

PRINCIPAIS FASES DO DESENVOLVIMENTO EMBRIONÁRIO DE ORGANISMOS METAZOÁRIOS

META

Apresentar as principais fases do desenvolvimento de organismos multicelulares, desde a fecundação até o estabelecimento de tecidos internos e externos.

OBJETIVOS

Ao final desta aula, o aluno deverá:

Compreender as principais fases do desenvolvimento e a importância da organização de células da região interna do organismo, conseqüentemente, compreender o aparecimento dos primeiros tecidos (folhetos germinativos).

PRÉ-REQUISITO

Conhecimento básico de Biologia Celular e genética.

INTRODUÇÃO

A maioria dos animais se reproduz sexualmente; em geral, o estágio diplóide domina o ciclo de vida. Na maioria das espécies, um pequeno espermatozóide flagelado fertiliza um grande óvulo imóvel, formando um zigoto diplóide. O zigoto então sofre clivagem, uma sucessão de divisões celulares mitóticas, sem crescimento celular entre os ciclos de divisão. Alguns animais, incluindo os humanos, se desenvolvem diretamente em adultos, passando por estágios transitórios de maturação, mas o ciclo de vida de muitos animais também inclui pelo menos um estágio larval. É importante que saibamos que todos os processos que iremos estudar neste capítulo, estão diretamente ligados ao histórico evolutivo de vida desses animais. O reflexo dessa história pode ser observado, por exemplo, nos padrões de clivagens do ovo após a fecundação. O padrão de clivagem depende da quantidade de vitelo presente no ovo, que por sua vez é reflexo de como o desenvolvimento se dará até a forma adulta. Embora, os animais adultos tenham morfologia amplamente variada, a rede genética que controla o desenvolvimento animal é semelhante em uma grande faixa de táxons. Todos os eucariotos possuem genes que regulam a expressão de outros genes, e muitos desses genes reguladores possuem conjuntos comuns de sequência de DNA. Existem genes desempenham papéis importantes no desenvolvimento embrionário, controlando a expressão de dezenas ou mesmo centenas de outros genes que influenciam a morfologia animal e na diferenciação celular.

Existem vários processos importantes que regulam o desenvolvimento, que ocorrem normalmente durante e após a fertilização, a partir dessa análise podemos dizer que existem três estágios que iniciam a formação do corpo da maioria dos animais. Durante o primeiro estágio, denominado de clivagem, a divisão celular cria uma esfera oca de células, a blástula, a partir do **zigoto**. O segundo estágio é a gastrulação, que reorganiza a blástula em um embrião com três folhetos e a partir deste momento o aglomerado de célula começa a ser chamado de gástrula. Durante o terceiro estágio, ocorre a organogênese, e o que se observa são movimentos e as interações dos três folhetos que conseqüentemente começam a formar órgãos rudimentares, a partir dos quais as estruturas do adulto crescem.

Zigoto

Zigoto óvulo fecundado também chamado de ovo.

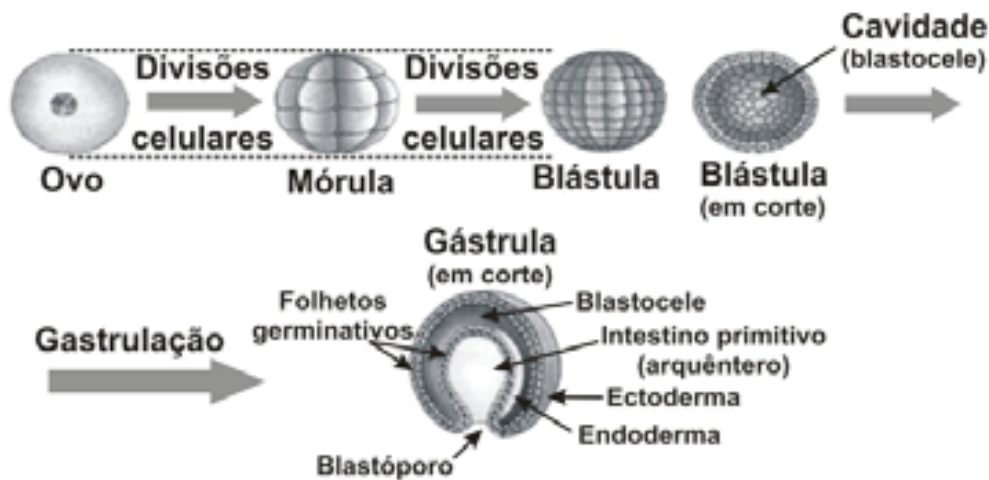


Figura 1. Esquema geral dos três estágios que iniciam a formação do corpo da maioria dos animais, que ocorrem após a fertilização.

Para entendermos melhor todas essas fases do desenvolvimento, vamos nos concentrar em algumas espécies, que têm sido habitualmente utilizadas em estudos de Biologia do Desenvolvimento e que por isso são chamados de organismos modelos. Para cada fase citada anteriormente, primeiro vamos considerar as espécies já conhecidas e então fazer algumas generalizações.

1ª FASE: CLIVAGEM

Uma vez concluída a fertilização, uma rápida sucessão de divisões celulares ocorre em muitas espécies. Durante esse período, chamado de clivagem, as células realizam a fase S (síntese de DNA) e M (mitose) do ciclo celular. No entanto, muitas vezes, elas pulam as fases G1 e G2 (gap), e pouca ou nenhuma síntese protéica ocorre.

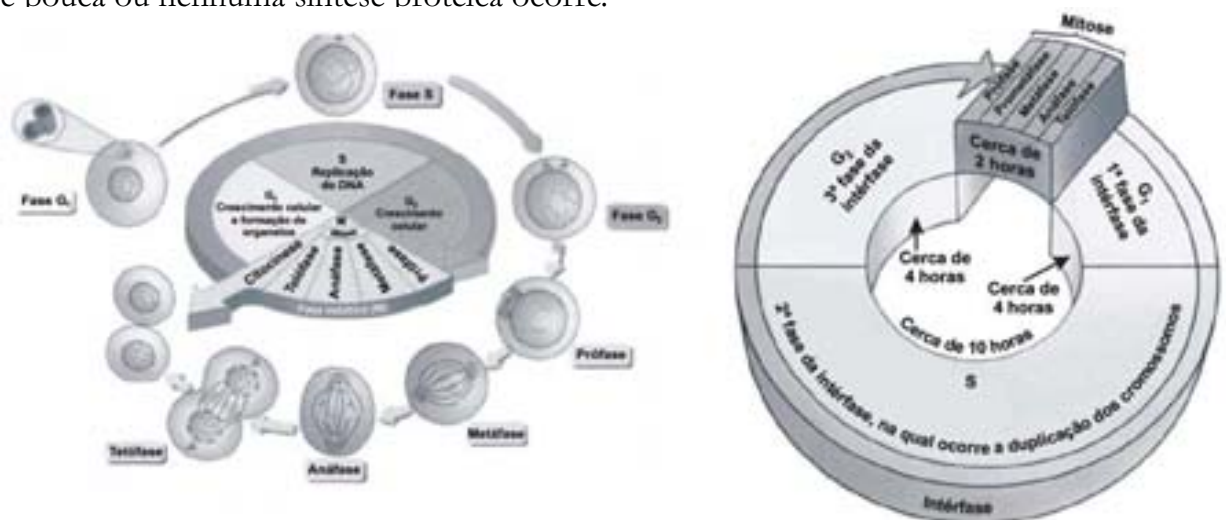


Figura 2. Esquema geral do ciclo celular (A) e ênfase no tempo (em horas) de embriões humanos (B). (Fonte: Modificada de http://biologiahumanaeminhas.blogspot.com/2009_12_01_archive.html e <http://turmadomario.com.br/cms/index.php/Conteudo/Ciclo-de-uma-Celula.html>).

