

EVOLUÇÃO DO DESENVOLVIMENTO

META

Apresentar o quanto e como a evolução de organismos multicelulares está ligada aos respectivos desenvolvimentos embrionários.

OBJETIVOS

Ao final desta aula, o aluno deverá:

Conhecer os principais processos do desenvolvimento que permitem as mudanças Genéticas serem efetivadas e consequentemente promover mudanças na forma corporal que poderão ser transmitidas a futuras gerações.

PRÉ-REQUISITOS

Conhecimento básico de Biologia Celular, Paleontologia, Genética e de Evolução.

INTRODUÇÃO

As disciplinas de Biologia Evolutiva e de Biologia do Desenvolvimento têm histórias e abordagens bastante diferentes. Enquanto, os estudos do desenvolvimento são predominantemente baseados em sistemas-modelos e experimento, a Biologia Evolutiva utiliza métodos comparativos para descrever, estudar e explicar padrões passados e presentes de diversidade e de mudança. Acredita-se que todos os animais evoluíram de um ancestral comum que era um organismo multicelular, o qual, por sua vez, evoluiu de um organismo unicelular. A história da evolução é longa, estendendo-se ao longo de bilhões de anos, e só pode ser acessada indiretamente – por meio do estudo de fósseis e por comparações entre organismos vivos. Sendo assim, podemos afirmar que a evolução é o resultado de mudanças herdáveis nas formas vivas e da seleção daquelas melhor adaptadas ao seu ambiente.

Vamos observar ao longo deste capítulo que o desenvolvimento é um processo fundamental na evolução. A evolução de formas de vida multicelulares nada mais é do que resultado de mudanças no desenvolvimento embrionário, e essas mudanças, por sua vez, são ocasionadas graças às mudanças herdáveis em genes que controlam o comportamento celular no embrião.

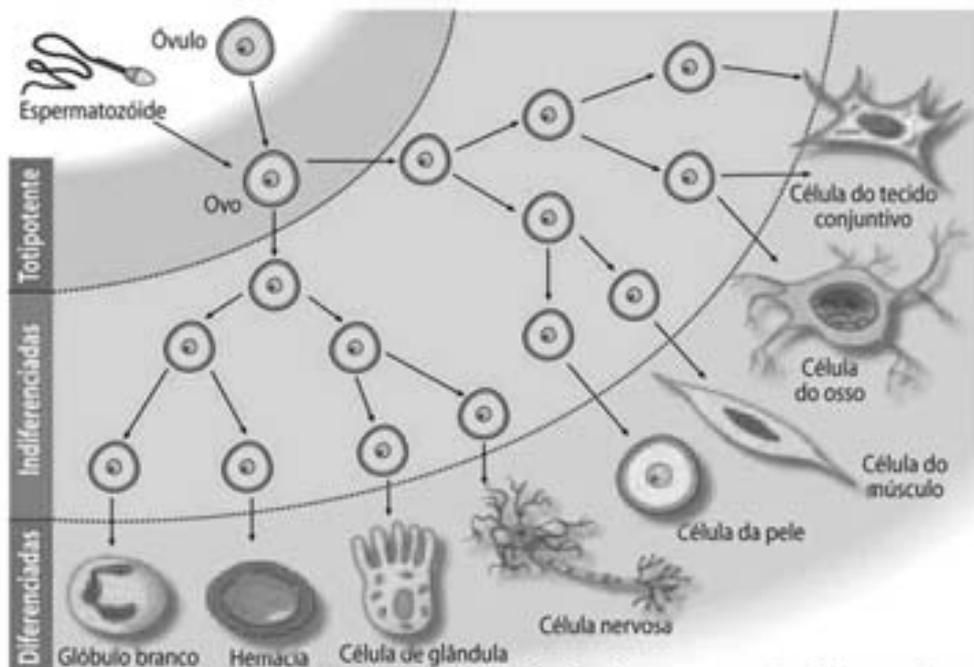


Figura 1: Diferenciação celular comandada por expressão gênica.
(Fonte: http://biopensamentos.blogspot.com/2009_11_01_archive.html).

Contudo, também é verdade, que nada na Biologia faz sentido, a menos que seja considerado à luz da evolução. Certamente, seria bastante difícil que muitos aspectos do desenvolvimento fizessem sentido sem uma perspectiva evolutiva. Por exemplo, em nossa consideração do desenvolvimento de vertebrados, apesar dos modos diferentes de desenvolvimento embrionário mais inicial, todos os embriões de vertebrados desenvolvem-se através de um estágio bastante similar, depois do qual seus desenvolvimentos divergem novamente.

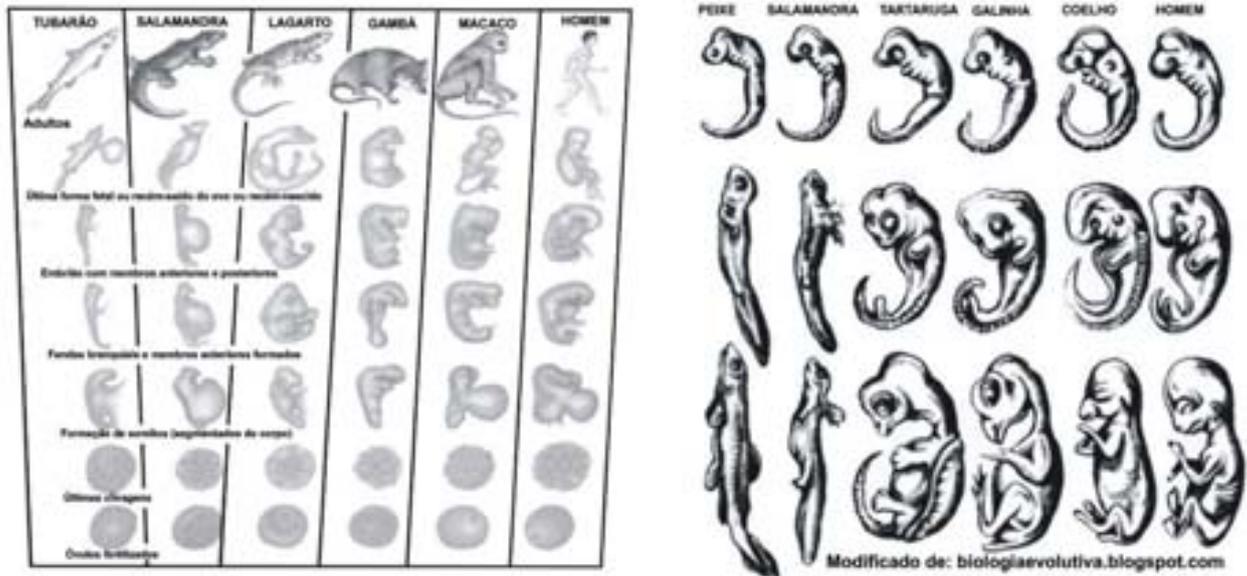


Figura 2: Embriões de vertebrados mostram consideráveis diferenças na forma antes da gastrulação, mas, subsequentemente, todos passam por um estágio no qual se parecem. (Fonte: modificado de <http://biologiaevolutiva.blogspot.com/2006/03/parte-3embriologia-comparativa-e-os.html>).

Esse estágio compartilhado, que é o estágio embrionário após a neurulação e a formação dos somitos, é um estágio pelo qual passaram alguns ancestrais distantes dos vertebrados. Ele persistiu desde então para tornar-se uma característica fundamental do desenvolvimento distintamente em diferentes organismos.

