPENDENTEMENTE?

Algumas teorias sugerem que o celoma e a metameria, apesar das evidências embrionárias, teriam se originado de forma independente na evolução. Uma das teorias mais populares foi a **Teoria da Fissão**. Ela se baseia na reprodução assexuada, que ocorre em diversos grupos animais.

Animais que não são metamerizados podem se reproduzir por fissão do corpo, ou seja, o corpo se divide em duas partes semelhantes. Por esta teoria, é sugerido que se a divisão do corpo fosse incompleta, sem separação das partes, ela poderia originar um animal com dois metâmeros. Divisões incompletas subsequentes fariam com que o animal fosse composto de várias “partes” que seriam os segmentos ou metâmeros dos animais metamerizados atuais.

Esta teoria, entretanto, não encontra base ontogenética. Como visto, os primeiros metâmeros surgem uma única vez, correspondendo aos segmentos larvais de protostômios e deuterostômios. Nos protostômios, novos metâmeros surgem a partir de uma zona de crescimento próxima ao ânus, onde os metâmeros mais jovens estariam mais próximos de sua região posterior. Se a metameria se originasse por fissões incompletas do corpo, os segmentos mais jovens estariam dispersos por todo o corpo, de forma alternada, sendo originados por todos os segmentos antigos (Figura 19.4).



Ver Aula 17 – Origem do mesoderma.

MUITAS TEORIAS, MUITOS CAMINHOS...

Diversas teorias acerca da origem do celoma e da metameria têm sido discutidas ao longo dos últimos 200 anos. Evidências favoráveis a uma ou a outra surgem com o desenvolvimento de novas técnicas de análise, a descoberta de novos fósseis ou mesmo em virtude do enriquecimento teórico na área.

Não se pode, de maneira alguma, afirmar que uma teoria é ou não válida, pode-se apenas reconhecer que uma ou outra apresenta evidências mais fortes e que as evidências contrárias são menores.

Qualquer pesquisador pode apresentar novas teorias, o papel dos demais é concordar ou discordar, encontrando evidências a favor e contra. Um pesquisador pode, por exemplo,

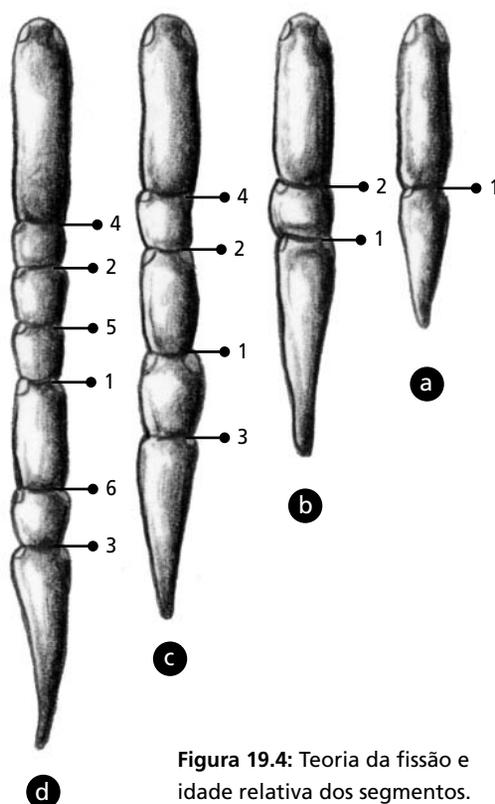


Figura 19.4: Teoria da fissão e idade relativa dos segmentos.

sugerir que o celoma tenha surgido devido à ação de um ser extraterrestre que teria sugado o mesênquima de um acelomado. Cabe à comunidade científica analisar a credibilidade desta teoria. Sua aceitação é uma questão de viabilidade das etapas intermediárias e de evidências atuais.

Um problema comum nas diferentes teorias apresentadas é que elas muitas vezes carecem de evidências ontogenéticas para explicar a origem do celoma e da metameria. Como a ontogenia difere nos dois grandes grupos de triploblásticos, os protostômios e os deuterostômios, nenhuma teoria é boa o suficiente para explicar a origem em ambos os grupos.

