

INTRODUÇÃO AOS METAZOÁRIOS:

ORIGEM, EVOLUÇÃO E CARACTERÍSTICAS GERAIS DOS ANIMAIS

1

José Eduardo Marian
Sonia Lopes
João Miguel de Matos Nogueira

- 1.1** Introdução
 - 1.2** Multicelularidade e graus de organização
 - 1.3** Mecanismos alimentares
 - 1.4** Reprodução
 - 1.5** Planos corpóreos e simetria
 - 1.6** Padrões de desenvolvimento, folhetos germinativos e cavidades do corpo
 - 1.7** Metameria
 - 1.8** Evolução dos metazoários
 - 1.9** Conclusão
- Referências

1.1 Introdução

No cladograma proposto por Fehling, Stoecker e Bauldauf em 2007 (**Figura 1.1**), os animais pertencem à linhagem dos **opistocontes**.

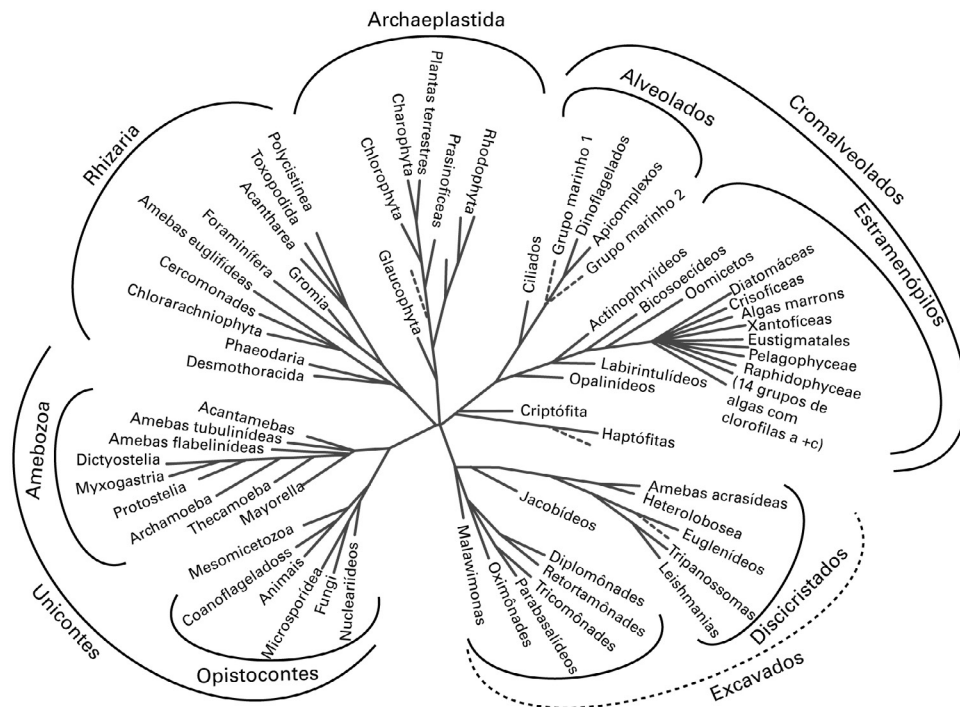


Figura 1.1: Esquema não enraizado de filogenia dos principais grupos do domínio Eukarya. / Fonte: modificado de FEHLING, J.; STOECKER, D.; BALDAUF, S.L., 2007.

Os **opistocontes** incluem animais, fungos e alguns dos grupos de eucariontes unicelulares. Dados paleontológicos, morfológicos e moleculares sugerem que toda a linhagem dos opistocontes derivou de ancestrais dotados de flagelos com inserção posterior, daí o nome. Os fungos surgiram a partir dos mesmos ancestrais que originaram os animais. Embora a maioria dos fungos não possua flagelo, essa estrutura está presente na linhagem basal de fungos (quitrídios). Assim, a **sinapomorfia** dos opistocontes é a presença de flagelo em posição posterior, em contraposição aos outros eucariontes que possuem flagelos em posição anterior na célula.

Nessa aula daremos ênfase aos animais.

Os animais, também denominados metazoários, são classificados tradicionalmente no Reino **Animalia** (ou **Metazoa**). Esse Reino contém cerca de 35 filos (o número pode variar de acordo com as hipóteses filogenéticas consideradas) e aproximadamente 1,3 milhão de espécies viventes descritas. Esse número ultrapassa a soma das espécies atuais conhecidas dos demais grupos de seres vivos, sendo que as estimativas da real diversidade do Reino são muito superiores, desde 10–30 milhões a 100–200 milhões de espécies viventes. Isso significa que ainda há muito a ser descoberto sobre a diversidade do reino animal. Investigar essa biodiversidade, tanto no que se refere ao número de suas espécies, às respectivas biologias e à evolução do grupo é, portanto, um enorme desafio à **Zoologia**, o ramo da Ciência que estuda os animais.

Esse desafio torna-se crítico quando consideramos a taxa atual de extinção de espécies por ação antropogênica, que levou alguns pesquisadores a estimarem que 90% das espécies de organismos da Terra poderiam estar extintas antes mesmo de serem descobertas. Os zoólogos descrevem cerca de 10.000 espécies novas de animais por ano. A descoberta de algumas delas só é possível a partir de coletas em *habitats* pouco acessíveis (p.ex., profundezas marinhas) ou com o emprego de técnicas modernas de análise (p.ex., biologia molecular). Entretanto, dentre as espécies novas de animais descritas anualmente, há algumas que são organismos muito comuns, às vezes até mesmo facilmente acessíveis aos zoólogos, mas que haviam sido pouco estudados até então. Outras espécies novas podem inclusive pertencer a um grupo animal antes desconhecido, até mesmo filos inteiros. Por exemplo, um novo filo foi descrito em 1995, em função da descoberta de uma nova espécie que não se encaixava nos filos animais já conhecidos, o filo Cycliophora (nós não estudaremos esse filo nessa disciplina). Essa nova espécie foi descoberta quando pesquisadores encontraram animais diminutos vivendo em um *habitat* bastante especializado, mas muito comum a pessoas que consomem frutos do mar: as cerdas das peças bucais de uma lagosta! Para outros grupos, como os insetos, a riqueza de espécies é tão grande que levaríamos centenas de anos para descrever toda sua biodiversidade se mantivermos a taxa atual de descrição de espécies. Dessa forma, está claro que são amplas as possibilidades e necessidades de estudos sobre os animais.

Dentre os animais, há organismos que possuem coluna vertebral (ou espinha dorsal) e que são classificados no subfilo **Vertebrata** (pertencente ao filo Chordata). Os **vertebrados** correspondem a menos de 5% da diversidade dos animais (aproximadamente 45.000 espécies). O restante dos grupos animais compreendem organismos que não possuem coluna vertebral e que são chamados, por conveniência, de “**invertebrados**”. Os invertebrados correspondem a mais de 95% da diversidade animal. Entretanto, os “invertebrados” não formam um agrupamento biológico natural (i.e., não compõem um grupo monofilético).



Agora é a sua vez...

Acesse o Ambiente Virtual de Aprendizagem e realize a atividade:
O que você lembra sobre grupos de animais?

Estima-se que o surgimento dos animais tenha ocorrido no Pré-Cambriano, há pelo menos 600 milhões de anos. O registro fóssil indica que a diversificação dos metazoários ocorreu rapidamente, durante um curto intervalo na escala de tempo geológico. Durante o período Cambriano, entre cerca de 535 a 530 milhões de anos atrás, todos os filos principais de invertebrados e provavelmente todos os filos menores tornaram-se estabelecidos. Esta foi a “**explosão cambriana**”, um período muito fértil na história da vida na Terra. Muitos desses filos desapareceram durante grandes eventos de extinção que permearam a evolução da vida, sendo conhecidos atualmente apenas pelos seus fósseis. Outros prosperaram e seus descendentes são as espécies que habitam o mundo hoje em dia.

Mas quais são as características que distinguem os animais dos demais grupos de organismos opistocontes?

Em primeiro lugar, todos os animais são **multicelulares** e **heterótrofos**, obtendo alimento do meio por **ingestão**. Além disso, os animais possuem **desenvolvimento embrionário** com fases bem definidas, apresentando sempre os estádios de **mórula** e **blástula**, como veremos a seguir.