Como resultado, o embrião não apresenta crescimento significativo durante esse período do desenvolvimento. A clivagem simplesmente é a divisão do citoplasma de uma célula grande, o zigoto, em muitas células menores chamadas de blastômeros, cada uma com seu próprio núcleo.

Outra definição que pode ser dada, é que a segmentação é um processo pelo qual o zigoto efetua divisões mitóticas consecutivas, sem aumentar o volume. E as células resultantes são cada vez menores, interagem entre si e finalmente formam estruturas que veremos a seguir.

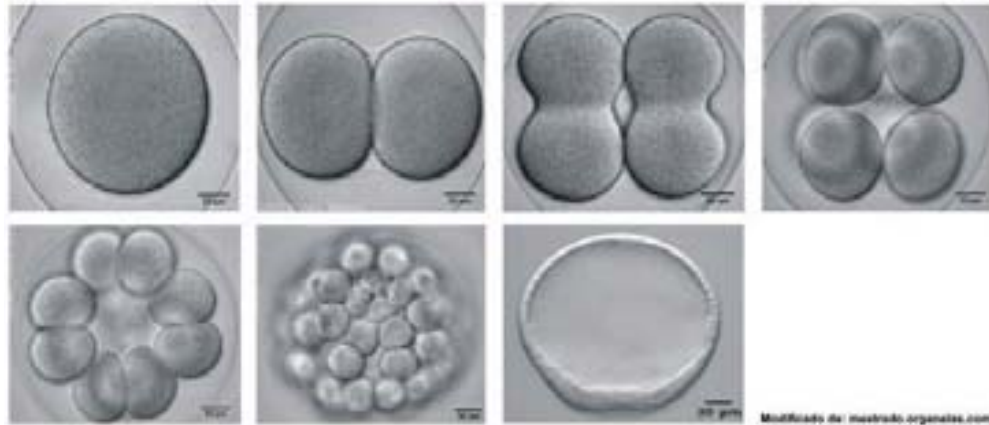


Figura 3. Imagem esquematizando as clivagens sucessivas e os respectivos números de blastômeros que surgem após as divisões mitóticas. (Fonte: Modificada de <http://mestrado.organelas.com/fotos/dev/gastrula/>).

Durante o desenvolvimento da maioria dos animais, a clivagem leva à formação de um estágio multicelular chamado mórula, que logo depois se transformará em uma nova estrutura chamada de blástula, que em muitos animais possui a forma de uma bola oca.

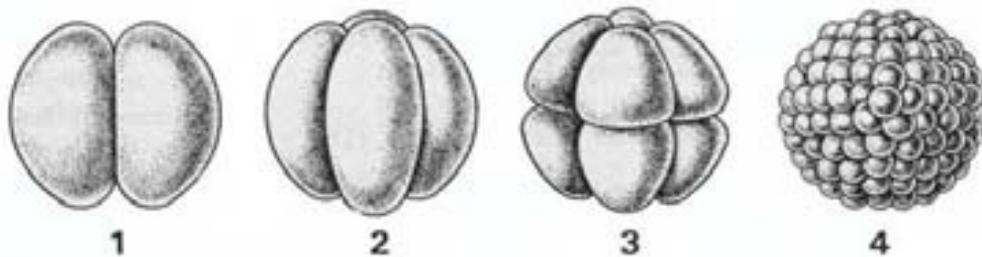


Figura 4. Imagem esquematizando as clivagens e formação final da mórula (4).

Blastocisto

Estágio da blástula, em mamífero, formado por uma massa celular interior, uma cavidade e uma camada externa, chamada de trofoblasto.

Segundo o critério de diminuição de volume celular, a segmentação abrange a etapa de **blastocisto** e atualmente considera-se que o acúmulo de líquido na cavidade da mórula forma a blastocel. O número de célula (ou blastômero) presente na mórula é característico de cada organismo, e em um determinado momento, ocorrem secreções e injeções de líquidos, que penetram do exterior através das membranas externas, e começam a preencher os espaços intercelulares no interior da mórula. O sistema de transporte de sódio (Na) e a atividade da ATPase dos blastômeros externos

tornam possível a entrada desse líquido. Esse ingresso provoca uma pressão hidrostática, que separa os blastômeros internos e os deslocam para um pólo.

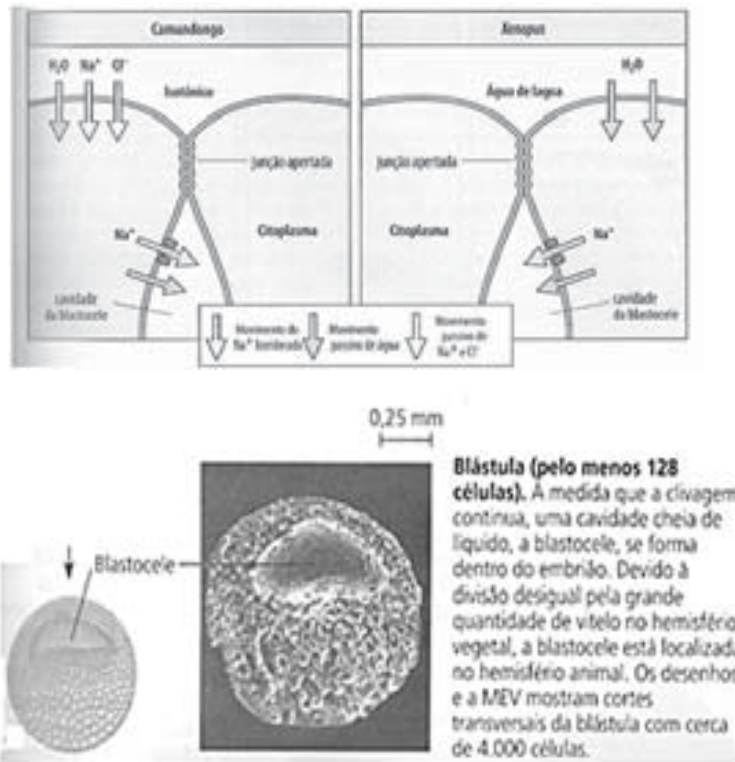


Figura 5: Esquema geral de entrada de líquido para dentro da mórula e consequente formação da gástrula, observada em dois organismos: camundongo e sapo (gênero: Xenopus). (Fonte: Modificado de Wolpert et al. 2007 e Campellet al. 2010).

Sendo assim, as primeiras cinco a sete divisões produzem um aglomerado de células, dentro das quais uma cavidade cheia de líquido chamada de blastocele começa a se formar. Os blastômeros deslocados têm forma arredondada e são precursores da massa celular interna. A blastocele é completamente formada na blástula, que nada mais é do que uma bola oca de células, que marca o início de uma nova etapa, chamada de gastrulação.

