

ESTRUTURA DA PLACENTA EPITELIOCORIAL EM TUBARÕES e sua interação materno-fetal

Epitheliochorial placental structure in sharks and its materno-fetal interaction

André Luiz Veiga Conrado^{1*}; Carlos Eduardo Malavasi Bruno¹; Thierry Salmon¹;
Renata Stecca Lunes¹; Fernanda Cardoso¹; Cristiane Cagnoni Ramos¹

***Autor Correspondente:** André Luiz Veiga Conrado. Rua Visconde de Taunay, 443, apto 143. Vila Cruzeiro, São Paulo, SP, Brasil - CEP: 04726-010. E-mail: andreveigaconrado@gmail.com

Como citar: CONRADO, André Luiz Veiga *et al.* Estrutura da placenta epiteliocorial em tubarões e sua interação materno-fetal. **Revista de Educação Continuada em Medicina Veterinária e Zootecnia do CRMV-SP**, São Paulo, v.18, n. 2, 2020. [Doi 10.36440/recmvz.v18i2.38067](https://doi.org/10.36440/recmvz.v18i2.38067)

Cite as: CONRADO, André Luiz Veiga *et al.* Epitheliochorial placental structure in sharks and its materno-fetal interaction. **Journal of Continuing Education in Animal Science of CRMV-SP**, São Paulo, v.18, n.2, 2020. [Doi 10.36440/recmvz.v18i2.38067](https://doi.org/10.36440/recmvz.v18i2.38067)

Resumo

Em mamíferos, a nutrição intrauterina de embriões ocorre através da placenta. Porém, em tubarões vivíparos placentários da ordem *Carcharhiniformes* (famílias *Leptochariidae*, *Triakidae*, *Hemigaleidae* e *Carcharhinidae*), a nutrição de embriões pode ocorrer de três formas: lecitotrofia (vitelo); histotrofia (secreções uterinas) e placentotrofia. Nesta revisão, é discutida a similitude anatômica, fisiológica e, principalmente imunológica, entre as placentas de tubarões e de mamíferos, mostrando que a tolerância materno-fetal em tubarões placentários e mamíferos é dependente de proteínas como a indoleamina 2,3 – dioxigenase, interleucina-1 e proteínas específicas da gestação.

Palavras-chave: Gestação. Peixes cartilagosos. Placentotrofia. Tolerância materno-fetal. Viviparidade.

Abstract

In mammals, intrauterine nutrition of embryos occurs through the placenta. However, in placental viviparous sharks of the order *Carcharhiniformes* (families *Leptochariidae*, *Triakidae*, *Hemigaleidae* and *Carcharhinidae*), embryo nutrition can occur in three ways: lecitotrophy (yolk); histotrophy (uterine secretions) and placentotrophy. In this review, it is discussed the anatomical, physiological, and mainly immunological similarity between the placenta of sharks and mammals, showing that maternal-fetal tolerance in placental and mammalian sharks is dependent on proteins such as indoleamine 2,3-dioxygenase, interleukin- 1 and specific proteins of gestation.

Keywords: Chondrichthyes. Gestation. Materno-fetal tolerance. Placentotrophy. Viviparity.

1 Departamento de Cirurgia, Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia da Universidade de São Paulo (FMVZ-USP), São Paulo, SP, Brasil



Introdução

Os animais que possuem como estratégia reprodutiva a viviparidade desenvolvem um complexo sistema de membranas fetais (âmnion, córion, alantoide e saco vitelino) que envolvem o embrião e, posteriormente o feto, durante o desenvolvimento intrauterino. As membranas fetais fundem-se em diferentes níveis para formar a placenta, que então interage com a mucosa uterina (LEISER; KAUFMANN, 1994). A troca de substâncias entre o embrião e o meio externo ocorre por difusão dos líquidos uterinos até que a placenta se desenvolva, momento a partir do qual esta se torna essencial para o desenvolvimento do embrião (LEISER; KAUFMANN, 1994; CUNNINGHAM, 1999).

Conceitualmente, a placenta é uma justaposição entre os tecidos fetal e materno, sendo o feto dependente da placenta direta ou indiretamente durante a vida intrauterina (MOSSMAN, 1987; CETIN; ALVINO, 2009). Suas funções envolvem o suprimento de oxigênio e nutrientes, a remoção de detritos metabólicos (PRESTES; LANDIM-ALVARENGA, 2006) e produção de hormônios para a manutenção da gestação (LEISER; KAUFMANN, 1994).

