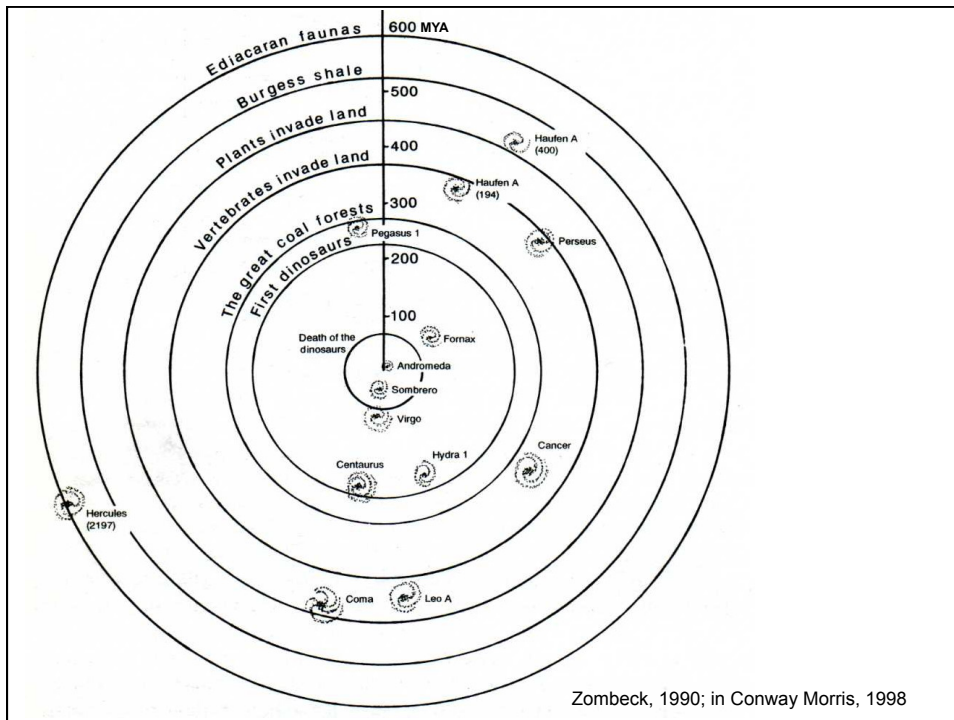
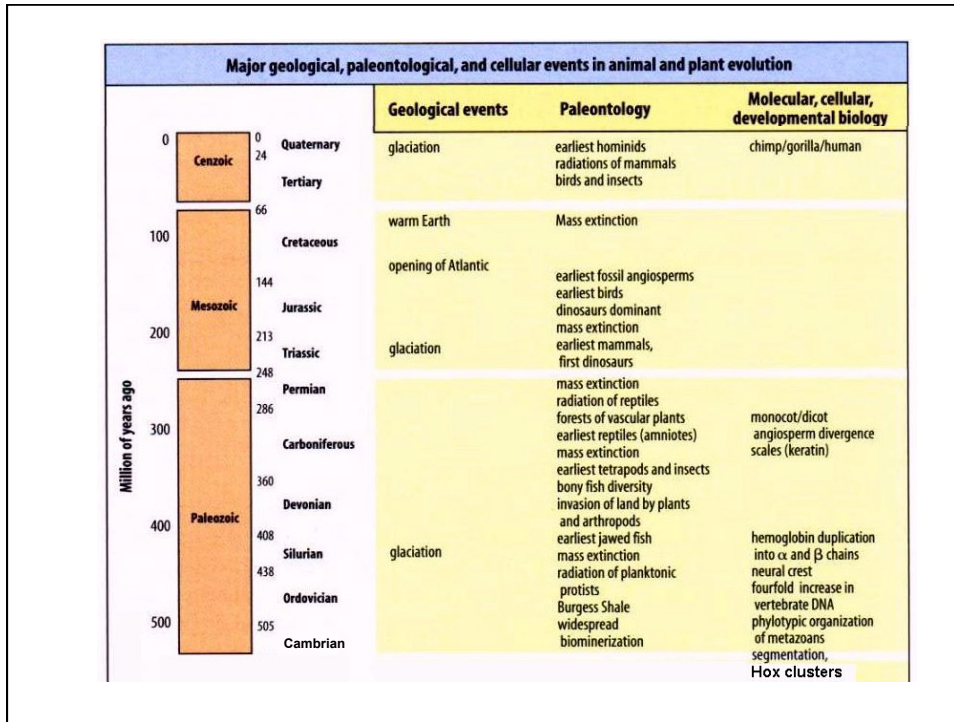


## **Aula 16**

### **Evolução e Desenvolvimento**

1. Introdução
2. Modificação evolutiva do desenvolvimento embrionário
3. Mudanças temporais dos processos de desenvolvimento
4. Evolução do desenvolvimento

### **Introdução**

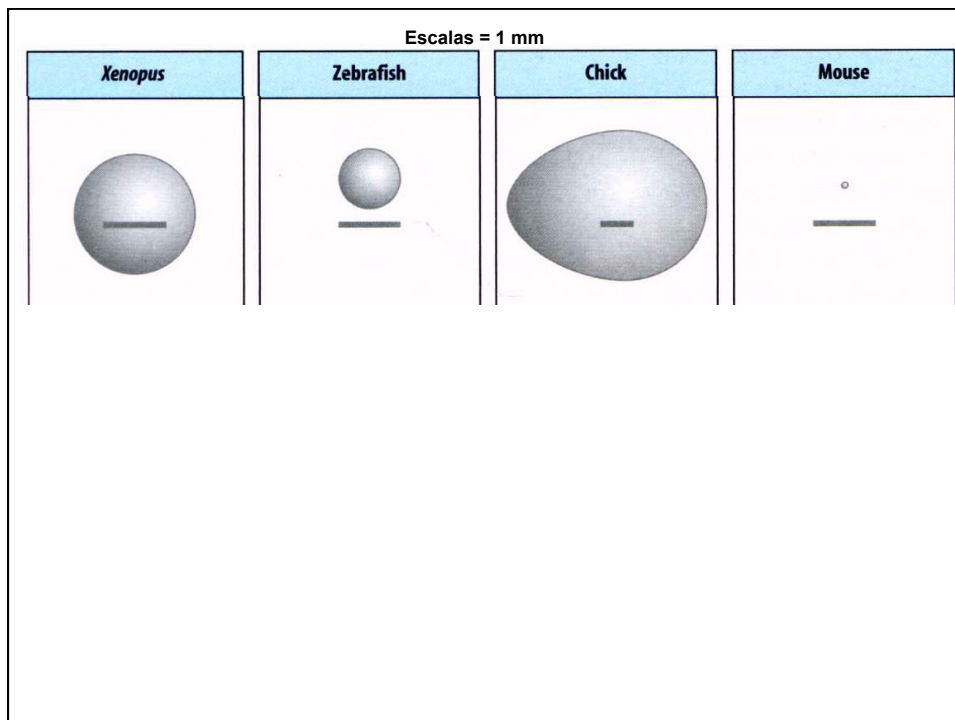


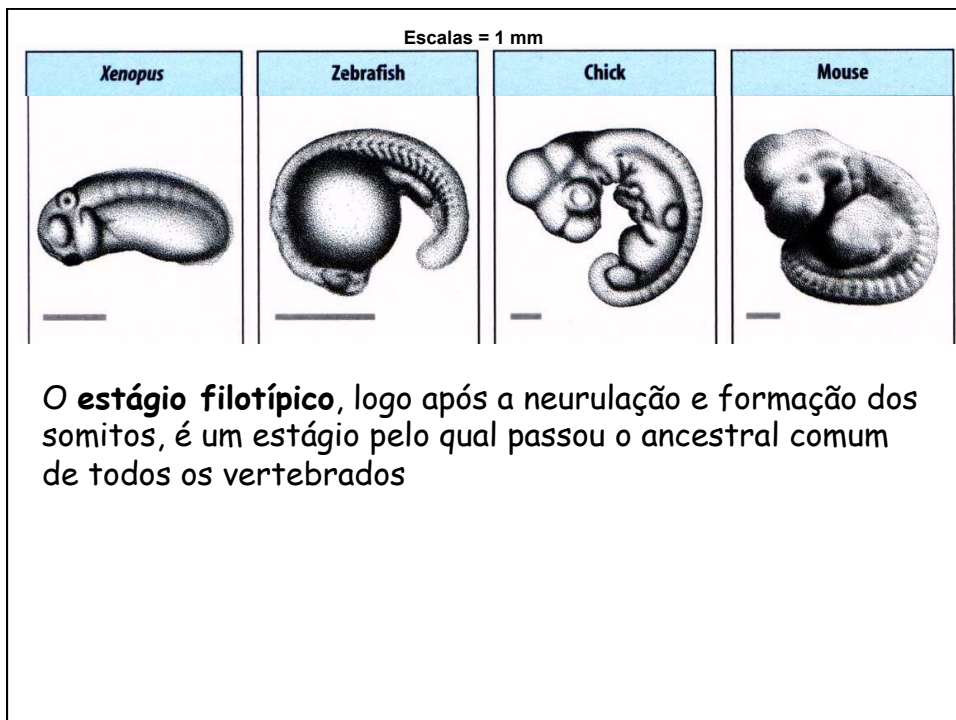
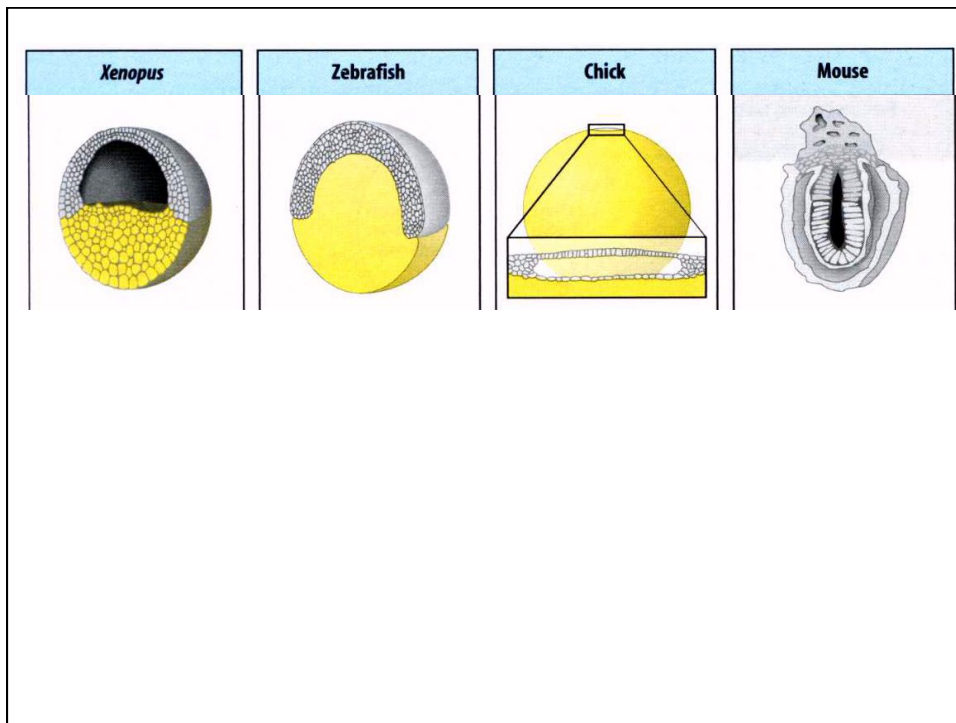
Evolução é o resultado de mudanças hereditárias nos seres vivos e a seleção daquelas que melhor se adaptam ao seu ambiente (Wolpert et al., de Darwin)

