

<http://www.zoo1.ufba.br/metazo.html>

Acesso em 02/04/2012.

INTRODUÇÃO AOS METAZOÁRIOS:

Organização, origem e evolução.

Por Solange Peixinho

Universidade Federal da Bahia

Introdução

Os animais constituem um dos seis reinos entre os quais distribuímos os seres vivos: Eubacteria, Archaeobacteria, Protista (ou Protoctista), Fungi, Plantae e **Animalia**. Archaeobacteria ora é colocado juntamente com o reino Monera, ora separadamente, como o fazem BRUSCA & BRUSCA (1990), sendo microorganismos anaeróbicos e produtores de metano.

Nos "protozoários" um alto grau de diferenciação morfológica pode ser atingido dentro dos limites de uma célula, cujas organelas são capazes de desempenhar funções especializadas: é o nível de organização protoplasmático. No entanto, a construção dos metazoários, onde ao menos parte de suas células são dispostas em camadas, permite um maior grau de diversificação, pois numerosas células diferenciadas podem se especializar em diferentes linhagens funcionais.

Mais de dois milhões de espécies animais já foram nomeadas e a cada ano muitas novas são adicionadas à lista. A diversidade é tão grande, que no momento não temos idéia exata de quantas existem no mundo.

Apesar desta diversidade remarcável, os metazoários apresentam características comuns, tanto em estruturas como em mecanismos essenciais. Deste modo, uma compreensão inicial globalizada dos caracteres unificadores e de padrões de organização, tornará o estudante da Zoologia mais apto ao estudo analítico dos diferentes grupos ou táxons.

Considerando por exemplo, os níveis da organização animal podemos detectar uma complexidade crescente dentro de um reduzido número de padrões: celular, célula-tecido, tecido-órgão e órgão-sistema. Há outra maneira de classificar os animais com base na embriologia, como veremos mais adiante.

Assim, neste texto apresentamos estruturas e mecanismos essenciais dos metazoários, bem como introduzimos alguns pontos de vista sobre a história evolutiva dos mesmos.

1. Definição

Os metazoários são compostos de numerosas células diferenciadas em muitos tipos, os quais desempenham diferentes funções (divisão de trabalho). Ao menos parte dessas células são dispostas em camadas. Com exceção das esponjas, existe sistema nervoso, centralizado na parte anterior do corpo da grande maioria dos animais bilaterais. Em geral os gametas, que constituem a linhagem germinativa, são produzidos em órgãos, assegurando a continuidade da vida de um soma, cujas células, à exceção das esponjas, não participam da reprodução.

2. Diversidade e unidade da vida animal: biodiversidade

A variação é maior e distinta entre as espécies e podemos citar evidências da diversidade expressa em tamanho, simetria, hábitat e comportamento. Há uma diferença muito grande entre pequenos metazoários do meio-bentos e as baleias azuis, por exemplo. No entanto a grande maioria dos metazoários apresenta simetria bilateral, enquanto uns poucos grupos a têm no padrão radial. Além da diversidade de forma e estrutura, existente principalmente nos chamados invertebrados, ela também se expressa na variedade de hábitats que os animais ocupam. Assim, floresta, oceano, deserto e lago, contêm suas próprias características de vida animal, onde muitos são infestados com parasitos multicelulares.

Embora os metazoários tenham que suprir as mesmas necessidades básicas – obtenção do alimento e oxigênio, conservação do equilíbrio hídrico e salino, eliminação de resíduos metabólicos e

continuidade da espécie - existem adaptações de acordo com o ambiente em que vivem, seja límnic, marinho, terrestre ou biótico.

O mar, por exemplo, é um ambiente mais estável que rios e lagos e estes mais estáveis que o ambiente terrestre. Por consequência o esqueleto é muito mais importante para as formas terrestres, cuja flutuabilidade é inexistente, assim como o tegumento e a interiorização das superfícies respiratórias são essenciais para evitar a dessecação. Devido a isotonia da água do mar em relação à concentração iônica interna de muitos animais marinhos, o balanço hídrico e salino é para eles garantido. Já com aqueles habitantes de ambientes límnicos, algum mecanismo é necessário para bombear a água e reter os sais. Os resíduos nitrogenados dos animais aquáticos são normalmente excretados na forma de amônia e dos animais terrestres sob a forma de uréia ou ácido úrico, este requerendo menor quantidade de água.

Quanto à biologia reprodutiva, no mar a fertilização pode ser externa e muitos estágios larvais são úteis na dispersão das espécies, apesar da alta taxa de mortalidade. Em animais de água doce poucas espécies têm larvas e os ovos são em geral fertilizados internamente; esta última condição é obrigatória em animais terrestres. Nestes, as formas ovíparas ou ovovivíparas têm uma proteção eficaz contra a dessecação de seus ovos.

A compreensão do que rege a biodiversidade específica passa pelo inventário dos organismos, suas relações de parentesco, de sua biogeografia e pela análise de sua contribuição ao funcionamento dos ecossistemas, enquanto que nos estádios embrionários e larvais encontramos a origem da biodiversidade. Formas adultas e transitórias resultam de um certo número de processos e mecanismos comuns.