Embora o número de espécies de peixes cartilagosos seja restrito em comparação a outros grupos de vertebrados, eles apresentam uma diversidade de modos reprodutivos (WOURMS, 1977), que podem ser divididos em duas categorias, principais de acordo com o tipo de nutrição fetal: lecitotrofia, onde todo o desenvolvimento do embrião é suportado exclusivamente pelo vitelo; e matrotrofia, onde pelo menos parte do desenvolvimento fetal depende de nutrientes passados pela mãe. Além disso, a estratégia reprodutiva dos peixes cartilagosos pode ser diferenciada quando o desenvolvimento embrionário é externo ao corpo da mãe (oviparidade) ou interno (viviparidade) (HAMLETT, 2005).

Os peixes cartilagosos vivíparos podem ser divididos em placentários e aplacentários, dependendo da relação entre o desenvolvimento da mãe com os descendentes. Nos vivíparos aplacentários, o embrião é nutrido basicamente por vitelo durante todo o período gestacional. Porém, nos vivíparos placentários, em parte da gestação o embrião é nutrido pelo vitelo e em um determinado período gestacional ocorre a implantação da placenta na parede do útero (HAMLETT, 2005).

Lang *et al.* (2008) destacam que os peixes são os primeiros vertebrados que apresentam desenvolvimento da placenta, porém com variações de modelos de placentação e estruturas que os diferem uns dos outros.

Apesar de a maioria dos estudos serem voltados para a placenta em mamíferos, pode-se propor que sua função é invariável em relação à nutrição do embrião via matrotrofia (POLLUX *et al.*, 2009). Hamlett e Wourms (1984) consideraram a placenta de tubarões análoga à placenta de mamíferos, porém com origens embrionárias distintas.

O objetivo desta revisão é descrever a placenta encontrada em tubarões, sua interação com o embrião e o útero, além de relatar pesquisas recentes sobre a barreira materna fetal e a imunotolerância em tubarões.

Aspectos gerais da placenta epiteliocorial em mamíferos

Leiser e Kaufmann (1994) referem que a placenta pode ser classificada anatomicamente considerando-se fatores como número de membranas fetais envolvidas, forma do órgão, número de camadas teciduais que separam o sangue da mãe e do feto, arranjo geométrico dos vasos e padrão geométrico da interdigitação das superfícies materna e fetal. A partir do número de membranas que envolvem o embrião, a placenta pode ser classificada como epiteliocorial (oito) – porcos e cavalos, endoteliocorial (seis) – cães e gatos, hemocorial (uma a três) – camundongos e humanos, hemomonocorial (quatro) – coelhos e hemotricorial (três) – chinchilas e cobaias (BJÖRKMAN, 1982; BARBEITO, 2012).

A placenta epiteliocorial é constituída por oito membranas: duas do endotélio materno, duas do

epitélio uterino, duas do citotrofoblasto e duas do endotélio fetal. Estas membranas dão uma indicação de permeabilidade entre o feto e a mãe (BJÖRKMAN, 1982).

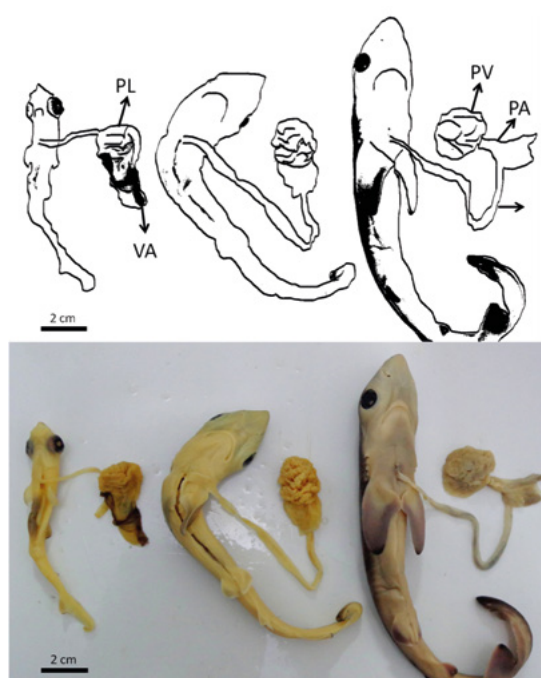
A placenta do tipo epiteliorial se desenvolve quando os epitélios coriônico e uterino estão preservados, ocorrendo por consequência uma implantação superficial da placenta no útero (GROSSER, 1909). Neste tipo de placenta as células do trofoblasto migram e se fundem com as células do epitélio uterino (KING; ATKINSON; ROBERTSON, 1979; WOODING *et al.*, 1992), estabelecendo assim interdigitações entre ambos os tecidos (BJÖRKMAN, 1982). Esta implantação é do tipo não invasiva, ou seja, não há perda de tecido materno (WOODING, 1992).