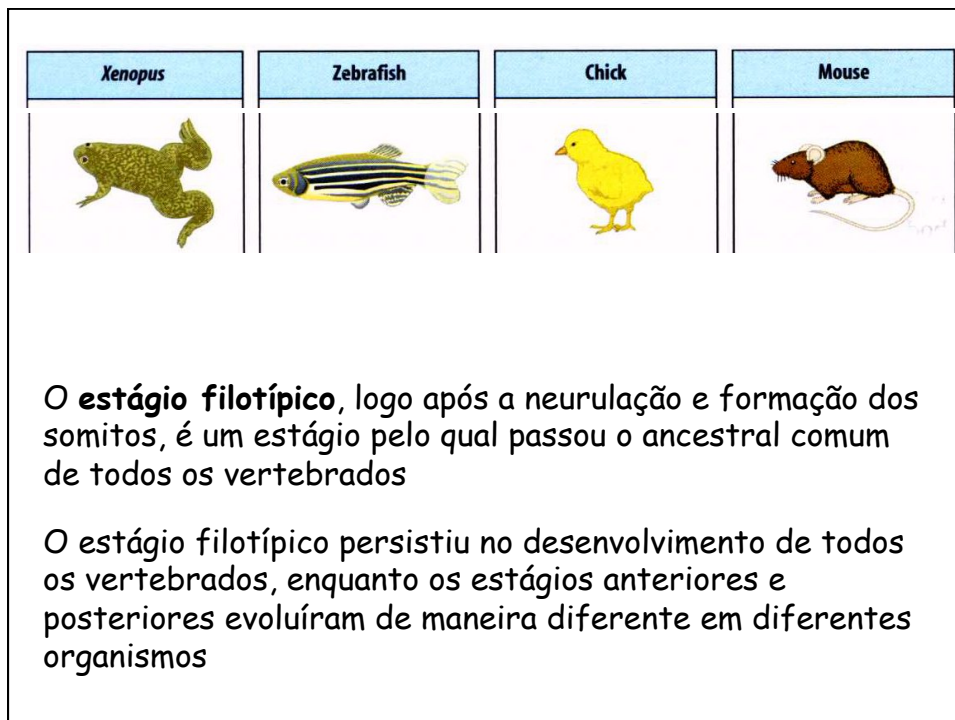
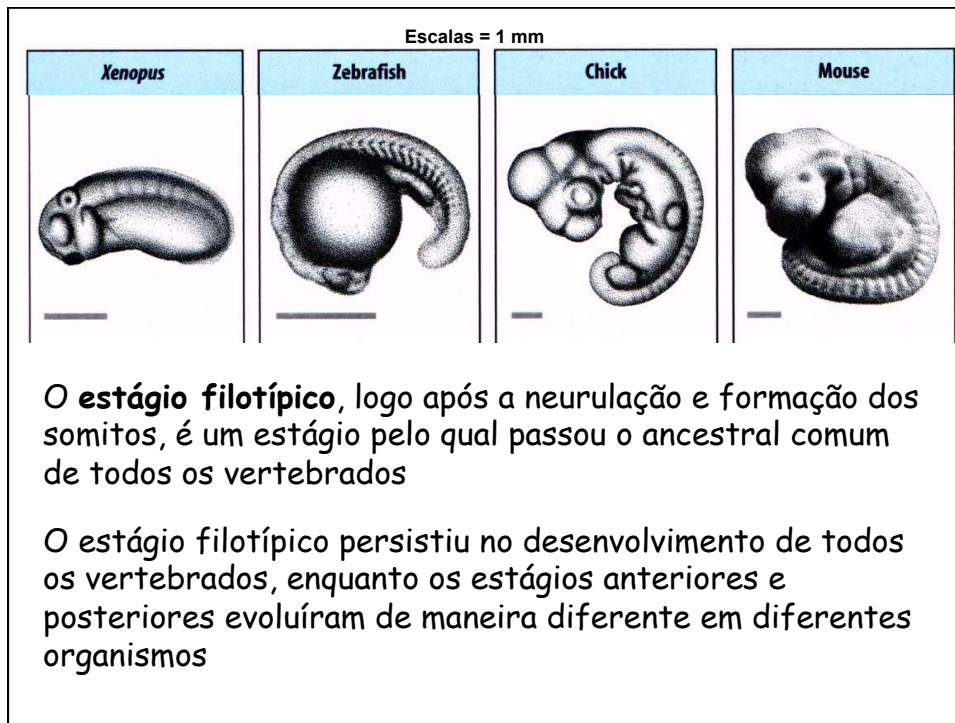
Nada faz sentido em Biologia a não ser à luz da evolução (Dobzhansky)

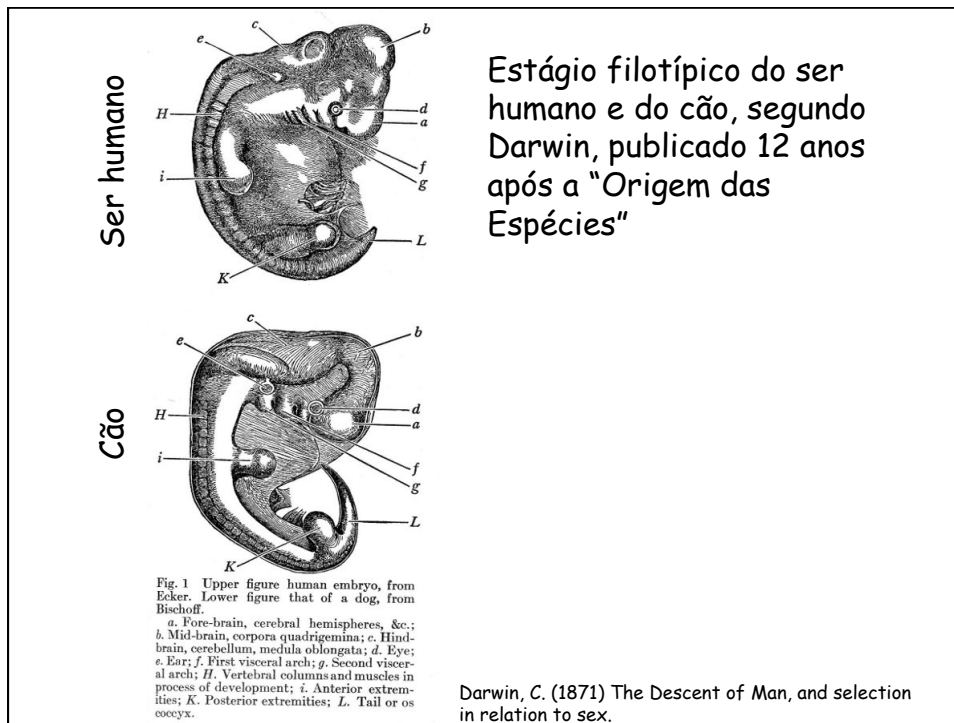
Evolução é o controle do Desenvolvimento pela Ecologia (Van Valen)

Nada em Evolução faz sentido a não ser à luz da Biologia Celular (Gerhart & Kirschner)









Mudanças no desenvolvimento que ocorrem antes da neurulação são geralmente associadas com reprodução

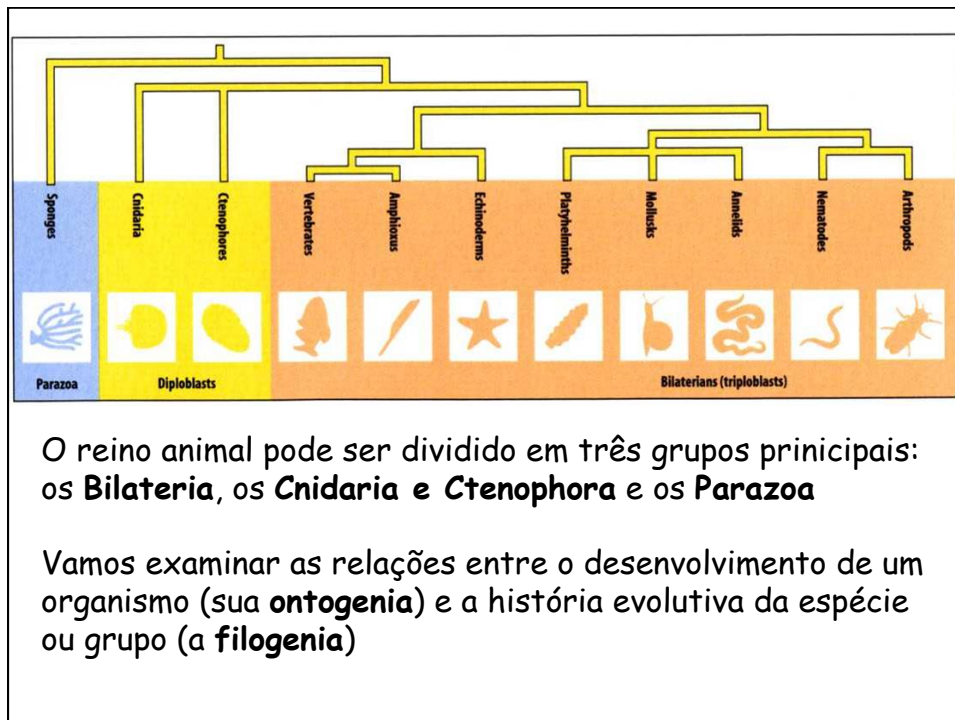
Mudanças que ocorrem após a neurulação estão associadas com evolução na forma animal

Variabilidade genética de populações, resultante de mutações, reprodução sexuada, e recombinação, fornecem novos fenótipos sobre os quais a seleção pode agir.

