

CAPÍTULO 6



Gastrulação e Estabelecimento do Plano do Corpo

Vimos no capítulo anterior que a primeira necessidade de um zigoto, para formar um organismo, é a sua multiplicação em várias células. Vimos também que no final do processo de clivagem organiza-se uma blástula. Na sequência do desenvolvimento, a próxima estrutura a ser formada é gástrula. O que caracteriza esta estrutura e qual o seu significado? A gastrulação, processo que dá origem à gástrula, implica na reorganização das células do blastoderma da blástula. Isso leva ao início do processo de diferenciação celular, resultando na formação dos primeiros tecidos do embrião – os folhetos embrionários. Um mecanismo fundamental neste processo de diferenciação é a movimentação e/ou mudança de posição das células, o que possibilita que elas entrem em contato com novas vizinhanças celulares e, assim, com diferentes informações.

Neste capítulo, vamos caracterizar o processo de gastrulação, enfocando os aspectos gerais, os movimentos morfogênicos de gastrulação e a organização básica da gástrula. Adicionalmente, vamos abordar as características básicas do plano do corpo.

6.1 Gastrulação: reorganização de células

6.1.1 Introdução

A Gastrulação é um processo altamente integrado de **movimentos celulares** que levam a um rearranjo das células da blástula, resultando na formação de um embrião (gástrula) constituído por **camadas germinativas** e com um eixo axial estabelecido. As camadas germinativas, também denominadas de **folhetos embrionários** ou **folhetos germinativos**, são as precursoras das células que formarão todos os tecidos e órgãos que constituem o corpo do animal.

As gástrulas dos diferentes animais podem ser formadas por dois ou três folhetos embrionários ou camadas germinativas. Os folhetos são denominados de acordo com sua posição na gástrula, sendo eles: o ectoderma (grego *ecto* = fora, *derma* = pele), o endoderma (grego *endo* = dentro) e o mesoderma (grego *meso* = meio).

No processo da gastrulação ocorre grandes mudanças na forma, rearranjo, movimento e nas propriedades adesivas das células. Neste processo algumas moléculas sinalizadoras como as proteínas morfogenéticas do osso (BMPs - sigla do inglês bone morphogenetic protein), os Fatores de crescimento de fibroblastos (FGFs - sigla do inglês fibroblast growth factor) e as proteínas Wingless (Wnts) exercem um papel essencial e serão discutidas mais adiante. A gastrulação é o início da **morfogênese** (desenvolvimento da forma do corpo do animal)

6.1.2 Modalidades de movimentos celulares de gastrulação

A **mobilidade celular** que ocorre durante a gastrulação permite que os blastômeros do blastoderma da blástula, que possuem as mesmas potencialidades, adquiram outras posições e contatos com outras células vizinhas na gástrula recém formada. Com isso, ocorrem novas interações entre os blastômeros que induzem a aquisição de potencialidades distintas, as quais levam à diferenciação celular que resultando na formação dos folhetos ou tecidos embrionários. Estes movimentos são determinados fundamentalmente pela presença e posição da blastocele na blástula, pois esta cavidade representa um espaço para a movimentação e aquisição de novas posições (interna, intermediária, externa) dos blastômeros na gástrula.

Através de alguma das modalidades de movimentos celulares (descritas a seguir), alguns blastômeros se movem para dentro da gástrula em formação e se posicionam mais internamente onde irão formar o endoderma, enquanto outros se posicionam em uma região intermediária, onde irão formar o mesoderma (na grande maioria dos animais: de platelmintos até cordados). Já, alguns blastômeros permanecem na superfície externa onde irão formar o ectoderma (Figura 6.1). Por convenção, no estudo da Embriologia, os folhetos embrionários são representados nos esquemas e desenhos por cores padrão, como segue: o ectoderma em azul; o mesoderma em vermelho; e o endoderma em amarelo ou verde.

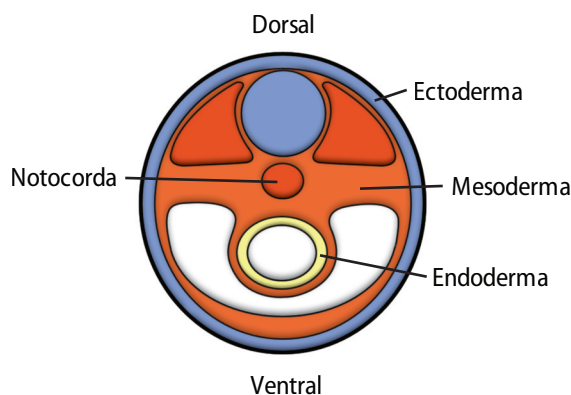


Figura 6.1 - Organização dos Folhetos embrionários em vertebrados (WOLPERT et al., 2008).