Entre os caracteres unificadores podemos citar a identidade de fenômenos tão complexos como a divisão nuclear ou cariocinese (prófase, anáfase, metáfase e telófase), ciclos cromossômicos semelhantes (diplóide/haplóide), relativa uniformidade nos processos básicos da reprodução. A gametogênese, a arquitetura dos gametas, a fecundação, a clivagem e a gastrulação apresentam na quase totalidade dos metazoários, semelhanças suficientes para atestar a unidade da vida animal. Embora os planos estruturais variem, tecidos, órgãos e sistemas também refletem a unidade dos metazoários: o tecido conjuntivo tem função de suporte e papel capital nos fenômenos de nutrição e defesa (reações entre antígenos e anticorpos, retenção de água, difusão de substâncias metabólicas, intervenção contra diversas infecções); o epitelial tem função de revestimento; o muscular é responsável pela atividade mecânica de contração e o nervoso pela recepção e transmissão de mensagens.

Às vezes a unidade é mais aparente ao nível das interrelações que se estabelecem entre os elementos constituintes de um metazoário. Inicialmente constatamos uma diferenciação celular que conduz à divisão de trabalho. Mas esta não seria viável sem os mecanismos que dispõem, agrupam e coordenam as individualidades celulares. Deste modo, a diferenciação celular que de certo modo fragmenta a unidade do organismo, submete-se à integração que une suas partes para formar um todo perfeitamente ordenado.

O 1º passo dessa integração dá-se durante a embriogênese. A gastrulação representa o movimento morfogenético que conduz aos arranjos celulares, cujo final será a formação de ectoblasto e endoblasto. Nesta etapa as células ainda não são especializadas e seu significado é apenas topográfico. No entanto, os destinos já estão fixados pela posição que ocupam: certos elementos do ectoblasto formarão a pele, enquanto outros do endoblasto formarão o tubo digestivo estes planos de organização topográfica são agrupados em alguns tipos fundamentais.

O 2º passo é a distinção das populações celulares e a homogeneidade dentro de uma dada população. Por exemplo, as populações de elementos contráteis formarão a musculatura e populações de elementos condutores formarão a rede nervosa. Nesta fase o valor já não é topográfico, mas funcional. Posteriormente vários tecidos podem colaborar na edificação de órgãos, que agrupam diversas especializações em benefício de uma função precisa.

O 3º passo implica no aspecto sistêmico da integração, ou seja, estruturas e mecanismos mais especializados, encarregados de coordenar a infinidade de atividades que se processam. Para tanto existem os sistemas trofo-integrador (sanguíneo), nervoso e humoral (estímulo-integrador).

As duas tendências complementares da organização pluricelular não podem ser separadas: a diferenciação que distingue e a integração que une, são aspectos da mesma individualidade orgânica.

3. Ontogenia

A história da vida de um metazoário, desde o ovo até a maturidade sexual, é chamada ontogenia, a qual é dividida em dois períodos: (1) morfogênese ou desenvolvimento embrionário e (2) crescimento. Fecundação, clivagem, gastrulação e organogênese são as principais etapas do desenvolvimento embrionário de metazoários, enquanto no período de crescimento ocorrem modificações anatômicas de menor porte, aumento de tamanho, amadurecimento sexual e eventualmente aparecimento de caracteres sexuais secundários.

A fecundação é caracterizada pela ativação do óvulo e pela anfimixia.

A clivagem (radial ou espiral) fragmenta o óvulo fecundado em um maciço celular inicialmente compacto (mórula), constituído de um certo número de células, os blastômeros. A esfera evolui para blástula. Os diferentes tipos de blástulas estão condicionados à quantidade e distribuição das reservas vitelinas do ovo, assim com há tipos correspondentes de gástrula.

TIPOS DE OVOS

- Alécitos ou oligolécitos: pequeno tamanho e pobres em vitelo, sob a forma de finas granulações e cuja distribuição é uniforme.
- Heterolécitos ou mesolécitos: mais volumosos que os precedentes, o vitelo está presente sob a forma de granulações mais ou menos grossas distribuídas de tal modo que é possível distinguir um polo vegetativo e um polo animal.
- Telolécitos: o vitelo é muito abundante, ocupando a maior parte do volume do ovo; o polo animal é limitado a uma pequena zona periférica- disco germinativo ou cicatrícula, nas proximidades da qual está o núcleo.
- Centrolécitos: variedade dos ovos telolécitos, cujo vitelo forma uma massa central circundada por um citoplasma periférico, onde o núcleo se situa.