Se os genes que controlam o desenvolvimento são tão parecidos, como podem existir animais com formas tão diferentes?

A resposta está nas diferenças do padrão espacial e momento da expressão gênica

As mudanças realmente importantes ocorrem nas regiões de controle destes genes



## Modificação evolutiva do desenvolvimento embrionário

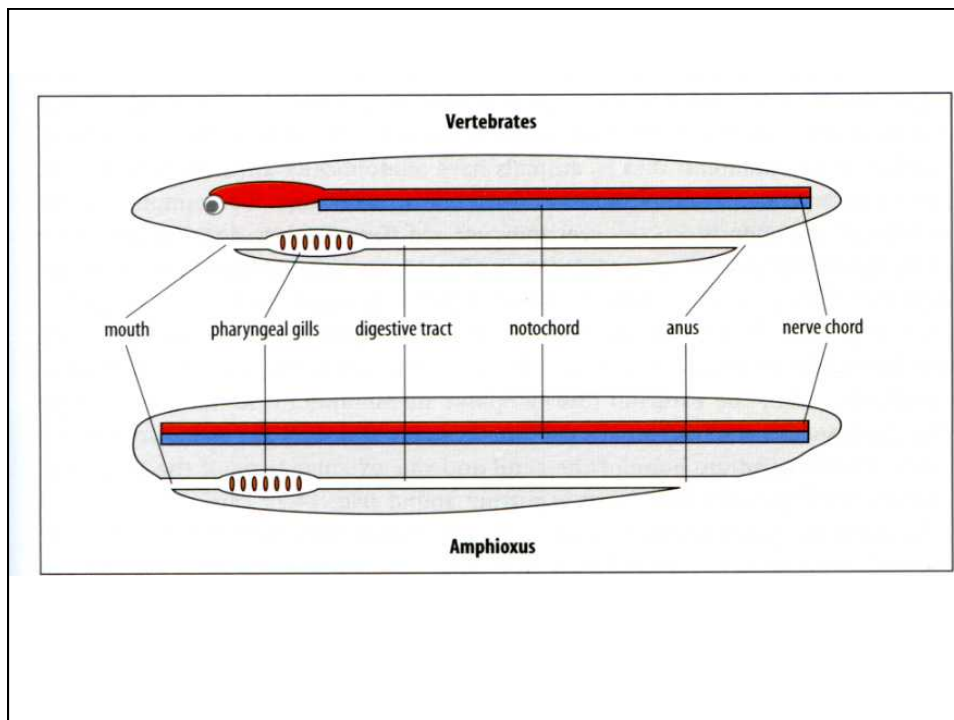
A evolução dos ciclos de vida tem implicações para o desenvolvimento

As características mais gerais de um grupo de animais geralmente aparecem primeiro nos embriões do que as especializadas e também é encontrada nos embriões de outros cordados

O filo Chordata compreende três subfilos: os vertebrados, os cefalocordados, como o anfioxo e os urocordados, como as ascídias

Todos têm, em algum estágio do desenvolvimento, uma notocorda flanqueada por músculos e um tubo neural dorsal

Apêndices pares, como membros, se desenvolvem mais tarde somente nos vertebrados





Número de  
somitos

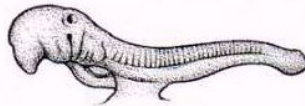
40 lampréia



Nos vertebrados o estágio filotípico é um tanto variável, mas o número de somitos pode ser bem diferente e os brotos das patas estão em estágios diferentes do desenvolvimento

Número de  
somitos

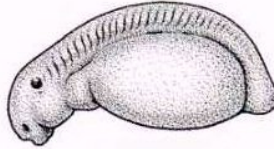
44 raia



Nos vertebrados o estágio filotípico é um tanto variável, mas o número de somitos pode ser bem diferente e os brotos das patas estão em estágios diferentes do desenvolvimento

Número de  
somitos

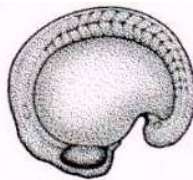
38 Peixe  
pulmonado  
(pirambóia)



Nos vertebrados o estágio filotípico é um tanto variável, mas o número de somitos pode ser bem diferente e os brotos das patas estão em estágios diferentes do desenvolvimento

Número de  
somitos

15 Paulistinha

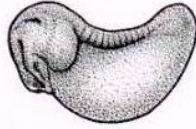


Nos vertebrados o estágio filotípico é um tanto variável, mas o número de somitos pode ser bem diferente e os brotos das patas estão em estágios diferentes do desenvolvimento

Número de  
somitos

15

Rã

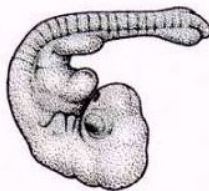


Nos vertebrados o estágio filotípico é um tanto variável, mas o número de somitos pode ser bem diferente e os brotos das patas estão em estágios diferentes do desenvolvimento

Número de  
somitos

35

Codorniz



Nos vertebrados o estágio filotípico é um tanto variável, mas o número de somitos pode ser bem diferente e os brotos das patas estão em estágios diferentes do desenvolvimento

Número de somitos

33 Camundongo



Nos vertebrados o estágio filotípico é um tanto variável, mas o número de somitos pode ser bem diferente e os brotos das patas estão em estágios diferentes do desenvolvimento

O desenvolvimento da massa interna de células nos mamíferos ocorre antes do estágio filotípico e está relacionado com a alimentação pela placenta ao invés do vitelo

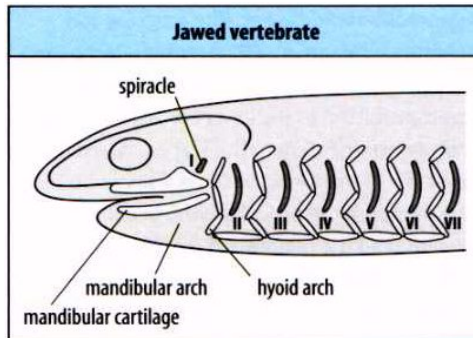
Durante o estágio filotípico é que são expressos os genes Hox que determinam o eixo do corpo

Neste estágio é que surgem as estruturas comuns a todos os vertebrados, como somitos, notocorda e tubo neural

Estruturas encontradas em estágios embrionários particulares se modificam durante a evolução em diferentes formas nos diferentes grupos

Divisão do corpo em segmentos, que então divergem uns dos outros em estrutura e função, ocorre na evolução de vertebrados e artrópodes

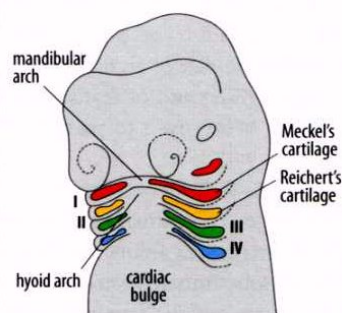
Nos vertebrados um exemplo são os arcos e fendas branquiais presentes em todos os embriões de vertebrados



Durante a evolução, os arcos branquiais originaram tanto as brânquias dos peixes sem mandíbulas e mais tarde se modificaram nas mandíbulas

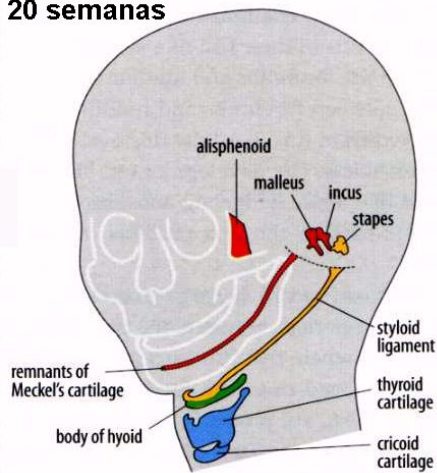
Na lampréia, um peixe sem mandíbulas, a formação das mandíbulas é inibida por genes Hox

### Embrião



Com o tempo os arcos ficaram mais modificados e agora nos mamíferos eles dão origem a diversas estruturas na face e pescoço

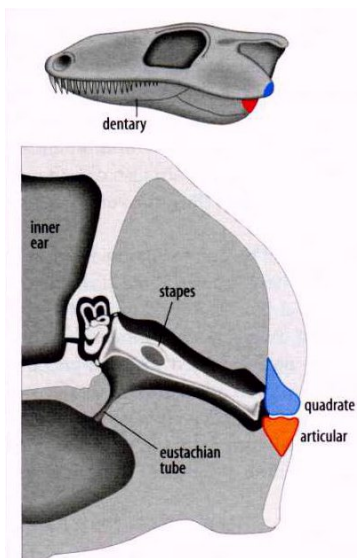
20 semanas



Com o tempo os arcos ficaram mais modificados e agora nos mamíferos eles dão origem a diversas estruturas na face e pescoço

Muitas dessas estruturas são derivadas das células da crista neural que migram para os arcos branquiais no início do desenvolvimento

A fenda branquial entre o primeiro e o segundo arcos origina a abertura da trompa de Eustáquio, e células endodérmicas da fenda originam a tiróide e o timo