Os movimentos celulares que ocorrem na gastrulação também são conhecidos como movimentos morfogenéticos. Eles podem ocorrer isolados ou associados na formação das gástrulas dos diferentes animais e, em geral, causam a expansão e o deslocamento de uma camada de células sobre uma superfície ou para dentro do embrião. Os movimentos de gastrulação são descritos como seguem:

- a) **Invaginação:** consiste de um dobramento ou aprofundamento de um conjunto de blastômeros do pólo vegetativo para o interior da blastocele. Como consequência do dobramento organizam-se novas camadas de tecido embrionário no interior do embrião, o endoderma (camada mais interna) e o mesoderma (camada intermediária); enquanto que as células que permaneceram na superfície formam o ectoderma. Este movimento também é conhecido como embolia e é característico da gastrulação de embriões oriundo de ovos com pouco vitelo coligolécito, como nos equinodermos e anfioxos (Figura 6.2A).
- b) **Involução:** quando uma camada de blastômeros se expande e se dobra sobre si mesma, formando uma segunda camada que continua se estendendo, situando-se subjacentemente à camada externa. As células que interiorizam irão formar o endoderma e o mesoderma, enquanto que as que permaneceram na superfície irão formar o ectoderma (Figura 6.2B).
- c) **Imigração ou ingresso:** neste tipo de movimento ocorre um deslocamento isolado de cada blastômero através de mudança na morfologia celular. As células cúbicas do blastoderma assumem uma forma semelhante a uma garrafa, pois ocorre contração dos pólos apicais e alargamento dos pólos basais, mediados por microtúbulos e filamentos de actina, tornando as células com aspecto de garrafa. Esta morfologia permite a movimentação das células e o seu rearranjo na forma de tecido, após atingirem o local de destino. Como resultado final tem-se que os blastômeros que migram até regiões mais internas formarão o endoderma, aqueles que migram até as regiões intermediárias formarão o mesoderma, e aqueles que permanecem externamente formarão o ectoderma (Figura 6.2C).

- d) **Epibolia ou recobrimento:** neste tipo de movimento as células sofrem um achatamento que proporciona uma expansão de toda a camada além de várias mitoses. Este processo é típico de blástulas com blastocele virtual (estereoblástula) ou pequena e excêntrica (celoblástula excêntrica), devido aos macrômeros presentes na metade vegetativa. Como resultado, os macrômeros vão sendo revestidos externamente pelos micrômeros da metade animal tornando-se internalizados, formando o endoderma. O ectoderma provém dos micrômeros que se localizam externamente na gástrula (Figura 6.2D).
- e) **Delaminação:** consiste na divisão dos blastômeros do blastoderma segundo um plano paralelo à superfície, formando uma camada na interna, que dará origem ao endoderma e mesoderma, e outra externa à gástrula. A camada que permanece externamente dará origem ao ectoderma da gástrula (Figura 6.2E).
- f) **Extensão:** ocorre quando uma camada estratificada de células torna-se mais delgada e estende-se ao longo de um eixo. Neste caso, as células perdem contatos com as suas vizinhas e estabelecem contatos com novas células. A **extensão é dita convergente** quando o movimento de camadas celulares, embora iniciado em locais distintos, converge para o mesmo ponto. Durante estes movimentos as células perdem contatos com as vizinhas e estabelecem novos contatos com outras células. Assim, a extensão convergente ocorre pela intercalação de células. A **intercalação** é também um processo de expansão, mas envolve duas ou mais camadas de células. Durante a intercalação, células de diferentes camadas perdem o contato com suas vizinhas e se intercalam em uma única camada mais fina (Figura 6.2F).