Uma hipótese, que não deve ser descartada, é a de que o celoma tenha surgido pelo menos duas vezes na história evolutiva dos animais. Neste caso, o celoma seria uma característica homoplástica. Diversas estruturas altamente adaptativas surgem de forma independente em vários grupos. Um exemplo clássico é o das asas. Não existe nada melhor para voar do que as asas – com a possível exceção das pás de um helicóptero, que de certa forma também são asas.

A abundância de caracteres homoplásticos ocorre porque, muitas vezes, estruturas que surgiram independentemente, umas das outras, podem convergir para desempenhar funções iguais ou semelhantes. Quando estas estruturas são constituídas dos mesmos materiais o estabelecimento de homologia torna-se difícil. Por exemplo, suponhamos que uma tribo isolada, sem qualquer contato com a civilização, seja encontrada. Uma pessoa, então, solicita a vários membros dessa tribo que construam uma estrutura para sentar acima do chão. Se forem fornecidos diversos materiais e cada um construir sua estrutura de forma independente (sem “colar”, isto é, copiar), é bem provável que alguns construam objetos semelhantes a uma cadeira. Considerando que o objeto cadeira apresenta um único tipo, as cadeiras produzidas com madeira são mais semelhantes, entre si, do que àquelas de metal. Embora todas as cadeiras tenham sido produzidas independentemente, um observador externo pode achar que as cadeiras de madeira tiveram uma origem única.

Deve-se levar em conta, ainda, que muitas das vantagens evolutivas do celoma, apresentadas na aula anterior, também seriam vantagens para qualquer outra cavidade como a blastocele dos diploblásticos ou dos triploblásticos pseudocelomados. Porém, como estes grupos não são tão diversos em formas e em espécies, como os celomados, esta cavidade é considerada como o gatilho da diversificação orgânica.

A diversificação dos celomados pode ter relação com o surgimento da metameria, outra característica muito adaptativa (como visto na aula anterior). Esta hipótese está embasada no fato de que os animais celomados e não metamerizados são muito pouco diversos, tanto em forma como em número de espécies.

RESUMO

Diversas teorias têm sido propostas sobre a origem evolutiva do celoma e da metameria. A maioria delas propõe uma origem comum a ambas as estruturas, baseadas principalmente na ontogenia. A Teoria Gonocélica ou do Pseudometamerismo sugere que o celoma tenha se originado a partir de gônadas hipertrofiadas de acelomados. Baseia-se, principalmente, na ocorrência de platelmintos e nemertinos com gônadas seriadas e na estrutura dos anelídeos (celomados), cujos gametas se formam na parede do celoma.

A Teoria Enterocélica ou do Ciclomerismo baseia-se na ontogenia dos deuterostômios, onde o celoma e a metameria surgem como bolsas do tubo digestivo. Por esta teoria, os ancestrais prováveis dos celomados seriam animais diploblásticos semelhantes aos cnidários atuais.

A Teoria Esquizocélica ou Locomotória propõe que o celoma teria se originado a partir de fendas no mesênquima de um animal acelomado, baseando-se principalmente na ontogenia dos protostômios celomados. Por esta teoria, o ancestral provável dos celomados seria um acelomado semelhante aos platelmintos e o primeiro celomado, um anelídeo marinho cavador. Esta teoria baseia-se, principalmente, nas vantagens adaptativas do celoma para a escavação no sedimento.

A hipótese de que o celoma e a metameria, nos protostomados e nos deuterostomados, sejam caracteres homoplásticos, tendo se originado independentemente pelo menos duas vezes, não pode ser descartada.

As diversas teorias propostas estão sendo constantemente discutidas à luz de novas evidências e argumentos.

