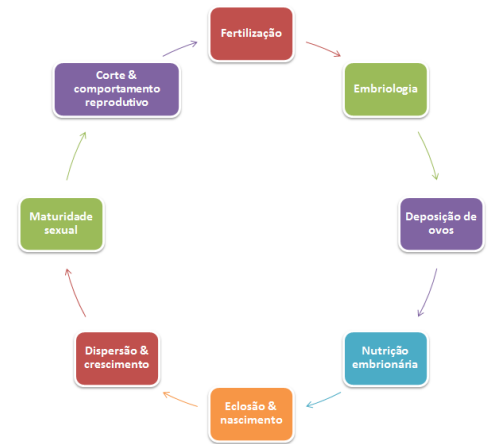


DESENVOLVIMENTO EM VERTEBRADOS: ONTOGENIA, NUTRIÇÃO FETAL, PADRÕES DE CRESCIMENTO & CICLOS DE VIDA

Definição: Desenvolvimento: Modificações progressivas sofridas por um indivíduo desde sua origem até a maturidade (sexual)



Embriologia

Como um minúsculo óvulo esférico fertilizado se diferencia em um indivíduo completo com trilhões de células com funções e formas distintas?

Esta pergunta continua intrigando pesquisadores por toda parte e é tema da disciplina **Embriologia**. Vou discorrer brevemente sobre a primeira fase da ontogenia dos vertebrados para chegarmos aos fetos e poder entrar de vez no tema abordado pela disciplina **Vertebrados**.

Após a fertilização ou ativação do óvulo, este começa a se dividir até formar um embrião. Esta divisão pode ser de diferentes formas dependendo da **quantidade de vitelo** de cada ovo. Como abaixo:

Pouco vitelo = isolécitos / **oligolécito**: mamíferos – clivagem holoblástica rotacional

Quantidade moderada de vitelo = **Mesolécito**: anfíbios – clivagem holoblástica radial

Muito vitelo = **telolécito**: peixes e Reptilia – clivagem meroblástica discoide

Como todos são **Deuterostomia**, a primeira cavidade formada no desenvolvimento é o **Blastóporo**, que dará origem ao **ânus ou cloaca**.

Outro fator que determina a organização do desenvolvimento embrionário são os **genes controladores**, especialmente os **genes Hox**. Estes genes controlam as partes do embrião que se desenvolverão em órgãos e tecidos específicos. Muito estudo tem sido feito com estes genes recentemente e existe um forte sinal filogenético nestes, sendo úteis para estudar a evolução dos vertebrados no contexto de evo-devo (biologia evolutiva com base no desenvolvimento).

Popularizado a partir dos trabalhos polêmicos (incluindo fraude) de **Ernst Haeckel** (1892), o estudo do desenvolvimento dos vertebrados vem contribuindo de maneira significativa para a compreensão das relações filogenéticas do grupo. É muito difundida a frase: "a ontogenia recapitula a filogenia" – chavão da **teoria da recapitulação**.

Via de regra, o desenvolvimento dos vertebrados pode ser **indireto** (como peixes e anfíbios que possuem fase larval), ou **direto** (como todos os grupos de vertebrados).

Também dois outros grandes grupos são diferenciados em **Anaminiotas** (peixes e anfíbios) e **Amniotas** (Reptilia+Aves e Mammalia). Esta segunda divisão se baseia na

DESENVOLVIMENTO EM VERTEBRADOS: ONTOGENIA, NUTRIÇÃO FETAL, PADRÕES DE CRESCIMENTO & CICLOS DE VIDA

presença das 4 membranas extraembrionárias (**saco vitelino** – todos vertebrados); (**âmnio** – proteção, **alantoide** – lixo, **Córior** – envolve tudo; Amniota). Existem outras subdivisões que vou discorrer mais adiante.