1.2 Multicelularidade e graus de organização

Todos os animais são **multicelulares**. Uma célula animal é uma parte especializada do organismo, sendo muito diferente de um organismo unicelular, que é capaz de uma existência independente. A maior complexidade estrutural dos animais está justamente associada à organização de células em unidades maiores. Entretanto, os animais mais simples, como as esponjas, exibem o que chamamos de grau “**celular de organização**”, no qual, embora haja divisão de trabalho entre as células, estas não estão associadas para executar uma função comum, ou seja, não há tecidos. Animais neste nível de organização são também chamados **parazoários**.

Já nos cnidários (p.ex., águas-vivas), as células estão organizadas em camadas, denominadas **tecidos**; as células de um tecido atuam como uma unidade coordenada e realizam funções

comuns. Esse é o grau “**celular-tissular de organização**”; animais neste grau ou acima deste são denominados **eumetazoários**. Alguns autores consideram as esponjas no nível celular-tissular de organização e este tema é ainda objeto de debate na Zoologia.

Em outros metazoários, como as planárias (filo Platyhelminthes), os tecidos encontram-se associados em unidades funcionais mais complexas, denominadas órgãos (grau “**tissular-organogênico de organização**”).

Na maioria dos animais, o grau de organização é mais complexo: os órgãos operam em conjunto como **sistemas de órgãos** (grau “**organogênico-sistêmico de organização**”). Diversos tipos de sistemas de órgãos são conhecidos nos animais: digestório, respiratório, circulatório, excretor, nervoso, reprodutivo, muscular, esquelético, endócrino e imune.

1.3 Mecanismos alimentares

Embora tenhamos apresentado acima que uma característica distintiva dos animais seja a alimentação por ingestão, as esponjas (filo Porifera) são exceção. Nelas não há cavidade digestória, nem boca ou ânus, a digestão sendo exclusivamente **intracelular**. Apesar de ser exceção, no nível celular, o alimento é ingerido pelas células das esponjas responsáveis por essa função. Essas células ingerem o alimento por fagocitose ou pinocitose. Como veremos com mais detalhe na aula **Filos Porifera e Cnidaria**, o corpo das esponjas é composto por uma série de canais, cujas superfícies são dotadas de células flageladas que geram correntes orientadas de água (**Figura 1.2**). Essas correntes transportam partículas alimentares diminutas, que são capturadas, fagocitadas ou pinocitadas pelas células flageladas.

Outras exceções são certos animais parasitas que perderam na evolução o sistema digestório e absorvem pela superfície do corpo nutrientes do corpo do hospedeiro. Esses são casos de perdas evolutivas, ou seja, não ter sistema digestório é uma condição secundária.

De maneira semelhante, alguns animais possuem endossimbiontes autótrofos e estes fornecem ao hospedeiro grande parte do alimento de que necessitam. No caso dos corais e outros cnidários, por exemplo, zooxantelas (dinoflagelados modificados) fotossintetizantes suprem grande parte da dieta, mas estes animais ainda capturam presas com seus tentáculos e as digerem na cavidade gastrovascular. Já nos poliquetas siboglinídeos, antigo filo Pogonophora, assim como em diversos outros animais de vários filos, que vivem associados

a fontes hidrotermais a grandes profundidades marinhas, bactérias quimiossintetizantes suprem todas as necessidades alimentares do poliqueta e este não apresenta qualquer traço de sistema digestório, nem boca e ânus, exceto por um órgão onde acumula as bactérias. Além dos compostos fornecidos pelas bactérias, incluindo elas próprias, o poliqueta apenas absorve pelo tegumento moléculas orgânicas dissolvidas na água.

Os demais animais possuem uma cavidade digestória, onde há secreção de enzimas digestivas que digerem o alimento, falando-se em **digestão extracelular**. Em alguns metazoários, como cnidários e platelmintos, a digestão é em parte extracelular e em parte intracelular. Além disso, nesses animais o tubo digestivo é **incompleto** (ou de fundo cego); nesses casos o alimento deve entrar e sair pela mesma abertura: a **boca** (Figura 1.2). Na maioria dos animais, entretanto, o tubo digestivo é **completo** e possibilita um fluxo de direção única para o alimento, da boca ao ânus (Figura 1.2).

Já vimos que os animais são **heterótrofos**, ou seja, precisam obter alimentos orgânicos do meio em que vivem. Com base nos hábitos alimentares, os animais podem ser divididos em diferentes categorias. Os **herbívoros** alimentam-se essencialmente de plantas, e os **carnívoros**, de animais herbívoros e de outros carnívoros. Os **onívoros** alimentam-se tanto de plantas como de animais, e os **saprófagos** de matéria orgânica em decomposição, podendo ser encontradas formas especializadas tanto para detritos de origem animal, quanto vegetal.

Para obter seu alimento, os animais utilizam as mais variadas estratégias alimentares. Alguns são capazes de absorver os nutrientes diretamente do meio externo. É o caso de muitos metazoários **parasitas**, que se alimentam de moléculas orgânicas do hospedeiro, que são absorvidas diretamente através da superfície do corpo, ou dos siboglinídeos mencionados anteriormente.

Uma estratégia amplamente utilizada por muitos animais é a **suspensivoria**. Os animais **suspensívoros** captam partículas de alimento em suspensão na

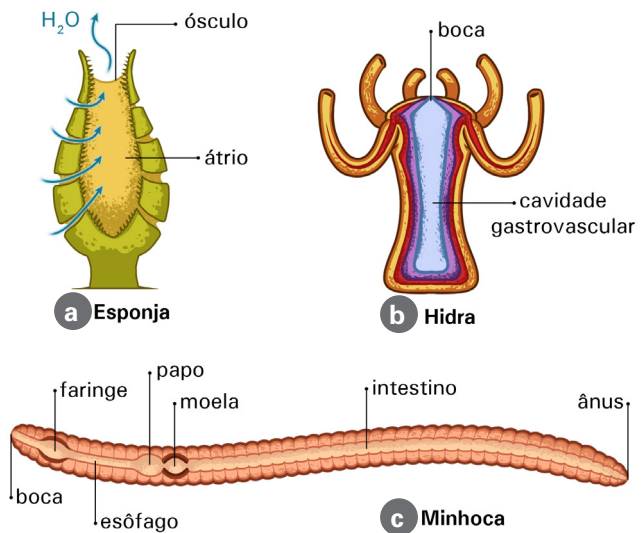


Figura 1.2: Esquema das estruturas relacionadas à digestão em diferentes animais. **a.** Nas esponjas não há cavidade digestória, nem boca ou ânus. **b.** Nos cnidários, há cavidade digestória, a digestão sendo parcialmente extracelular e ocorrendo na cavidade gastrovascular; note que o tubo digestivo é incompleto, não há ânus. **c.** Na minhoca, o tubo digestivo é completo, com boca e ânus. / Fonte: modificado de LOPES, 2008.

água circundante empregando diversos tipos de mecanismos. Esse processo ocorre em animais aquáticos e envolve a movimentação de água pelo corpo e a remoção e incorporação das partículas alimentares presentes nessa corrente. A maioria dos suspensívoros utiliza superfícies ciliadas para produzir as correntes que trazem partículas até a boca. A partir desse mecanismo, esses animais ingerem organismos do plâncton e detritos orgânicos. São exemplos de suspensívoros: muitos poliquetas e crustáceos, a maioria dos moluscos bivalves e alguns gastrópodes.

Outra estratégia alimentar importante é a **depositívoria**. Os **comedores de depósito** obtêm nutrientes a partir dos depósitos de matéria orgânica detrítica (i.e., detrito) que se acumulam no substrato. Eles fazem isso pela ingestão direta do sedimento ou utilizando apêndices para coletar à distância os depósitos do substrato. São exemplos de comedores de depósito: as minhocas, muitos poliquetas, alguns bivalves e gastrópodes.

1.4 Reprodução

Nos metazoários pode haver reprodução sexuada ou assexuada. A **reprodução assexuada** é o processo pelo qual um organismo produz cópias geneticamente idênticas de si mesmo (**clones**). Dentre as principais formas de reprodução assexuada nos animais estão o brotamento e a fragmentação.

No **brotamento** (Figura 1.3) há uma divisão desigual do organismo, formando um broto, que nada mais é que uma miniatura completa do progenitor. O broto eventualmente se separa do progenitor, produzindo um novo indivíduo, mas há casos em que por vários processos de brotamento, de um indivíduo inicial surge uma colônia, com muitos indivíduos unidos. O brotamento é comum em diversos grupos animais, especialmente cnidários.

Na **fragmentação**, o progenitor fragmenta-se em duas ou mais partes e cada fragmento regenera-se, tornando-se um adulto completo (Figura 1.3).