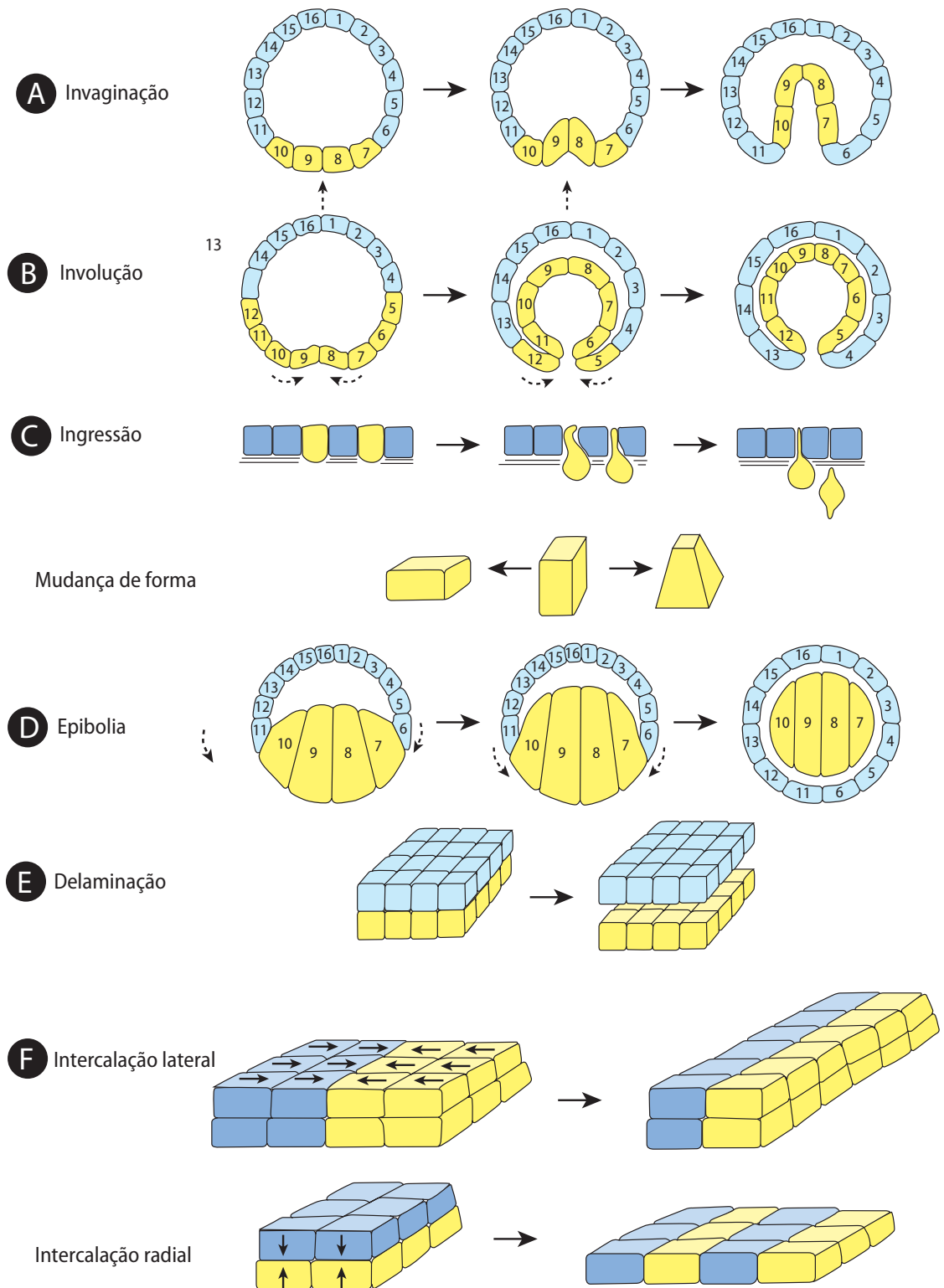


Figura 6.2 - Movimentos celulares básicos envolvidos na gastrulação. (A) Invaginação; (B) Involução; (C) Imigração ou ingressão; (D) Epibolia ou recobrimento; (E) Delaminação; (F) Extensão.

6.1.3 Organização básica da gástrula

A gastrulação envolve mudanças drásticas na estrutura geral do embrião. Estas mudanças convertem uma esfera, formada por um epitélio celular que reveste uma cavidade preenchida por líquido (blástula), em uma estrutura tridimensional complexa denominada gástrula.

Durante a gastrulação, um programa de atividade celular (mudanças na forma e adesividade celular) remodela o embrião de modo que o endoderma e o mesoderma se posicione no interior e apenas o ectoderma permaneça no lado externo. Este rearranjo das células leva os tecidos embrionários para posições apropriadas em relação ao plano corporal (Figura 6.1).

Nos animais cordados (filo Chordata), ainda ocorre a formação de um cordão semirígido denominado de **notocorda** a partir do mesoderma axial (Figura 6.1). O termo “cordado” refere-se exatamente a esta estrutura, exclusiva deste grupo. A notocorda é formada por células grandes e material fibroso, e sua função é dar sustentação ao corpo do animal, pelo menos nas fases iniciais do desenvolvimento. A notocorda também tem a função de interagir com o ectoderma sobrejacente, levando a formação do tubo neural (dorsalmente ao embrião). Na maioria das espécies de cordados, a notocorda desaparece ao fim do desenvolvimento embrionário.

também chamada de corda dorsal ou cordomesoderma

Em alguns animais, devido ao tipo de blástula (como a celoblástula cêntrica e excêntrica, estereoblástula), formam-se **gástrulas com forma circular (ou esférica)** constituídas pelos folhetos embrionários (dois ou três), pelo arquêntero e pelo blastóporo (Figura 6.3A). Como consequência dos movimentos morfogenéticos de gastrulação, a antiga blastocela vai sendo gradualmente substituída por uma nova cavidade, denominada de **arquêntero**. O arquêntero, futuramente, dará origem à cavidade digestiva do animal. A abertura que faz a ligação entre o arquêntero e o meio externo é denominada de **blastóporo** (Figura 6.3A).