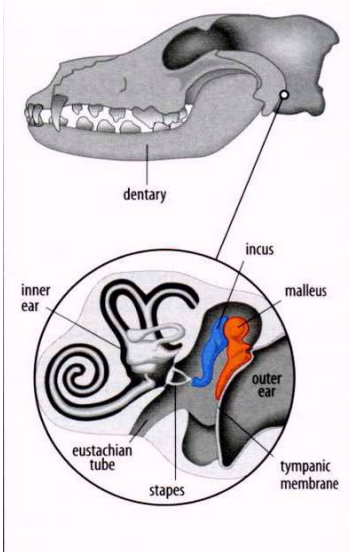


A evolução quase sempre cria novidades anatômicas por modificações de uma pré-existente

Evolução pode ser considerada um processo de remendo com estruturas disponíveis que gradualmente cria algo novo

Muitas estruturas são modulares: vértebras, membros, vias de transdução de sinal

Um exemplo bonito é a evolução do ouvido médio em mamíferos



A evolução quase sempre cria novidades anatômicas por modificações de uma pré-existente

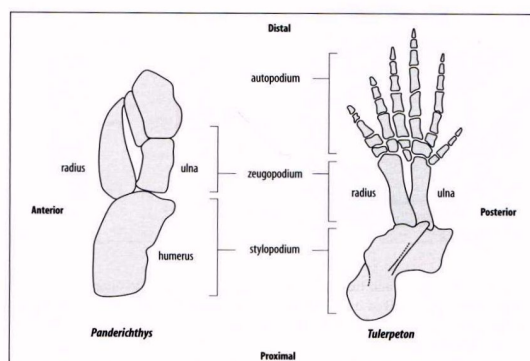
Evolução pode ser considerada um processo de remendo com estruturas disponíveis que gradualmente cria algo novo

Muitas estruturas são modulares: vértebras, membros, vias de transdução de sinal

Um exemplo bonito é a evolução do ouvido médio em mamíferos

Do ponto de vista da evolução e do desenvolvimento, o quadrado é homólogo ao osso dorsal do primeiro arco e o estribo (stapes) com o do segundo

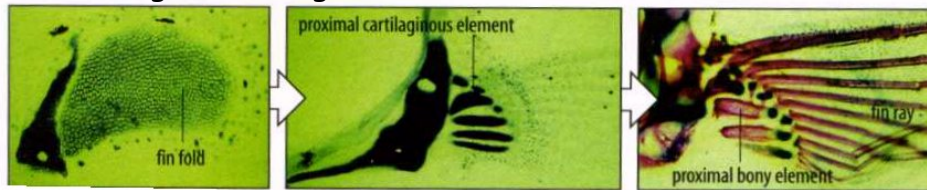
Os membros dos vertebrados tetrápodos são caracteres especiais que se desenvolvem no estágio filotípico



Anfíbios, répteis, pássaros e mamíferos possuem membros, enquanto peixes possuem nadadeiras

O registro fóssil sugere que a transição de nadadeiras para membros ocorreu no período Devoniano, 400 a 360 MYA

### Como surgiram os dígitos distais?

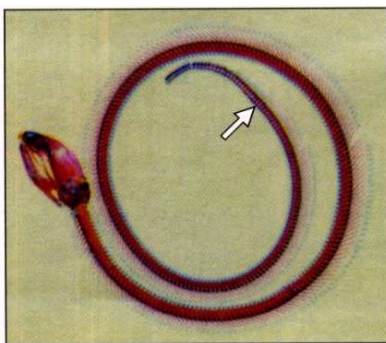


Os brotos das nadadeiras do paulistinha são inicialmente semelhantes aos brotos dos membros de tetrápodos, mas posteriormente surgem diferenças

Os raios que se desenvolvem na parte distal da nadadeira não são homólogos a nada dos vertebrados

É provável que o mecanismo para gerar estruturas cartilaginosas periódicas como os dedos, ou raios, tenha surgido junto com um novo padrão de expressão de Hox na região mais distal

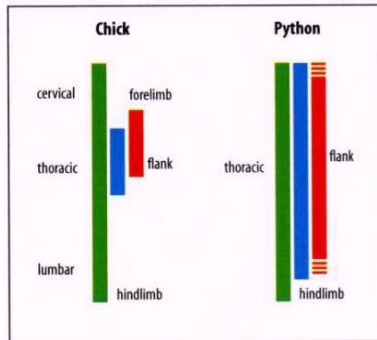
Diferenças entre membros anteriores e posteriores estão relacionadas a diferenças nos genes Hox que estabelecem diferenças posicionais na placa lateral da mesoderme



A cobra python (tipo de jibóia ou sucuri) possui um rudimento de membros posteriores



Diferenças entre membros anteriores e posteriores estão relacionadas a diferenças nos genes Hox que estabelecem diferenças posicionais na placa lateral da mesoderme



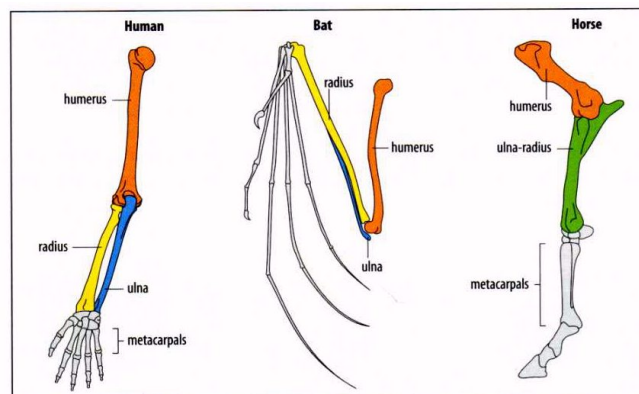
A cobra python (tipo de jibóia ou sucuri) possui um rudimento de membros posteriores

A expansão de Hoxb5 e Hoxc8 em python está associado com a expansão do tórax e perda dos membros anteriores



Em python os brotos posteriores começam a se desenvolver, mas os sinais associados com a crista apical e região polarizadora não são ativados

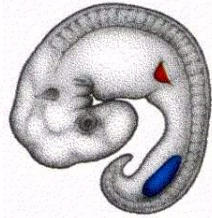
A grande variação de especializações anatômicas nos membros dos mamíferos é devida a mudanças no padrão e crescimento diferencial das partes durante o desenvolvimento embrionário



O padrão básico subjacente é mantido e mostra que os elementos do esqueleto são modulares

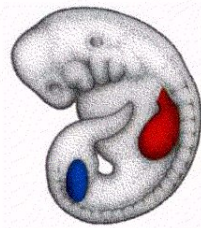
Em alguns casos, diferenças de tamanho entre os membros anteriores e posteriores surgem logo no início do desenvolvimento

**Kiwi**



O kiwi (*Apteryx australis*) que não voa possui membros anteriores curtos e posteriores grandes

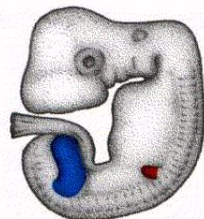
**Morcego**



O morcego (*Rousettus amplexicaudatus*) possui membros anteriores grandes e membros posteriores menores

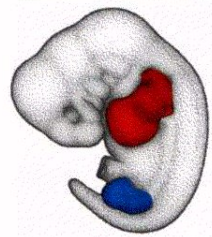
Em alguns casos, diferenças de tamanho entre os membros anteriores e posteriores surgem logo no início do desenvolvimento

**Kiwi**



O kiwi (*Apteryx australis*) que não voa possui membros anteriores curtos e posteriores grandes

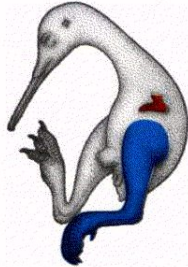
**Morcego**



O morcego (*Rousettus amplexicaudatus*) possui membros anteriores grandes e membros posteriores menores

Em alguns casos, diferenças de tamanho entre os membros anteriores e posteriores surgem logo no início do desenvolvimento

**Kiwi**

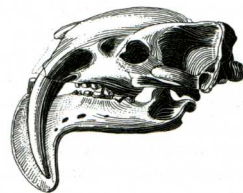


O kiwi (*Apteryx australis*) que não voa possui membros anteriores curtos e posteriores grandes

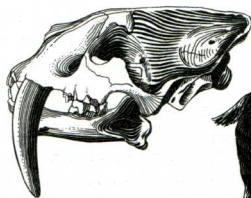
**Morcego**



O morcego (*Rousettus amplexicaudatus*) possui membros anteriores grandes e membros posteriores menores



Tigre de dentes-de-sabre marsupial



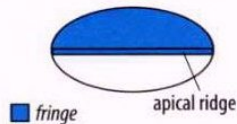
Tigre de dentes-de-sabre

Asas de insetos e vertebrados não são homólogos, mas possuem algumas semelhanças superficiais

Possuem funções semelhantes, mas estruturas diferentes

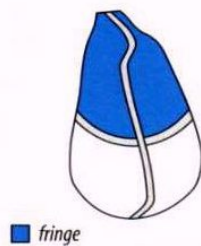
A asa de inseto é uma estrutura epitelial com duas camadas, enquanto o membro de vertebrado é um mesênquima recoberto de ectoderme

Broto da asa de galinha



O estabelecimento dos eixos possui semelhanças nos genes envolvidos em insetos e vertebrados

Disco imaginal de drosófila

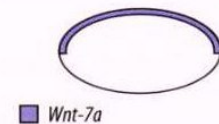


Asas de insetos e vertebrados não são homólogos, mas possuem algumas semelhanças superficiais

Possuem funções semelhantes, mas estruturas diferentes

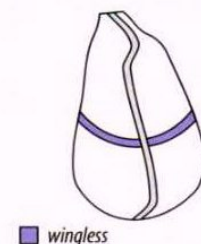
A asa de inseto é uma estrutura epitelial com duas camadas, enquanto o membro de vertebrado é um mesênquima recoberto de ectoderme

Broto da asa de galinha



O estabelecimento dos eixos possui semelhanças nos genes envolvidos em insetos e vertebrados

Disco imaginal de drosófila

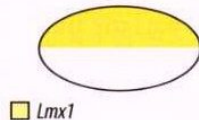


Asas de insetos e vertebrados não são homólogos, mas possuem algumas semelhanças superficiais