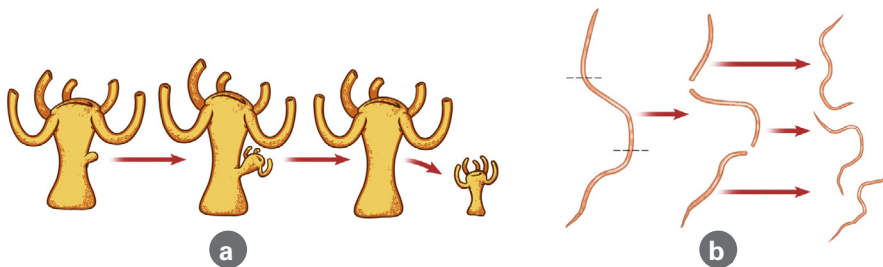


Figura 1.3: Exemplos de reprodução assexuada em metazoários. **a.** Brotamento em *Hydra* (um cnidário), produzindo um novo indivíduo. **b.** Fragmentação em um invertebrado vermiforme, produzindo três novos indivíduos a partir da regeneração dos fragmentos. / Fonte: modificado de BRUSCA; BRUSCA, 2007.

A **reprodução sexuada** é o processo pelo qual há produção de células germinativas, isto é, gametas (óvulos e espermatozoides). Em geral, esse processo envolve dois indivíduos distintos (sexos separados), cujos gametas se combinam na fecundação formando um zigoto, o qual se desenvolve em um novo indivíduo, que possui um novo genótipo, diferente daqueles dos progenitores. Embora mais raros, há casos em que a reprodução sexuada envolve apenas um indivíduo, como no hermafroditismo e na partenogênese.

Quando um animal apresenta sexos separados (machos e fêmeas), dizemos que ele é **dioico**. Quando apresenta tanto o sistema reprodutor feminino quanto o masculino é chamado **hermafrodita, monóico** ou **gonocórico**.

O sistema reprodutor produz os gametas, sendo que o sistema reprodutor feminino produz óvulos e o masculino, espermatozoides. Em geral, **espermatozoides** são células móveis muito menores do que os óvulos e apresentam formato hidrodinâmico, com um longo flagelo empregado na propulsão. Os óvulos, por sua vez, são células grandes e sem mobilidade, geralmente polarizadas ao longo de um eixo chamado **animal-vegetal** (Figura 1.4). Seu tamanho maior deve-se ao acúmulo de **vitelo** empregado como fonte de nutrientes durante o desenvolvimento do embrião. A quantidade e localização do vitelo são bastante variáveis dentre os grupos de animais e influenciam diversos aspectos do desenvolvimento embrionário. Dentre os tipos mais comuns de óvulos com vitelo temos os isolécitos, telolécitos e centrolécitos. O óvulo **isolécito** (ou **oligolécito**) (Figura 1.4a) possui pouco vitelo distribuído de forma praticamente uniforme pelo citoplasma. Os óvulos **telolécitos** (Figura 1.4b) são caracteristicamente grandes e com grande quantidade de vitelo concentrada no polo vegetal; há nítida separação entre este último e a região denominada cicatrícula (polo animal), que contém o núcleo. No óvulo **centrolécito** (Figura 1.4c), o vitelo está concentrado no centro da célula. Há ainda os óvulos dos mamíferos placentários, que perderam praticamente todo o vitelo, sendo chamados de **alécitos**.

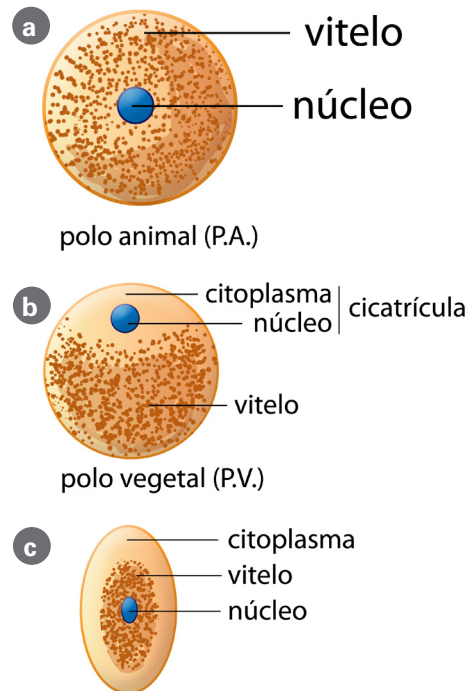


Figura 1.4: Esquema dos principais tipos de óvulos dos animais. a. Óvulo isolécito. b. Óvulo telolécito. c. Óvulo centrolécito. / Fonte: modificado de LOPES, 2008.

Nos animais com sexos separados, a fecundação envolve óvulo produzido pela fêmea e espermatozóide produzido pelo macho, falando-se em **fecundação cruzada**. Nos hermafroditas, pode ocorrer **autofecundação**, isto é, a fecundação do óvulo pelo espermatozóide do mesmo organismo. Entretanto, a autofecundação é comumente evitada a partir de uma série de mecanismos. Assim, mesmo sendo hermafrodita, a autofecundação pode não ocorrer. Na maioria dos casos, há troca de gametas entre indivíduos hermafroditas da mesma espécie, falando-se em **fecundação cruzada mútua**: os óvulos de um indivíduo são fecundados pelos espermatozoides de outro organismo coespecífico e vice-versa.

A reprodução sexuada envolve a produção de células germinativas por **meiose**, reduzindo o número de cromossomos para o número **haploide** nos gametas, o número **diploide** sendo restaurado posteriormente na fecundação (**Figura 1.5**). A união desses gametas forma então o **zigoto** e recompõe o número de cromossomos típico da espécie. Dessa forma, o zigoto é geneticamente diferente dos genitores: metade dos cromossomos é proveniente de um genitor e a outra metade do outro genitor.

A **fecundação** pode ser **externa**, quando ocorre externamente no meio circundante (fora do corpo do organismo), ou **interna**, quando ocorre internamente ao corpo do indivíduo que produz os óvulos. No caso da fecundação externa, em geral temos maior produção de gametas, o que aumenta a chance do encontro entre eles no meio circundante; há portanto maior custo energético nessa estratégia reprodutiva. Já no caso da fecundação interna, a produção de gametas é menor, reduzindo o custo energético, embora espécies com menor número de descendentes geralmente invistam energia no cuidado com a prole.

Uma alternativa às estratégias vistas acima é a **partenogênese**, na qual um óvulo não-fecundado desenvolve-se em um indivíduo adulto viável. A partenogênese ocorre em uma série de grupos de animais, incluindo alguns insetos, crustáceos, gastrópodes e nematódeos.

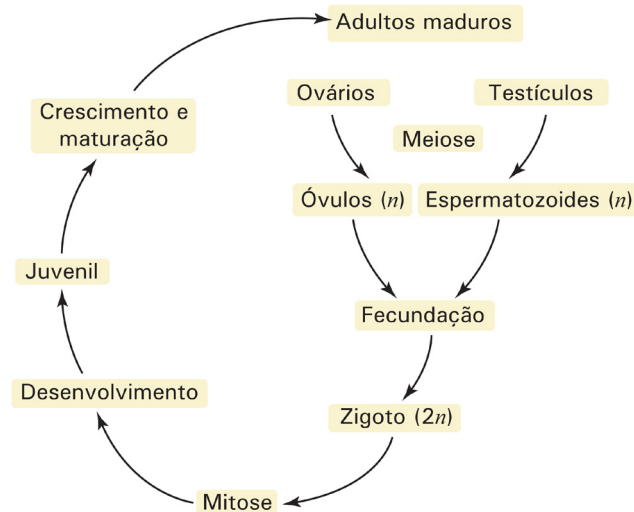


Figura 1.5: Esquema ilustrando o ciclo de vida generalizado dos metazoários que se reproduzem sexualmente. / Fonte: modificado de BRUSCA; BRUSCA, 2007.

Após o desenvolvimento embrionário, alguns animais apresentam o que chamamos **desenvolvimento direto**, isto é, não passam por um estágio de larva no ciclo de vida. Há, entretanto, muitos metazoários que apresentam um ou mais **estágios larvais** em seu ciclo de vida; nesses casos temos **desenvolvimento indireto**. As **larvas** diferem dos adultos na morfologia, hábitos alimentares, modo de vida e pela ausência de gônadas diferenciadas.