do grego *archaios* = primitivo, e *enteron* = intestino

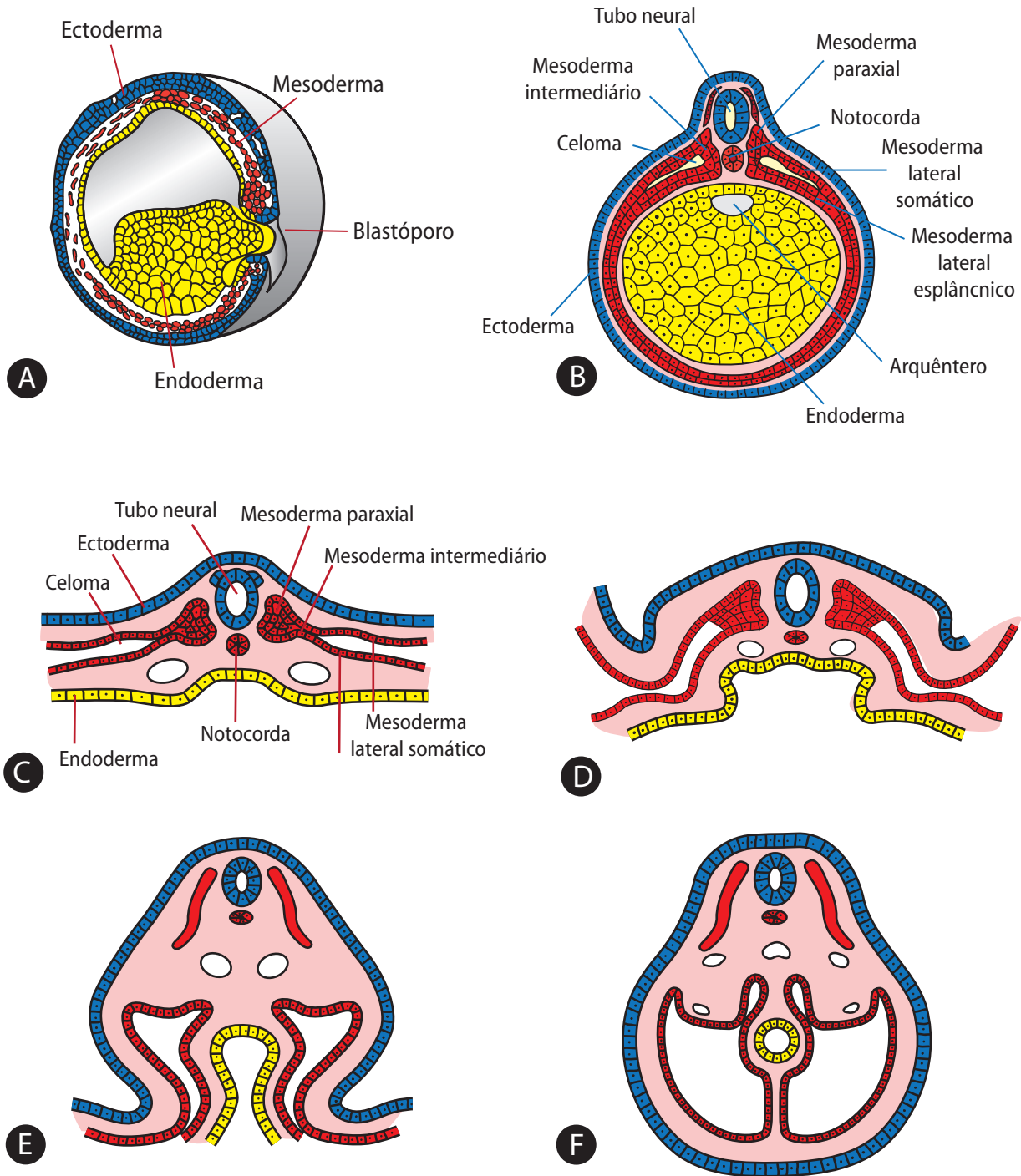
Contudo, as blástulas do tipo discoblástula e o blastocisto darão origem a ***gástrulas planas (ou achatadas)*** que possuem como componentes básicos os folhetos embrionários (ectoderma, mesoderma, endoderma) e a notocorda. Na gástrula, após a formação dos folhetos, ocorre uma subseqüentemente a uma diferenciação progressiva do mesoderma originando o mesoderma paraxial, o mesoderma intermediário e mesoderma lateral (Figura 6.3C).

O **mesoderma paraxial** fica localizado em ambos os lados da notocorda. O mesoderma é constituído por duas colunas espessas e longitudinais de células, uma em cada lado da notocorda. Cada coluna deste está em continuidade com o **mesoderma intermediário** que se adelgaça para formar a camada de **mesoderma lateral**. Esse mesoderma lateral, ocorre na gástrula da grande maioria dos animais a formação de uma cavidade, denominada de **celoma**, que futuramente formará a cavidade corporal do animal (Figura 6.3C).

Nos animais cordados ocorre um dobramento ou flexão do embrião com uma forma plana em sentido dorsoventral transversal que, conseqüentemente, se fecha ventralmente e forma um embrião com corpo cilíndrico ou tubular (Figura 6.3F). Neste embrião, agora os folhetos embrionários assumem posições apropriadas em relação ao plano corporal. A etapa inicial é o estabelecimento do plano corporal geral, definindo os eixos principais do embrião: eixo anteroposterior e eixo dorsoventral (Figura 6.4).

6.2 Características básicas do plano do corpo

Entre os animais, as esponjas (porífero) mostram o modo de organização mais simples pois, embora existam células diferenciadas, falta a coordenação verdadeira de um tecido. Devido as suas células não formarem um tecido verdadeiro e também em razão da falta de órgãos e sistemas, os poríferos ou espongiários são classificados como Parazoários.