Vamos observar ao longo deste capítulo que mudanças de base genética no desenvolvimento que geraram modos de reprodução de maior sucesso ou formas adultas melhor adaptadas ao seu meio ambiente foram selecionadas durante a evolução. Que mudanças no desenvolvimento que ocorrem antes da neurulação estão mais frequentemente associadas com a evolução na forma do animal. Que a variabilidade genética resultante de mutações, da reprodução sexual e da recombinação gênica está presente nas populações de todos os organismos e determina novos fenótipos sobre os quais a seleção pode atuar. E, além de tudo, perceber que mudanças nas regiões de controle dos genes são particularmente importantes na evolução.

Se vocês derem uma boa olhada nas aulas anteriores perceberão que foi enfatizada a conservação de alguns mecanismos de desenvolvimento em

nível celular e até molecular (p. ex. as proteínas adesivas), entre os organismos distantemente relacionados. A utilização disseminada, dos complexos de genes Hox e das mesmas poucas famílias de moléculas protéicas de sinalização constitui exemplos excelentes disso. São essas semelhanças básicas nos mecanismo moleculares que tornaram a Biologia do Desenvolvimento tão excitante em anos recentes; isso tem determinado que a descoberta de genes em um dado animal tenha implicações importantes para a compreensão do desenvolvimento em outros animais. Parece que, quando um mecanismo de desenvolvimento útil surgiu ao longo da evolução, ele foi preservado e adaptado para utilização em muitos organismos diferentes e em diferentes momentos e locais de um mesmo organismo. A rota de sinalização do gene Wnt (Wingless), por exemplo, está presente em animais multicelulares simples, como os celenterados, que surgiram muito cedo na evolução animal.

As respectivas histórias evolutivas dos diferentes organismos refletem de forma direta no desenvolvimento, um exemplo claro é o tamanho do ovo. Para entendermos melhor, devemos assumir que o genitor tem fontes de energia limitadas para colocar na reprodução, fica a questão de como esses recursos seriam melhores investigados na produção de gametas, particularmente de ovos. Em geral, parece que quanto maior for o ovo e, portanto, quanto maior for à prole ao nascer, melhores serão suas chances de sobrevivência. Isso parece sugerir que, na maioria das circunstâncias, um embrião necessitaria dar origem a um estágio larval ou a um recém-nascido com o maior tamanho possível. Para entendermos devemos lembrar que um investimento parental na produção de ovos grandes poderia reduzir a própria chance dos pais de sobreviverem e porem mais ovos. Essa estratégia poderia ser especialmente bem-sucedida em condições ambientais variáveis, nas quais a população pode se extinguir subitamente. O rápido desenvolvimento de um estágio larval torna possível uma alimentação precoce e uma rápida dispersão para novos sítios em tais circunstâncias. E os pais não teriam que investir tanto em componentes existentes dentro dos ovos que ajudassem no desenvolvimento do embrião.

ESTRUTURAS EMBRIONÁRIAS E AQUISIÇÃO DE NOVAS FUNÇÕES

A existência de um ancestral comum e as relações entre os organismos são provadas pelo fato de que mesmo tais organismos possuindo estruturas e hábitos adultos diferentes e eles têm um estágio embrionário muito similar. Neste sentido, o desenvolvimento de um embrião reflete a história evolutiva de seus ancestrais. E as estruturas encontradas em um estágio embrionário têm sido modificadas ao longo da evolução em diferentes formas nos diferentes grupos.

A divisão do corpo em segmentos, que depois divergem uns dos outros em estrutura e função, é uma característica comum na evolução tanto de vertebrados como de artrópodes. Nos vertebrados, em particular, um exemplo é o dos arcos e fendas branquiais, que estão presentes em todos os embriões, inclusive em seres humanos. Essas estruturas estavam presentes no embrião ancestral semelhante a um peixe, como precursoras do desenvolvimento das fendas e arcos das guelras.

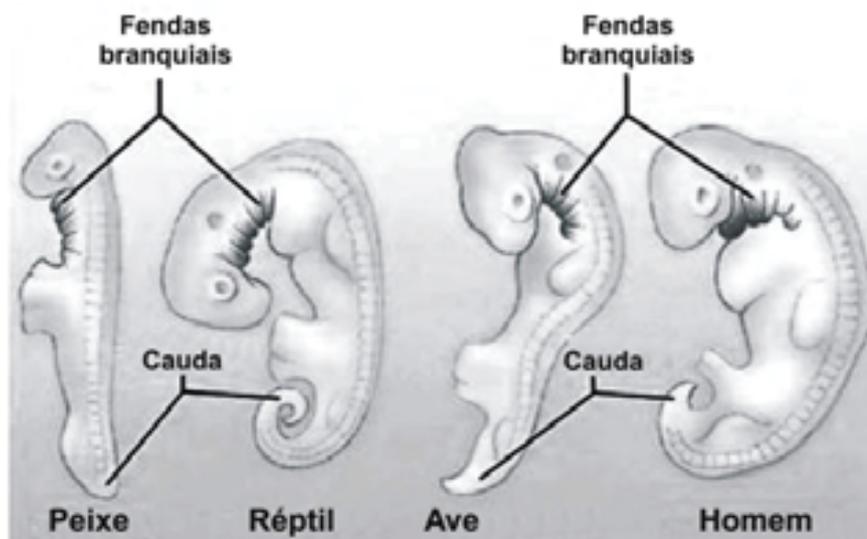


Figura 3: Imagem evidenciando os arcos faríngeos (brânquias primitivas) nos embriões de peixes, réptil, aves e humanos. (Fonte: modificado de <http://biologiaevolutiva.blogspot.com/2006/03/parte-3embriologia-comparativa-e-os.html>).

Durante a evolução, os arcos branquiais deram origem às guelras dos peixes primitivos sem mandíbulas, que mais tarde se modificaram e formaram as mandíbulas. Com o decorrer do processo evolutivo e a mudança de habitat (passagem para a vida na terra), as mesmas estruturas sofreram mais modificações, e originou os arcos faríngeos, responsáveis pela construção de partes da face e do pescoço de alguns organismos, como os mamíferos, em especial o homem.

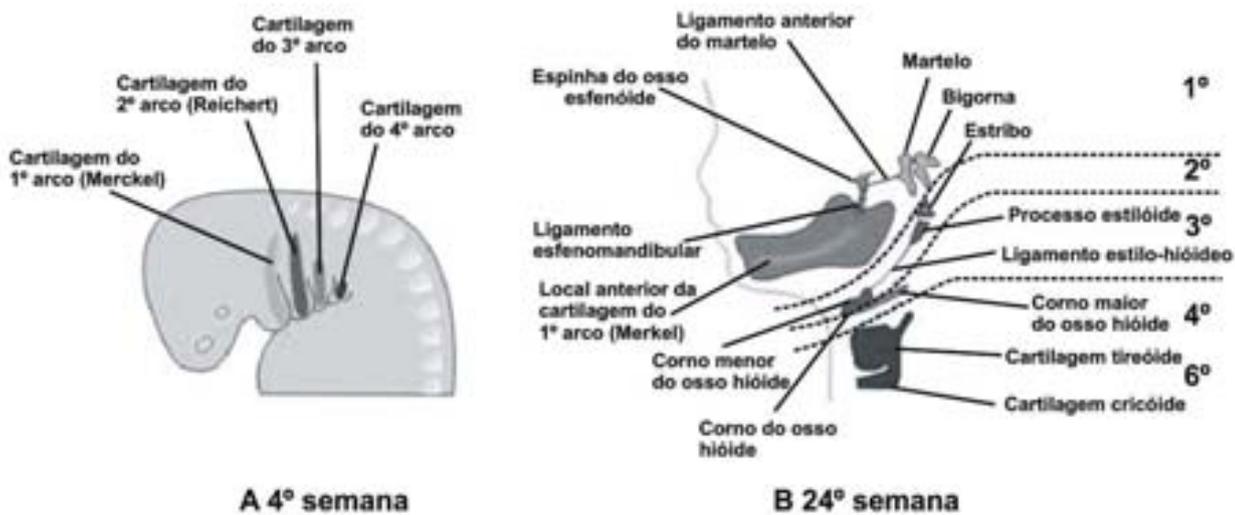


Figura 4: Modificações dos arcos faríngeos em partes componentes da face e do pescoço.
 (Fonte: http://www.forp.usp.br/mef/embriologia/alimentar_respiratorio.htm)