TIPOS DE CLIVAGEM

- Total radial igual: é chamada radial porque os planos de clivagem são orientados paralelamente ou em ângulos retos em relação ao eixo polar do zigoto; a clivagem radial, total e igual é facilmente observável em ovos de anfióxico e ouriço do mar; os dois primeiros planos de divisão são meridionais e a terceira divisão ocorre seguindo um plano equatorial que divide os 4 blastômeros resultantes das divisões precedentes em duas fileiras, resultando assim, 8 blastômeros. As divisões subsequentes se sucedem com uma alternância regular dos planos. Ovos alécitos.
- Total radial desigual: as divisões evoluem quase do mesmo modo que no exemplo anterior, exceto pelo fato de que a divisão latitudinal não é em posição equatorial, mas desviada para o polo animal; assim se isolam micrômeros no polo animal e macrômeros no polo vegetativo. Ovos heterolécitos.
- Espiral: os fusos de divisão se dispõem obliquamente em relação ao eixo polar do zigoto; os dois primeiros planos são verticais, resultando 4 blastômeros iguais; o terceiro plano é horizontal, deslocado até o polo animal e os 4 blastômeros são micrômeros; como os eixos dos fusos estão orientados obliquamente ao eixo polar, os 4 micrômeros se situam nos ângulos formados pela contiguidade dos 4 macrômeros; os 4 micrômeros (1a, 1b, 1c, 1d) formam o primeiro quarteto e os macrômeros se dividem para formar a segunda série de micrômeros; esta divisão e as ulteriores isolam blastômeros-filhos que se dispõem entre os blastômeros-pais sendo que a inclinação dos fusos de divisão se inverte de um estágio a outro; no final são formados 4 quartetos de micrômeros e 4 quartetos de macrômeros. Comum em numerosos invertebrados, a exemplo de nemertinos, anelídeos e moluscos (exceto cefalópodos). Ovos heterolécitos. Alguns embriões, como de nematódios e urocordados são bilateralmente simétricos desde o início da clivagem, ou seja, o plano sagital divide o embrião em duas metades especulares.
- Parcial discoidal: a clivagem ocorre na região da cicatrícula; inicialmente abrem-se dois sulcos perpendiculares ao outro, mas que não se prolonga no seio da massa vitelina; um terceiro sulco, latitudinal, forma duas camadas de blastômeros, que continuam a se dividir segundo um sincronismo confuso, progressivamente elaborando um disco germinativo o qual formará uma calota na superfície da volumosa massa vitelina. Ocorre nas aves. Ovos telolécitos.

- Parcial superficial: o núcleo se divide para dar quatro gerações, ou seja, 16 núcleos-filhos; estes ganham a periferia e colonizam o citoplasma estendido na superfície do ovo. Presente, sobretudo, nos insetos. Ovos centrolécitos.

TIPOS DE BLÁSTULA

- Celoblástula: regular, com uma blastocele central limitada por uma única camada de células (ovo alécito, clivagem total); irregular com uma cavidade excêntrica, repelida para o polo animal, onde ela é limitada por uma camada de micrômeros, enquanto no polo vegetativo observam-se células maiores, em camadas, pois que são mais ricas em vitelo (ovos heterolécitos).
- Esteroblástula: a cavidade é virtual, pois é completamente preenchida pelos volumosos blastômeros do polo vegetativo (ovos heterolécitos, com vitelo particularmente abundante).
- Discoblástula: própria dos ovos telolécitos, cuja cavidade é sempre rudimentar e limitada a um interstício que separa os blastômeros mais internos daqueles da superfície do disco.
- Periblástula: característica dos ovos centrolécitos, onde a cavidade é virtual.

MODOS DE GASTRULAÇÃO

- Invaginação ou embolia: próprio à celoblástula regular; num ponto do polo vegetativo ocorre invaginação na blastocele e o orifício resultante chama-se blastóporo; o folheto externo é o ectoblasto e o interno, endoblasto, este limitando o arquêntero cavidade digestiva inicial.
- Recobrimento ou epibolia: os micrômeros se dividem, crescem e se movem para o polo vegetativo, onde envolvem os macrômeros; a gástrula tem um blastóporo neste polo e eventualmente vestígio de arquêntero.
- Involução: processo onde as células de algum ponto da periferia do disco germinativo (geralmente relacionado com a futura simetria do animal) movem-se para baixo e para trás, sob a camada superficial de células, para formar a dupla camada; falta blastóporo e um verdadeiro arquêntero.
- Delaminação: a gastrulação ocorre pela simples separação das camadas de células ou por divisões celulares, formando então os dois folhetos – o ectoblasto e o endoblasto; no primeiro modo a gástrula produzida não tem blastóporo nem arquêntero e no segundo a cavidade central é obscurecida e também não há blastóporo.
- Ingressão: as células simplesmente invadem a blastocele onde formam a segunda camada; na ingressão mutipolar as células partem de distintos pontos e na unipolar apenas de um polo; a gástrula resultante não tem arquêntero nem blastóporo.

FORMAÇÃO DO MESODERME

Existem poucos filos com apenas dois folhetos embrionários e nestes a eventual presença de uma terceira camada é mesenquimatosa (ou mesogléia ou mesohilo); mas nos metazoários evoluídos uma terceira camada é formada - a mesoderme. Esta origina-se dentro ou a partir do endoderme e é referida como endomesoderme ou mesoderme "verdadeiro".

Naqueles animais cuja clivagem é espiral, o mesoderme surge de um único blastômero micrômero, ou seja a quarta célula restante 4d ou célula M (mesentoblástica). Estas se dividem em duas células teloblásticas que se localizam no polo vegetativo; cada célula prolifera até formar uma massa de células mesodérmicas que por sua vez constituem uma série linear de blocos segmentados.

Nos grupos onde a clivagem é radial o mesoderme é formado a partir de um par de bolsas enterocélicas - a parede do arquêntero se evagina e as bolsas se separam como um par ou como uma série de pares.