1.5 Planos corpóreos e simetria

A estrutura do corpo de um animal e o arranjo e integração de seus sistemas de órgãos influenciam diretamente o modo como o organismo interage com o meio em que vive; essas características definem o que chamamos de **plano corpóreo** de um animal. Os planos corpóreos dos metazoários são extremamente variados e definidos por uma série de características, entre elas: grau de organização (veja acima em “Multicelularidade e graus de organização”); simetria do corpo; número de folhetos germinativos embrionários; número e estrutura das cavidades corpóreas; presença de segmentação ou metameria.

A **simetria** refere-se à divisão imaginária do corpo de um organismo em imagens especulares (**Figura 1.6**). Por exemplo, na **simetria esférica** qualquer plano que passe através de centro de um organismo divide seu corpo em metades especulares. Este tipo de simetria é rara entre os animais, mas comum entre alguns unicelulares eucariontes. A **simetria radial** é aquela em que o organismo pode ser dividido em metades especulares por mais de dois planos que passam através de seu eixo longitudinal (**Figura 1.6**). Nesses casos, a forma do corpo é geralmente tubular ou em forma de vaso (vasiforme), com uma abertura na extremidade do eixo longitudinal. No caso de animais como os cnidários, essa abertura é a boca e denominamos essa região de superfície **oral**, e a região oposta a essa de **aboral**. Por exemplo, em formas sésseis, a região que permanece fixa ao substrato é a aboral. São exemplos de animais com simetria radial os cnidários. Esses animais interagem com o meio em todas as direções.

A **simetria bilateral** é observada nos animais que podem ser divididos em duas metades especulares ao longo de um plano sagital: as metades direita e esquerda (**Figura 1.6**).

O tipo de simetria pode mudar ao longo do desenvolvimento do indivíduo. É o que ocorre com os animais do filo dos equinodermos (ouriço-do-mar, estrela-do-mar) que possuem simetria bilateral na fase larval, mas simetria radial em cinco raios (pentarradial) na fase adulta. Quando isso ocorre, o que define parentesco com os demais animais, é o tipo de simetria da larva que reflete a condição primária no grupo. A simetria do adulto nesses casos é considerada secundária. Outros exemplos de adultos que reverteram para a simetria radial são comumente observados em metazoários, principalmente entre os animais suspensívoros.

O surgimento da simetria bilateral é considerada uma grande inovação na evolução dos metazoários, pois está intimamente associada ao movimento direcional (movimento para a frente). Os metazoários bilaterais formam um grupo monofilético denominado **Bilateria**.

A simetria bilateral está frequentemente associada à cefalização, isto é, à diferenciação de uma região cefálica ou cabeça. Essa diferenciação, que compreende a concentração de tecido nervoso e órgãos sensoriais na cabeça, confere uma série de vantagens a esses metazoários. Por exemplo, os animais bilaterais movem-se com a cabeça em direção anterior (para a frente); essa posição dos órgãos sensoriais é, portanto, eficiente para sentir o ambiente e responder aos seus diversos estímulos.

Em um animal bilateralmente simétrico, há as regiões **anterior**, **posterior**, **dorsal** e **ventral** (Figura 1.6). O **plano frontal** divide o corpo de um animal bilateral em metades dorsal e ventral, e o **sagital** nas porções direita e esquerda (Figura 1.6). O plano transversal passa através dos eixos dorsoventral e direito-esquerdo em ângulos retos aos planos sagital e frontal, dividindo o animal em porções anterior e posterior (Figura 1.6).

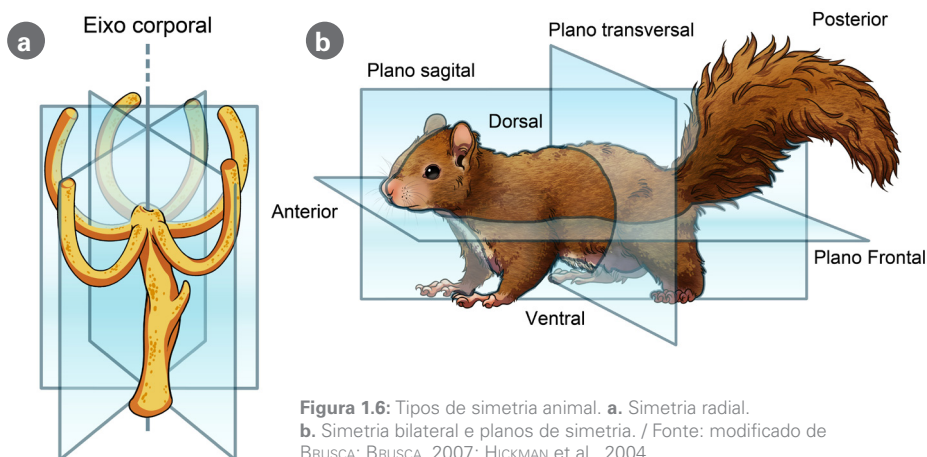


Figura 1.6: Tipos de simetria animal. **a.** Simetria radial. **b.** Simetria bilateral e planos de simetria. / Fonte: modificado de BRUSCA; BRUSCA, 2007; HICKMAN et al., 2004.

1.6 Padrões de desenvolvimento, folhetos germinativos e cavidades do corpo

Há grande diversidade de padrões de desenvolvimento embrionário entre os metazóários, cada um deles sendo influenciado, em parte, pelo tipo de ovo (veja acima em “Reprodução”). Em todos esses padrões observamos inicialmente um processo denominado **clivagem** ou **segmentação**. A clivagem compreende as divisões celulares iniciais de um zigoto; as células resultantes são denominadas **blastômeros** (Figura 1.7). Ao final desse processo, temos a formação da **mórula**, que é um maciço de células (Figura 1.7). Subsequentemente, forma-se a **blástula**, que geralmente contém uma cavidade preenchida por líquido, a **blastocèle** (Figura 1.7).

A quantidade e localização do vitelo determinam diferentes padrões de clivagem. Por exemplo, ovos isolécitos e alécitos sofrem **clivagem holoblástica** (Figura 1.7), na qual os planos de divisão atravessam completamente a célula. Nos ovos telolécitos, geralmente ocorre **clivagem meroblástica** (Figura 1.7), na qual os planos de clivagem não atravessam totalmente a célula devido à grande quantidade de vitelo concentrada no polo vegetal. Na blástula resultante da clivagem de ovos telolécitos, em geral não observamos uma blastocèle típica, pois a cavidade formada não é completamente delimitada por blastômeros (Figura 1.7). Essa cavidade, denominada **cavidade subgerminal**, é delimitada em parte pelos blastômeros e em parte pelo vitelo, sendo também preenchida por líquido (Figura 1.7). Em geral, a clivagem de ovos telolécitos origina uma blástula um tanto diferente, denominada **discoblástula** (Figura 1.7).

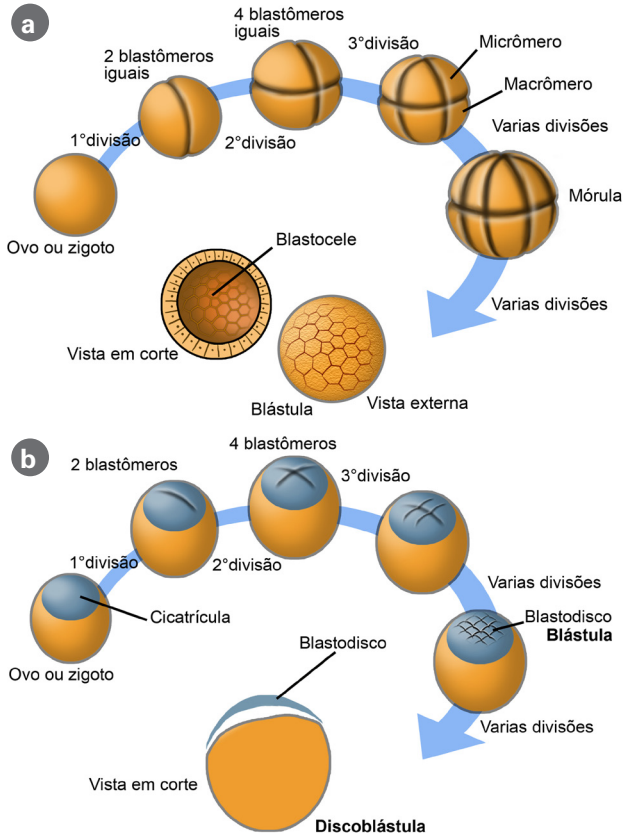


Figura 1.7: Tipos de clivagem em embriões em desenvolvimento. a. clivagem holoblástica. b. Clivagem meroblástica. / Fonte: modificado de Lopes, 2008.