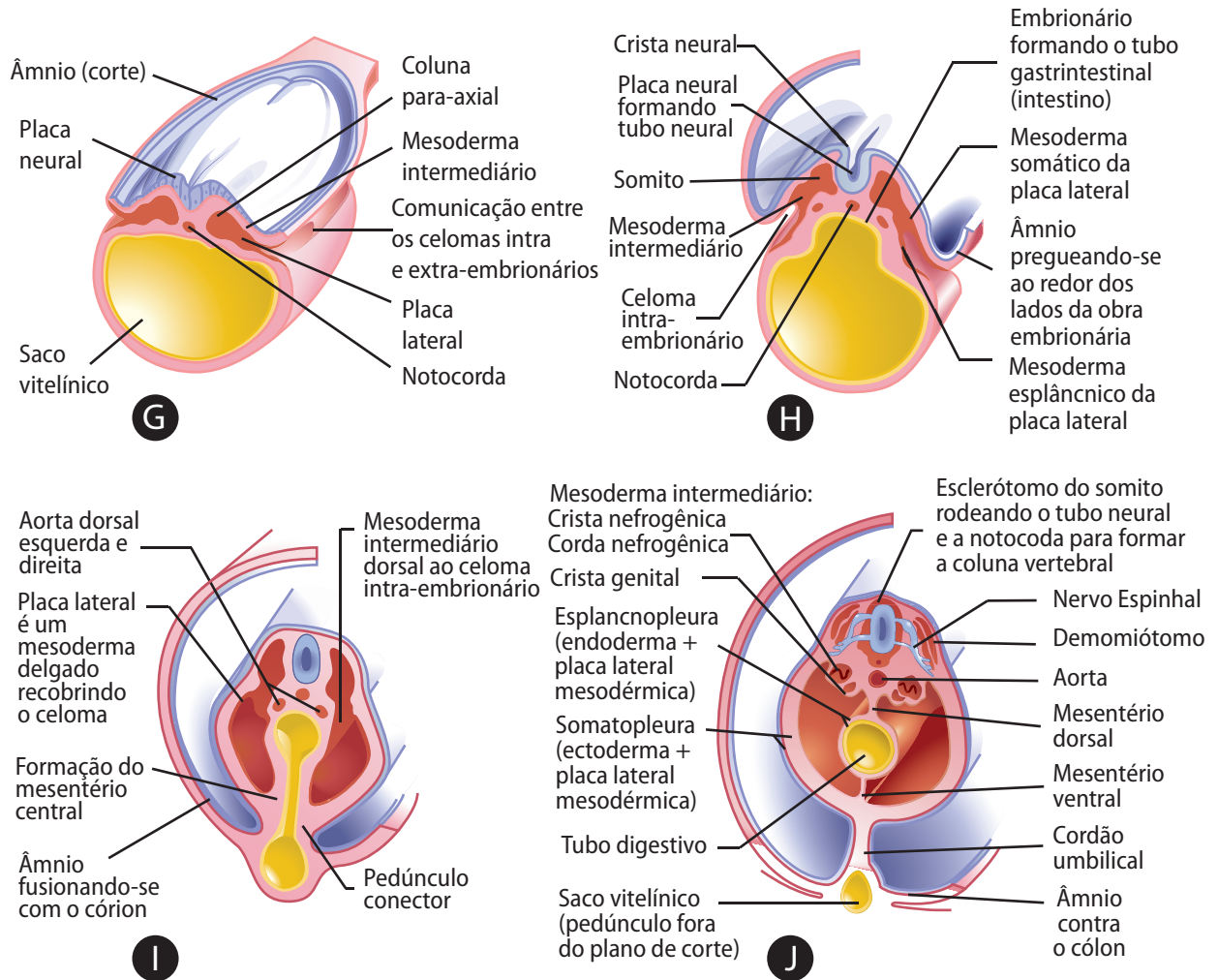


Figura 6.3 - Comparação entre o plano do corpo inicial em diferentes cordados. (A - B) Anfíbio; (C a F) Ave; (G a J) Mamífero. (A) gástrula com forma circular; (B) Logo após a gastrulação, onde o embrião apresenta corpo tubular ou cilíndrico; (C) Gástrula plana; (D - E) Gástrulas sofrendo dobramento ou flexão; (F) Embrião com corpo tubular; (G) Gástrula plana; (H - I) Gástrulas sofrendo dobramento; (J) Embrião com corpo tubular (BROWDER et al., 1991; COCHARD, 2003).

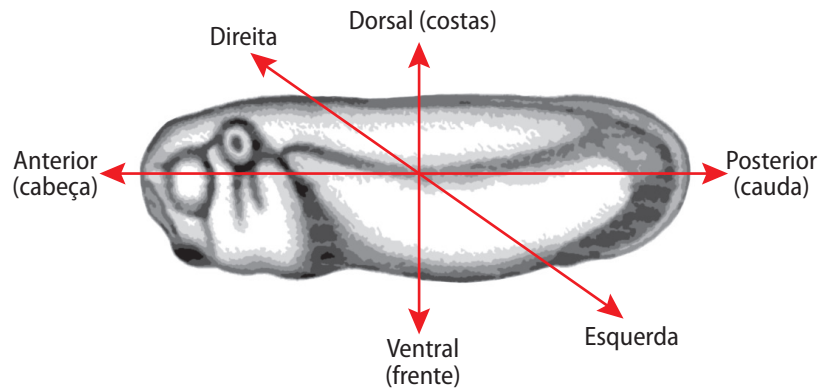


Figura 6.4 - Eixos principais de um embrião em desenvolvimento. Os eixos anteroposterior e eixo dorsoventral são perpendiculares entre si (WOLPERT et al., 2008).

Todos os animais mais complexos que os espongiários produzem duas ou três camadas germinativas ou folhetos embrionários. Animais com simetria radial, como cnidários (hidras, medusas, anêmonas e corais) e ctenóforos (animais semelhantes as medusas), mostram um aumento na complexidade, tendo a gástrula constituída por somente dois folhetos embrionários, o ectoderma e endoderma. Em razão disto, estes animais são denominados de **diploblásticos ou diblásticos** sendo organizados em tecidos reconhecíveis. Animais com simetria bilateral, dos platelmintos até os cordados, possuem uma gástrula com um terceiro folheto embrionário, o mesoderma, sendo eles **triploblásticos ou triblásticos**. Os diblásticos e triblásticos são classificados como eumetazoários por possuírem tecidos, órgãos e sistemas.

do grego *diplos* = duplo, dois;
blastos = aquilo que germina

do grego *triplos* = triplo, três;
blastos = aquilo que germina

Animais cujo o corpo com apresenta uma **simetria radial**, geralmente possuem um corpo cilíndrico onde existe um eixo principal de simetria, o eixo oral-aboral, em torno do qual todas as partes do corpo estão arranjadas de forma cilíndrica. Assim, qualquer plano que contém o eixo principal divide o animal em metades iguais. Ex: cnidários e os ctenóforos (Figura 6.5A).

Animais com **simetria bilateral** são aqueles cujo corpo pode ser dividido em duas metades iguais (imagens em espelho entre si – lados direito e esquerdo) através de um único plano que passa pela linha média (Figura 6.5B). A presença de uma região cefálica determina preferência de movimento para frente (unidirecional). Nestes animais ocorre um processo conhecido como **cefalização**, ou seja, o desenvolvimento dos órgãos sensoriais e tecidos do SNC na extremidade anterior do corpo. Exemplos: dos platelmintos até cordados.