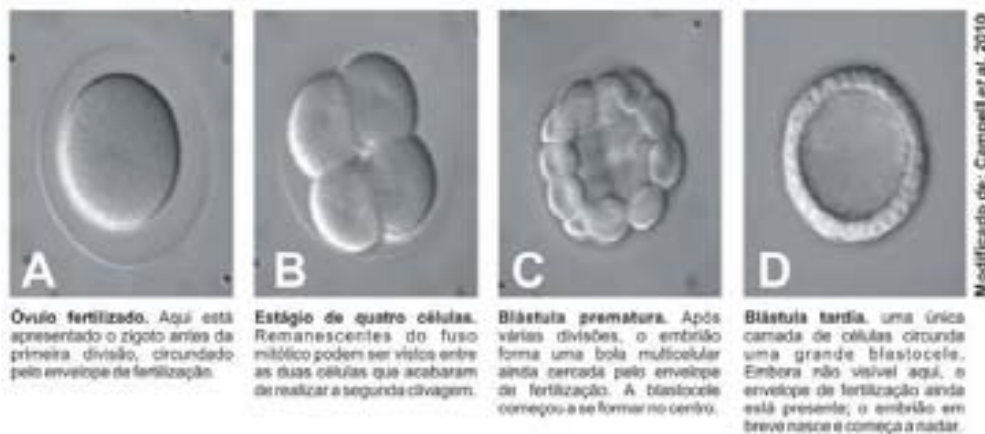


Figura 6. Imagem esquematizando as clivagens e formação final da blástula. (Fonte: Modificado de Campellet al. 2010).

Durante o processo de gastrulação, surgem às camadas de tecidos embrionárias, que irão se desenvolver em partes do corpo do adulto e os embriões neste estágio são chamados de gástrula. De forma geral, estes processos ocorrem na maioria dos organismos, entretanto existem algumas particularidades decorrentes de seus respectivos históricos evolutivos. E, é o que veremos a seguir, de acordo com o tipo de ovo observado em cada organismo.

CLIVAGEM E TIPOS DE OVOS

Durante a clivagem, diferentes regiões do citoplasma presente no óvulo original, não dividido, acabam em blastômeros separados. Visto que as regiões podem conter diferentes determinantes citoplasmáticos, como proteína específica, em muitas espécies essa separação ocasiona tamanhos diferentes de blastômeros, e isto por sua vez, interfere nos eventos subsequentes do desenvolvimento.

A partir desse princípio, podemos observar que os ovos e consequentemente o embrião tem seus planos de clivagem estabelecidos segundo a quantidade de **vitelo** presente em seu interior. A partir de tais aspectos, podemos dizer que a polaridade deste ovo é definida pela distribuição desigual de substâncias no citoplasma, incluindo não só os determinantes citoplasmáticos, mas também o vitelo. O vitelo normalmente está concentrado em um dos pólos do óvulo, chamado de pólo vegetal; a concentração do vitelo diminui significativamente em direção ao pólo oposto, o pólo animal.

Vitelo

Reserva de nutrientes, utilizada durante o desenvolvimento embrionário de alguns organismos.

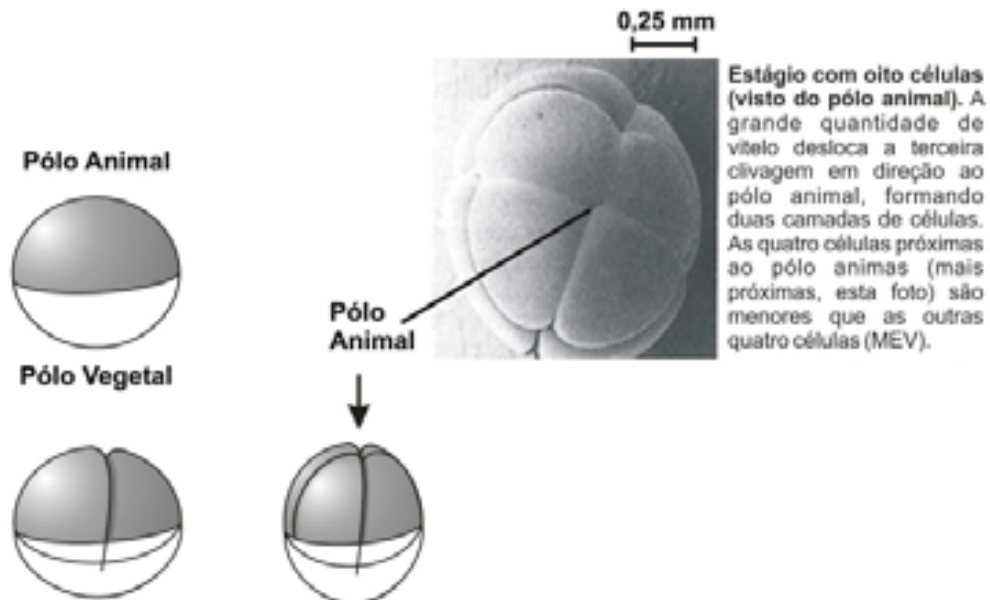


Figura 7. Imagem esquematizando o pólo animal e vegetal presente no ovo. (Fonte: Modificado de Campellet al. 2010).

A criação dos eixos do corpo, que ocorre no início do desenvolvimento, também está relacionada com a quantidade de vitelo presente no ovo. Esse processo tem sido bem estudado, especialmente em espécies de rãs, onde o hemisfério vegetal e o animal do zigoto, chamado pelos respectivos pólos, podem ser diferenciados pela cor. O hemisfério animal é cinza-escuro devido aos grânulos de **melanina**, incrustados no **córtex** nessa região. A falta de melanina no hemisfério vegetal permite visualizar a cor amarelada do vitelo. O eixo animal-vegetal do óvulo determina o eixo anteroposterior (cabeça-cauda) do embrião; assim, podemos considerar que o eixo anteroposterior já está estabelecido no óvulo. Após a fusão do óvulo e do espermatozóide, os rearranjos do citoplasma do óvulo do anfíbio estabelecem o eixo dorsoventral (costa-barriga).

Melanina

Proteína responsável por pigmentação.

Córtex

Região periférica do citoplasma de uma célula eucariótica.

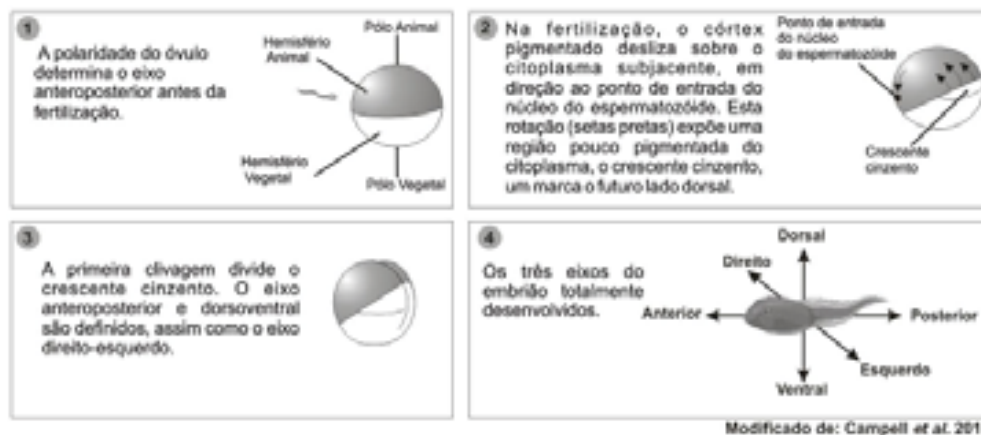


Figura 8. Imagem esquematizando o pólo animal e vegetal presente no ovo e sua importância para o estabelecimento dos três eixos corporais do embrião. (Fonte: Modificado de Campellet al. 2010).