Como os demais metazoários, as esponjas desenvolvem-se a partir de um zigoto até um estágio de blástula. Como vimos, a blástula típica é uma estrutura esférica composta por uma camada de células circundando uma cavidade preenchida por líquido, a blastocele. No caso das esponjas, há diferentes tipos de blástula, inclusive sem cavidades. As larvas de esponjas correspondem à essa fase do desenvolvimento embrionário. O processo de formação do adulto varia muito nos diferentes tipos de blástula em esponjas, mas há um padrão geral em que, após a formação da blástula, ocorre uma reorganização das células para formação do animal adulto, não havendo formação de tubo digestivo ou de folhetos germinativos.

Com exceção das esponjas, nos demais metazoários, após a formação da blástula, ocorre um complexo processo, denominado **gastrulação** (Figura 1.8), que origina o tubo digestivo e os folhetos germinativos. Existem diversos tipos de gastrulação, mas neste momento apresentaremos apenas um deles. Na **gastrulação por invaginação** (Figura 1.8), uma depressão é formada no polo vegetal, originando um novo espaço, o **intestino primitivo** ou **arquênteron** (Figura 1.8). A abertura que comunica o arquenteron com o meio externo é denominada **blastóporo** (Figura 1.8). O blastóporo pode originar a boca e/ou o ânus do adulto. O revestimento do tubo digestivo é chamado **endoderma**, e a camada externa de células que reveste a blastocele, o **ectoderma** (Figura 1.8). Metazoários como as águas-vivas (filo Cnidaria) desenvolvem-se a partir desses dois **folhetos germinativos** e são, por essa razão, denominados **diblásticos**. Em geral, esses animais apresentam simetria radial na fase larval e geralmente mantêm esse tipo de simetria na fase adulta.

A maioria dos animais, no entanto, é **triblástica**: além de ectoderma e endoderma, eles possuem uma terceira camada de folhetos germinativos, o **mesoderma**, que fica entre as duas camadas já mencionadas. Esses animais apresentam simetria primária bilateral. Como já comentado, a simetria do adulto pode ser igual ou diferente da simetria da larva ou embrião, mas é a simetria primária

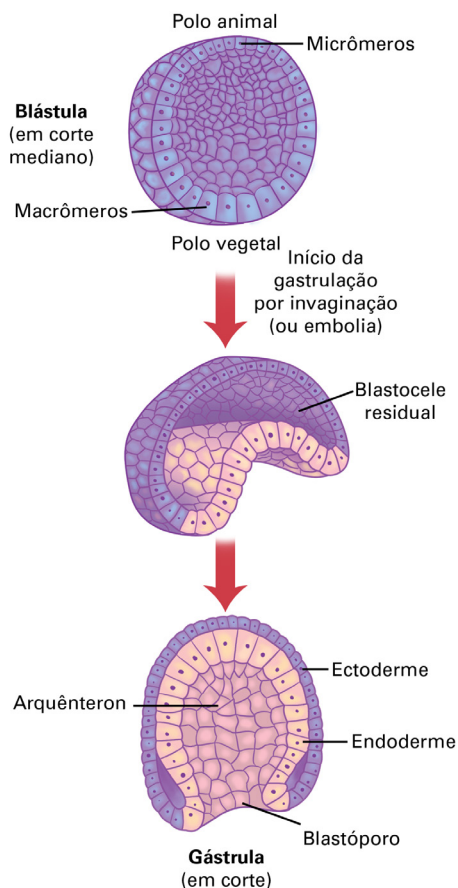


Figura 1.8: Gastrulação por invaginação. / Fonte: modificado de LOPES, 2008.

a importante no estabelecimento de filogenias. Todos os bilatérios possuem simetria primária bilateral, mas há casos de simetria radial secundária, como nas estrelas-do-mar.

Nos animais triblásticos, a origem do blastóporo no adulto define dois grandes agrupamentos: **protostômios** e **deuterostômios**. Nos protostômios, o blastóporo pode dar origem à boca e/ou ao ânus. Nos casos em que o blastóporo origina tanto a boca quanto o ânus, ele forma primeiramente uma fenda longitudinal e há fusão das bordas da fenda na região mediana, deixando um orifício em cada extremidade: um deles origina a boca e o outro, o ânus. Nos deuterostômios, o blastóporo dá origem ao ânus, nunca à boca.

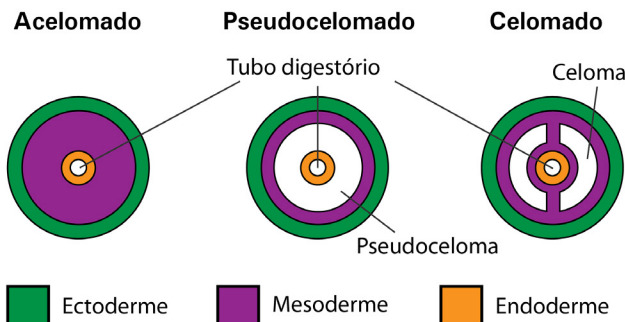
Embora as células que formam o mesoderma sejam derivadas do endoderma, existem duas formas básicas pelas quais o mesoderma pode ser formado. Nos animais protostômios, o mesoderma forma-se a partir de células endodérmicas localizadas próximas ao blastóporo, que migram para dentro da blastocele. Nos deuterostômios, o mesoderma surge, em geral, do teto do arquênteron.

Dentre os animais triblásticos protostômios, há três planos corpóreos distintos possíveis: acelomado, pseudocelomado e celomado. Já os deuterostômios são todos celomados. Esses termos referem-se à presença e tipo de cavidade corpórea. Cabe aqui uma breve discussão sobre o que é uma cavidade corpórea. Todos os animais, com exceção das esponjas, possuem um tubo digestivo, que forma uma cavidade dentro do corpo. Entretanto, quando falamos em “cavidades corpóreas”, estamos nos referindo a outros tipos de cavidades: o **pseudoceloma** (ou **blastoceloma**) e o **celoma**. Tratam-se de cavidades geralmente preenchidas por líquido e que, por isso, têm capacidade de amortecer forças exercidas sobre o corpo, além de atuarem, em certos casos, como **esqueleto hidrostático**, importante na sustentação e locomoção do animal.

No plano **acelomado**, as células do mesoderma preenchem a blastocele e o tubo digestivo permanece como a única cavidade no corpo (**Figura 1.9**). No adulto, a região compreendida entre a epiderme (de origem ectodérmica) e o tubo digestivo (de origem endodérmica) é preenchida por um tecido denominado **parênquima**. Platemintos são animais acelomados.

No plano **pseudocelomado** (ou **blastocelomado**), as células do mesoderma foram a periferia da blastocele, resultando em uma cavidade adicional: a blastocele persistente (**Figura 1.9**). Essa blastocele é por vezes denominada **pseudoceloma**, que significa “falso celoma”; isso se deve ao fato do mesoderma não circundar completamente a cavidade, como é o caso do plano celomado “verdadeiro” (veja abaixo). Entretanto, este termo não descreve adequadamente essa cavidade, que é funcional e preenchida por líquido. Muitos autores têm utilizado o termo **blastoceloma**, por se tratar de uma cavidade derivada da blastocele embrionária. Nematódeos são exemplos de animais pseudocelomados.

O plano corpóreo **celomado** (Figura 1.9) pode se desenvolver a partir de dois processos distintos: esquizocelia ou enterocelia. Na **esquizocelia**, as células mesodérmicas dividem-se formando um maciço celular na blastocele, na forma de uma faixa de tecido em redor do tubo digestivo. Subseqüentemente, um espaço abre-se dentro da dessa faixa de mesoderma (Figura 1.10); esse espaço é o celoma (ou cavidade celomática). Na **enterocelia**, as células mesodérmicas originadas do teto do intestino primitivo crescem e projetam-se como bolsas, que se expandem para dentro da blastocele (Figura 1.10). À medida que essas bolsas expandem-se em direção à periferia da blastocele, elas formam um espaço que origina o celoma. O celoma é, assim, uma cavidade completamente delimitada por mesoderma. Ambos os celomas (esquizocélico e enterocélico) são funcionalmente equivalentes, mas o esquizocélico é típico de animais protostômios, e o enterocélico, de deuterostômios (Figuras 1.10 e 1.11).



Esquema simplificado de cortes transversais ao corpo de animais acelomados, pseudocelomados e celomados. (cores fantasia)

Figura 1.9: Seções transversais de animais acelomados, pseudocelomados e celomados. / Fonte: modificado de LOPES, 2008.