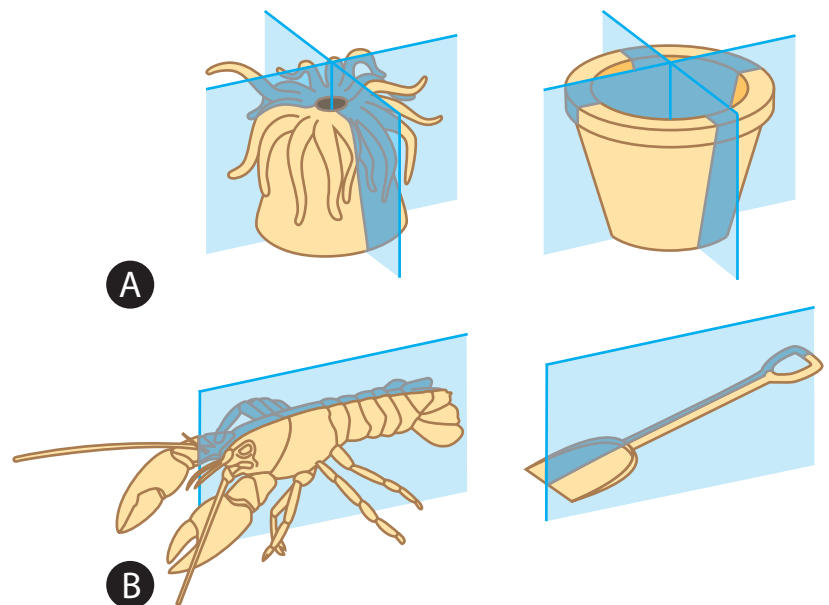


Figura 6.5 - Simetrias do corpo do animal. Comparação entre simetria radial e bilateral.

Celoma

Cavidade da gástrula que dará origem a cavidade geral do corpo que irá alojar os futuros órgãos do animal adulto

do grego *a* = sem;
kôilos = oco, cavidade

Dentre aqueles animais com simetria bilateral, muitos (como os moluscos, anelídeos, artrópodos, equinodermas, hemicordados e cordados) possuem o mesoderma envolvendo totalmente uma cavidade chamada de **celoma**, sendo chamados de **celomados** (Figura 6.6A). Alguns poucos animais, como os platelmintos (vermes achatados) e os nemérteas (vermes com probóscides), não possuem essa cavidade, sendo denominados de **acelomados** (Figura 6.6B). Ainda, alguns outros animais, como os nematódeos (vermes cilíndricos), possuem um celoma falso, sendo chamados de **pseudocelomados** (do grego *pseudés* = falso; *kôilos* = oco, cavidade) (Figura 6.6C).