A figura 9 mostra os planos de clivagem durante as primeiras divisões celulares nas rãs. As duas primeiras divisões são meridionais (verticais), resultando em quatro blastômeros de tamanho igual, cada um se estendendo do pólo animal até o pólo vegetal. A terceira divisão é equatorial (horizontal), produzindo um embrião com oito células. No entanto, a distribuição muito desigual do vitelo, no zigoto da rã, desloca o aparato mitótico e eventuais citocineses, rumo à extremidade animal das células em divisão no setor equatorial. Como resultado, os quatro blastômeros no hemisfério animal são menores que os do hemisfério vegetal, no estágio de oito células. O efeito do deslocamento do vitelo persiste nas divisões subsequentes, que produz uma blástula, característica de alguns grupos de anfíbio. Como resultado final dessa divisão celular desigual, a blastocle se localiza no hemisfério animal. Nesses organismos, as clivagens adicionais seguem-se rapidamente a intervalos de cerca de 20 minutos. Como em outros organismos, não existe crescimento celular entre as divisões nesse estágio inicial e, assim, as clivagens continuadas resultam na formação de células cada vez menores.

A clivagem ocorre sincronicamente e as divisões ocorrem de tal maneira que as células na metade vegetal, onde o vitelo está presente, são maiores do que aquelas da metade animal. Embora os óvulos de alguns outros animais tenham menos vitelo, eles ainda têm um eixo animal-vegetal, devido à distribuição desigual de outras substâncias. Após tal análise, podemos dizer que sem a restrição imposta pelo vitelo, os blastômeros formados durante a clivagem provavelmente possuem tamanho semelhante, em particular durante as primeiras divisões.

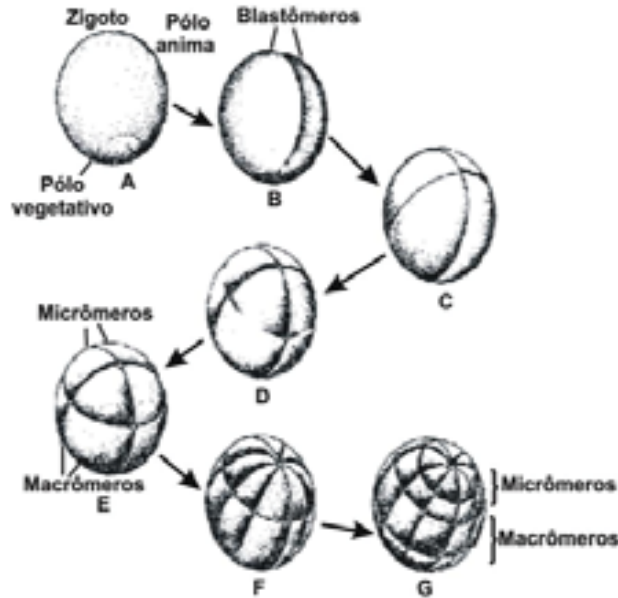


Figura 9. Imagem esquematizando os planos de clivagens observados em embrião de anfíbios. (Fonte: <http://www.vestibulandoweb.com.br/biologia/ufrrj1999.asp>).

Deuterostômios

Animais onde o blastóporo da origem primeiro ao ânus e depois a boca.

Entretanto, o padrão geral de clivagem em rãs não é observado em muitos equinodermos (p.ex. ouriço-do-mar), na maioria dos cordatos e na maioria dos **deuterostômios**. Em animais cujos óvulos contêm pouco vitelo, a blastocele está localizada centralmente e o sulco de clivagem passa pelas células, nesses organismos a clivagem é chamada de **holoblástica**.

Holoblástica

Divisão total do ovo.

Clivagem Holoblástica Radial

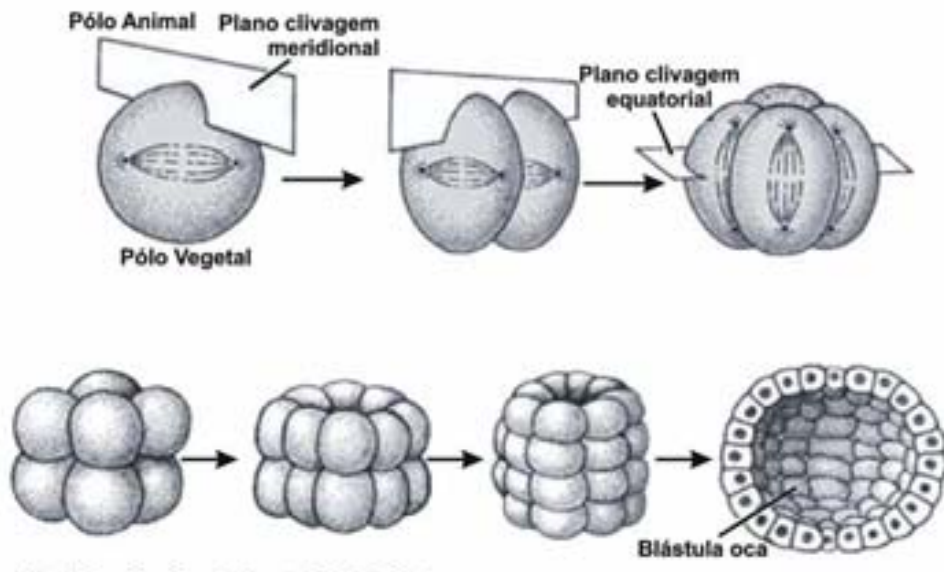


Figura 10. Clivagem holoblástica e os tipos de blastômeros observados durante as primeiras divisões celulares. (Fonte: Gilbert, S.F. 1997).

O vitelo é mais abundante e tem seu efeito mais pronunciado na clivagem de óvulos de aves, alguns répteis, muitos peixes e insetos. Nessas espécies, o volume de vitelo é tão grande que o sulco de clivagem não pode passar por ele e apenas a região do óvulo, sem vitelo, sofre clivagem. Essa divisão incompleta, de um óvulo rico em vitelo, é conhecida como clivagem **meroblástica**. Dentro da clivagem meroblástica existem algumas particularidades, como por exemplo, nos ovos de aves, onde a blastocele formada fica restrita a uma pequena região ou área citoplasmática livre de vitelo. Isso pode ser mais facilmente visualizado, se observamos um ovo de galinha. Seria interessante neste momento você pegar um ovo e verificar que o que chamamos de gema é na realidade o óvulo inteiro, repleto de nutriente; caso você abra esse ovo e observe a gema, poderá ver uma pequena área esbranquiçada, que é o reservatório de citoplasma localizado no pólo animal. A clivagem é restrita a essa área citoplasmática livre de vitelo.

Meroblástica

Divisão parcial do ovo.