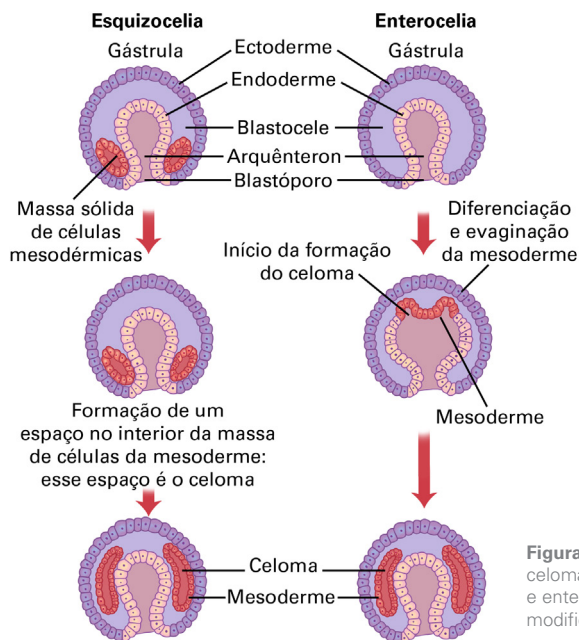


Figura 1.10: Formação de celoma por esquizocelia e enterocelia / Fonte: modificado de LOPES, 2008.

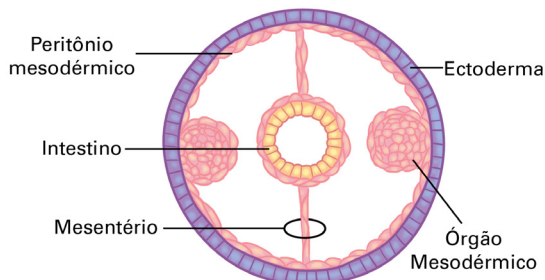


Figura 1.11: Esquema detalhado do plano corpóreo celomado (ou eucelomado). / Fonte: modificado de HICKMAN et. al., 2004.

Os animais **triblásticos** exibem diversos padrões de desenvolvimento para formar a blástula a partir de um zigoto. Os padrões mais comuns são as clivagens espiral e radial (**Figura 1.12**).

A **clivagem espiral** ocorre na generalidade dos protostômios. Durante as divisões celulares, os blastômeros organizam-se de modo espiral uns em relação aos outros (**Figura 1.12**). Além disso, cada blastômero tem destino definido desde o início de sua formação, falando-se em clivagem **determinada** ou **em mosaico**. Dependendo do táxon, o plano corpóreo desses animais pode ser acelomado, pseudocelomado (blastocelomado) ou celomado; quando presente, o celoma é geralmente formado por esquizocelia. Esses animais estão representados pelos platelmintos, nematódeos, moluscos, anelídeos e artrópodes.

A **clivagem radial** ocorre na generalidade dos deuterostômios, representados pelos equinodermos (p.ex., ouriços-do-mar) e os cordados. Nesse tipo de clivagem, os blastômeros não se dispõem em espiral no embrião (**Figura 1.12**). Além disso, o celoma forma-se por enterocelia e a clivagem é **reguladora** ou **indeterminada**. Isso significa que os embriões com clivagem radial podem perder uma ou várias de suas células (até o estágio de blástula) e ainda assim originar um indivíduo completo.

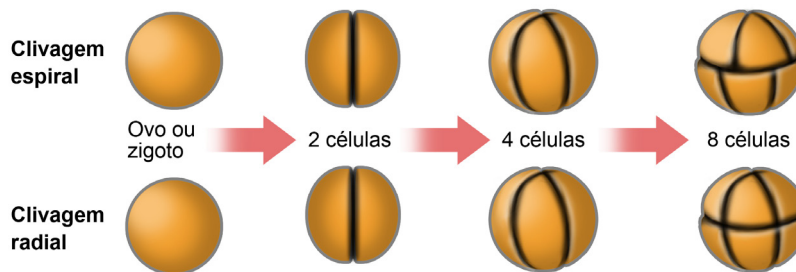


Figura 1.12: Representação esquemática das estágios iniciais da segmentação do ovo segundo o padrão espiral (esquerda) e radial (direita). Compare ambos os estágios de oito células e note o posicionamento distinto dos blastômeros. / Fonte: modificado de LOPES, 2008.

Após a gastrulação, ocorre a **organogênese**, na qual os folhetos germinativos originam os tecidos do corpo dos animais. Como já discutido anteriormente, um tecido é um conjunto de células especializado no desempenho de uma função comum. Durante o desenvolvimento embrionário, os folhetos germinativos diferenciam-se em quatro tipos básicos de tecidos: **epitelial, conjuntivo, muscular e nervoso**.

1.7 Metameria

Metameria, também denominada **segmentação**, é a repetição seriada de segmentos corpóreos semelhantes ao longo do eixo longitudinal do corpo de um animal. Em minhocas e outros anelídeos, a metameria é claramente visível, pois a organização em segmentos inclui estruturas externas e internas de vários sistemas. Por exemplo, externamente observamos repetição seriada de cerdas de locomoção e, internamente, do celoma, de músculos e de gânglios nervosos. Já alguns órgãos (p.ex., reprodutivos) podem estar repetidos em apenas alguns segmentos. Cada segmento de um animal segmentado (ou metamerizado) é denominado **metâmero**.

A segmentação confere maior mobilidade ao corpo, pois blocos musculares repetidos podem se contrair de forma independente em cada metâmero, propiciando maior variedade de movimentos. Além disso, a metameria permite maior complexidade estrutural e funcional, pois estruturas repetidas podem se especializar na execução de diferentes funções. A importância e o potencial da segmentação podem ser constatados no filo Arthropoda, o maior grupo de metazoários, que será abordado em outra aula. Além dos filos Annelida e Arthropoda, a segmentação ocorre em Chordata.



Agora é a sua vez...

Acesse o Ambiente Virtual de Aprendizagem e realize a atividade proposta.

1.8 Evolução dos metazoários

Além da **multicelularidade** e do desenvolvimento embrionário passando por fase de **blástula**, outras características são compartilhadas pelos animais: alguns tipos de **junções celulares** que conferem coesão ao epitélio e que podem atuar como isolantes ou vedantes do meio interno, presença de **colágeno** e presença de **espermatozoides**.

Existem atualmente diversas hipóteses acerca das relações filogenéticas dos animais. Neste texto apresentamos, de forma resumida, algumas das principais hipóteses sobre a evolução de **Metazoa**. As relações basais desse grupo são ainda objeto de debate, mas em geral aceita-se que

as esponjas (filo **Porifera**) posicionam-se na base da filogenia de Animalia, compondo o grupoirmão do restante dos animais (**Figura 1.13**). É importante ressaltar que há ainda debate sobre se as esponjas compõem um grupo monofilético. Nessa hipótese, os demais metazoários são formados pelos filios **Placozoa**, que compreende organismos minúsculos e superficialmente semelhantes a amebas, e **Eumetazoa**, todos os demais animais (**Figura 1.13**). Uma das sinapomorfias aceitas para o clado “Placozoa + Eumetazoa” é a digestão extracorpórea ou extracelular (lembre-se de que as esponjas realizam digestão exclusivamente intracelular).

Uma sinapomorfia amplamente aceita para Eumetazoa é a presença de pelo menos dois folhetos germinativos embrionários (ectoderma e endoderma). Em Eumetazoa, **Cnidaria** é o grupo mais basal e irmão dos **animais triblásticos** (**Figura 1.14**), cuja sinapomorfia é a presença de três folhetos germinativos (ecto-, endo- e mesoderma). Dentro do clado dos triblásticos, **Ctenophora** (animais gelatinosos marinhos semelhantes às águas vivas) forma o grupo-irmão dos **Bilateria** (**Figura 1.14**), cujas sinapomorfias principais são a simetria bilateral e a cefalização. Cnidaria e Ctenophora eram antigamente colocados na Filo Coelenterata (celenterados) o que não é mais aceito por não formarem um grupo monofilético, como deixa claro a filogenia da **Figura 1.14**.

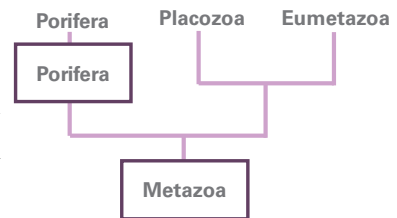


Figura 1.13: Filogenia basal dos Metazoa. / Fonte: modificado de RUPPERT; FOX; BARNES, 2005.