Possuem funções semelhantes, mas estruturas diferentes

A asa de inseto é uma estrutura epitelial com duas camadas, enquanto o membro de vertebrado é um mesênquima recoberto de ectoderme

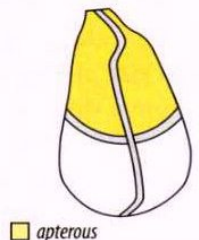
Broto da asa de galinha



■ *Lmx1*

O estabelecimento dos eixos possui semelhanças nos genes envolvidos em insetos e vertebrados

Disco imaginal de drosófila



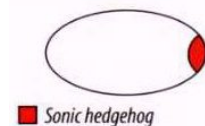
■ *apterous*

Asas de insetos e vertebrados não são homólogos, mas possuem algumas semelhanças superficiais

Possuem funções semelhantes, mas estruturas diferentes

A asa de inseto é uma estrutura epitelial com duas camadas, enquanto o membro de vertebrado é um mesênquima recoberto de ectoderme

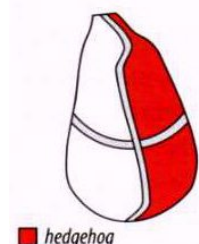
Broto da asa de galinha



■ *Sonic hedgehog*

O estabelecimento dos eixos possui semelhanças nos genes envolvidos em insetos e vertebrados

Disco imaginal de drosófila



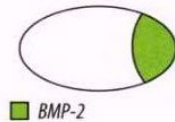
■ *hedgehog*

Asas de insetos e vertebrados não são homólogos, mas possuem algumas semelhanças superficiais

Possuem funções semelhantes, mas estruturas diferentes

A asa de inseto é uma estrutura epitelial com duas camadas, enquanto o membro de vertebrado é um mesênquima recoberto de ectoderme

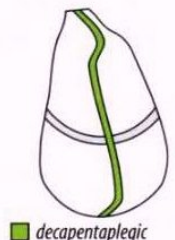
Broto da asa de galinha



BMP-2

O estabelecimento dos eixos possui semelhanças nos genes envolvidos em insetos e vertebrados

Disco imaginal de drosófila



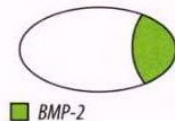
decapentaplegic

Asas de insetos e vertebrados não são homólogos, mas possuem algumas semelhanças superficiais

Possuem funções semelhantes, mas estruturas diferentes

A asa de inseto é uma estrutura epitelial com duas camadas, enquanto o membro de vertebrado é um mesênquima recoberto de ectoderme

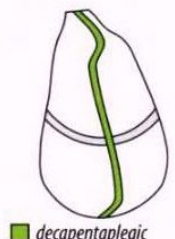
Broto da asa de galinha



BMP-2

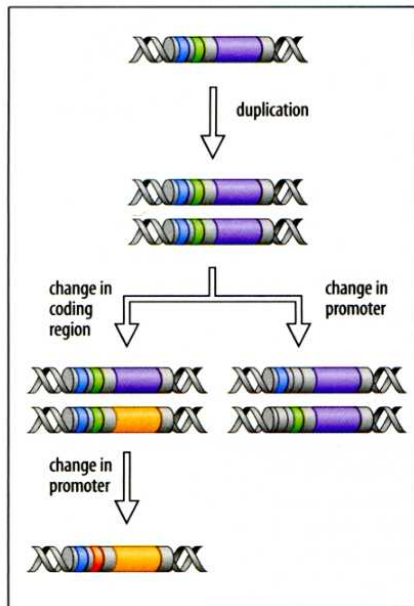
O estabelecimento dos eixos possui semelhanças nos genes envolvidos em insetos e vertebrados

Disco imaginal de drosófila



decapentaplegic

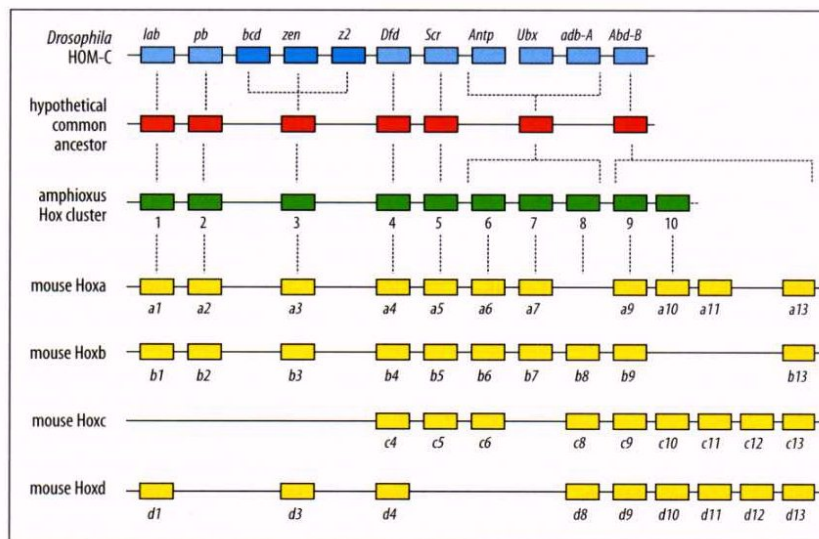
O gene *Distal-less* é expresso no eixo próximo-distal de anelídeos até ouriços-do-mar

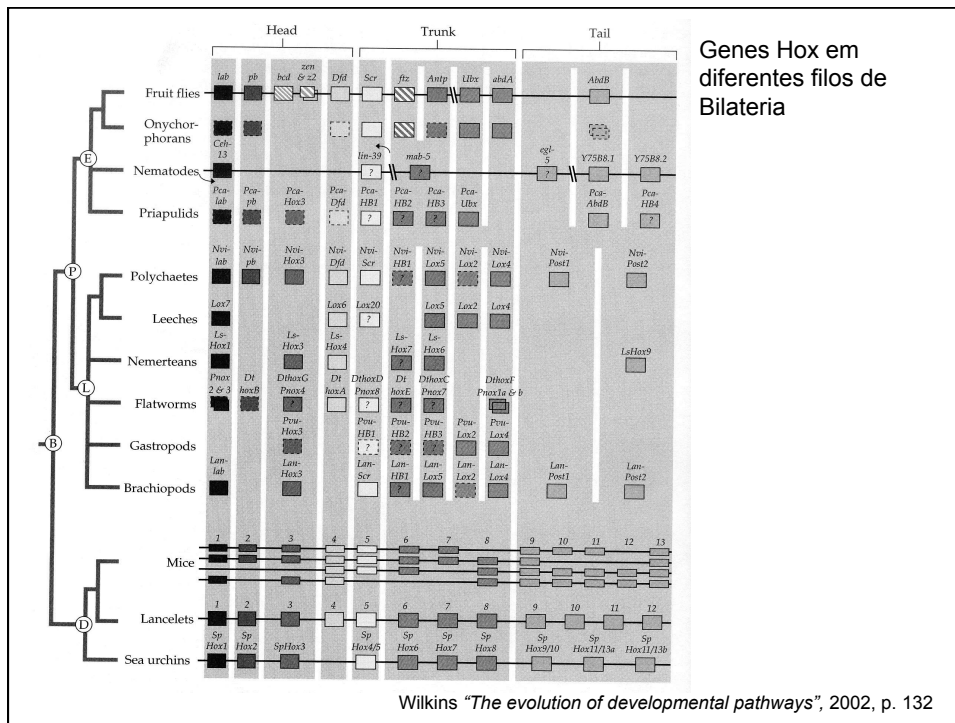


O processo de duplicação gênica foi fundamental na evolução de novas proteínas e novos padrões de expressão gênica: é evidente no caso das hemoglobinas humanas

Os genes Hox são um outro caso de duplicação gênica

Os genes Hox estão organizados em um ou mais complexos e a ordem de expressão ao longo do eixo A-P segue a ordem do complexo





Organismos multicelulares originaram-se há 1,5 bilhões de anos atrás e o primeiro fóssil conhecido é de 600 MYA

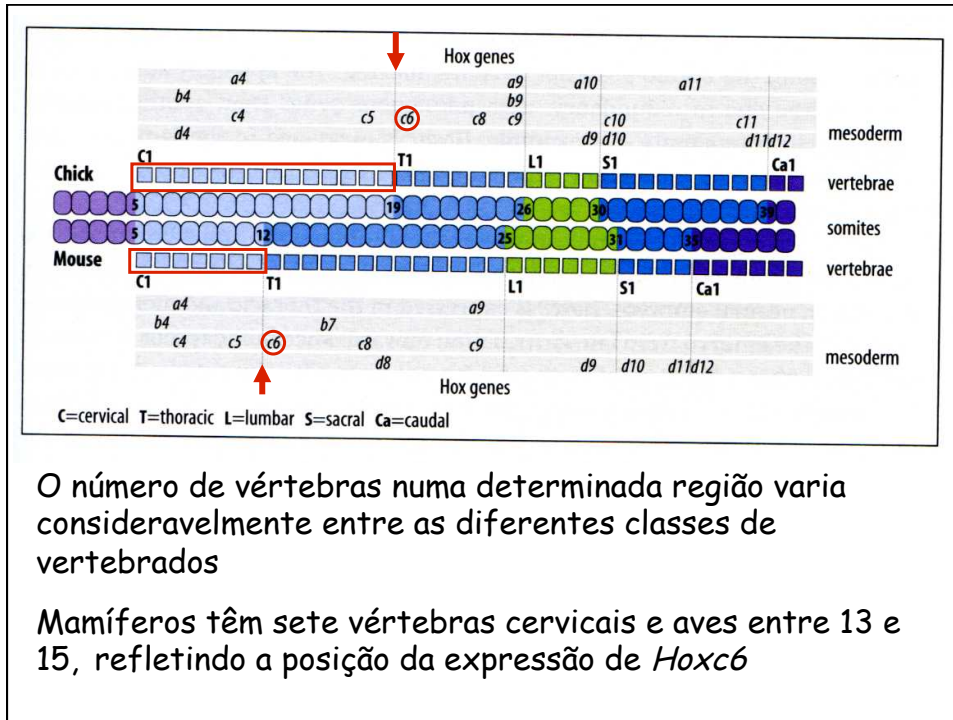
Há 35 filis animais atualmente, cada um com um plano de corpo diferente, e todos já existiam no fim do Cambriano, 500 MYA