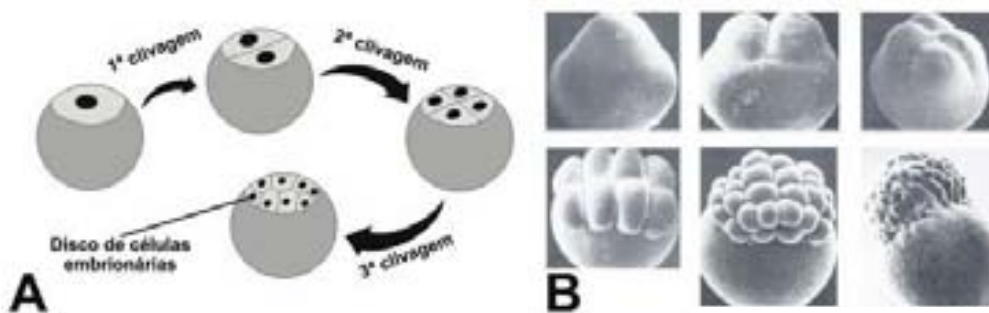


Figura 11. Clivagem meroblástica, observada em embriões de algumas aves. (Fonte: <http://julioramos02.blogspot.com/> e Gilbert, S.F. 1997).

Em outro extremo, estão os insetos, neles o núcleo do zigoto está situado no interior de uma massa de vitelo. A clivagem inicia com o núcleo sofrendo divisões mitóticas não acompanhadas por **citocinese**, ou seja, uma membrana celular não se forma ao redor dos núcleos iniciais. As primeiras centenas de núcleos estão espalhadas em todo o vitelo e mais tarde migram para a borda exterior do embrião. Após muitos ciclos mitóticos, uma membrana plasmática se forma em torno de cada núcleo, e o embrião, agora equivalente à blástula, consiste em uma única camada de cerca de 6.000 células em torno do vitelo.

Citocinese

Divisão do citoplasma.



Figura 12. Clivagem superficial, observada em embriões de insetos. (Fonte: Modificado de Wolpert et al. 2007).

Por fim, graças a quantidade de vitelo e sua disposição dentro do embrião, os ovos dos diferentes organismos recebem nomes característicos, tais como:

- Ovos isolécitos ou oligolécitos – sem vitelo ou com pouca quantidade, distribuído homogeneamente por todo o ovo. Observado em poríferos, celenterados, mamíferos e equinodermos;
- Ovos heterolécitos – presença de vitelo, restrito no pólo vegetal. Observado em anfíbios, peixes, molusco, anelídeos e platelmintos;
- Ovos megalécitos – grande quantidade de vitelo, ocupando quase todo o ovo. Observado em aves e répteis;
- Ovos centrolécitos – vitelo localizado na região mediana do ovo, com citoplasma e núcleo na periferia. Observado em artrópodes.



Figura 13. Tipos de ovos classificados de acordo com a quantidade e posição do vitelo. (Fonte: <http://julioramos02.blogspot.com/>).

Na imagem 14 você pode observar um quadro com os esquemas da divisão dos ovos de diversos organismos, compreendendo o processo inicial de clivagem até o estabelecimento da blástula. Observe bem esse último evento e perceba o quanto a quantidade de vitelo é responsável pelo aparecimento de diferentes blástulas.

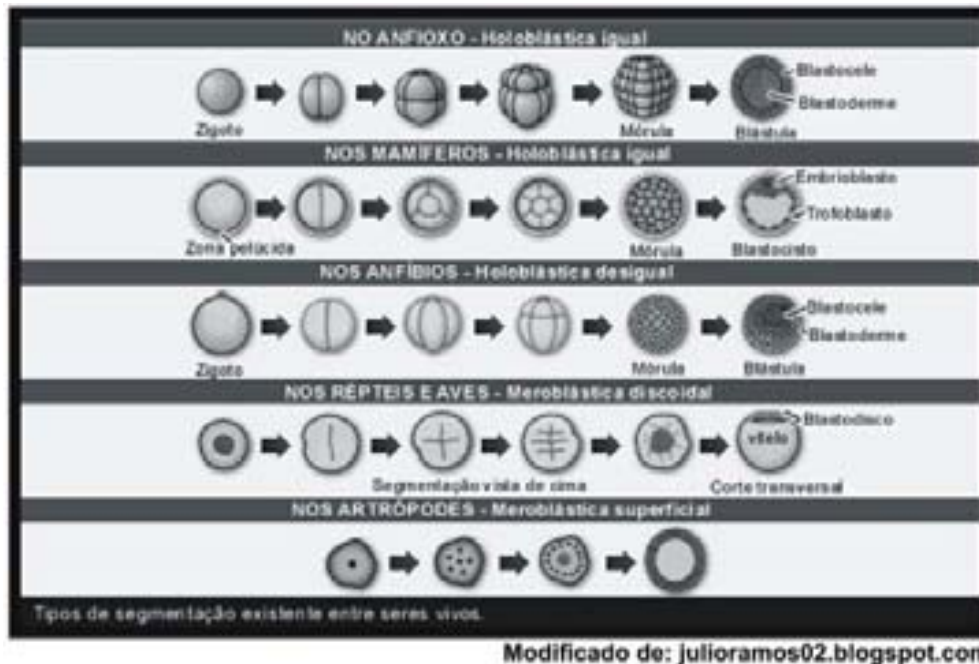


Figura 14. Esquema geral da divisão de ovos e diferentes blástulas em diversos organismos. (Fonte: <http://julioramos02.blogspot.com/>).

GASTRULAÇÃO

A gastrulação é visto como o próximo estágio, que envolve extensos movimentos celulares e rearranjos das camadas de células oriundas da blástula, para que eles sejam posicionados nos locais apropriados no plano corporal. Também pode ser chamado de processo pelo qual as células da massa celular interna se reorganizam e formam as três camadas blastodérmicas: ectoderma, mesoderma e endoderma.

Essa reorganização implica a indução ou a influência de um folheto sobre o outro, o que modifica a expressão gênica do folheto-alvo e lhe permite adquirir novas características morfofisiológicas, ou seja, diferenciar-se.

A posição das células é determinante para a aquisição de novas características e também para o estabelecimento dos eixos de simetria do embrião. As células se deslocam por diferentes processos, conhecidos como movimentos morfogenéticos, os quais dependem tanto das propriedades **intrínsecas** das células, como da matriz extracelular que as rodeia. Como resultado da indução do mesoderma sobre o ectoderma, desenvolve-se um

Intrínsecas

Refere-se ao que está no interior de algo.

processo chamado neurulação, pelo qual parte do ectoderma se diferencia em ectoderma neural, formando o sistema nervoso. Este processo será discutido na próxima aula.

O período de início da gastrulação varia de organismo para organismo e no caso de seres humanos, ele tem início na terceira semana. De forma geral, ela é iniciada por uma pequena invaginação em forma de fenda, o blastóporo, que se forma na superfície da blástula, na zona marginal do futuro lado dorsal.