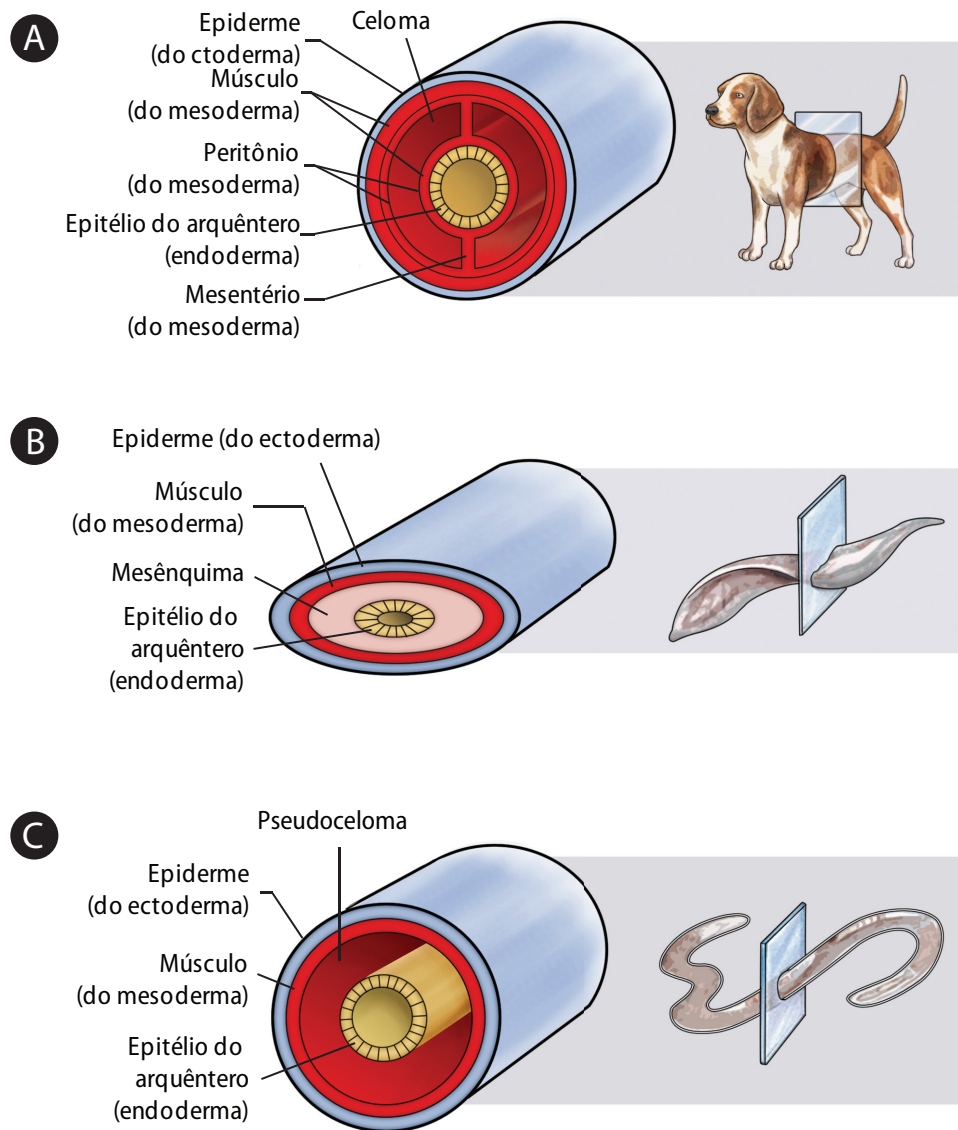


Figura 6.6 - Natureza da principal cavidade do corpo. (A) Animais celomados; (B) Animais acelomados; (C) Animais pseudocelomados.

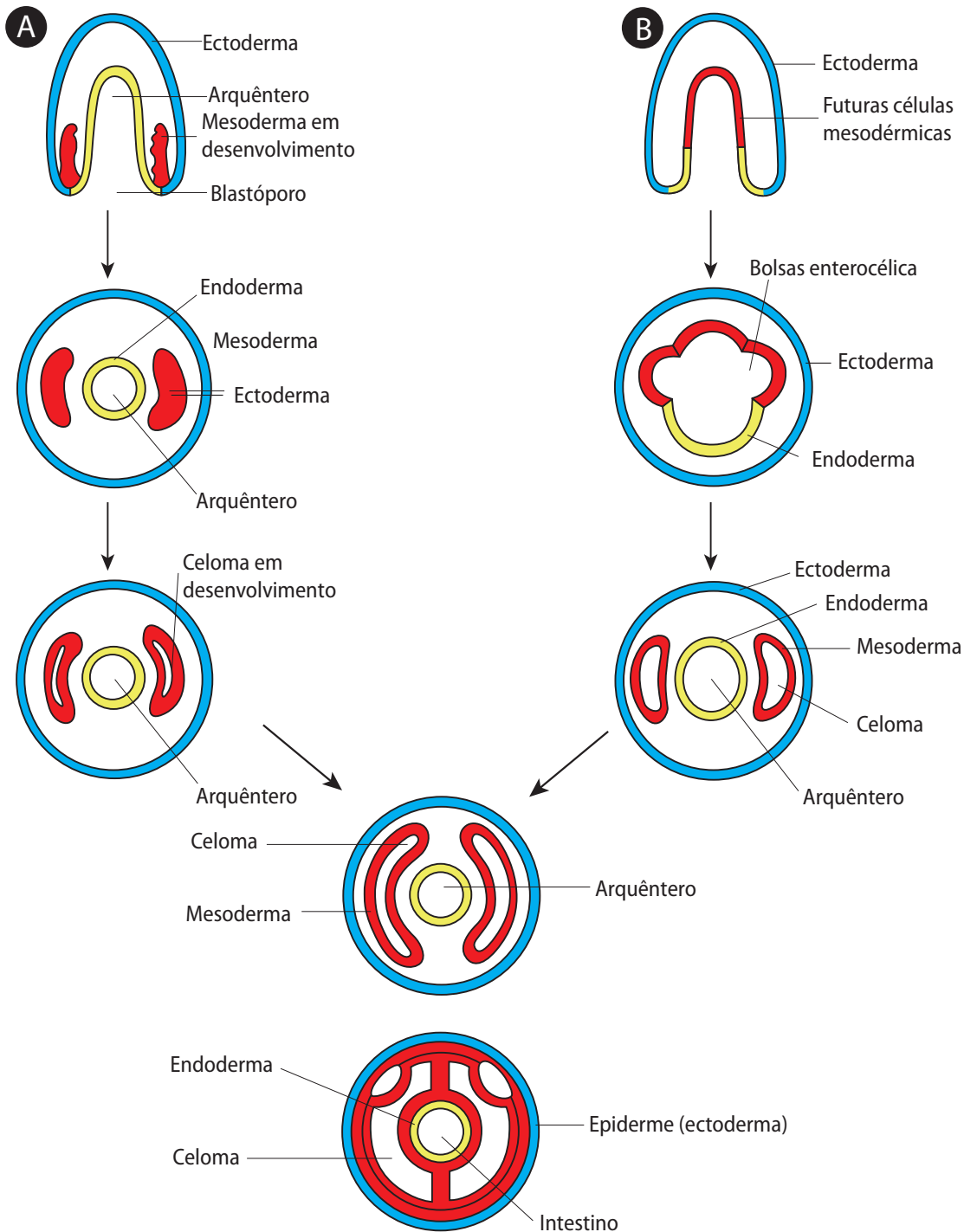


Figura 6.7 - Maneiras de formação do celoma durante o desenvolvimento. (A) Esquizocelia; (B) Enterocelia.

Nos animais celomados o celoma (cavidade revestida por mesoderma) pode ser formado pelos processos de esquizocelia ou enterocelia. Nos animais **esquizocelomados**, o celoma surgiu como uma fenda no mesoderma, junto ao blastóporo (Ex: Anelídeos,

moluscos, artrópodes) (Figura 6.7A). Enquanto que nos **entero-celomados** o celoma se formou por evaginação de bolsas, a partir do arquêntero, que se fundem subsequentemente (Ex: Equinodermas e cordados) (Figura 6.7B).