FORMAÇÃO DO CELOMA

A blastocele é a primeira cavidade a aparecer e parte dela persiste no animal adulto, enquanto o arquêntero (cavidade da gástrula) geralmente é permanente e forma, parcialmente ou totalmente, a

cavidade digestiva. Apenas nas esponjas isto não ocorre, pois o seu sistema de cavidades é completamente diferente dos demais metazoários. Em Cnidários, Ctenóforos e triblásticos sem celoma o arquêntero é a única cavidade embrionária e a cavidade digestiva é a cavidade corporal dos adultos.

Nos demais metazoários uma cavidade corporal está presente, separando a parede do corpo do tubo digestivo e esta pode ser de dois tipos: pseudoceloma e celoma que são portanto, cavidades secundárias. A mesoderme dos pseudocelomados é mesenquimatosa, revestindo a parede do corpo, mas separada do tubo digestivo pela cavidade. Em animais com celoma, seu espaço surge dentro do mesoderme, portanto este reveste tanto a parede do corpo como a do tubo digestivo.

A formação do celoma ocorre juntamente com a do mesoderme. Os animais que apresentam clivagem espiral, onde a mesoderme origina-se de uma única célula - 4d, o celoma é resultante do alargamento de fendas que se formam na série linear das massas mesodérmicas (esquizocelia). Naqueles cuja clivagem é radial as cavidades de evaginação das bolsas convertem-se em celoma e a parede em mesoderme (enterocelia).

FORMAÇÃO DA METAMERIA

A metameria surge por um comportamento singular do mesoderme e do celoma, onde os sacos celomáticos, direito e esquerdo, que contornam o tubo digestivo se fragmentam numa série de bolsas, que se sucedem ao longo do eixo longitudinal do corpo. Em alguns anelídeos poliquetos a metamerização resulta de um modo particular de crescimento dos metâmeros na região posterior. Ao nível de cada segmento (ou metâmero), o cordão nervoso mediano dilata-se e origina gânglios que se sucederão ao longo de uma cadeia axial; estes são observados tanto sobre o cordão ventral de crustáceo, como sobre os gânglios espinhais dorsais dos vertebrados. Do mesmo modo, formações excretoras ou tegumentares ou ainda esqueléticas, sofrerão esta fragmentação regular a qual deixará traços nos anéis dos Anelídeos, no abdome dos crustáceos ou na coluna vertebral e costelas de um vertebrado.

A metameria primitiva é mascarada pelo comportamento muito variado do celoma.

Esta metamerização dos animais mais evoluídos condicionou o desenvolvimento dos metâmeros mais anteriores talvez permitindo a diferenciação da cabeça, presente em numerosos filos. A cefalização é cada vez mais forte no vertebrados, culminando com o crânio, o qual evolui ao mesmo tempo que o sistema nervoso. A metameria, e a encefalização atestam profundas similaridades entre os triblásticos celomados, apesar das grandes diferenças existentes entre os mesmos.

4. Importância do Celoma

O celoma fornece uma área para a ampliação da superfície dos órgãos internos. Sendo um espaço cheio de líquido, entre a parede do corpo e os órgãos internos pode servir a várias funções: esqueleto hidrostático, meio circulatório, local temporário para maturação dos óvulos e espermatozoides, acúmulo de excesso de líquido e produtos de excreção. Em celomados típicos o celoma abre-se para fora por meio de metanefrídio (órgão que tem forma de funil aberto e ciliado) e gonoduto, vias de eliminação de excretas e gametas.

A parede do corpo possui feixes de músculos longitudinais e circulares que podem funcionar antagonicamente; à medida que os músculos são contraídos ou relaxados a força aplicada ao fluido celomático facilita uma variedade de tipos de movimentos corporais, funcionando assim como esqueleto hidrostático.

5. Importância da Metameria

Metameria é a divisão do corpo de animais em uma série longitudinal de unidades similares repetidas, que em cordados, anelídeos e artrópodes, possivelmente os moluscos e pseudocelomados que a apresentam está ligada à eficiência locomotora. Em alguns anelídeos a metameria é próxima do modelo ideal, ou seja, replicação por segmento de apêndices, músculos, nervos, vasos sanguíneos, celoma, sistema excretor e sistema reprodutor, mas em artrópodos se especializam e fusionam em regiões distintas (tagmas); em cordados é aparente apenas no esqueleto axial, músculos e nervos, embora primitivamente outros órgãos sejam metamerizados.

A metameria em uma forma com cavidade preenchida por líquido auxilia a locomoção peristáltica, pois ela impede que a pressão exercida pelos músculos seja dissipada pelo corpo todo. Os efeitos locais da musculatura em formas metamerizadas são mais vigorosos e assim mais eficientes, pois cada metâmero torna-se uma unidade de função especializada, notadamente para cavar, como os anelídeos.

6. Padrões de organização

Cuvier foi o primeiro a reconhecer que a abundância de espécies pode se subordinar a um número relativamente pequeno de tipos de organização concordante e Beer a reconhecer que no decorrer do desenvolvimento embrionário, aparecem inicialmente os caracteres gerais do filo animal e depois sucessivamente os da classe, ordem, até espécie. Isto significa que os embriões de representantes do mesmo plano estrutural, são mais parecidos do que os animais completamente desenvolvidos.