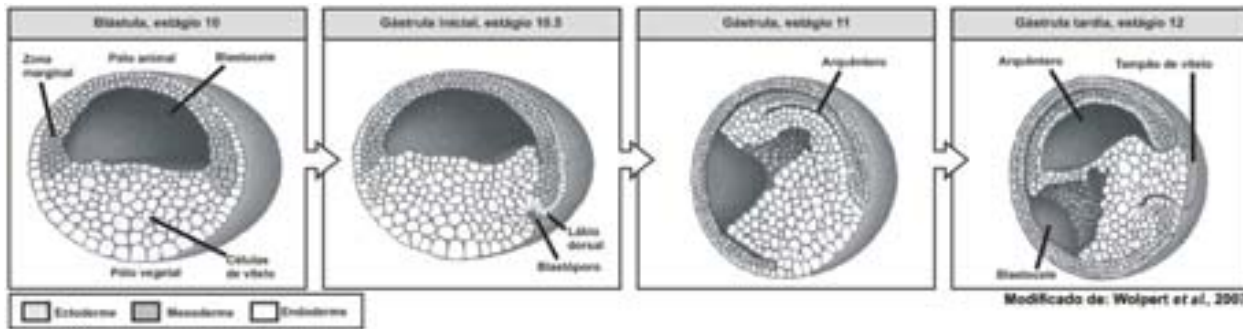


Figura 15. Esquema geral dos movimentos celulares para formação dos três folhetos, tendo início na invaginação em forma de fenda, o blastóporo. (Fonte: Modificado de Wolpert et al. 2007).

Essa região é de particular importância no desenvolvimento, pois ela é o sítio do organizador embrionário conhecido como organizador de Spemann em anfíbio e **nódulo de Hensen** em aves e mamíferos, sem os quais o desenvolvimento da parte dorsal e axial não ocorreria.



Figura 16. Esquema geral da gastrulação. (Fonte: Modificado de Campel et al. 2010).

Nódulo de Hensen

É a condensação de células na extremidade anterior da linha primitiva de embriões de aves e vão da origem a notocorda.

Os futuros endoderme e mesoderme, localizados neste momento na zona marginal, movem-se para o interior da gástrula através do blastóporo, rolando como lâminas de células. Em alguns organismos tais células estão justapostas e migram juntas; já em outros, se observa a migração de células individuais. Sendo assim, durante a gástrula existem vários tipos de movimentos celulares dependendo do organismo. Tais movimentos são conhecidos como:

1. Involução – quando ocorrem movimentos de camadas celulares para o interior através do blastóporo. Processo visto na maioria dos vertebrados.

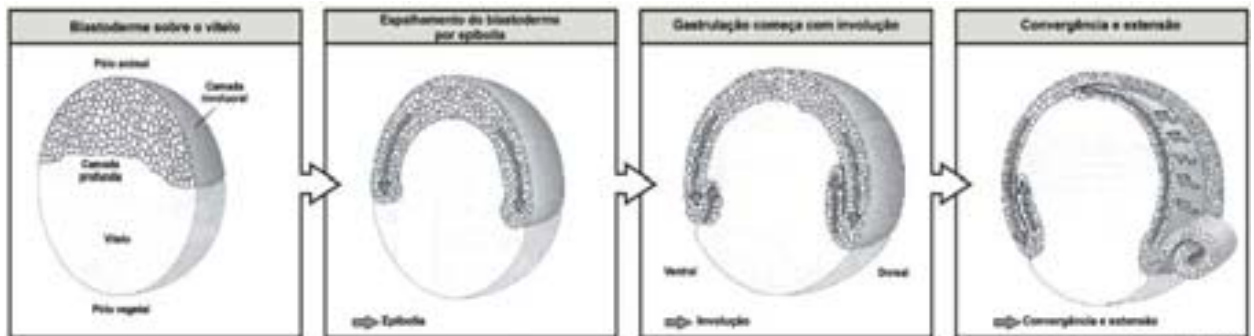


Figura 17. Esquema dos movimentos celulares que ocorrem durante a gastrulação, com ênfase na epibolia e involução. (Fonte: Modificado de Wolpert et al. 2007).

2. Epibolia – espalhamento do ectoderme para baixo para cobrir todo o embrião. Processo visto na maioria dos vertebrados.

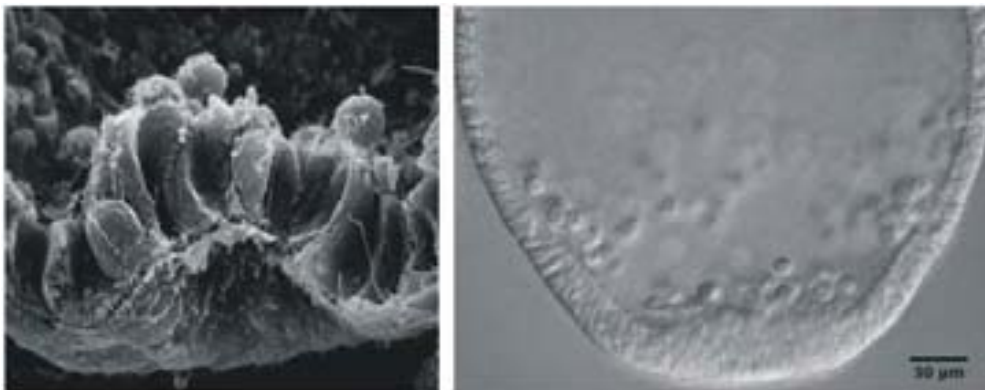


Figura 18. Esquema dos movimentos celulares que ocorrem durante a gastrulação, com ênfase na migração. (Fonte: Modificado de Campellet al. 2010 <http://mestrado.organelas.com/fotos/dev/gastrula/attachment/20/>).

3. Migração – células individuais que se deslocam da camada mais externa, que dará origem ao ectoderma.



Figura 19. Esquema dos movimentos celulares que ocorrem durante a gastrulação, com ênfase na invaginação.

4. Invaginação – dobramento gradual da placa endodérmica para interior do blastocele.

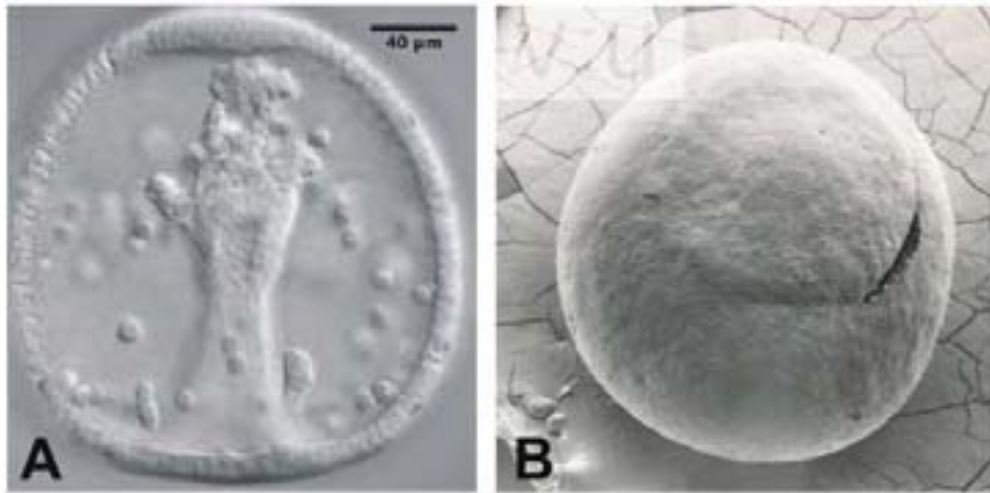


Figura 20. Imagem evidenciando o arquêntero e o blastóporo.
(Fonte: Modificada de <http://mestrado.organelas.com/fotos/dev/gastrula/> e http://contanatura.weblog.com.pt/arquivo/ciclope_cinico/).