Durante o desenvolvimento, uma das aberturas do tubo digestivo (boca ou ânus) terá origem do blastóporo, que é a abertura primária que comunica o arquêntero com o meio externo. A outra abertura surge posteriormente, durante o desenvolvimento embrionário, de uma segunda abertura. Na maioria dos animais, o blastóporo origina a boca e, por isso, são chamados de **protostômios**, enquanto que o ânus se formará a partir de uma abertura secundária (Figura 6.8). Os protostômios são representados pelos anelídeos, moluscos e artrópodes. Contudo, caso o blastóporo dê origem ao ânus, e a boca se forme a partir de uma abertura secundária no desenvolvimento embrionário, estes animais são chamados de **deuterostômios**. Os representantes dos deuterostômios são os equinodermatos (estrelas-do-mar, ouriços-do-mar, bolachas-de-praia) e cordados (tunicados, anfioxos, vertebrados) (Figura 6.8).

do grego *protos* = primeiro,
primitivo;
stoma = boca

do grego *deuteros* = segundo,
stoma = boca

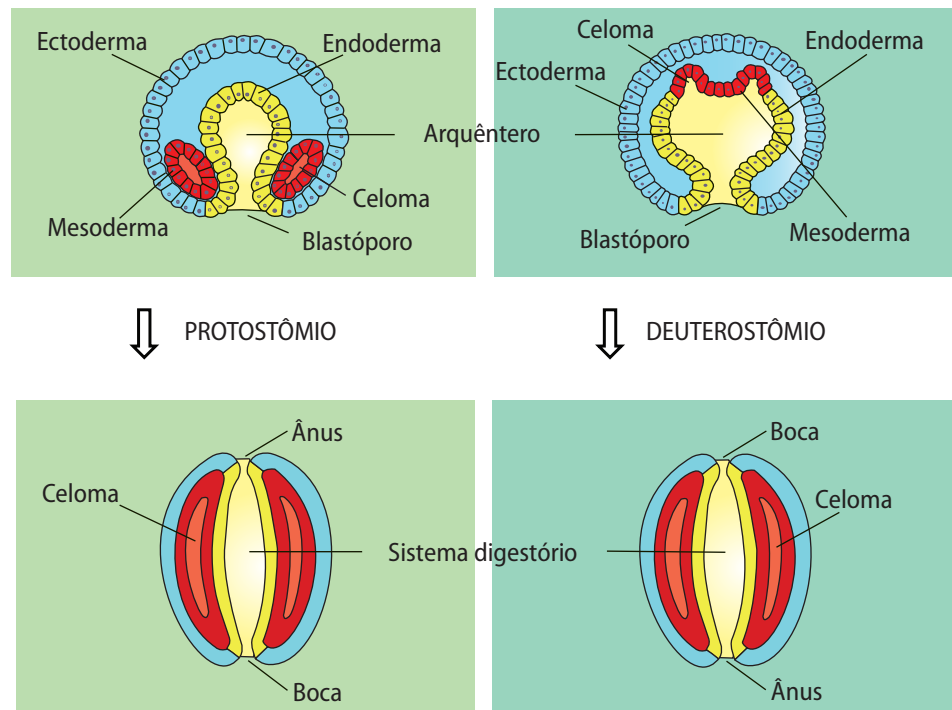


Figura 6.8 - Comparação entre protostômios e deuterostômios.

Resumo

Gastrulação é um processo altamente integrado de **movimentos celulares** que levam a um rearranjo das células da blástula, resultando na formação de uma gástrula constituída por **camadas germinativas** e com um eixo axial. As camadas germinativas, também denominadas de **folhetos embrionários** ou folhetos germinativos, formarão futuramente todos os tecidos e órgãos do animal. A gastrulação marca o início da **morfogênese**, que resulta no desenvolvimento da forma do corpo do animal.

As gástrulas dos diferentes animais podem ser formadas por dois ou três folhetos embrionários ou camadas germinativas. Os folhetos são denominados de acordo com sua posição na gástrula, sendo chamados de **ectoderma** (externo), **endoderma** (interno) e **mesoderma** (intermediário).

Os principais **movimentos celulares de gastrulação**, também conhecidos como movimentos morfogenéticos, são a invaginação, a involução, a imigração ou ingressão, a epibolia ou recobrimento, a delaminação e a extensão.

A gastrulação envolve mudanças drásticas na estrutura geral do embrião. Estas mudanças convertem uma esfera (blástula), formada por um epitélio celular que reveste uma cavidade preenchida por líquido (blastocelo), em uma estrutura tridimensional complexa denominada **gástrula**.

Em alguns animais, devido ao tipo de blástula (como a celoblástula cêntrica e excêntrica, estereoblástula), formam-se **gástrulas com forma circular**, constituídas pelos folhetos embrionários (dois ou três), pelo arquêntero e pelo blastóporo. As blástulas do tipo discoblástula e o blastocisto originam **gástrulas planas** (ou achatadas) que possuem como componentes básicos os folhetos embrionários (ectoderma, mesoderma, endoderma) e a notocorda.

No transcorrer do desenvolvimento, os animais adquirem características básicas do plano do corpo. Estas características podem ser quanto ao número de camadas germinativas: **diblásticos** ou **triblásticos**; a presença ou ausência de tecido verdadeiro: **parazoários** ou **eumetazoários**; a simetria do corpo: **radiais** ou **bilaterais**; a presença ou ausência de cavidade corporal: **acelomados**, **pseudocelomados** ou **celomados**; à formação do celoma: **esquizocelomados** ou **enterocelomados**; e quanto ao destino do blastóporo: **protostômios** ou **deuterostômios**.