Postura de ovos, eclosão e nascimento

Os ovos dos vertebrados (de peixes a mamíferos) são postos em **diversos locais**. **Peixes** podem ter desovas pelágicas, ou demersais sem cuidado parental, mas também existe uma série de variações que incluem cuidado parental (como desovas fixas no corpo dos pais, em bolsas dos cavalos-marinhos), em locais (*Heterodontus*) crípticas ou não, em ninhos de bolhas, ou até mesmo fora d'água na vegetação sobre corpos d'água. **Anfíbios** também possuem diversos locais de deposição além de diretamente nos corpos d'água, como em ninhos de espuma, ninhos de bolhas, sobre folhas na vegetação marginal de lagoas e rios, em tocas subterrâneas, tocas subaquáticas, diretamente sobre rochas ou no folhiço, ou mesmo em marsúpios (*Gastrotheca*), e fixos em partes do corpo, como nas costas (*Pipa*) ou pernas (*Alytes*). Anfíbios ainda podem ter estratégias especializadas como o *Rheobatrachus* (extinto): ovos em água corrente, girinos desenvolvem no estômago das fêmeas, Prostaglandina E₂ (sintética- deextinção). **Répteis e aves** constroem seus ninhos tanto no solo, como no subsolo, ou nas copas das árvores. Alguns utilizam locais de rochedos, ocos de troncos, ou cupinzeiros abandonados. **Mamíferos** por sua vez (no caso dos Monotremata) depositam os ovos em tocas subterrâneas e permanecem com os ovos, como cuidado parental.

Por outro lado diversas espécies não põem mais ovos (são ovovivíparos ou vivíparos) e diversas estratégias são reconhecíveis. A placenta, por exemplo, não é exclusiva de Eutheria (mamíferos placentários). Placentas, ou análogos placentários, ocorre em outros mamíferos (Metatheria) e também em “peixes” (Osteichthyes - *Anableps* e Chondrichthyes), anfíbios e “répteis”.

Toda essa **variação de local** (de deposição de ovos ou de desenvolvimento embrionário) deve estar relacionada a pressões seletivas, e aquela apontada com mais frequência na literatura é a pressão seletiva imposta pela **predação**. Peixes tendem a esconder os ovos, diversos anfíbios (e raras espécies de peixe) tendem a pô-los fora da água, aves e répteis também tendem a escondê-los ou coloca-los em locais de difícil acesso. A mesma pressão seletiva deve ter impulsionado as estratégias de desenvolvimento interno dos ovos, desde aquelas em que os ovos são colocados em partes do corpo (boca de peixes, marsúpios de cavalos-marinhos e anfíbios, saco vocal e estômago de sapos), ou mesmo no útero.

Nutrição embrionária

A nutrição varia de acordo com o modo reprodutivo. Para os ovíparos ocorre fundamentalmente a **Lecitotrofia**, na qual todos os nutrientes para o desenvolvimento até a eclosão ou nascimento estão contidos na **gema do ovo**. Esta é observada em todos os vertebrados que ovipõem (desde os Agnatha) e nas espécies vivíparas onde a **Lecitotrofia** antecede a **Matrotrofia**.

DESENVOLVIMENTO EM VERTEBRADOS: ONTOGENIA, NUTRIÇÃO FETAL, PADRÕES DE CRESCIMENTO & CICLOS DE VIDA

Na **matrotrofia**, alguns ou todos os nutrientes para o desenvolvimento são proporcionados pela **fêmea, geralmente** (veja caso de anfíbios que depositam ovos tróficos) **durante a gestação**. Neste caso, existem várias **fontes** para os **nutrientes**:

- **Oofagia** (ovos de irmãos ou tróficos): salamandras, anuros (*Aparasphenodon*, *Oophaga*, *Leptodactylus*) e peixes Anablepidae (*Jenynsia* spp.).
- **Adelfofagia** (fetos de irmãos): salamandra (*Salamandra atra*), tubarões (*Carcharias*)
- **Secreções maternas**:
 - **Histofagia**: cecílias, salamandras vivíparas, anuros e peixes Brotulidae
 - **Histotrofia**: absorção de secreções maternas pelas brânquias em cecílias Typhlonectidae e papilas em volta da boca de *Nectophrynoides* (Bufonidae)
 - **Placentotrofia**: 2 famílias de tubarões (**Carcharinidae** e **Sphyrnidae**), répteis Squamata com placenta e mamíferos placentários e todos marsupiais. Placentotrofia não é comer a placenta! É receber nutrientes por ela! (pois muitas espécies se alimentam de suas placentas após o nascimento e os pais podem realizar **higiene pós-natal**).
 - **Coprofagia**: as the young Koala approaches **6 months**, the mother begins to prepare it for its **eucalyptus** diet by pre-digesting the leaves, producing a **faecal pap** that the **joey eats from her cloacum**. The pap is quite **different in composition than regular faeces**, resembling instead the contents of the caecum, which has a **high concentration of bacteria**. Eaten for about **1 month**, the pap provides a supplementary source of protein at a transition time from a **milk to a leaf** diet.
 - **Amamentação ou muco pós-natal: Leite dos mamíferos**: produzida pelas glândulas mamárias das fêmeas (incluindo os monotremados). Colostro no início. **Leite de pomba** (pombas, flamingos e pinguins), **muco do peixe-disco** (Cichlidae). Todos podem conter anticorpos e são ricos em proteínas e gordura.