A evolução nunca, ou pelo menos raramente, gera uma estrutura completamente nova a partir do nada. Ao invés disso, novas características anatômicas geralmente surgem da modificação de uma estrutura preexistente. Podemos imaginar que a maior parte da evolução como uma contínua reforma de estruturas existentes, que gradualmente forma algo diferente. Isso é possível porque muitas estruturas são modulares, ou seja, os animais têm partes anatomicamente distintas, que podem evoluir independentemente umas das outras. Em um nível diferente, rotas de transdução de sinal poderiam representar módulos. São mudanças em regiões reguladoras dos genes que frequentemente permitem que tais módulos evoluam ao longo de rotas distintas.

Um belo exemplo de modificação de uma estrutura preexistente é fornecido pela evolução do ouvido médio dos mamíferos. Ele é formado por três ossos que transmitem o som do tímpano (a membrana timpânica) para o ouvido interno. Nos ancestrais desses animais, a articulação entre o crânio e a mandíbula ocorria entre o osso quadrado do crânio e osso articular da mandíbula, os quais estavam também envolvidos na transmissão de som. Durante a evolução do processo de mastigação dos mamíferos (ligado neste caso ao hábito alimentar), a mandíbula tornou-se apenas um osso (chamado de dentário), e osso articular não teve mais ligação com ela. E graças às mudanças no seu desenvolvimento, os ossos articular e quadrado existente nos mamíferos foram modificados em dois outros ossos, o martelo e a bigorna, cuja função é agora a de transmitir o som da membrana timpânica para o ouvido interno. As estruturas são homólogas quando compartilham uma origem ancestral comum, mesmo que elas não desempenham mais a mesma função. As estruturas também são consideradas homólogas quando compartilham um programa de desenvolvimento similar, assim, as vértebras são homólogas, apesar de variarem quanto à forma.

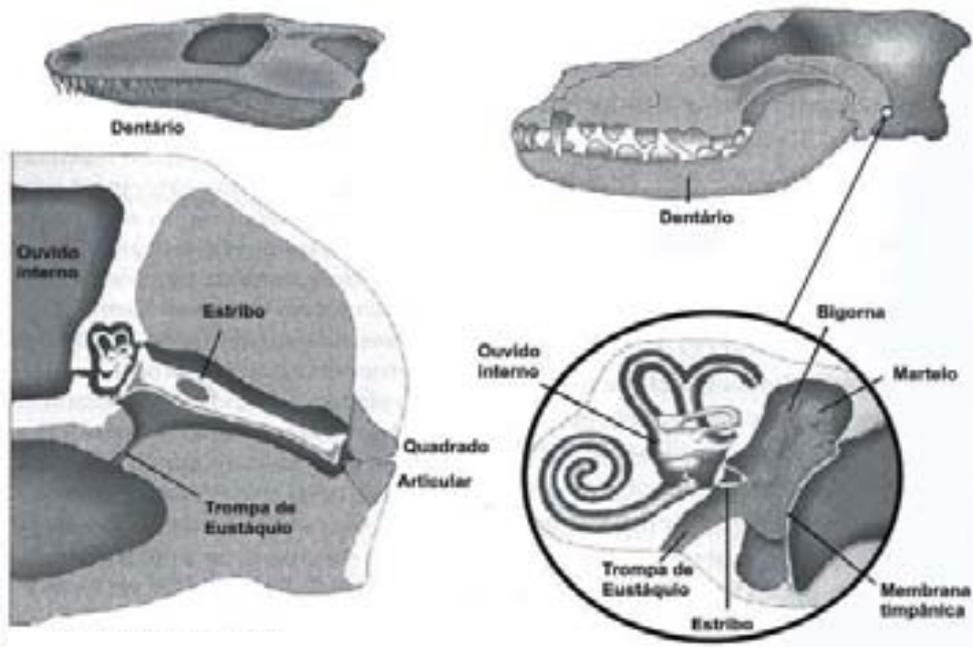


Figura 5: Imagem evidenciando a evolução dos ossos que formam o ouvido médio em carnívoros. (Fonte: Modificado de Wolpert et al. 2007).

Todos esses processos são moldados pelo ambiente e as relações estabelecidas entre os seres. Um exemplo que pode elucidar esta questão são os bicos dos tentilhões, cujas variedades estão relacionadas com o tipo de alimentação (imagem). Outro exemplo de modificação de uma estrutura preexistente é fornecido pela evolução do rim dos vertebrados. Em aves e mamíferos, três estruturas de tipo renal (metanefros, mesonefro e pronefro) aparecem durante o desenvolvimento. Os pronefros e mesonefros são transitórios e o rim funcional desenvolve-se a partir do metanefro. Entretanto, os mesonefros desempenham uma função fundamental no desenvolvimento das gônadas, dando origem às células somáticas do testículo e do ovário. Em certos vertebrados, os pronefros atuam como os rins funcionais nos estágios juvenis imaturos, mas os mesonefros são os rins funcionais no adulto. Desse modo, os rins embrionários de seus ancestrais persistiram como estruturas embrionárias, mas foram modificados de forma a suprirem estruturas essenciais para o desenvolvimento das gônadas.

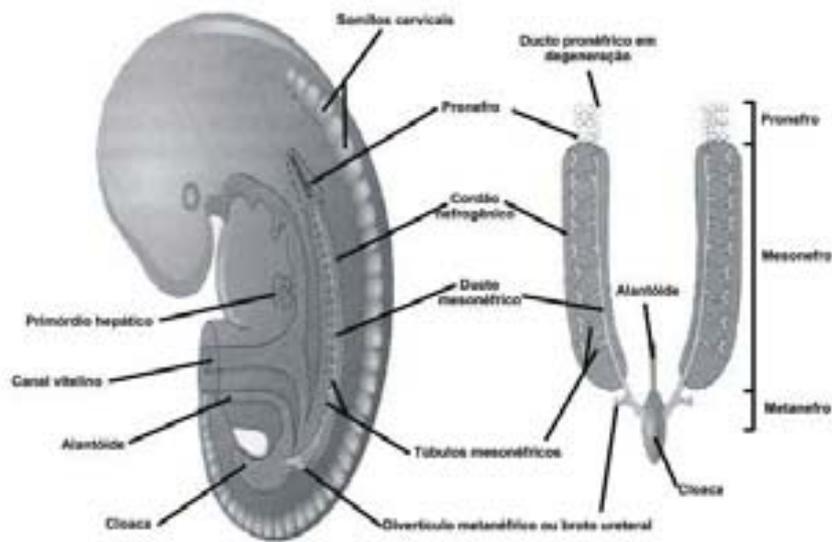


Figura 6: Diferenciação das diferentes partes do rim (pronefro, mesonefro e metanefro) em embriões humanos.
(Fonte: <http://www.forp.usp.br/mef/embriologia/urogenital.htm>).