Placentotrofia em peixes cartilagosos

Embora a maioria das espécies de tubarões apresente a oviparidade como estratégia reprodutiva, uma parcela entre 10% e 30% pode utilizar a viviparidade placentária (COMPAGNO *et al.*, 2005; HAINES; FLAJNIK; WOURMS, 2006). Apenas quatro famílias de carcharhiniformes desenvolvem viviparidade placentotrófica: *Leptochariidae* - uma espécie, cação-corre-corre, *Leptocharias smithii* (MÜLLER; HENLE, 1839), *Triakidae* - 46 espécies, entre elas o tubarão-leopardo, *Triakis semifasciata* - (GIRARD, 1855), *Hemigaleidae* (oito espécies de tubarões costeiros) e *Carcharhinidae* - 59 espécies, entre elas o tubarão-azul, *Prionace glauca* (LINNAEUS, 1758) e o tubarão-tigre, *Galeocerdo cuvier* (PÉRON; LESUEUR, 1822) (MUSICK; ELLIS, 2005).

A maioria dos tubarões placentários apresenta o início do desenvolvimento do embrião sustentado pelo conteúdo do saco vitelino, que apresenta numerosos e delicados vasos que absorvem o vitelo. Note que a lecitotrofia e a placentotrofia (Figura 1) se sobrepõem nesta fase do desenvolvimento embrionário, nas quais os nutrientes são transportados pelo cordão umbilical até o feto. Quando o vitelo é quase completamente digerido pelo embrião em crescimento, a porção rugosa da placenta migra para a parede uterina, continuando assim a nutrição do embrião até o seu nascimento (HAMLETT; WOURMS; HUDSON, 1985).

Figura 1. Diagrama e imagem de embriões de tubarão azul *Prionace glauca* com suas respectivas placentas em diferentes fases de desenvolvimento: à esquerda, embrião com 7 cm de comprimento total (CT); no centro, embrião com 11 cm de CT e à direita, embrião com 25 cm de CT



Fonte: Bruno (2018).

Histotrofia e matrotrofia em tubarões

Durante toda a transição entre as fases de lecitotrofia, histotrofia e placentotrofia, é evidente a sobreposição nos modos e coincidentes mudanças na função uterina. Durante a lecitotrofia, a secreção intrauterina possui função lubrificante, mas, com o consumo do vitelo e antes que seja estabelecida a ligação placentária (Figura 2), secreções uterinas fazem parte da nutrição do embrião, processo conhecido como histotrofia (HAMLETT, 2005).

Figura 2. Ligação placentária com a parede uterina e cordão umbilical em tubarão-azul *Prionace glauca*



† Fonte: Bruno (2018).

A histotrofia, porém, ocorre de forma variada nas espécies de tubarões e sua relevância é variável. Mesmo apresentando o trato digestório funcional, os tubarões *Scoliodon laticaudus* (MÜLLER E HENLE, 1838) e *Mustelus canis* (MITCHILL, 1815) ainda realizavam a histotrofia após 12 semanas de gestação (SETNA; SARDANGDHAR, 1948; GRAHAM, 1967). Entretanto, a placentotrofia foi observada em estágios iniciais do desenvolvimento embrionário de *Scoliodon laticaudus* (WOURMS; DEMSKI, 1993) e *Iago omanensis* (NORMAN, 1939) (FISHELSON; BARANES, 1998).

A placenta dos tubarões é análoga à placenta dos mamíferos, mas não homóloga. Contudo, a placentotrofia em tubarões deve ser vista como uma forma altamente modificada de histotrofia (CONRATH; MUSICK; 2012).