Mais raro que a matrotrofia, existe a **patrotrofia**. Conhecida para anfíbios, nos quais o **pai proporciona nutrientes** para girinos em desenvolvimento: girinos de *Rhinoderma darwinii*, carregados em seu saco vocal. / também em cavalo-marinho: *Syngnathus fuscus*.

Por vezes ainda a nutrição pode ser **biparental**. Este é o caso do **peixe-disco** *Symphysodon*, capaz de produzir muco pelo corpo para alimentar os alevinos, com Composição química mais nutritiva no início, assim como colostro em mamíferos / ou **leite de pombo**.

Evolução

Os diferentes modos reprodutivos e o esforço reprodutivo variaram ao longo do tempo e para alguns grupos é possível reconhecer tendências e sequencias evolutivas. Por exemplo, no caso de **Chondrichthyes**, o modo ovíparo é ancestral à ovoviviparidade,

DESENVOLVIMENTO EM VERTEBRADOS: ONTOGENIA, NUTRIÇÃO FETAL, PADRÕES DE CRESCIMENTO & CICLOS DE VIDA

que por sua vez é ancestral ao modo vivíparo. Nesta mesma sequência também observamos a redução da ninhada, mas aumento do tamanho dos recém-nascidos.

Em **peixes** de maneira geral a **viviparidade** é derivada (em relação a oviparidade) e deve ter evoluído pelo menos **30 x** independentemente.

Em **peixes** e **anfíbios**, observamos que os modos de deposição em água (pelágicos e demersais sem cuidado para peixes; e diretamente na água lântica para anfíbios) são basais e os demais modos especializados são derivados. Nestes casos também observa-se a redução do número de filhotes em detrimento do aumento do tamanho corpóreo do recém eclodido.

No caso dos **mamíferos**, o modo dos Prototheria é ancestral ao modo reprodutivo do marsupiais e placentários. Mas entre estes dois últimos não podemos dizer qual é ancestral e qual é derivado, apenas são duas formas divergentes de reprodução, cada uma com suas vantagens e desvantagens. Por exemplo, os marsupiais tem a vantagem de poder abortar o desenvolvimento com custo energético baixo, ao passo que os placentários incorrem em custos altos. Por outro lado, Não existem marsupiais aquáticos, visto que os filhotes se afogariam no marsúpio; situação não observada em placentários aquáticos como cetáceos e pinípedes.

Dispersão e crescimento

Logo após o nascimento/eclosão muitos juvenis já iniciam uma grande dispersão. Na verdade, a dispersão pode iniciar na desova, como no caso dos peixes marinhos com desovas pelágicas (como o **peixe-lua**, que pode colocar até 28 milhões de ovos na água que vão se dispersando com as correntes). Anfíbios (**Dendrobatidae**) depositam em corpos variados.

Girinos e **alevinos** de água corrente, podem migrar rio abaixo. Em riachos como os da mata atlântica, no advento de fortes chuvas torrenciais, os indivíduos de um riacho podem até ir parar em outro riacho adjacente. Algumas espécies de **peixes**, como a **Dourada** no rio Solimões/Amazonas, chega a desovar no Peru, e em apenas 20 dias os filhotes já estão na foz do Amazonas.