Homeodomínio

Porção protéica de 60 aminoácidos, se caracteriza pela similaridade na sequência desses aminoácidos, pela especificidade ao DNA e pelos padrões de expressão durante o desenvolvimento animal.

IMPORTÂNCIA DO GENE HOX

É um segmento de uma seqüência de DNA encontrado em genes envolvidos na regulação do desenvolvimento ou na morfogênese de animais, e foram verificadas seqüências homólogas em fungos e plantas. Normalmente, as regiões de ligação existentes no DNA são chamadas de **homeodomínio**. De forma geral, os genes são expressos em ordem temporal e espacial, ordenando dessa forma os mesmo genes em diferentes cromossomos. Neste sentido, os genes Hox desempenham um papel fundamental no desenvolvimento tanto de invertebrados como de vertebrados, e de muitos outros animais (Imagem em mosca e ratos).

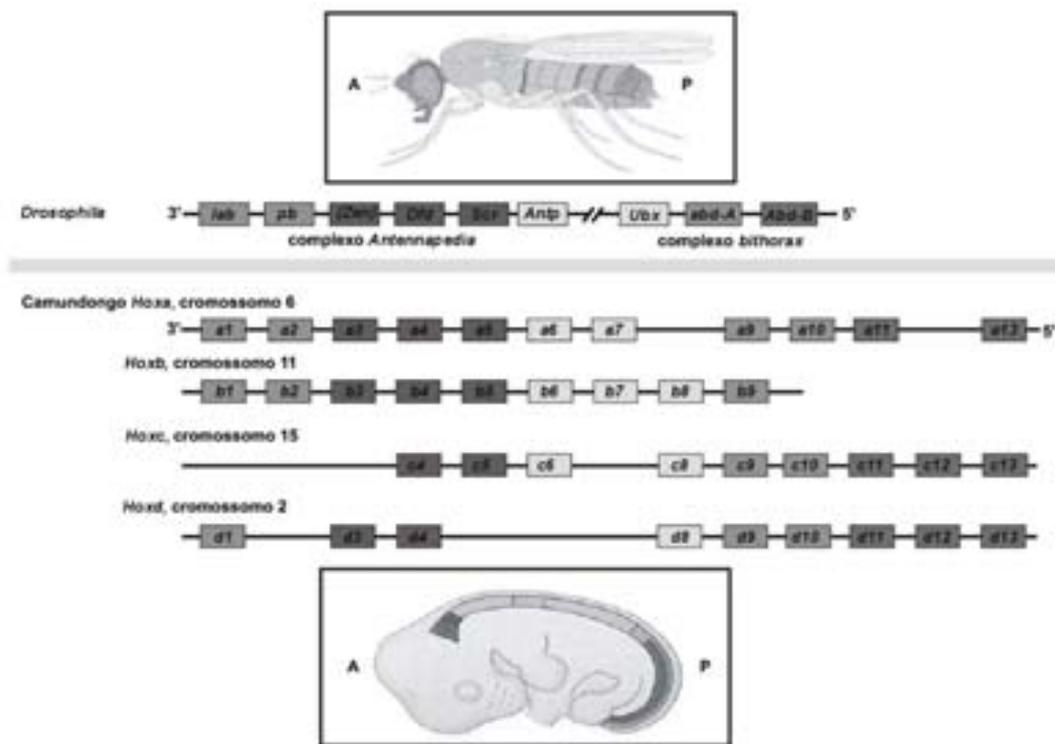


Figura 7: Imagem evidenciando a sequência de gene Hox responsável pela padronização do corpo tanto em invertebrado (mosca, figura superior) quanto em vertebrado (camundongo, figura inferior).
 Fonte: <http://www.fo.usp.br/lpm/homeobox.html>

Por meio da comparação da organização e da estrutura dos genes Hox entre alguns animais, podemos determinar como um conjunto de genes importantes para o desenvolvimento mudou durante a evolução (imagem da filogenia Hox). Os complexos de genes Hox constituem um dos mecanismos mais importantes da determinação dos padrões estruturais corporais no desenvolvimento. Eles codificam fatores de transcrição que tipicamente ativam outros genes em uma reação em cadeia.

Os genes Hox são membros da família de genes homeobox, que é caracterizada por possuir cerca de 180 pares de bases, o qual codifica tipos específicos de genes Hox. São conhecidos como genes controladores do desenvolvimento, pois atuam no topo de hierarquias genéticas regulando aspectos essenciais da embriogênese, morfogênese e diferenciação celular de uma série de organismos dos mais simples aos mais complexos.

Dois aspectos caracterizam todos os genes Hox conhecidos: os genes individuais estão organizados em um ou mais agrupamento ou complexos gênicos e a ordem de expressão de genes individuais ao longo do eixo antero-posterior geralmente é a mesma ordem sequencial deles no complexo gênico. A partir da comparação dos genes Hox encontrados em várias espécies, é possível a reconstrução da maneira pela qual eles provavelmente evoluíram, a partir de um conjunto simples de sete genes em um ancestral comum aos artrópodes e aos vertebrados.

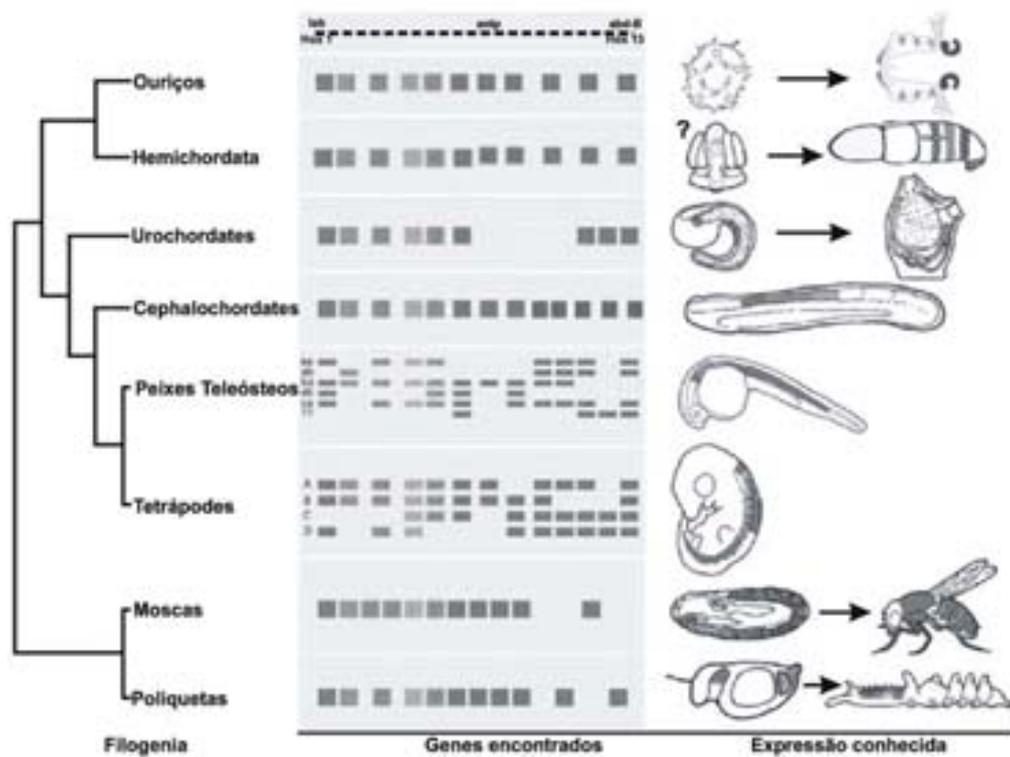


Figura 8: Filogenia do gene Hox, evidenciando que pequenas alterações nesses genes podem levar a mudanças gritantes. (Fonte: http://cienciaxreligiao.blogspot.com/2009_01_01_archive.html).