Nada de novo surgiu desde esta época, apesar dos planos terem sido modificados dentro dos diferentes filis

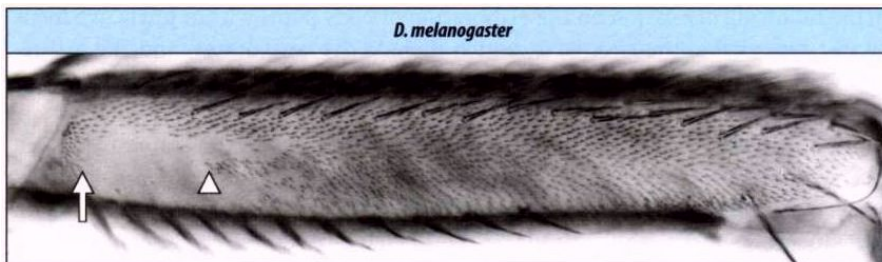
Vamos nos restringir a dois filis: cordados e artrópodos

O papel dos genes Hox é estabelecer identidade posicional no embrião ao longo de um eixo





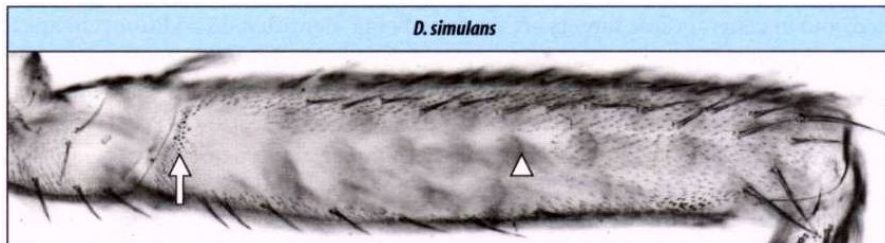
Os genes Hox controlam genes abaixo deles na cascata, tanto pelo local da expressão como pela quantidade da expressão



Diferentes espécies de drosófila têm padrões diferentes de tricomas no fêmur do segundo par de patas

*D. melanogaster* tem um pequeno segmento sem tricomas

Os genes Hox controlam genes abaixo deles na cascata, tanto pelo local da expressão como pela quantidade da expressão

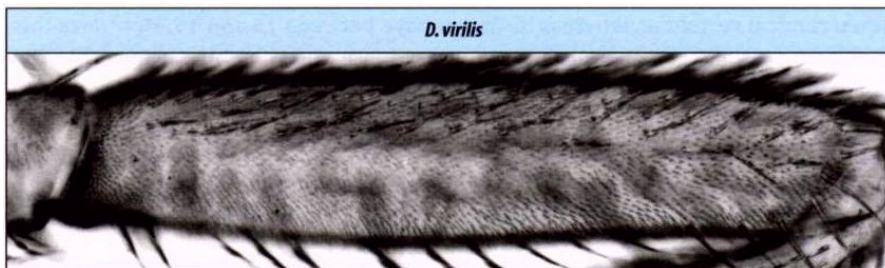


Diferentes espécies de drosófila têm padrões diferentes de tricomas no fêmur do segundo par de patas

*D. melanogaster* tem um pequeno segmento sem tricomas

*D. simulans* tem um segmento maior sem tricomas

Os genes Hox controlam genes abaixo deles na cascata, tanto pelo local da expressão como pela quantidade da expressão



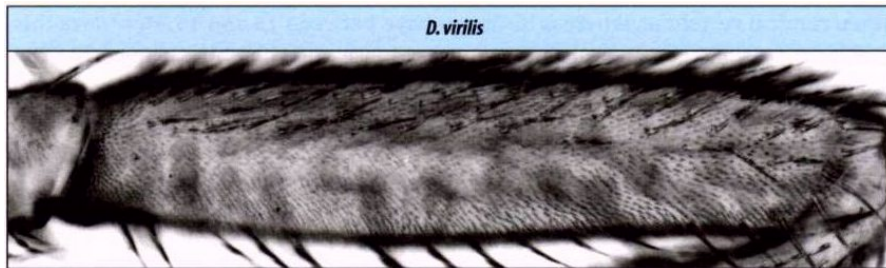
Diferentes espécies de drosófila têm padrões diferentes de tricomas no fêmur do segundo par de patas

*D. melanogaster* tem um pequeno segmento sem tricomas

*D. simulans* tem um segmento maior sem tricomas

*D. virilis* tem o fêmur completamente coberto de tricomas

Os genes Hox controlam genes abaixo deles na cascata, tanto pelo local da expressão como pela quantidade da expressão



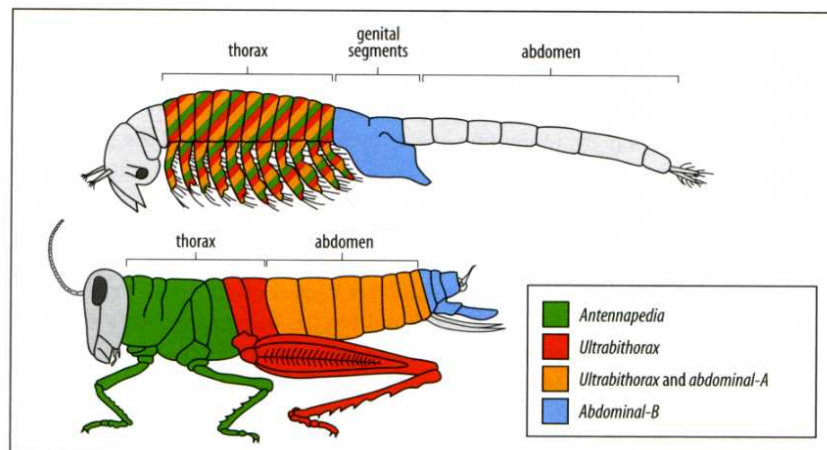
Diferentes espécies de drosófila têm padrões diferentes de tricomas no fêmur do segundo par de patas

*D. melanogaster* tem um pequeno segmento sem tricomas

*D. simulans* tem um segmento maior sem tricomas

*D. virilis* tem o fêmur completamente coberto de tricomas

*Ultrabithorax* reprime o desenvolvimento de tricomas e a regulação sutil dessa expressão resulta nesses padrões



Tanto o padrão de expressão dos genes Hox como as regiões do corpo relacionadas com esses genes, mudaram durante a evolução dos artrópodos.

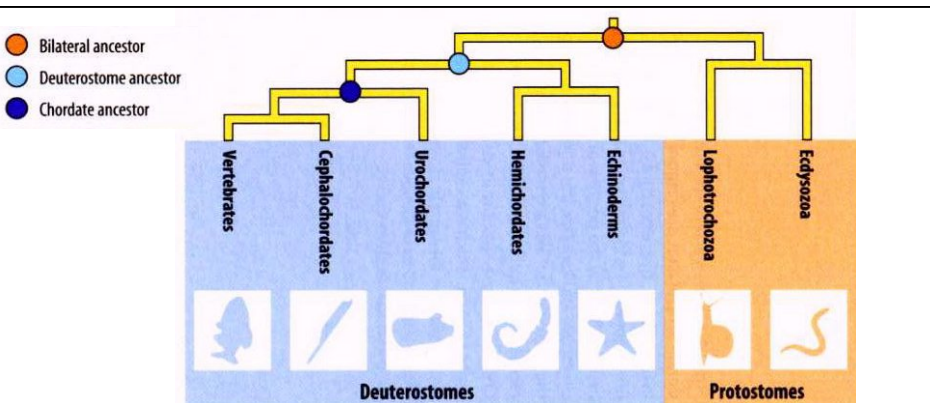
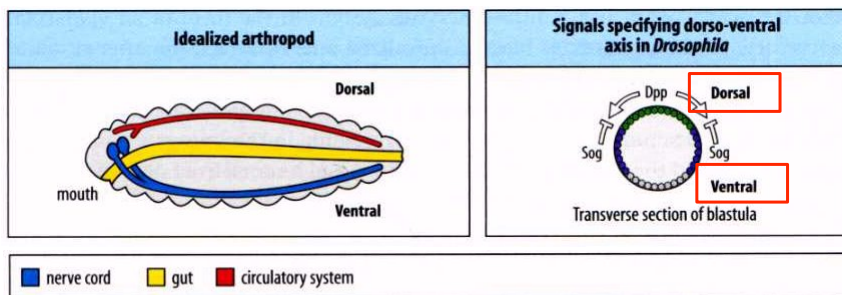
Portanto, os genes Hox não especificam estruturas mas sim identidade regional

Aparentemente os artrópodos e cordados possuem o eixo dorso ventral invertido, um em relação ao outro

Isto pode ser ditado pela posição da boca, que define a posição ventral

Em *Xenopus Chordin* especifica o lado dorsal, enquanto BMP-4 especifica o lado ventral

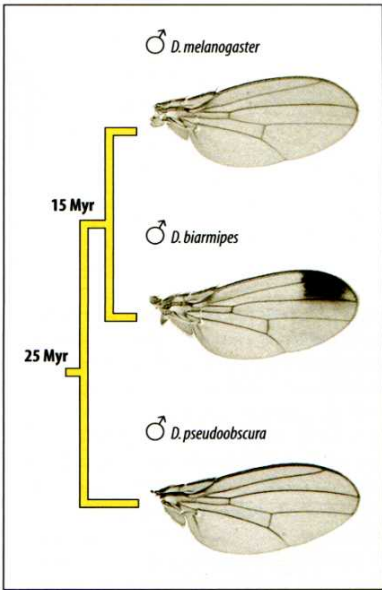
Em drosófila, Dpp (relacionada a BMP-4) é o sinal dorsal e Short gastrulation (relacionada a Chordin) é o sinal ventral



Um hemicordado tem sistema nervoso difuso, enquanto cordados o tem centralizado

No entanto no hemicordado a expressão de BMP e Chordin é semelhante aos Protostômios

Portanto a inversão do SNC ocorreu somente na linhagem que originou os cordados, como a evolução da notocorda e SNC




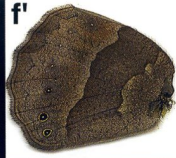




Um exemplo de evolução de região de regulação em cis é o padrão de pigmento na asa do macho de *D. biarmipes*

Isso se deve a diferença na expressão do gene *yellow*

Em *D. melanogaster* *yellow* é expresso em baixos níveis na asa

Para que *yellow* fosse expresso na mancha de *D. biarmipes*, sequências reconhecidas por fatores de transcrição existentes na asa surgiram na região promotora de *yellow*

**Borboleta africana *Bicyclus anynana***

Estação seca			Estação úmida
			Mutante <i>Spotty</i>
			Outros mutantes

Carroll, S.B. (2005) Endless forms most beautiful

**Expressão de Distal-less (GFP) e o padrão de manchas na asa de diferentes lepidópteros**

À esquerda o disco imaginal e à direita a asa.