Essa dispersão é maior para as espécies **ovíparas**, intermediária para as **ovovivíparas** e mais restrita para os **vivíparos**. Além dos ovos poderem ser dispersos no ambiente, os vivíparos possuem um número muito menor de filhotes (às vezes milhões de vezes menor). Mas por outro lado os filhotes dos vivíparos normalmente são maiores e, portanto, tem maiores chances de sobrevivência. A mesma estratégia é observada também nos ovíparos. Algumas espécies, como o **kiwi** por exemplo (ave da Nova Zelândia) põe apenas 1 ovo, mas é tão grande quanto sua cavidade abdominal. Poucos ovos grandes na verdade é uma constante entre os **Palaeognathae** (como kiwi, avestruz, ema, emu e tinamídeos). Patos por sua vez, costumam colocar muitos ovos pequenos.

Recém-metamorfoseados de sapos (assim que saem da água) podem também **migrar por anos** até atingir a maturidade sexual.

Recém-eclodidos de aves podem ser **altriciais** ou **precoces**:

DESENVOLVIMENTO EM VERTEBRADOS: ONTOGENIA, NUTRIÇÃO FETAL, PADRÕES DE CRESCIMENTO & CICLOS DE VIDA

Desenvolvimento	Com penugem	Olhos abertos	Móvel	Se alimenta	Pais presentes
Superprecoce	✓	✓	✓	✓	✗
Precoce	✓	✓	✓	✓ (segue os pais e acha comida)	✓
Subprecoce	✓	✓	✓	✓ (os pais podem lhe mostrar o alimento)	✓
Semiprecoce	✓	✓	✓ (mas fica no ninho)	✗	✓
Semialtricial 1	✓	✓	✗	✗	✓
Semialtricial 2	✓	✗	✗	✗	✓
Altricial	✗	✗	✗	✗	✓

Isto implica que para muitas espécies deve haver **cuidado parental**:

Cuidado parental	Peixes	Anfíbios	Répteis	Aves	Mamíferos
Construção do ninho	X	X	X	X	X
Incubação especializada	X	X			
Horário de nascimento			X		X
Higiene	X	X		X	X
Termorregulação			X	X	
Defesa contra predadores	X	X	X	X	X
Defesa contra abióticos	X	X		X	X
Alimentar filhotes	X	X		X	X
Ensinar canto				X	X
Ensinar técnicas de caça					X

Estas formas de cuidado vão garantir maior sobrevivência dos descendentes. Em alguns casos ela é **obrigatória**, como no caso dos mamíferos e das aves super e altriciais. Em outros casos ela é **facultativa**, como no caso dos anuros...

O cuidado pode não ser só parental. Em casos de **reprodução cooperativa**: De 3 a 6 adultos cuidam do mesmo ninho, como no caso do “**scrub-jay**”; Até 4 **pica-paus** machos podem copular com a mesma fêmea na mesma temporada. Todos ovos serão postos no mesmo ninho e terão cuidado fraternal de todos os machos. Outros indivíduos também podem participar na cooperação. O mesmo é observado em mamíferos, como **elefantes** e **suricates**. No caso dos elefantes todo o bando protege as crias (assim como diversos mamíferos) e nos suricates, sistema de vigília.

Eusocial: rato-toupeira-pelado (*Heterocephalus glaber*. África).

Eussociais devem ter:

- 1) Sobreposição de gerações em um mesmo ninho
- 2) Cuidado cooperativo com a prole
- 3) Divisão de tarefas entre reprodutores e operárias

No caso do rato-toupeira-pelado, as colônias são de até 40 indivíduos em 4 castas sociais:

DESENVOLVIMENTO EM VERTEBRADOS: ONTOGENIA, NUTRIÇÃO FETAL, PADRÕES DE CRESCIMENTO & CICLOS DE VIDA

- 1) ♀ Rainha (única fêmea reprodutiva) = 1 a 4 ninhadas/ano; até 24 filhotes/ninhada
- 2) ♂ e ♀ Pequenos operários frequentes = cavar e alimentar a colônia
- 3) ♂ e ♀ Pequenos operários infrequentes = 25% do trabalho dos frequentes
- 4) ♂ e ♀ Grandes não operários = cuidam dos filhotes

Machos de todas castas produzem espermatozoides, mas somente os grandes (4) são capazes de copular com a rainha (1). Se rainha (1) morre, uma das fêmeas operárias infrequentes (3) cresce e assume o trono.