Esse aspecto pode ser observado quando comparado alguns planos corporais da expressão gênica. Observe a figura abaixo e veja que tanto o padrão de expressão quanto as regiões dos corpos relacionadas com os determinantes dos genes Hox, mudaram durante a evolução.

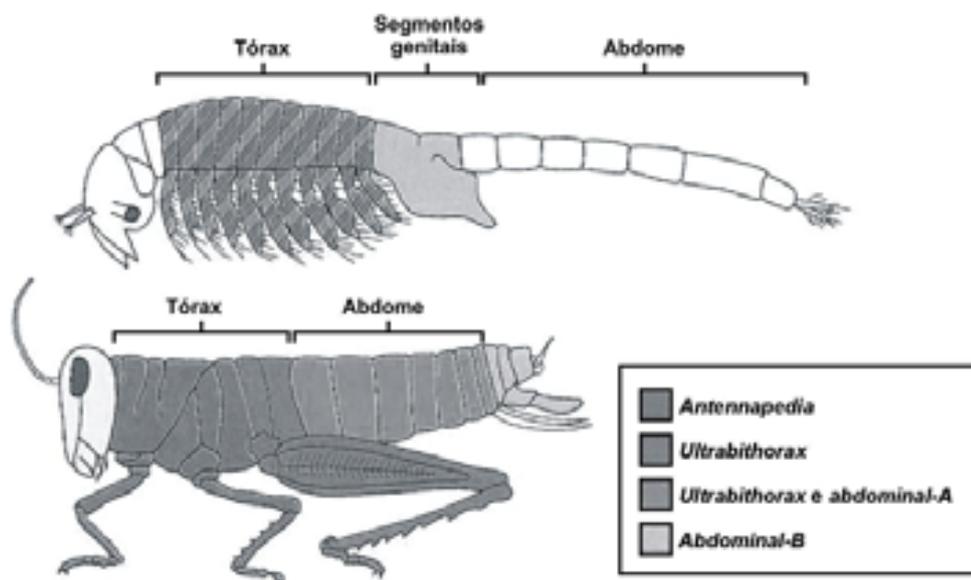


Figura 9: Composição dos planos corporais e da expressão dos genes Hox em dois artrópodes. (Fonte: Modificado de Wolpert et al. 2007).

Na respectiva imagem foi feita uma comparação da expressão de genes Hox entre um inseto (abaixo) e um crustáceo (acima). Nela podemos observar que tanto o padrão de expressão desses genes como as regiões do corpo às quais determinados genes Hox estão relacionados mudaram durante a evolução desses dois grupos de artrópodes a partir de seu ancestral comum. No crustáceo, os três genes Hox, são expressos ao longo de todo o tórax, onde os segmentos são, em sua maioria, similares. Entretanto, a expressão desses genes no tórax e no abdome do inseto é diferente. Ou seja, eles têm padrões de expressão distintos e sobrepostos, que refletem as diferenças regionais do tórax do inseto. Atualmente, ficou clara, graças às comparações entre os organismos que os genes Hox não especificam estruturas específicas. Eles simplesmente fornecem uma identidade regional. A interpretação dessa identidade para produzir uma determinada morfologia é função de genes que atuam nos ajustes dos genes Hox, e é possível que existam muitos deles.

Vocês devem está se perguntando como genes tão similares, podem desenvolver-se em uma variedade tão ampla de formas animais? E eu responderia dizendo que tudo está relacionado nas diferenças nos padrões espaciais e temporais de expressão gênica, tanto de genes que controlam o desenvolvimento, como os genes Hox, quanto de seus genes-alvo, que são os genes que controlam diretamente o comportamento celular. Diferenças na expressão, tanto de genes de controle como de genes-alvo entre espécies, são predominantemente devidas às mudanças que ocorreram nas respectivas regiões controladoras. De certa maneira, a evolução foi conservativa; depois de “descoberta” uma boa maneira de desenvolver padrão e forma, ela apenas passou a reformá-la para produzir novos animais. Não podemos esquecer ainda que mudanças nas próprias proteínas, tanto naquelas que regulam processos biológicos como naquelas que formam a estrutura das células.

AÇÕES ESPECÍFICAS DOS GENES HOX

Vamos observar a partir de agora como os genes podem atuar e sendo assim sofrer a ação da evolução, promovendo as alterações da forma e função das diversas estruturas encontradas nos diferentes organismos.

Dominância posterior - É o processo no qual os genes Hox, expressos mais posteriormente, podem inibir a ação dos genes expressos anteriormente quando eles são expressos na mesma região.

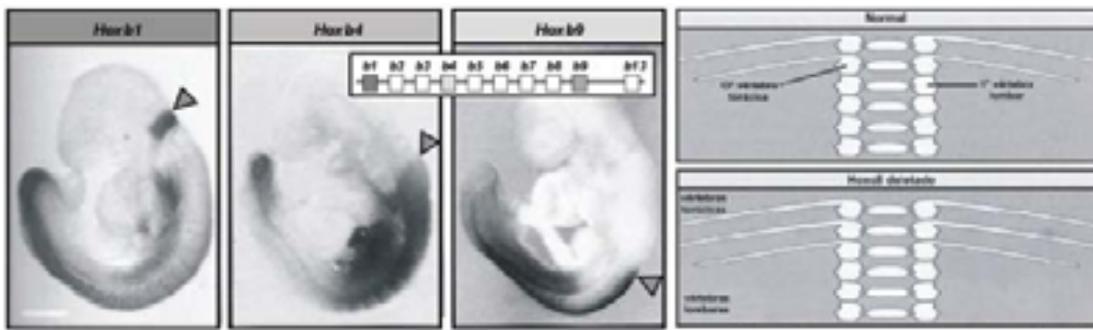


Figura 10: Imagem evidenciando o padrão de expressão do gene Hox e o efeito da dominância posterior. (Fonte: Modificado de Wolpert et al. 2007).

Transformação homeótica - normalmente observada através da mutação antenapedia - perna crescendo na cabeça no lugar da antena, e isto se deve ao defeito em um único gene.

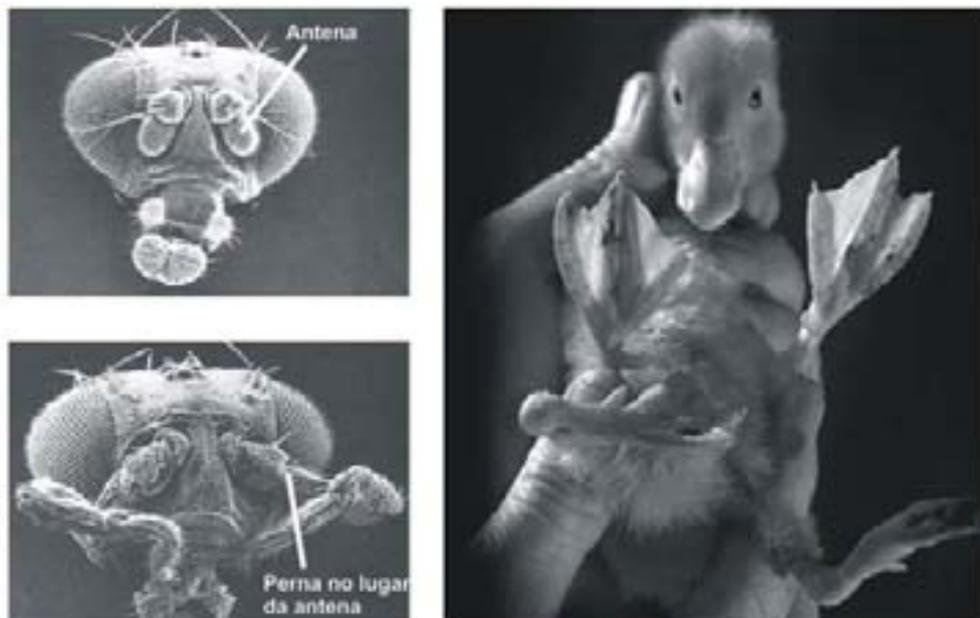


Figura 11: Imagem evidenciando expressão do gene Hox e uma mutação homeótica. (Fonte: Modificado de Wolpert et al. 2007).