Carroll, S.B. (2005) Endless forms most beautiful

**Ouriços-do-mar com desenvolvimento direto**

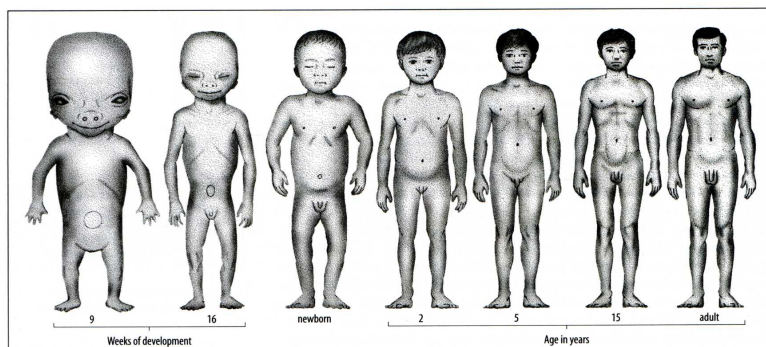
○ = larvas que não se alimentam

Embryo	Larva	Adult	
			<i>Eucidaris tribuloides</i>
			<i>Phylacanthus imperialis</i>
			<i>Phylacanthus purispinus</i>
			<i>Asthenosoma ijimai</i>
			<i>Spatangus purpureus</i>
			<i>Meoma ventricosa</i>
			<i>Abatus cordatus</i>
			<i>Melitta isometra</i>
			<i>Peronella japonica</i>
			<i>Laganum diplopora</i>
			<i>Hemiceotropus pulcherrimus</i>
			<i>Holopneustes inflatus</i>
			<i>Lytechinus variegatus</i>
			<i>Helicidaris tuberculata</i>
			<i>Helicidaris erythrogramma</i>

Wilkins "The evolution of developmental pathways", 2002, p. 74

## Mudanças temporais dos processos de desenvolvimento

Muitas das mudanças que ocorrem durante a evolução refletem mudanças nas dimensões do corpo  
As proporções do corpo variam com o desenvolvimento



No ser humano a cabeça cresce muito menos que o resto do corpo

Alterando o tempo de desenvolvimento de um organismo podemos alterar a sua forma final

Se, num dado intervalo de tempo,  $t$ , o comprimento médio de um osso ou outra estrutura aumentou de  $x_1$  cm para  $x_2$  cm, então a taxa proporcional de mudança pode ser expressa por:

$$\frac{d(\ln x)}{dt} = \frac{\ln x_2 - \ln x_1}{t}$$

Haldane usou esta equação para calcular o aumento relativo de tamanho, e sugeriu que o termo **darwin** seja usado para designar uma unidade de mudança evolutiva de tamanho igual a um fator de  $e/10^6$  anos

Haldane sugeriu que como aproximação prática 1 darwin é equivalente a uma mudança de 1/1.000 por 1.000 anos, o que dá uma mudança de duas vezes em  $10^6$  anos.

Simpson estimou, por exemplo, que os dentes do cavalo na linhagem do Eoceno-Oligoceno *Hyracotherium* (*Eohippus*) até *Mesohippus* aumentou em altura numa taxa média de cerca de 25 milidarwins!

(Raff & Kaufman, *Embryos, Genes & Evolution*, 1983, p. 51)

A grande maioria das mudanças de forma que ocorrem durante o crescimento de um indivíduo ou numa linhagem evolutiva envolve mudanças nas dimensões relativas de partes do corpo.

Em muitos casos tais modificações em proporções são resultado de crescimento relativo durante o desenvolvimento.

#### Isto é **ALOMETRIA**

Podemos distinguir três tipos de séries alométricas:

1. As que são função do crescimento na ontogenia de uma espécie
2. Relações entre espécies relacionadas de diferentes tamanhos
3. Relações alométricas numa linhagem em evolução



Relações alométricas entre duas estruturas geralmente obedecem a fórmula descrita por Huxley em 1932:

$$y = bx^\alpha$$

Onde  $y$  é o tamanho de uma determinada estrutura e  $x$  o tamanho do corpo ou de uma outra estrutura com a qual  $y$  está sendo comparado

$b$  é um fator escalar enquanto  $\alpha$  é a razão da taxa de crescimento específico de  $y$  e  $x$ .

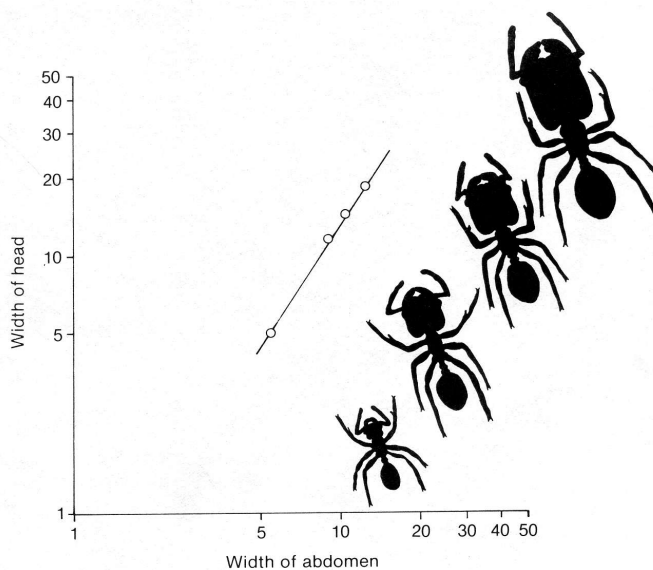
A equação pode ser escrita na forma:

$$\log y = \log b + \alpha \log x$$

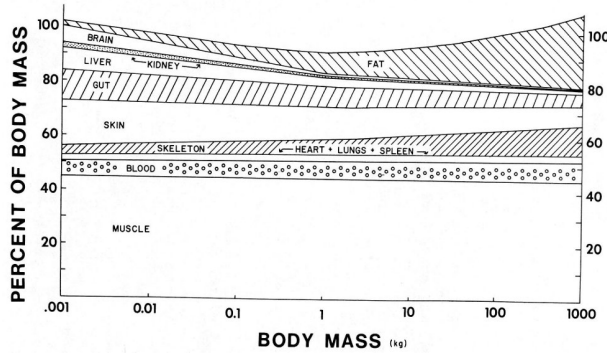
Quando  $\alpha = 1$ , os tamanhos relativos das estruturas representadas por  $x$  e  $y$  são constantes independente do tamanho

Isto é, eles permanecem na mesma proporção e o crescimento é **isométrico**. Na maioria dos casos  $\alpha \neq 1$  e as proporções mudam com o tamanho.

Relação alométrica entre o tamanho da cabeça e do corpo da formiga *Pheidole instabilis* (Huxley, 1932)



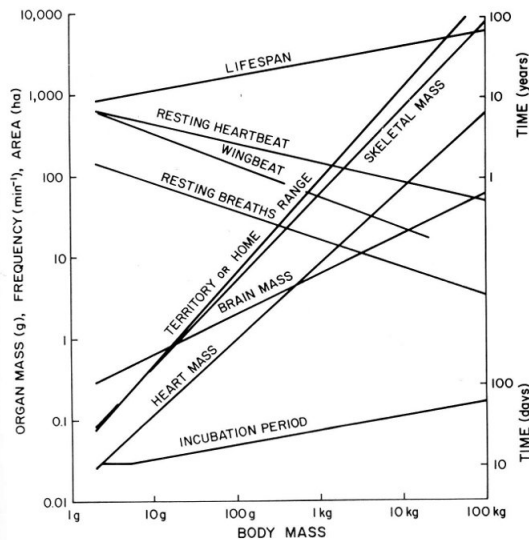
**Alometria = biologia da escala**



Composição do corpo de mamíferos eutérios

Calder III, Size, Function and Life History - Dover - 1984

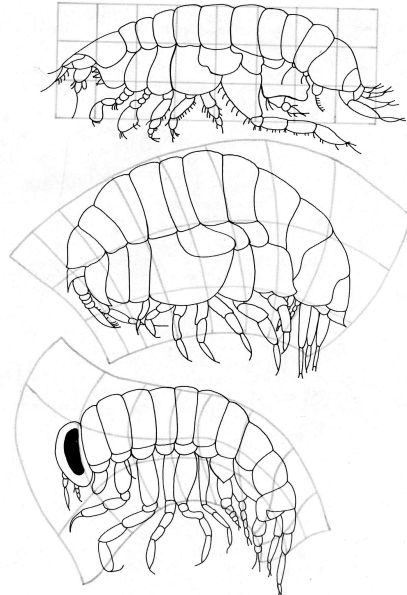
**Alometria = biologia da escala**



Alometria de pássaros

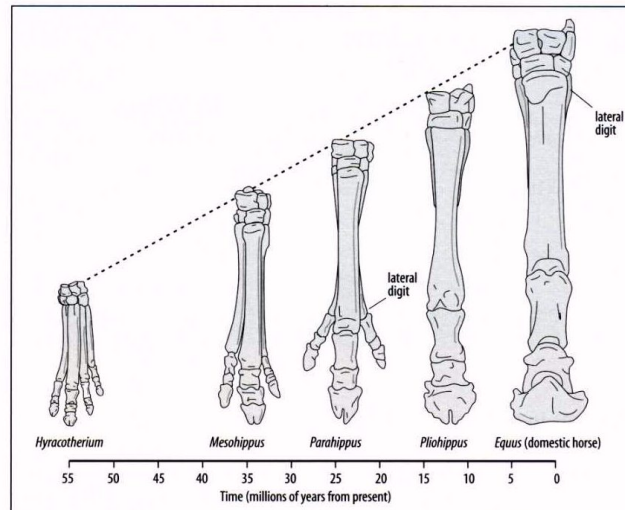
Calder III, Size, Function and Life History - Dover - 1984

Existem modificações mais complexas



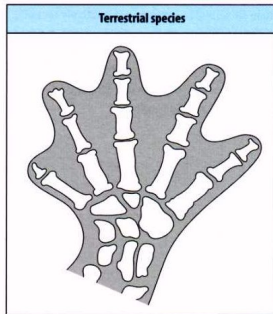
Transformações nas formas de alguns isópodes.