Aves: alimentação, chupim (*Molothrus bonariensis*), **fidelidade x promiscuidade**. Poligamia (menos de 10% das aves: pq tem que cuidar dos filhotes). Nos mamíferos este ganho não é tão grande (já que a fêmea possui leite e pode cuidar do filhote) e o macho pode sair para reproduzir com outra fêmea....;

Muitas espécies passam a **maior parte da vida como juvenis** (como nas lampreias: 15 anos como amocete e 1 ano como lampreia) e em alguns casos os adultos são **semélparos** (morrem após a reprodução: salmão). Assim, a fase juvenil é muito importante para as espécies, embora pouco estudada.

Jovens podem viver em berçários (como **peixes** em mangues e estuários)

Tamar – anos perdidas...

Baleias (acúmulo de gordura para ir pro frio...)

= grandes **migrações**.

Maturidade sexual e localização de sítios e parceiros reprodutivos

Caracteres sexuais secundários são diferenciações que podem ocorrer concomitantes ao nascimento ou ao longo do desenvolvimento de organismos superiores sexuados.

Mudanças morfológicas: **COR:** iguana, rã azul: *Rana arvalis*, *Scinax*, peixe beta, pintinho, aves penas das asas, mandril (colorido do rosto), **Morfologia:** calcificação de cláspes, calos e espinhos nupciais, chifres dos veados (pode evitar fêmeas se não for grande); **capacidade de ovular** (Mammalia), **Desenvolvimento cognitivo:** **vocalizar** (anuros e aves), comportamento (primatas e aves)... **metamorfose:** girinos, peixes,

Em peixes e anfíbios podemos observar **reversão sexual**... assim a maturidade é mais complexa.

Assincronia entre **desenvolvimento somático** e **reprodutivo**. **Pedomorfose**, por **pedogênese** (desenvolvimento sexual acelerado) em anuros (*Sphaenorhynchus*) ou **neotenia** (retenção de caracteres larvais no adulto) em axolotes (*Ambystoma*).

Corte

Peixes: produzir sons (estridulação, tamborilado), nadar em torno da fêmea, morder as nadadeiras (como em Dourado e tubarões); Incluindo displays de nadadeiras

DESENVOLVIMENTO EM VERTEBRADOS: ONTOGENIA, NUTRIÇÃO FETAL, PADRÕES DE CRESCIMENTO & CICLOS DE VIDA

dorsais conspícuas, como dos Sailfins (recifais) ou dos Mudskipper (estuarinos). Pode envolver também exibição de arenas e construção de ninhos, como aqueles dos ciclídeos africanos (neste caso a fêmea também vai escolher o macho pelo seu ninho construído). Lampreias também fazem ninho.

Anfíbios: ... toques do *Aplastodiscus*, cantos de reciprocidade, etc...

Repteis: acústica e borbulhas (jacarés), visual (lagartos *Anolis*; *Iguana*), química (*Ameiva* e *Amphisbaena*). Disputas entre machos de serpentes... **Cópula** (fertilização interna): estímulos táteis em serpentes; hemipênis (evaginação parede cloacal; específico); oví, ovovivíparos, vivíparos. O que veio antes, ovo c/ casca ou fertilização interna?

Aves: vocalizar, dançar, pular, construir arenas de exibição, dar presentes (comida, flores, ou pedras)

Mamíferos: expressões faciais em primatas, disputas entre machos, disputa entre fêmeas (elefante e hienas).

Fertilização

Externa

Peixes: justaposição de cloacas

Anfíbios: justaposição de cloacas

Interna

Peixes: papila genital, gonopódio (Osteichthyes), cláspes (Chondrichthyes), papila cefálica, justaposição de cloacas

Anfíbios: espermatóforo (salamandras), falo eversível (cecílias), cauda vestigial (*Ascaphus*)

Repteis: hemipênis (Squamata), falo (crocodilianos e quelônios) ou justaposição de cloacas (Tuatara não tem pênis)

Aves: justaposição de cloacas, papila genital, falo (Palaeognathae e Patos)

Mamíferos: pênis; marsupiais alguns machos podem ter um pênis bifurcado na extremidade distal = correlação com vagina bi ou trifurcada.

Reprodução assexuada

Autofecundação: uma espécie de peixe (*Kryptolebias marmoratus*) que 97% dos indivíduos realizam autofecundação; eles são hermafroditas e também realizam reprodução cruzada.