Um dos principais mecanismos gerais de mudança evolutiva foi à duplicação gênica seguida de divergência. A duplicação de um gene, a qual ocorre por meio de uma variedade de mecanismos durante a replicação do DNA, fornece ao embrião uma cópia adicional do gene. Essa cópia pode divergir tanto na sua sequência nucleotídica como na sua região reguladora, alterando assim seu padrão de expressão e os seus alvos sem privar o organismo da função do gene original. O processo de duplicação gênica foi fundamental para a evolução de novas proteínas e de novos padrões de expressão gênica. A vantagem da duplicação foi a de que o embrião teve mais genes Hox à disposição para controlar alvos e, assim, pôde produzir um corpo mais complexo.

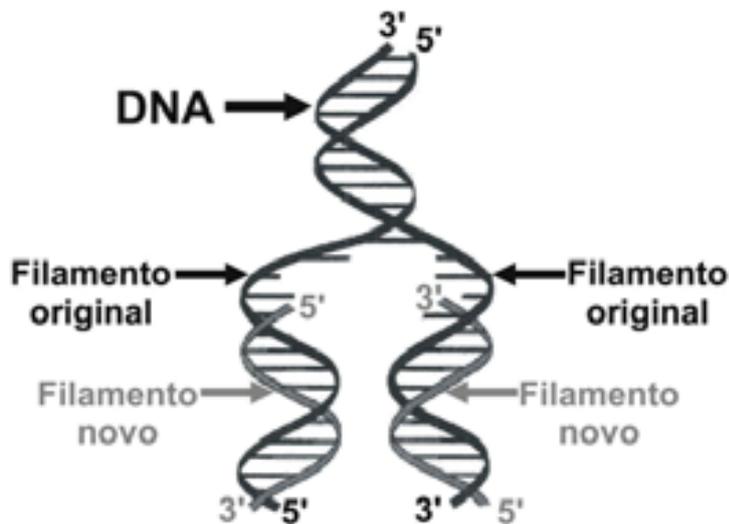


Figura 12: Imagem evidenciando o processo de duplicação gênica.
(Fonte: <http://djalmasantos.wordpress.com/2010/10/31/duplicacao-do-dna/>)

HOMOLOGIA PROFUNDA E A DIVERSIFICAÇÃO NOS MEMBROS DOS ANIMAIS

A evolução dos membros dos animais foi uma das inovações mais surpreendentes e a partir disso a diversidade de estrutura e de função dos membros é amplamente vista como a chave do sucesso ecológico e evolutivo dos artrópodes e dos vertebrados terrestres. Nos vertebrados, os membros variam desde as flexíveis asas dos morcegos às poderosas patas dos cavalos. E entre os artrópodes, os membros variam desde finas asas para voar até as robustas garras dos caranguejos. E daí você deve estar se perguntando, que genes estiveram envolvidos na origem e na elaboração dessas estruturas? Para entender melhor as respostas para esta questão, vamos analisar primeiro os dados sobre os vertebrados terrestres e depois analisaremos as questões ligadas aos artrópodes.

Os membros dos tetrápodes

Os membros dos vertebrados terrestre (anfíbios, répteis, aves e mamíferos) são a adaptação identificadora da linhagem chamada **Tetrápode**. No geral, o que se observa é que os membros dos tetrápodes são variações sobre um mesmo tema, ou seja, das rãs às raposas, o número e a disposição dos ossos dos membros são semelhantes. E a chave para entender a origem dos membros dos tetrápodes é estabelecer homologias entre eles e suas formas ancestrais. Segundo a literatura, as recentes análises dos registros fósseis, mais antigo dos tetrápodes, é provável que eles e seus ancestrais de nadadeiras lobadas (ver aula sobre cordatos), possuíssem pulmões para respirar ar e tinham brânquias internas para respiração subaquática. Além disso, os esqueletos de ambos os grupos sugerem que eles eram grandes

Tetrápodes

É uma superclasse dos vertebrados terrestres possuidores de quatro patas.

predadores em hábitos de água rasa. E ainda, sugerem que tal animal era capaz de se autopropelir com seus membros e de caminhar ou rastejar pela planície alimentar de águas rasas, que era seu hábitat.

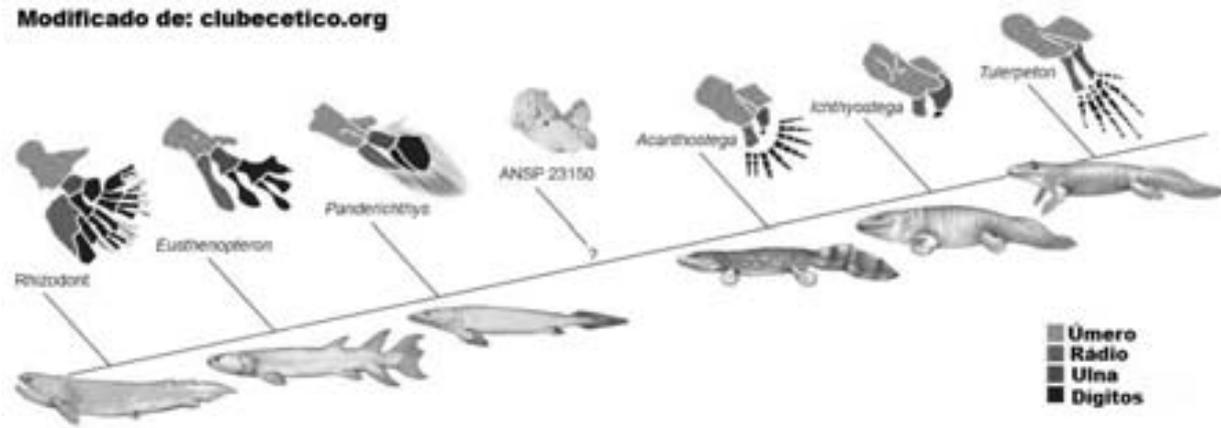


Figura 13: Filogenia e evolução de membros em tetrápodes. (Fonte: <http://clubecetico.org/forum/index.php?topic=21128.25>).

Os detalhes da homologia estrutural entre a nadadeira do ancestral e os membros anteriores dos primeiros tetrápodes podem ser observados na figura abaixo. Devemos deter nossa atenção principalmente, nos dois tipos de apêndices que são sustentados por um elemento único, próximo ao corpo, seguido por um par de ossos e pelas estruturas subsequentes. E o que se observa, é que o úmero, o rádio e a ulna do membro anterior do tetrápode e o fêmur, a tíbia e a fíbula do seu membro posterior são homólogos aos ossos observados nos antigos peixes de nadadeiras lobares. Atualmente, já se conhece os genes envolvidos nos processos de diferenciação dos membros e vocês podem ter acesso às essas informações em livros específicos, cujas referências são citados no final deste capítulo.