Em alguns animais, a camada do endoderma dorsal que sofre involução fica intimamente justaposta ao mesoderma, e o espaço entre o endoderma e as células vegetais vitelogenadas é conhecido como arquêntero, que é o precursor da cavidade intestinal. Nesse estágio, o embrião é conhecido como gástrula e ao final desse processo, o blastóporo fechou-se. Observa-se ainda, o mesoderma dorsal que está abaixo do ectoderma dorsal e os tecidos mesodérmicos laterais e ventrais alcançaram suas posições definitivas. O intestino se formará a partir da cavidade, que é o arquêntero e, a essa altura, o ectoderme espalhou-se para cobrir todo o embrião.

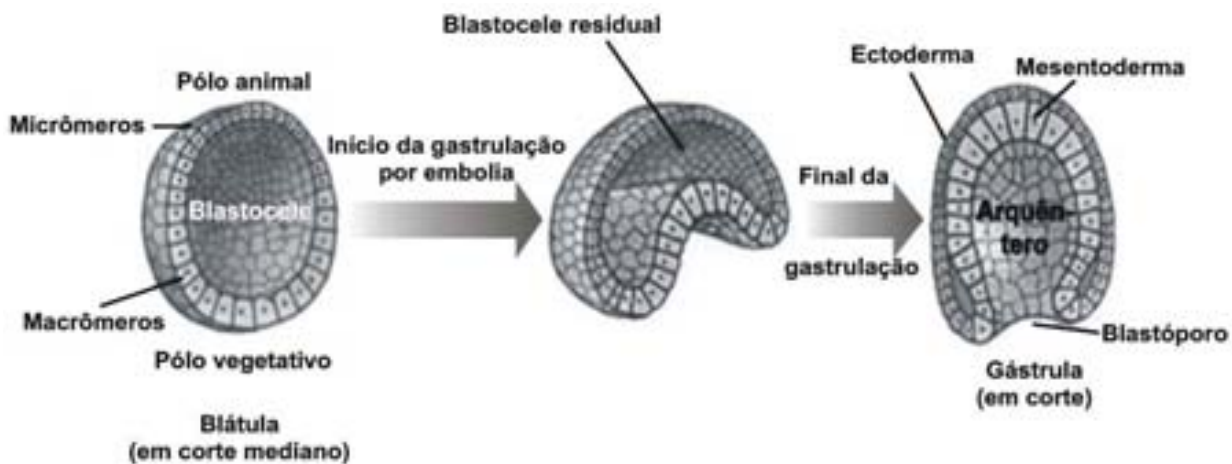


Figura 21. Esquema evidenciando o arquêntero e o blastóporo.
(Fonte: <http://www.sobiologia.com.br/conteudos/embriologia/reproducao10.php>).

Durante a gastrulação, o mesoderme na região dorsal começa a desenvolver-se na notocorda e nos somitos, enquanto o mesoderme mais lateral, chamada de placa mesodérmica lateral, formará os órgãos internos derivados do mesoderme. A gastrulação é seguida pela neurulação, a qual resultará na formação do tubo neural, que é o precursor embrionário do sistema nervoso central. Detalhes destes processos serão discutidos na próxima aula.

Um tipo de gastrulação diferenciada é vista em insetos, nestes organismos todos os futuros tecidos são derivados da camada epitelial única do blastoderme celular. O mesoderme está localizado na região mais ventral, enquanto o futuro intestino médio deriva-se de duas regiões do endoderme prospectivo, uma na extremidade anterior e a outra na extremidade posterior do embrião. Os tecidos endodérmicos e mesodérmicos movem-se para as futuras posições no interior do embrião durante a gastrulação, deixando o ectoderme como a camada externa.

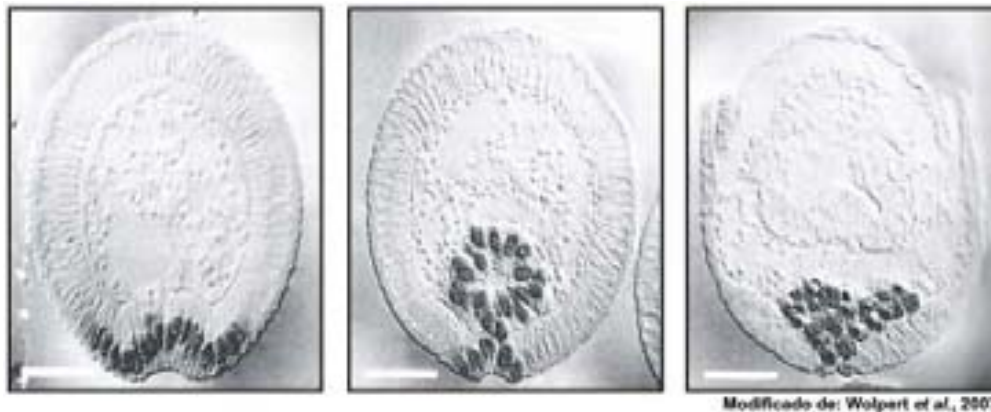


Figura 22: Gastrulação em *Drosophila* (Inseto pertencente à ordem Diptera conhecido popularmente como mosca da fruta). (Fonte: Modificado de Wolpert et al. 2007).

As células mesodérmicas existentes nessa região do corpo invaginam e em seguida separam-se da camada superficial do tubo, e migram abaixo do ectoderme para localizações internas, nas quais, mais tarde, darão origem a músculo e tecidos conjuntivos. Nesses organismos, o cordão nervoso situa-se ventralmente e logo após o mesoderme ter-se invaginado, as células ectodérmicas da região ventral, que darão origem ao sistema nervoso, deixam a superfície individualmente e formam uma camada de **neuroblastos**, entre o mesoderme e o ectoderme externo. Neste estágio, observa-se duas invaginações em forma de tubo, que serão os sítios onde se desenvolverá o futuro intestino anterior e posterior. Essas invaginações crescem para o interior e acabam por se fundir para formar o endoderme do intestino médio, enquanto o ectoderme é arrastado para o interior atrás delas em cada extremidade e formar o intestino anterior e posterior. A camada externa de ectoderme desenvolve-se em epiderme. Como já mencionado anteriormente, não ocorrem divisões celulares durante a gastrulação, mas uma vez que ela é completada, as células começam a dividir-se novamente.

Neuroblastos

Célula em estágio de divisão celular que originará uma célula nervosa

As células da epiderme se dividem somente mais duas vezes antes de secretarem uma cutícula fina, composta, na sua maior parte, por proteínas e pelo polissacarídeo quitina.

De forma parecida, ocorre a gastrulação em ouriço-do-mar, que se inicia no pólo vegetal, envolvendo a blastocele central. Neste local, as células individuais se desprendem da parede da blastocele e entram na blastocele como células migratórias chamadas de células **mesenquimais**. As células restantes, próximas ao pólo vegetal, achatam-se levemente e formam uma placa vegetal que se dobra para dentro, como resultado da mudança da forma das células, processo chamado de invaginação. A placa vegetal dobrada sofre ampla reorganização de suas células, transformando uma invaginação superficial em um tubo estreito, profundo, com extremidade cega chamado de arquêntero. A extremidade aberta do arquêntero, que se tornará o ânus, é chamado de blastóporo. Uma segunda abertura, que passará a ser a boca, forma-se quando a extremidade do arquêntero toca o interior da ectoderme, encontrada na parte oposta e as duas camadas se fundem, produzindo um tubo digestivo rudimentar.