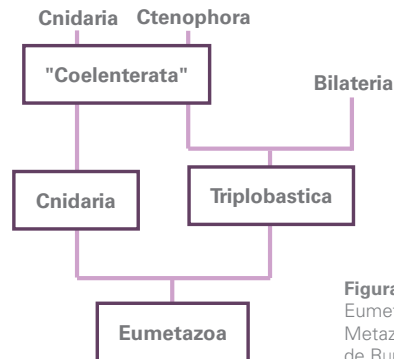


Figura 1.14: Filogenia dos Eumetazoa / basal dos Metazoa. / Fonte: modificado de RUPPERT; FOX; BARNES, 2005.

Para Bilateria, temos duas hipóteses principais concorrentes, uma delas mais tradicional (**Figura 1.15**) e outra mais recente (**Figura 1.16**).

Em linhas gerais, a hipótese tradicional divide os Bilateria em **Lophodeuterostomia** e **Protostomia** (protostômios).

Os Lophodeuterostomia são divididos em **Lophophorata** (lofoforados) e **Deuterostomia** (deuterostômios). Lophophorata é composto por três filões de animais que apresentam um **lofóforo**, um conjunto de tentáculos especializados situados ao redor da boca e responsáveis pela filtração do alimento. **Deuterostomia** inclui os equinodermos (p.ex., ouriços-do-mar) e os cordados.

Protostomia compreende Spiralia e Cycloneuralia. **Spiralia** reúne vários grupos de metazoários que apresentam clivagem espiral, como platelmintos, moluscos, anelídeos e artrópodes. **Cycloneuralia** inclui os nematódeos, entre outros grupos, que possuem um anel nervoso ao redor da faringe, daí o nome do grupo.

Dos filões de Bilateria indicados nos terminais desse cladograma, estudaremos apenas oito, indicados na **Figura 1.15** por um asterisco.

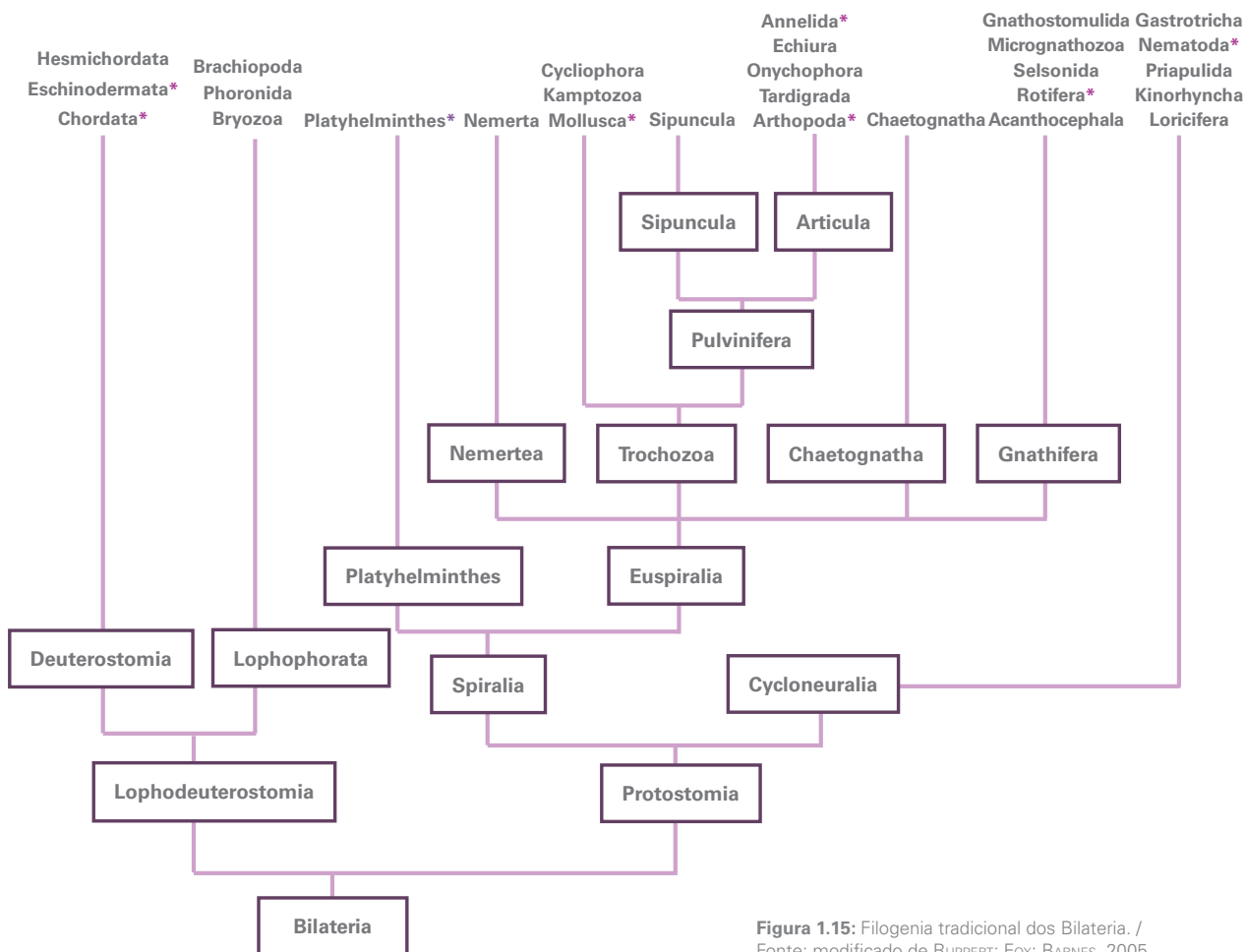


Figura 1.15: Filogenia tradicional dos Bilateria. /
Fonte: modificado de RUPPERT; FOX; BARNES, 2005.

A proposta mais recente, baseada principalmente em dados moleculares, divide os bilaterios em Deuterostomia e Protostomia e considera dentro de Protostomia os lofoforados, antes colocados com os deuterostômios.

Os protostômios são divididos nessa nova proposta em dois grandes clados: Lophotrochozoa e Ecdysozoa (Figura 1.16).

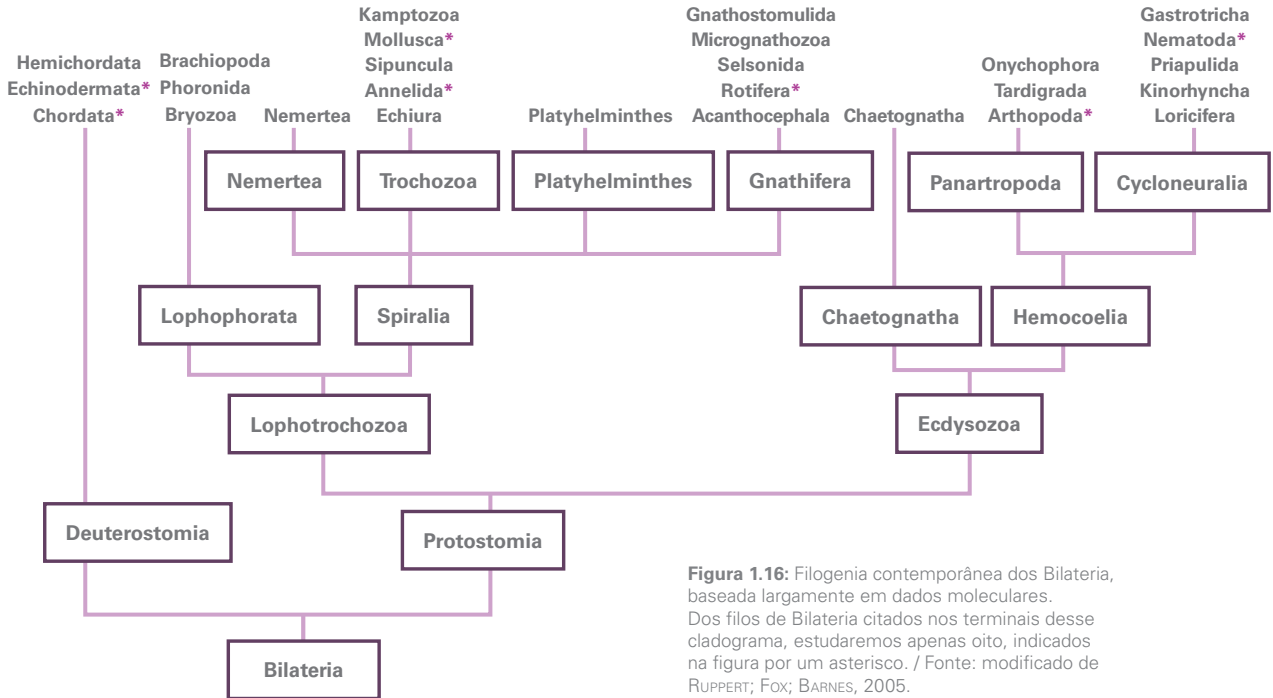


Figura 1.16: Filogenia contemporânea dos Bilateria, baseada largamente em dados moleculares. Dos filões de Bilateria citados nos terminais desse cladograma, estudaremos apenas oito, indicados na figura por um asterisco. / Fonte: modificado de RUPPERT; FOX; BARNES, 2005.