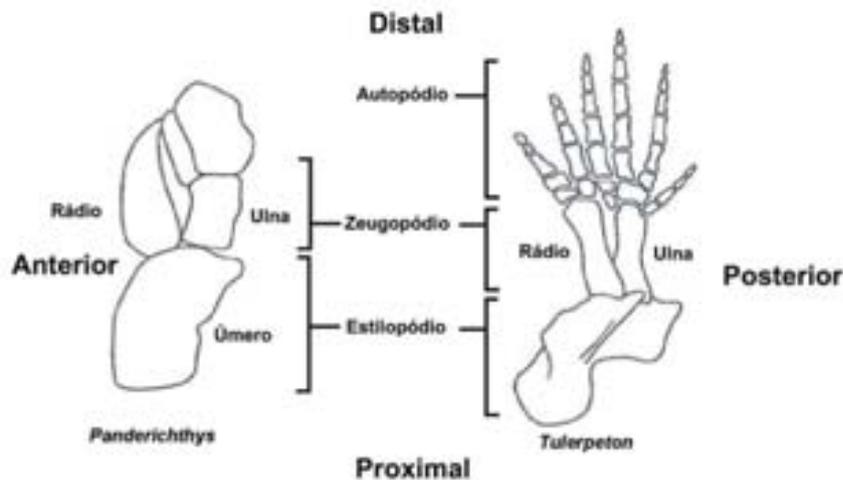


Figura 14: Imagem evidenciando a transição de nadadeira para membro. (Fonte: Modificado de Wolpert et al. 2007)

OS MEMBROS DOS ARTRÓPODES

Há duas formas básicas de membros de artrópodes: a unirreme (um ramo) e a birreme (dois ramos). Os quelicerados e os hexápodes têm apêndices não ramificados, enquanto os membros da maioria dos crustáceos têm dois elementos. Além disso, vários grupos de crustáceos têm apêndices com ramos múltiplos ou com filópode (pé em forma de folha) que são usados para nadar.

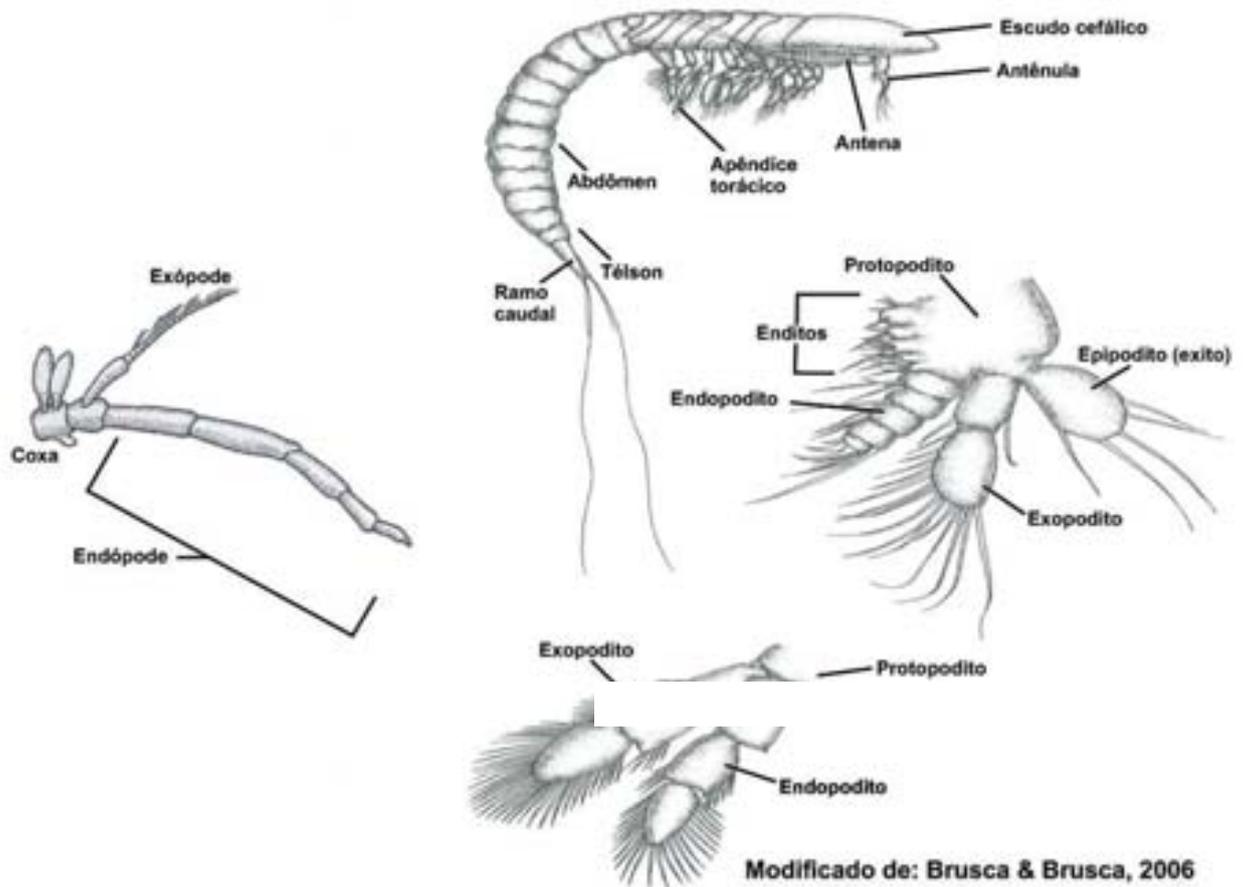


Figura 15: Imagem evidenciando um apêndice birreme e as possíveis variações, encontrado em representantes de artrópodes. (Fonte: Brusca & Brusca, 2006).