Mesenquimais

Holoblástica
(ver p.30).

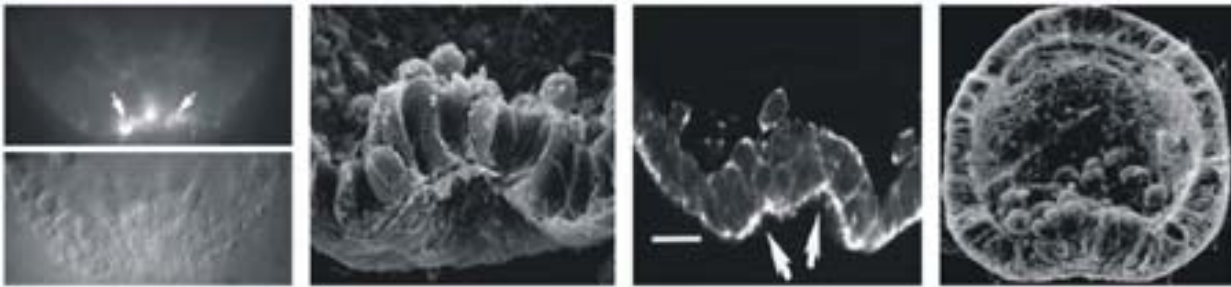


Figura 23: Gastrulação em ouriço-do-mar(ordem Equinoderma).
(Fonte: Modificada de <http://mestrado.organelas.com/fotos/dev/gastrula/>)

Todo esse processo de diferenciação é comandado por genes específicos e alguns deles já são bem conhecidos, como os genes Hox. Mais detalhes sobre o funcionamento desse gene será mencionado e discutido em aulas futuras.

CONCLUSÃO

Nos organismos que possuem plano corporal com duas camadas, como os cnidários, essa reorganização pode ser muito simples. No entanto, na maioria dos animais, a gastrulação é uma reorganização significativa das células da blástula, que produz um embrião com três camadas e um tubo digestivo primitivo. Embora a gastrulação tenha detalhes diferentes de um grupo de animal para outro, o processo é conduzido pelos mesmos mecanismos gerais em todas as espécies, sendo estes: alterações na mobilidade

celular, mudanças na forma das células e mudanças na adesão célula/célula e célula/matriz extracelular. O resultado da gastrulação é que algumas células próximas à superfície da blástula se movem para o interior, e três folhetos na gástrula, estão plenamente desenvolvidos, permitindo dessa forma que as células interajam umas com as outras, levando à formação dos órgãos do corpo. As três camadas produzidas pela gastrulação são os tecidos embrionários, coletivamente chamados de folhetos embrionários. No final da gástrula, a ectoderme forma a camada exterior, a endoderme reveste o trato digestivo embrionário e a mesoderme preenche parcialmente o espaço entre a ectoderme e a endoderme. Normalmente, essas três camadas de células se desenvolvem em todos os tecidos e órgãos de um animal adulto.

RESUMO

Existem vários organismos considerados como modelos para o estudo da biologia do desenvolvimento e a partir de tais estudos algumas generalizações são consideradas. Uma generalização é que, uma vez concluída a fertilização, uma rápida sucessão de divisões celulares ocorre em muitas espécies. Durante esse período, chamado de clivagem, as células realizam a fase S (síntese de DNA) e M (mitose) do ciclo celular. No entanto, muitas vezes, elas pulam as fases G1 e G2 (gap), e pouca ou nenhuma síntese protéica ocorre. O processo de clivagem ocorre na maioria deles, a partir de divisões mitóticas e há grande diferenciação da blástula de acordo com o tipo de ovo, estabelecido a partir da quantidade de vitelo. A gastrulação também é um processo que podemos resumir de forma geral como movimentação e/ou organização celular, entretanto existem suas particularidades nos diferentes organismos dependendo do tipo de movimento feito pelas células componentes do organismo. Em certos organismos a gastrulação é seguida pela neurulação, a qual resultará na formação do tubo neural, que é o precursor embrionário do sistema nervoso central, localizado na parte dorsal. A posição das células e conseqüentemente sua movimentação é determinante para a aquisição de novas características e também para o estabelecimento dos eixos de simetria do embrião. As células se deslocam por diferentes processos, conhecidos como movimentos morfogenéticos, os quais dependem tanto das propriedades intrínsecas das células, como da matriz extracelular que as rodeia.





ATIVIDADES

Visto o conteúdo, vamos realizar um exercício aplicando os conceitos estudados nesta aula.

1. Quais são os principais tipos de clivagem e por que elas são assim classificadas?
2. Qual é a importância e quais são as principais características da gastrulação.
3. O que são os grupos de animais considerados como protostômios e deuterostômios?
4. Quais são os grupos de animais protostômios e deuterostômios?



PRÓXIMA AULA

Na próxima aula daremos início ao estudo da diferenciação dos três folhetos embrionários, conhecidos como mesoderme, endoderme e ectoderme fases de divisão e diferenciação celular, e conseqüentemente os processos estabelecidos em cada fase do desenvolvimento. Tentaremos fazer uma análise comparativa entre os processos observados nos diferentes grupos de animais.



AUTOAVALIAÇÃO

Antes de passar para o próximo capítulo procure estudar as diferentes formas de segmentação e as influências dos diferentes quantidades de vitelo presente nos ovos dos diferentes tipos de organismos. Sobre os grupos de animais diblásticos e triblásticos, protostômios e deuterostômios. E sobre a localização dos três folhetos germinativos: ectoderme, endoderme e mesoderme. Só prossiga após realmente ter entendido todos os conceitos abordados nesta aula.

REFERÊNCIAS

- ALMEIDA, J. M. de. Embriologia veterinária comparada. 1ª ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 1999. 176p.
- CAMPBELL, N.A. REECE, J.B. & VILLELA, A.D. Biologia. 8ª ed. Porto Alegre: Artmed, 2010. 1464p.
- CARVALHO, H.F. & RECCO-PIMENTEL, S.M. A Célula. 2ª ed. São Paulo: Manole, 2007. 380p.
- DE ROBERTIS, E. & ROBERTIS, M. F. Bases da biologia celular e molecular. 3ª ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2001. 418p.

GARCIA, S. M. L.; JECKEL NETO, E. & FERNANDEZ, C. G.

Embriologia. 1ª ed. São Paulo: Artes Médicas, 1991. 350p.

JUNQUEIRA, L. C. & CARNEIRO, J. Biologia celular e molecular. 8ª ed.

Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2005. 332p.

MOORE, K. L. & PERSAUD, T. V. N. Embriologia clínica. 7ª ed. Rio de

Janeiro: Elsevier, 2004. 607p.

WOLPERT, L.; JESSELL, T.; LAWRENCE, P.; MEYEROWITZ, E. ROB-

ERTSON, E. & SMITH, J. Princípios de Biologia do Desenvolvimento. 3ª

Ed. Porto Alegre: Artmed. 2008. 576p.