EXERCÍCIO AVALIATIVO

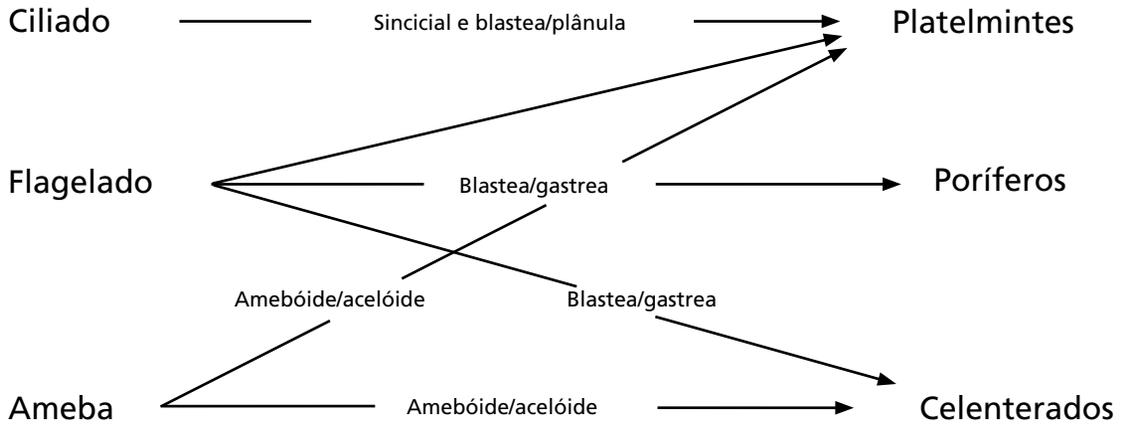
Discuta o papel da embriogenia nas principais teorias evolutivas sobre origem do celoma e da metameria.

INFORMAÇÕES SOBRE A PRÓXIMA AULA

No próxima aula, serão apresentados os principais grupos animais, quantos folhetos embrionários apresentam (diploblásticos ou triploblásticos) e no caso dos triploblásticos a condição de cada um deles (acelomada, celomada ou pseudocelomada).

Introdução à Zoologia

Gabarito



Considerando que a área do cilindro é o seu perímetro multiplicado pelo seu comprimento e que o volume é a área da sua circunferência multiplicada pelo seu comprimento, temos:

$$\text{CILINDRO 1} = \text{ÁREA} = 2\pi r \times 1 = 2 \times 3,14 \times 1 \times 1 = 6,28$$

$$\text{VOLUME} = \pi r^2 \times 1 = 3,14 \times 1^2 \times 1 = 3,14$$

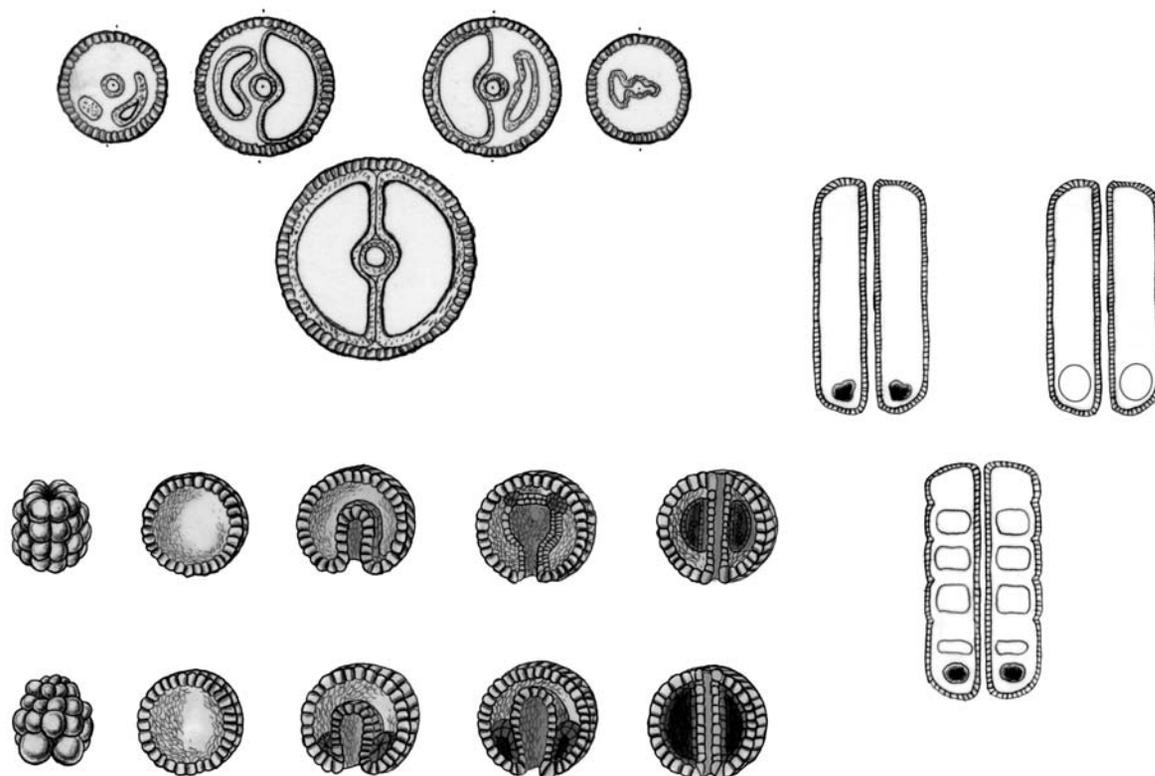
$$\text{RELAÇÃO ÁREA/VOLUME} = 6,28/3,14 = 2$$