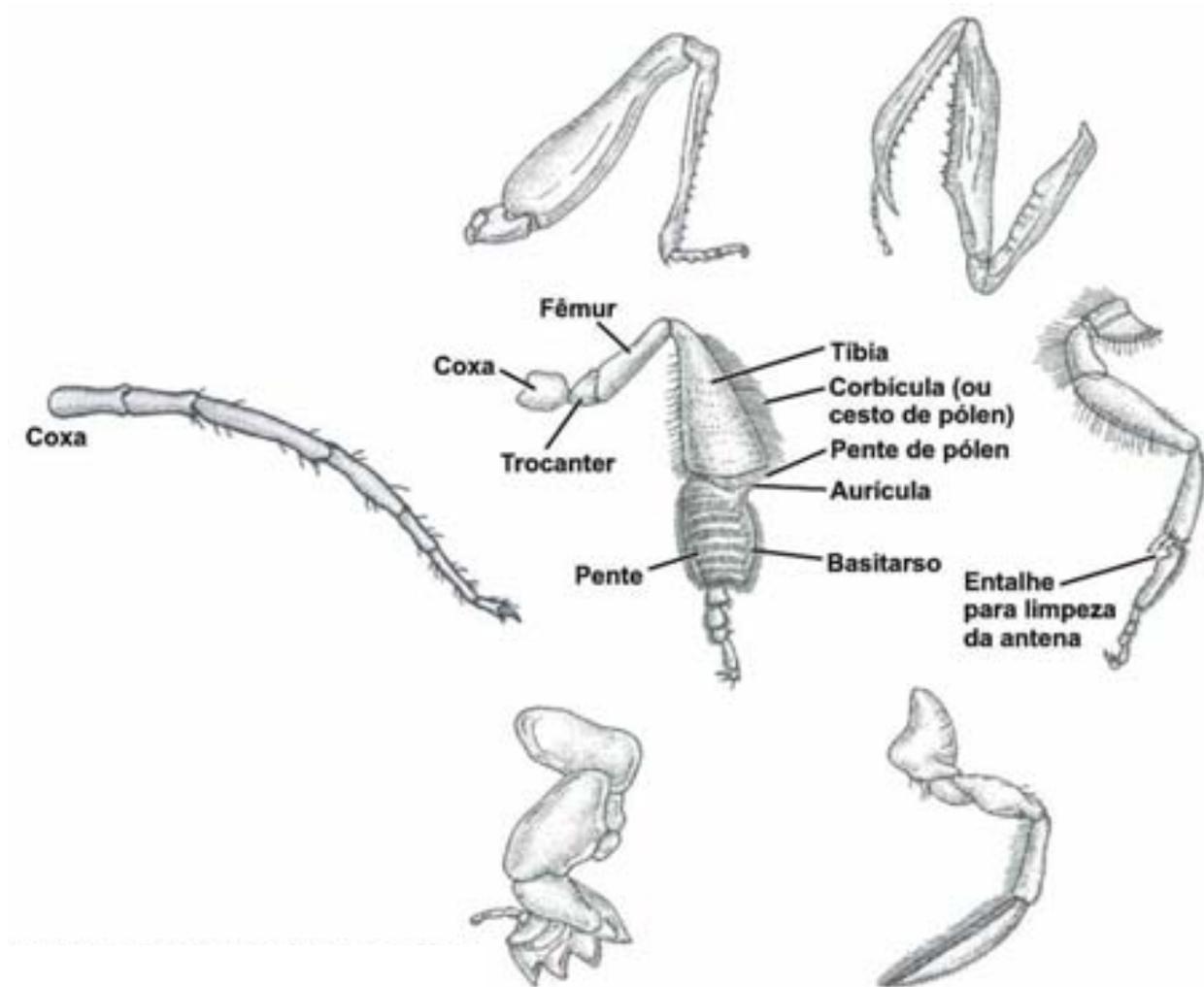


Figura 16: Imagem evidenciando um apêndice unirreme e as possíveis variações, encontrado em representantes de artrópodes. (Fonte: Brusca & Brusca, 2006).

A posição, o tamanho e a função dos membros birremes, unirremes e filópodes variam bastante. Eles podem estar localizados nos segmentos da cabeça, nos torácicos ou nos abdominais e podem ser usados para nadar, caminhar, respirar, lutar e alimentar-se. O que se sabe sobre os genes envolvidos na evolução dos apêndices é que existem três tipos principais de controle genético sobre a formação dos membros dos artrópodes:

- a) A decisão de fazer um membro depende de genes específicos
- b) A decisão de estender distalmente o primórdio do membro depende da expressão de outro gene.
- c) A decisão sobre o tipo de membro que se desenvolverá é controlada por genes homeóticos. Vale ressaltar que o destino de um primórdio do membro deve depender de sua posição no embrião, e os genes homeóticos é que especificam o posicionamento.

Especificações sobre quais e como os genes atuam, na determinação e diferenciação dos membros, podem ser encontrados em artigos na área, ou em livros sobre o assunto. Alguns desses livros são mencionados no final deste capítulo.

CONCLUSÃO

Um embrião começa como uma massa de células, cada uma das quais contém os mesmos genes. Conforme sua posição no embrião, uma célula recebe uma combinação específica de moléculas sinalizadoras. Esses sinais podem ter sido seqüestrados de locais específicos do ovo, ou terem sido recebidos de outras células, depois de ocorrida a fertilização. Tais sinais ativam proteínas, chamadas fatores de transcrição, que ligam ou desligam certos genes em cada célula. Alguns desses genes que são ativados codificam outros fatores de transcrição que, por sua vez, ligam ou desligam outros genes. E muitos processos de desenvolvimento foram conservados durante a evolução. Enquanto muitas questões relacionadas à evolução e ao desenvolvimento permanecem sem respostas, é claro que o desenvolvimento reflete a história evolutiva de embriões ancestrais. Todos os embriões de vertebrados passam por um estágio de desenvolvimento filotípico conservado, embora possa haver divergências consideráveis tanto antes como mais tarde no desenvolvimento.

RESUMO

A evolução de organismos multicelulares está fundamentalmente ligada ao desenvolvimento embrionário, pois é através do desenvolvimento que as mudanças genéticas são efetivadas como mudança na forma corporal que podem ser transmitidas a futuras gerações.

O desenvolvimento de um embrião provê informações a respeito da origem evolutiva do animal. Grupos de animais que passam por um estágio embrionário similar são descendentes de um ancestral comum e, ao longo da evolução, eles sofreram modificações em circuitos reguladores gênicos. Durante a evolução, o desenvolvimento de estruturas pode ser alterado para que elas adquiram novas funções. A diversidade das formas de animais é devida, em grande parte, às mudanças evolutivas nos genes que controlam o desenvolvimento embrionário. O desenvolvimento é coordenado por sinais intercelulares e por fatores de transcrição que interagem para formar redes de regulação. Essas redes são responsáveis por “dizer” às células em que lugar elas estão, no corpo pluricelular, e por dirigir a expressão dos genes que fazem as células se diferenciarem no tipo apropriado para aquele local: músculo, traqueia ou osso, por exemplo. Se uma mutação faz com que um gene de umas dessas redes reguladoras seja expresso em local, quantidade ou momento diferentes, o resultado é uma modificação na morfologia.





ATIVIDADES

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

1. Quais os eventos que promovem a variabilidade genética dos organismos?
2. Faça uma análise da seguinte afirmativa: “a evolução nunca, ou pelo menos gera uma estrutura completamente nova a partir do nada. Ao invés disso, novas características anatômicas geralmente surgem de modificações de uma estrutura presente”.
3. Quais os tipos de rins existentes e respectivos organismos?
4. Qual a importância do gene Hox?
5. Quais os controles genéticos envolvidos na formação dos membros dos artrópodes?



AUTOAVALIAÇÃO

Espero que a partir de agora vocês tenham uma melhor noção da importância de biologia do desenvolvimento e saibam o quanto ela é primordial para o entendimento dos processos de diferenciação celular que deram origem aos diversos filos de animais atuais. E, mais ainda, procurem se vê como organismos multicelulares cujo início deu-se a partir de divisão celular mitótica de uma única célula ovo, com características próprias da espécie.

REFERÊNCIAS

- ALMEIDA, J. M. de. Embriologia veterinária comparada. 1.ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 1999. 176p.
- CAMPBELL, N.A. REECE, J.B. & VILLELA, A.D. Biologia. 8 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. 3.ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2001. 418p.
- GARCIA, S. M. L.; JECKEL NETO, E. & FERNANDEZ, C. G. Embriologia. 1.ed. São Paulo: Artes Médicas, 1991. 350p.
- JUNQUEIRA, L. C. & CARNEIRO, J. Biologia celular e molecular. 8.ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2005. 332p.
- MOORE, K. L. & PERSAUD, T. V. N. Embriologia clínica. 7.ed. Rio de Janeiro: Elsevier, 2004. 607p.
- WOLPERT, L.; JESSELL, T.; LAWRENCE, P.; MEYEROWITZ, E. ROBERTSON, E. & SMITH, J. Princípios de Biologia do Desenvolvimento. 3ª Ed. Porto Alegre: Artmed. 2008. 576p.