Lophotrochozoa compreende Lophophorata e vários filões animais que apresentam clivagem espiral; muitos deles possuem uma larva denominada **trocófora**. **Ecdysozoa** compreende os metazoários que sofrem muda ou **ecdise** em alguma fase de seu ciclo de vida (p.ex., artrópodes e nematódeos). Essa hipótese separa os **animais segmentados** em grupos distintos; por exemplo, compare a posição de **Annelida** e **Panarthropoda** (Onychophora + Tardigrada + Arthropoda) em ambas filogenias. Na filogenia tradicional, esses grupos estão reunidos em **Articulata** (Figura 1.15); segundo essa hipótese, a **segmentação** teria surgido apenas uma vez na evolução de Protostomia (no ramo de Articulata). Na filogenia concorrente (Figura 1.16), Annelida pertence a Lophotrochozoa, e Panarthropoda a Ecdysozoa, ou seja, segundo essa hipótese a segmentação teria surgido pelo menos duas vezes independentemente na evolução dos protostômios (veja também a Figura 1.17).

Considerando que a cada dia a hipótese representada na **Figura 1.16** vem ganhando força, vamos adotá-la nessa disciplina, fazendo uma adaptação de modo a representar apenas os filos que estudaremos.

Na **Figura 1.17** apresentamos a hipótese filogenética que vamos adotar nessa disciplina, considerando apenas os filos que estudaremos.

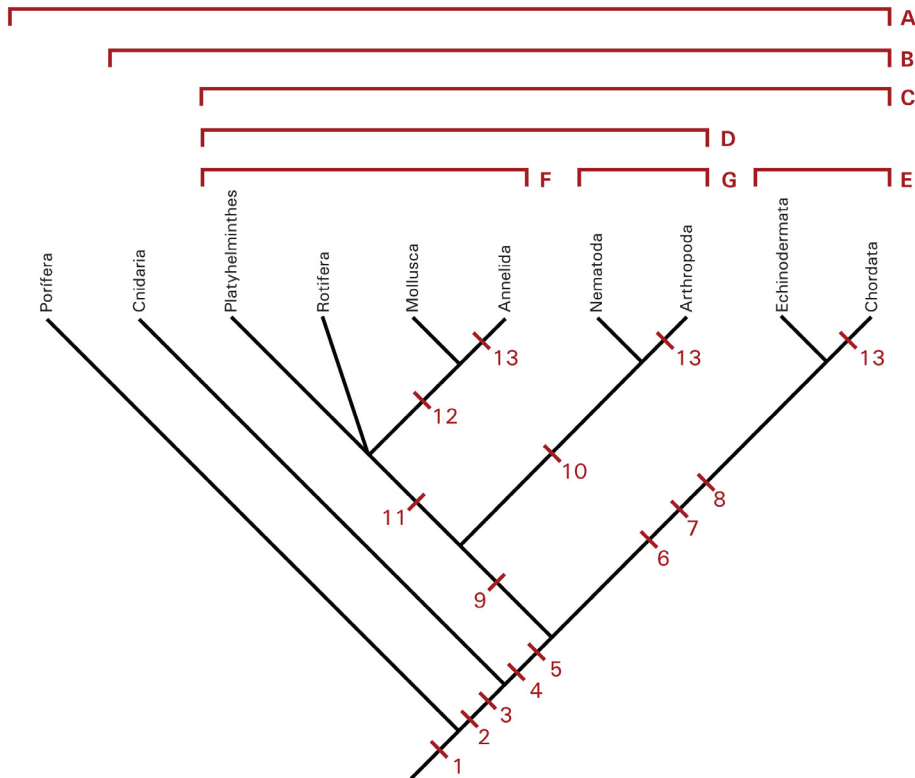


Figura 1.17: Filogenia dos animais adaptada de modo a considerar apenas os filos que serão estudados na presente disciplina. **Sinapomorfias:** 1. multicelularidade, 2. gastrulação, 3. tecidos verdadeiros, 4. três folhetos germinativos, 5. simetria primária bilateral, 6. clivagem radial, 7. enterocelia, 8. blastóporo origina o ânus, 9. blastóporo origina a boca e/ou ânus, 10. ecdise (esqueleto que sofre muda), 11. clivagem espiral, 12. larva trocófora, 13. metameria. **Clados:** A: Metazoa, B: Eumetazoa, C: Bilateria, D: Protostomia, E: Deuterostomia, F: Lophotrochozoa, e G: Ecdysozoa.



Agora é a sua vez...

Acesse o Ambiente Virtual de Aprendizagem e realize a atividade proposta.

Nas aulas seguintes, analisaremos esses dez filos. Sugerimos àqueles que queiram conhecer um pouco dos demais filos que consultem a bibliografia indicada ao final deste texto. Apesar de alguns deles serem considerados grupos menores de Metazoa, muitos têm importância econômica, potencial de aplicação bioquímica e/ou contribuem para a manutenção de um ecossistema diverso e em equilíbrio.

1.9 Conclusão

Nesta aula introduzimos, de forma bastante resumida, as características gerais dos animais, organismos pertencentes ao filo Animalia ou Metazoa. Animais são multicelulares e suas células podem estar associadas para formar tecidos. Os tecidos, por sua vez, podem estar organizados em unidades funcionais maiores (órgãos) e órgãos podem estar associados formando sistemas.

Vimos que todo animal possui um plano corpóreo básico que pode ser descrito com base na simetria do corpo, no grau de organização, no número de folhetos germinativos embrionários e na presença e tipo de cavidades corpóreas. Discutimos também que as esponjas não desenvolvem folhetos germinativos, não possuindo, portanto, tecidos verdadeiros. Já os cnidários são diblásticos, apresentando endoderma e ectoderma. A maioria dos animais, no entanto, é triblástica, apresentando um folheto germinativo adicional: o mesoderma. Os triblásticos estão divididos em deuterostômios e protostômios de acordo com características do desenvolvimento embrionário, como o destino do blastóporo.

Além disso, vimos que, com exceção das esponjas, cuja digestão é intracelular, todos os metazoários possuem uma cavidade de tubo digestivo (onde ocorre digestão extracelular). Com relação ao tipo e presença de cavidades corpóreas, os triblásticos podem ser acelomados, pseudocelomados ou celomados, sendo que o celoma pode ser formado por esquizocelia ou enterocelia.

Discutimos que muitas das relações de parentesco dentre os Metazoa são ainda objeto de debate na Zoologia e tentamos resumir as principais hipóteses correntes sobre as relações filogenéticas dos animais. Com base no exposto nesta aula, fica clara a importância e necessidade de mais estudos na área de Zoologia, o ramo da Ciência que estuda os animais.

Referências

- BARNES, R. S. K. et al. **Os invertebrados**: Uma síntese. São Paulo: Atheneu, 2008.
- BRUSCA, R. C.; BRUSCA, G.J. **Invertebrados**. 2. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2007.
- FEHLING, J.; STOECKER, D.; BALDAUF, S. L. Photosynthesis and the Eukaryote Tree of Life. In: FALKOWSKI, P. G.; KNOLL, A. H. (Eds). **The evolution of primary producers in the Sea**. New York: Elsevier, 2007.
- HICKMAN, C. P.; ROBERTS, L. S.; LARSON, A. **Princípios integrados de Zoologia**. 11. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2004.
- LOPES, S. G. B. C. **Bio**. São Paulo: Saraiva, 2008.
- RUPPERT, E.E.; FOX, R.S.; BARNES, R.D. **Zoologia dos Invertebrados**. 7. ed. São Paulo: Roca, 2005.
- SADAVA, D. et al. **Vida**: A Ciência da Biologia. v. 2. Porto Alegre: Artmed, 2009.

Glossário

Opistocontes: do grego *opisto* = posterior; *konte* = flagelo.

Zoologia: *zoo* = animal; *logia* = estudo.