$$\text{CILINDRO 2} = \text{ÁREA} = 2\pi r \times 1 = 2 \times 3,14 \times 1 \times 2 = 12,56$$

$$\text{VOLUME} = \pi r^2 \times 1 = 3,14 \times 1^2 \times 2 = 6,28$$

$$\text{RELAÇÃO ÁREA/VOLUME} = 12,56/6,28 = 2$$

A relação área/volume não se modifica quando o cilindro se alonga, assim, o crescimento animal longitudinal é muito comum, pois evita os problemas relacionados à diminuição da relação área/volume.



Quase todas as vantagens do celoma são válidas para outras cavidades. No entanto, o surgimento do celoma junto com a metameria é que talvez explique a grande diversidade morfológica e adaptativa de alguns metazoários, quando comparados àqueles que apenas possuem outra cavidade.

Diversas teorias sobre origem evolutiva do celoma e da metameria se baseiam nas evidências embriológicas, como proposto inicialmente por Haeckel. A teoria locomotória, por exemplo, baseia-se na ontogenia esquizocélica dos protostomados, partindo da hipótese de que tenham surgido, evolutivamente, fissões na forma de fendas dentro do mesoderma, da mesma forma que se observa na embriologia. A teoria enterocélica ou do ciclomerismo se baseia na ontogenia enterocélica, na qual o celoma se forma através de bolsas que se soltam do tubo digestivo.

Introdução à Zoologia

Referências

BARNES, R.S.K.; CALOW, P.; OLIVE, P.J.W. *Os invertebrados: uma nova síntese*. São Paulo: Atheneu, 1995. 526 pp.

BRUSCA, R.C.; BRUSCA, G.J. *Invertebrates*. Sunderland: Sinauer, 1990. 923 pp.

HOUILLON, C. *Embriologia*. São Paulo: Edgard Blücher/EDUSP, 1972. 160 pp.

MACRAE, Andrew. *Burgess shale fossils*. Disponível em: <http://www.geo.ucalgary.ca/~macrae/Burgess_Shale/> Acesso em: 31 mar. 2003.

RUPPERT, E.E.; BARNES, R.D. *Zoologia dos invertebrados*. 6a ed. São Paulo: Roca, 1996. 1.029 pp.

ISBN 85-89200-24-8



9 788589 120024 0



UENF
Universidade Estadual
do Norte Fluminense



Universidade Federal Fluminense

uff



UNIRIO



**GOVERNO DO
Rio de Janeiro**

SECRETARIA DE
CIÊNCIA E TECNOLOGIA



Ministério
da Educação