Haeckel estabeleceu a sua lei biogenética fundamental, na qual postula: "a ontogenia é uma recapitulação da filogenia". Hoje sabemos que há muitos paralelos entre ontogenia e filogenia, mas as feições de uma ontogenia ancestral pode ser deslocada para estádios iniciais ou posteriores nas ontogenias descendentes. São raros os casos onde uma ontogenia completa recapitula a filogenia.

A noção de homologia serve de guia às disciplinas comparadas: órgãos homólogos são formações no plano fundamental que concordam na posição dentro do plano total e na sua origem ontogenética. As homologias são portanto, documentos que indicam uma descendência comum, monofilética. Os critérios de homologia mais seguros resultam do estudo da ontogênese, pois os órgãos homólogos executam com frequência, funções completamente diferentes,

Às homologias opõem-se as analogias. Estruturas análogas são formações com funções correspondentes, mas com plano de estrutura e ontogênese diferentes, isto é diferentes raízes filogenéticas.

PRIMITIVOS

Existem dois enigmáticos filis microscópios, Mesozoa e Placozoa, com o mínimo de células e especializações de tecidos. O primeiro é considerado por certos autores como triblástico, provavelmente derivado de platelmintos (grupo das planárias) que perderam o terceiro folheto embrionário. Mas autores recentes consideram a simplicidade do plano corpóreo como sendo primitiva. Análises de guanina-citosina mostraram que estas constituem 23% do DNA total, percentual mais próximo daqueles encontrados em certos protozoários. Do mesmo modo, o único representante de Placozoa, *Trichoplax adhaerens*, cultivado em aquário marinho, apresentou o mais baixo conteúdo de DNA entre os Metazoa analisados: 2/3 daquele encontrado em esponjas e apenas 10 vezes mais que o de bactérias. Por isto, são hoje considerados, por certos autores, os metazoários primitivos.

DIBLÁSTICOS

A gastrulação produz um embrião com dois folhetos e, quanto presente, o arquêntero é cavidade digestiva inicial, enquanto o blastóporo assume função dupla - boca e ânus. Esta é a condição de animais diblásticos. Cnidaria, Ctenophora e com certa reserva, os Porifera tem suas possibilidades de organogênese limitada e todos exibem simetria radial. Espécies deste grupo tornaram-se irregulares, como a maioria das esponjas, ou birradiais como as anêmonas e os ctenóforos. Muitas das espécies têm vida sésbil, principalmente a totalidade das esponjas e algumas formas polipóides dos cnidários. O fato é que animais de simetria radial tendem a ter uma vida sésbil em oposição àqueles de simetria bilateral. E criaturas sésseis não podendo perseguir presas, promovem adaptações para agarrá-las ou filtrá-las.

TRIBLÁSTICOS

Com exceção de alguns adultos (Ectoproctos, certos Anelídeos e Equinodermes) os triblásticos são bilateralmente simétricos.

A importância da aquisição do terceiro folheto embrionário é ilustrada por dois fatos: (1) a organogênese vai repousar sobretudo na evolução do mesoblasto; (2) o aparecimento da cefalização ligada à simetria bilateral, ao desenvolvimento do sistema nervoso e dos órgãos sensoriais. De acordo

com o destino do mesoblasto e evolução das cavidades secundárias, três grupos podem ser distinguidos: acelomados, pseudocelomados e celomados.

Triblásticos acelomados: Neles o mesoblasto permanece compacto, fornecendo o parênquima que preenche os espaços interviscerais e podendo participar da constituição de certos órgãos. Assim é que se individualizam um aparelho genital, freqüentemente muito complexo, um sistema excretor protonefridial, um tubo digestivo incompleto e células musculares mais ou menos diferenciadas. Os platelmintos pertencem a este grupamento, onde as planárias os representam bem na sua forma primitiva; no entanto, os outros grupos de platelmintos são parasitos, cujas modificações e simplificações morfo-fisiológicas os afastaram do tipo primitivo.

Triblásticos pseudocelomados: o pseudoceloma representa a blastocele que persiste revestindo a parede do corpo; os órgãos internos estão livres dentre desse espaço, pois não há peritônio revestindo a cavidade, como ocorre nos celomados; tubo digestivo aberto em ambas as extremidades, sem sistemas circulatório e respiratório. Meglitsch & Schram (1991) reconhecem 9 filos: Gastrotricha, Rotifera, Acanthocephala, Loricifera, Kinorryncha, Priapulida, Nematomorpha, Nematoda e Chaetognatha. O filo Loricifera foi descoberto no meio-bentos, em 1983 e pode ser o "elo perdido" entre Priapulida, Kinorryncha e Nematomorpha.

Triblásticos celomados: nestes, o celoma aparece como uma cavidade dentro do mesoderme embrionário; no embrião, a parte aderente ao ectoblasto é chamada somatopleura, enquanto a outra aderida ao endoblasto é chamada esplancnopleura, que no adulto formará o peritônio; deste modo todos os órgãos internos serão recobertos e nenhum deles estará livre dentro da cavidade celomática; os órgãos são conectados à parede corporal pelos mesentérios dorsal e ventral; em quase todos os celomados, o tubo digestivo é altamente diferenciado tendo boca e ânus; sistema nervoso com numerosos nervos periféricos e centros bem definidos; órgãos sensoriais ganham em número e qualidade; progresso notável das células contráteis (musculatura) e no desenvolvimento de órgãos glandulares. De Mollusca a Chordata todos os filos são celomados.