Thompson, 1961 "On Growth and form"; in: Raff & Kaufman, *Embryos, Genes & Evolution*, 1983, p. 6



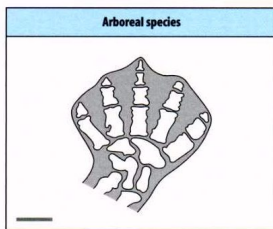
No cavalo, o dedo central do ancestral cresceu mais rápido que os dedos de cada lado de modo que ele ficou mais longo que os outros

Mudanças temporais no desenvolvimento podem ser observadas num gênero de salamandras tropicais do gênero *Bolitoglossa*



As patas da espécie arbórea são menores, com membrana interdigital pronunciada e dedos menores que das espécies terrestres

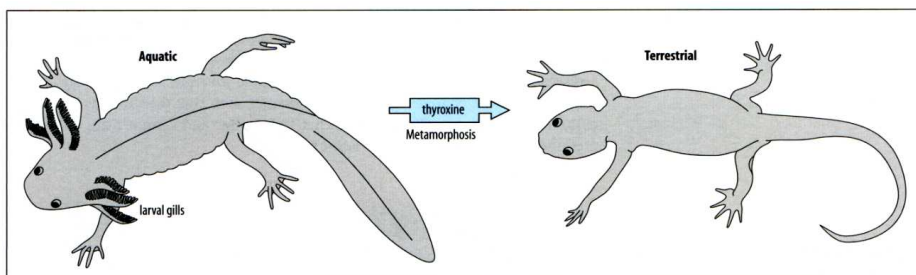
Essas diferenças podem ser explicadas como resultado de uma mudança na época em que as patas param de crescer



O termo usado para descrever essas diferenças é **heterocronia**

Os exemplos mais claros de heterocronia são alterações na época da maturidade sexual da espécie

A aquisição de maturidade sexual por um animal ainda no seu estágio larval é chamada de **neotenia**



O desenvolvimento do animal, mas não seu crescimento, é retardado em relação à maturação de seus órgãos reprodutores, como ocorre no axolotl mexicano

Estágios larvais podem ser perdidos como no caso de rãs do gênero *Eleutherodactylus*



Neste anfíbio não há estágio de girino e o desenvolvimento é direto numa pequena rã

Os ovos são colocados diretamente sobre o solo e não na água como outros anfíbios

Este desenvolvimento direto necessita de muito vitelo no ovo, o que faz com que a clivagem não seja completa

Estágios larvais podem ser perdidos como no caso de rãs do gênero *Eleutherodactylus*



Neste anfíbio não há estágio de girino e o desenvolvimento é direto numa pequena rã

Os ovos são colocados diretamente sobre o solo e não na água como outros anfíbios

Este desenvolvimento direto necessita de muito vitelo no ovo, o que faz com que a clivagem não seja completa

Estágios larvais podem ser perdidos como no caso de rãs do gênero *Eleutherodactylus*

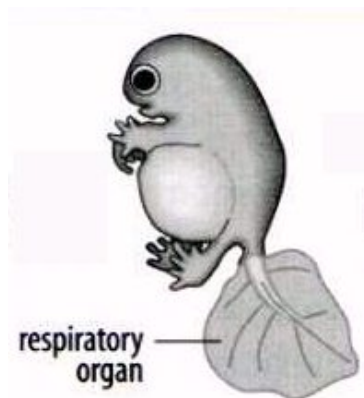


Neste anfíbio não há estágio de girino e o desenvolvimento é direto numa pequena rã

Os ovos são colocados diretamente sobre o solo e não na água como outros anfíbios

Este desenvolvimento direto necessita de muito vitelo no ovo, o que faz com que a clivagem não seja completa

Estágios larvais podem ser perdidos como no caso de rãs do gênero *Eleutherodactylus*



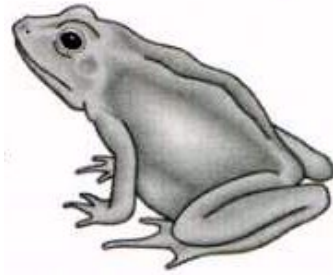
Neste anfíbio não há estágio de girino e o desenvolvimento é direto numa pequena rã

Os ovos são colocados diretamente sobre o solo e não na água como outros anfíbios

Este desenvolvimento direto necessita de muito vitelo no ovo, o que faz com que a clivagem não seja completa

No embrião a cauda é modificada num órgão respiratório

Estágios larvais podem ser perdidos como no caso de rãs do gênero *Eleutherodactylus*



Neste anfíbio não há estágio de girino e o desenvolvimento é direto numa pequena rã

Os ovos são colocados diretamente sobre o solo e não na água como outros anfíbios

Este desenvolvimento direto necessita de muito vitelo no ovo, o que faz com que a clivagem não seja completa

## **Evolução do desenvolvimento**

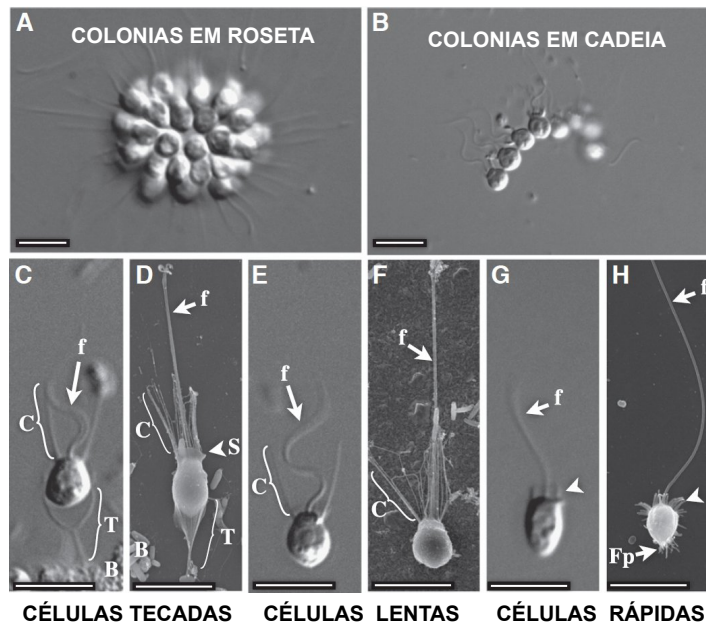
Como o próprio desenvolvimento evoluiu? Qual é a origem do ovo e como os processos de gastrulação e formação do padrão evoluíram?

O organismo ancestral unicelular deveria possuir as seguintes características:

1. Programa de regulação gênica
2. Diferenciação celular
3. Transdução de sinal
4. Motilidade celular e coesão

Uma das teorias propõe os coanoflagelados como ancestrais dos metazoários que formaram colônias

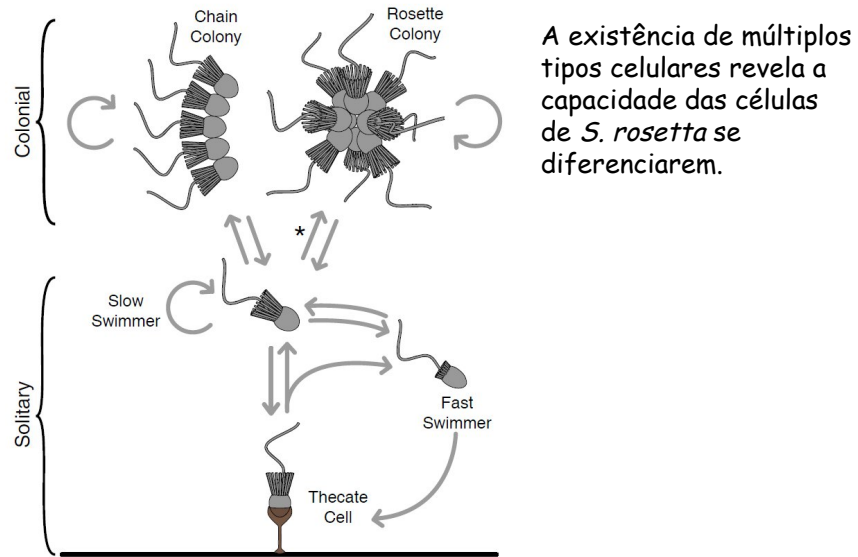
*Salpingoeca rosetta*, um coanoflagelado colonial facultativo?



Dayel et al. Dev. Biol. 357:73-82, 2011

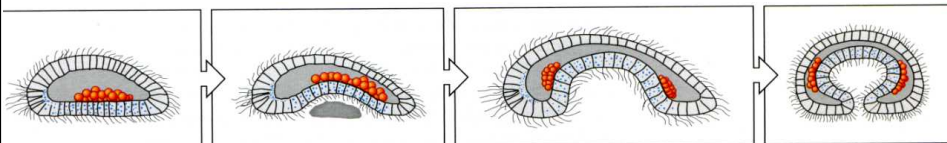


### Modelo para o ciclo de vida de *Salpingoeca rosetta*



Dayel et al. Dev. Biol. 357:73-82, 2011

O organismo multicelular mais simples chama-se *Trichoplax* (um placozóário) que é essencialmente uma bola oca com tres camadas de células que se reproduz por fissão



A gastrulação pode ter evoluído de um ancestral, como o *Trichoplax*, que no fundo do oceano desenvolveu uma invaginação para melhor ingerir o alimento, formando um tubo digestivo primitivo