Partenogênese: parece ser mais comum do que pensamos em **Squamata**, sendo já diversos casos reportados para lagartos e serpentes; incluindo caso de fêmeas que se

DESENVOLVIMENTO EM VERTEBRADOS: ONTOGENIA, NUTRIÇÃO FETAL, PADRÕES DE CRESCIMENTO & CICLOS DE VIDA

comportam como machos e aumentam a fertilidade das fêmeas “cobertas”. = Gatilho neuroendócrino?

Técnicas para fertilização e maior sucesso reprodutivo.

Sapos – machos 80% do tamanho das fêmeas...

Sapos – macho satélite

Macho satélite, Machos oportunistas, Poliandria (testiculão) e **Poliginia, Macho deslocador, Busca ativa,**

Masturbação e estupro: Iguana-marinhas: machos menores, se masturbam, armazenam esperma em bolsa próxima ao hemipênis, invadem território de outro macho e rapidamente copulam com as fêmeas (aumentam seu sucesso reprodutivo em 41%); para chegar perto das fêmeas de outro macho, eles se locomovem como fêmeas (traveco).

Prostituição: pagam por sexo. **Pinguins** precisam de pedras para construir seus ninhos, alguns machos não pareados, acumulam rochas (pode ser um recurso limitado) e trocam por sexo com fêmeas de outros pares, que as levam para o seu ninho com seu macho. Estes **presentes nupciais** são comuns também com comida (também ocorre em Primates): como no caso do **Anu-Branco** (*Guira guira*).

báculo + os *clitoridis*, **hyena** (efeito colateral da sociedade matriarcal) e **fossas** (fêmea jovem com clitoris visível espinhoso; adultas invisível),

Canidae: pênis preso: O pênis incha, formando um calo e só desincham após ejacularem. Por causa do baculo, não conseguem tirar antes

Sexo oral (**felação**) em morcegos (*Cynopterus sphinx*). Fêmeas conseguem se curvar e estimular o pênis do macho durante a intromissão. Isto aumenta o tempo de cópula, resultando em maior **sucesso reprodutivo**.

Se por um lado as fêmeas querem, outrora podem não querer. Existe muito **estupro**. Mas também suas estratégias anti-estupro.

Hienas fêmeas devem permitir que machos introduzam o pênis em seu clitóris... Isso evita estupro. **Fêmeas de elefante**, também possuem esse grande clitóris... Elas devem retrair o clitóris para dentro do corpo, para que o macho introduza. Vulva das fêmeas entre as pernas e não próxima à cauda (como em muitas animais). Ejeção antílope **inhacoso**,

Seminal coagulation and copulatory plug primates – **Lêmure-rato**

leões – dominância x aboto (efeito Bruce) – **babuíno-gelada**. Marsupiais abandonam os filhotes para fugir de predadores = maior velocidade; Um aborto não é tão caro, pois o investimento de energia é mais paulatino e no caso dos placentários deve completar os 9 meses ou gasta-se muito mais energia...

Genética e determinação sexual

Um componente importante do estudo da biologia reprodutiva dos vertebrados é entender a determinação sexual. Na maioria dos casos ela é resultante de determinação genética, sendo o sistema XY o mais comum, seguido do sistema ZW e TSD.

$n + n = 2n$: comum

$n \times 2 = 2n$ (**partenogênese**): lagartos, serpentes

$n + \text{espermatozoide} = 2n$ (espermatozoide é necessário apenas para ativação do óvulo e não contribui com material genético): peixes e salamandras

$2n + 2n = 4n$ ou $4n + 4n = 8n$: anuros

$2n + 4n = 3n$: anuros e lagartos

Alguns **peixes** liberam os óvulos no mar e os espermatozoides são atraídos por moléculas quimiotáticas espécie-específicas. Substâncias similares são encontradas em todos grupos de **vertebrados**.

Assim, completamos o ciclo de vida dos vertebrados e tudo se inicia novamente com a nova fecundação. No entanto, os descendentes não serão iguais aos pais - exceto nas espécies com reprodução assexuada, por autofecundação (peixes) ou partenogênese (como lagartos e serpentes). *Sexo é diversificação = diversificação é evolução!*

Filopatria

Muitos retornam no local onde nasceram (tamar, salmão, sapos)