De qualquer modo os três folhetos embrionários caracterizam, de agora por diante, os metazoários e a partir deles se diferenciam tecidos e órgãos. Do ectoblasto surgirão os tegumentos e o sistema nervoso; do endoblasto se originarão tubo digestivo e seus anexos; e o mesoblasto formará a musculatura, o sistema circulatório; o mesênquima difuso une-se aos folhetos e participa da constituição de tecidos conjuntivos, sangue e formações esqueléticas nos vertebrados.

Com o aparecimento do celoma outras modalidades de organização dividem este grupo em ao menos duas grandes linhagens: protostômios e deuterostômios.

Protostômios: o blastóporo constitui a boca e jamais forma diretamente o ânus do adulto; também pode desaparecer, sendo boca e ânus neoformações ou ainda tornar-se uma fenda longitudinal cujos lábios se soldam, na porção mediana, deixando persistir duas aberturas, onde a anterior evolui para boca e a posterior para ânus; a clivagem é espiral o celoma se forma por esquizocelia, a cadeia nervosa está em posição ventral (hiponeurianos) e as larvas são semelhantes ao tipo trocófora; a metameria é nítida em formas inferiores, mesmo no estágio adulto, mas freqüentemente pouco evidente nas formas superiores; engloba moluscos e sipúnculos em uma linhagem praticamente sem metameria e anelídeos, pogonóforos, equíuros, onicóforos e artrópodes com metameria mais ou menos evidente.

Deuterostômios: o blastóporo transforma-se em ânus ou marca a localização deste orifício sendo a boca uma neoformação; a clivagem é radial, o mesoderme juntamente com o celoma surge pela via enterocélica; o nível de diferenciação e a posição do sistema nervoso permitem dividir este grupo em: epitelioneurianos e epineurianos.

- **epitelioneurianos:** Equinodermes, os mais acéfalos, hemicordados e pogonóforos são organismos marinhos arcaicos, cujo sistema nervoso é imperfeitamente separado da ectoderme; não há metameria, os cordões nervosos permanecem em estado glanglionar e o celoma é dividido em três pares de vesículas celomáticas (trímeros); embora trímeros, estes três filos são fortemente diferentes entre si e muito distantes dos cordados.

- **epineurianos:** são os cordados cujo sistema nervoso é completamente separado da ectoderme, possuindo um eixo esqueleto dorsal, a notocorda, situada entre o tubo digestivo e o sistema nervoso dorsal; ao menos no estado embrionário existem fendas branquiais que estabelecem comunicação entre a cavidade faríngea e o meio externo (faringotremia).

7. Ciclos de vida

Baseados em estudos de diversos autores, BRUSCA & BRUSCA (1990) consideram que a maioria dos "invertebrados" tem um dos seguintes padrões: (1) **desenvolvimento indireto**, (2) **desenvolvimento direto** e (3) **desenvolvimento misto**. No primeiro tipo, o ciclo apresenta algum tipo de larva (planctotrófica ou lecitotrófica, i.e., alimenta-se do plancton ou do vitelo) diferente do adulto. No segundo, os embriões recebem proteção parental, são os vivíparos ou ovovivíparos e no terceiro e último, os embriões são chocados ou encapsulados nos estádios iniciais do desenvolvimento, sendo posteriormente liberados como larvas.

8. Problemas e soluções da pluricelularidade

Na condição de multicelular as células perdem a versatilidade e se tornam dependentes uma das outras, gerando problemas e naturalmente soluções.

Vejamos então, que na maioria das linhagens de multicelulares há uma tendência a mudar de tamanho e entre as vantagens disto podemos citar: (a) maior especialização das partes do corpo, (b) emancipação do ambiente e (c) proteção contra inimigos.

Contudo, o aumento do tamanho gera muitas necessidades específicas. Por exemplo, a simples osmose já não é suficiente para transportar oxigênio e nutrientes para todas as células e remover os excretas. Isto porque todos os processos metabólicos são mais ou menos associados às membranas de superfície e existe uma capacidade mínima de transporte que a membrana deve ser capaz de realizar. Se ela não pode absorver quantidade suficiente de nutrientes, a célula morre e se resíduos tóxicos não podem ser rapidamente eliminados, sua acumulação também conduzirá à necrose celular. Essas duas ações dependem da faculdade de área de membrana servir a um dado volume do conteúdo.

Quanto maior o volume, maior é a quantidade de nutrientes necessária e a produção de resíduos e uma membrana maior é requerida, pois enquanto o tamanho do corpo aumenta como o cubo do raio (tomando como base uma célula de forma esférica), o aumento de todas as superfícies é como o quadrado do raio, ou seja, o aumento do volume é muito mais rápido.

Que soluções foram então encontradas para os problemas de transportes? Dobramentos e enrolamentos para aumentar a área de superfície dos órgãos internos e principalmente a evolução de órgãos para circulação, respiração, digestão e excreção, que colocam as células de qualquer parte do corpo, em íntimo e eficiente contato com o mundo externo.

Não é por acaso que a maioria dos metazoários que buscam alimentos e proteção são bilateralmente simétricos, pois paralelamente ao aumento de tamanho há uma progressiva independência do ambiente de tal modo, que são capazes de explorar uma maior gama de condições.

É certo que a locomoção peristáltica do cavador foi favorecida pelo desenvolvimento dos músculos circulares e longitudinais, em torno de uma cavidade ou mesênquima com líquido. Os moluscos desenvolveram seus próprios tipos de armadura para escapar dos predadores e neles a locomoção pedal é mais importante. Nos artrópodes a estrutura protetora é menos dura, mas formou patas articuladas que são base para os pares de apêndices.

9. Filogenia

Influenciados pelos filósofos alemães do século XVIII e do início do século XIX, alguns cientistas identificaram arquétipos ou formas hipotéticas como ancestrais das formas atuais. Um dos mais famosos foi HAM - molusco hipotético ancestral, o qual restringiu tanto o pensamento, que no presente dificulta a integração de conhecimento sobre formas fósseis no desenvolvimento de uma filogenia dos moluscos.

Nesta concepção de arquétipos, as principais teorias sobre a origem dos metazoários são: Colonial, na qual os metazoários se originaram de flagelados coloniais pôr progressiva especialização e independência celular; Sincicial, onde ciliados multinucleados se tornaram compartimentalizados ou

celularizados originando assim os primeiros metazoários e Polifilética, ou seja, origem a partir de diferentes grupos unicelulares.

A teoria colonial foi apresentada inicialmente por Haeckel, em 1874, tendo sido modificada pôr Metschnikoff em 1886 e difundida pôr Hyman, em 1940. Hadzi, em 1953 e Hanson, em 1977 foram os principais proponentes da teoria sincicial, enquanto Greenberg, em 1959 defendia o ponto de vista polifilético. As duas primeiras naturalmente têm uma concepção monofilética, assim como a teoria mais recente, chamada Trochaea (Nielsen, 1995).

Para os colonialistas, a evolução dos metazoários se inicia com a blastea (semelhante à blástula), passando pela gastrea (semelhante à gástrula), e o ancestral hipotético dos metazoários seria muito parecido com a larva plânula dos cnidários, do qual os metazoários inferiores teriam se originado. Assim, a simetria radial teria surgido diretamente deste ancestral e uma modificação posterior desta, em simetria bilateral, como a apresentada pelos platelmintos. Os cnidários vivos seriam os mais primitivos dos metazoários.

Os principais fundamentos dessa teoria são: os flagelados têm grande tendência à formação de colônias compactas e isto lembra estádios no desenvolvimento embrionário dos Metazoa; a perda de individualidade por membros de colônias seria o prefácio para emergir a identidade metazoária e a formação de espermatozoides a partir de uma gradual alteração de protozoário flagelado.

Para os defensores da teoria sincicial, o ancestral hipotético dos metazoários seriam ciliados primitivos, multinucleados e bilaterais (muitos ciliados recentes apresentam esta simetria). Estes assumiram um estilo de vida bentônico com sua abertura oral voltada para o substrato e ao longo de sua evolução formou-se uma membrana celular envolvendo uma massa interna sincicial. Estas e outras modificações teriam originado os platelmintos acelos. Os platelmintos seriam então, os mais primitivos dos metazoários.

Os fundamentos dessa teoria são: os platelmintos acelos têm o mesmo tamanho dos ciliados; ambos são bilaterais; têm boca permanente; têm ciclo cromossômico diplóide; um parênquima central imperfeitamente celularizado e em alguns ciliados a presença de núcleo com seu citoplasma e flagelo apresenta as características essenciais de um espermatozoide de metazoário. Com a recente aquisição da informação de que o interior dos acelos é celular e não sincicial, esta hipótese sobre a origem dos metazoários tem apenas um valor histórico.

Para Greenberg, esponjas e cnidários teriam surgido de flagelados coloniais, enquanto platelmintos e ctenóforos teriam seguido a via dos ciliados ou dos mesozoários.

Recentemente, em 1985, Nielsen propôs uma teoria chamada **trochaea**, uma ampliação daquela conhecida como Gastrea apresentada por Haeckel. Na teoria trochaea a evolução inicial dos filos animais teria comportado uma série de ancestrais holoplanctônicos, baseado no fato de que estruturas ciliadas para alimentação estão presentes em larvas de muitos invertebrados e certos animais adultos.

Atualmente têm sido muito usados os princípios da sistemática filogenética, também conhecida como Hennigiana (Hennig foi seu primeiro formulador), cladismo ou cladística. Hennig notou que os caracteres evoluem de um estado primitivo (plesiomorfo) para um estado avançado ou derivado (apomorfo) e que portanto as classificações deveriam refletir a história evolutiva do grupo. Assim, para que a classificação realmente reflita a história evolutiva, cada grupo (i.e., espécie, gênero, família, filo) deve ser definido por uma ou mais características homólogas. Nos cordados, por exemplo, fendas branquiais, notocorda, tubo neural dorsal são caracteres presentes em ao menos algum ponto de sua história de vida e em todos os outros animais não existe este conjunto de homólogos. As variações na estrutura dos homólogos entre os subfilos dos cordados dão informações adicionais, úteis à compreensão das relações evolutivas deste grupo.

É portanto um método que analisa uma ampla variedade de caracteres para determinar relações entre os grupos e o propósito da análise cladística e das classificações que resultam é identificar grupos que são monofiléticos. Nesta visão, os crustáceos por exemplo são monofiléticos, descendentes de um ancestral com uma série de feições únicas. Há grupos parafiléticos, com apenas alguns descendentes de um ancestral comum e os polifiléticos, descendentes de um ou mais ancestrais. Meglitsch & Schram (1991) fazem uma tentativa de reconstrução filogenética dos invertebrados escolhendo caracteres, os mais objetivos possíveis e com a menor quantidade de homoplasias (convergências). Assim, a partir de uma matriz de caracteres, resultaram dois cladogramas (com base em dois programas diferentes), interpretou e escreveu a seguinte sequência: (1) primeiros estágios da evolução animal, iniciados ao nível Protista, foram centrados no aumento da complexidade estrutural e bioquímica para facilitar a interação das células, sendo que Mesozoa e Placozoa refletem isto; (2) as

funções corporais estavam restritas a células específicas, como ocorre em Porifera; (3) avanço na especialização celular para formar verdadeiros tecidos, em Cnidaria e Ctenophora; (4) evolução de fatores internos relacionada à organização corporal básica para atuar mais efetivamente com o ambiente externo; a simetria bilateral marca esta transição; (5) ao menos três ramos resultam da especialização do padrão de clivagem dos ovos e especificação da formação do mesoblasto-acelomados, pseudocelomados e celomados.

Contudo as relações entre acelomados, pseudocelomados e celomados surpreendem, pois a análise não corrobora a clássica concepção de que acelomados têm um grau de organização ancestral aos outros, mas sim entre pseudocelomados e celomados.

Estudos ultraestruturais sustentam mais ou menos a hipótese de que um corpo acelomado pode evoluir de um celomado, como sugeriu Remane, um biólogo alemão, em 1963. No entanto, resultados preliminares de análise moleculares (rRNA- sequenciamento usado para inferir relações entre grupos animais, cuja variabilidade é ampla o suficiente para distinguir filós com entidades separadas, mas suficientemente pequena para revelar similaridades) sustentam a hipótese contrária.

As análises de Meglitsch e Schram foram as primeiras tentativas de analisar cladisticamente os filós de invertebrados por meio de programas de computador e foram desenvolvidas com objetivo pedagógico, baseadas na metodologia científica. No entanto, a escolha de determinados caracteres tem sido criticada por outros autores.

Na atualidade há poucos livros que favorecem a origem polifilética dos metazoários a partir de protistas ancestrais, contudo a maioria dos autores modernos acredita que os animais multicelulares evoluíram apenas uma vez. Para este últimos, o ancestral dos metazoários seriam semelhantes aos protozoários coloniais - os coanoflagelados.

Assim, na atualidade, os Coanoflagelados são considerados grupo-irmão dos metazoários, pois apresentam sinapomorfias, particularmente a forma de colarinho com flagelo, muito semelhante às células da maioria das esponjas recentes.

Conclusão

Pelo que foi aqui exposto, fica evidenciada a utilidade desta visão globalizada dos metazoários, onde paralelamente à grande diversidade de espécies pudemos conhecer aspectos da uniformidade dos metazoários. De um modo geral é notável a crescente complexidade na organização dos metazoários e cujos passos refletem uma certa história evolutiva dos mesmos.

A maioria quase absoluta dos autores modernos favorece o monofiletismo dos metazoários.

Pôr outro lado, as relações dentro e entre grupos são objeto de muitos estudos e espera-se esclarecimentos mais consistentes baseados em uma gama maior de caracteres, inclusive bioquímicos, principalmente com relação aos chamados invertebrados. Este "grupo" contém cerca de 90% das espécies conhecidas, e as diferenças no seu seio são muito mais importantes do que entre os cordados.

Bibliografia consultada

BARNES, R.D. Zoologia dos invertebrados. Tradução por Jesus E. de Paula Assis *et al.* 4.ed. São Paulo: Roca, 1990. 1179p. *il.*

BRUSCA, R.C. & BRUSCA, G.J. Invertebrates. Sunderland: Sinauer Associates, Inc.-Publishers, 1990. 922p. *il.*

LEGAY, J-M.; PAVANS de CECCATTY, M.; DUCET, G.; LEBRETON, P. Éléments de biologie cellulaire. Paris: Éditions Médicales Flammarion, 1968. 295p. *il.*

MEGLITISCH, P.A. & SCHRAM, F.R. Invertebrate Zoology. 3ed., Oxford: University Press. 1991. 623p.*il*

NIELSEN, C. Animal evolution- Interrelationships of the living phyla. USA: Oxford University Press. 1995. 467p. *il.*

RUPPERT, E.E.; BARNES, R.D. Invertebrate Zoology. 6. ed. USA: Saunders College Publ. 1994.1056p.*il.*