Morfologia da placenta dos tubarões

Diversos autores tentaram classificar morfologicamente os tipos de placenta, porém ainda não existe um consenso sobre o tema.

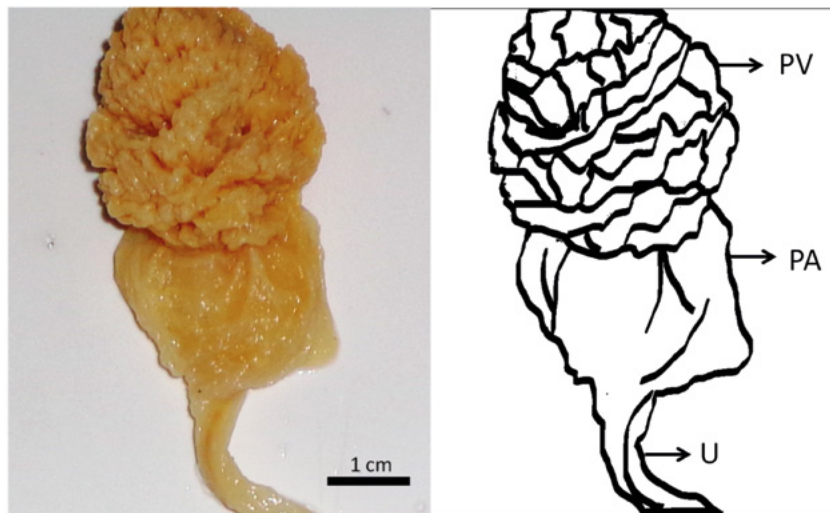
Mahadevan (1940) e Setna e Sarangdhar (1948) constataram três características morfológicas diferentes de placentas: colunar, a qual apresenta absorção da secreção histotrófica ou trofonemática; discoide, em que a porção placentária se apresenta em forma oval e lobular possuindo tecido ricamente vascularizado e um tipo em que o saco vitelino é ondulado e se encontra em uma invaginação da parede uterina.

Entretanto, o tubarão *Leptocharias smithii* (Leptochariidae) teve sua placenta considerada globular, pois a porção fetal da mesma é um "globo" liso que ocupa uma área circular do útero (COMPAGNO, 1988).

Hamlett (2005) afirma que a maioria das espécies placentárias de tubarões *Carcharhinidae* - *Prionace glauca*, *Carcharhinus plumbeus* (NARDO, 1827), *Carcharhinus acronotus* (POEY, 1860)

e *Rhizoprionodon terraenovae* (RICHARDSON, 1836) apresenta uma diferença notável da separação entre as duas porções da placenta, proximal lisa avascular produtora de esteroides, e distal lobada hipervascularizada responsável pelo transporte de nutrientes (Figura 3).

Figura 3. Diagrama e imagem das regiões da placenta de embriões de tubarão azul *Prionace glauca*: placenta proximal lisa avascular (PA) e placenta distal hipervascularizada (PV). No cordão umbilical (U) observa-se um de seus componentes vasculares



Fonte: Bruno (2018).

Em tubarões Triakidae, como o *Mustelus canis* e o *Iago omanensis*, ambas as porções apresentam as mesmas características: tanto as células do endométrio quanto as protrusões placentárias do saco vitelino desenvolvem extensões de suas membranas, criando interdigitações que aperfeiçoam o contato íntimo entre o feto e o organismo materno (TEWINKEL, 1963; FISHELSON; BARANES, 1998).

Na maioria das espécies de tubarão o cordão umbilical é pouco evidente, contudo, nos tubarões *Rhizoprionodon terraenovae*, *Sphyrna lewini* (GRIFFITH; SMITH, 1834), *S. tiburo* (LINNAEUS, 1758) e *Scoliodon laticaudus*, o cordão umbilical possui apêndices vascularizados denominados *appendiculae* que mantêm contato íntimo com a parede uterina para uma possível absorção de substâncias do fluido paraembrionário (HAMLETT; WOURMS; HUDSON, 1985; HAMLETT, 1993; WOURMS, 1993).

Evolução da placenta epiteliochorial em tubarões

O surgimento da gestação interna com o desenvolvimento de barreiras de proteção e nutrição dos fetos intrigou os cientistas que iniciaram os estudos sobre as diferentes formas de placenta encontrada nos animais.

Entre os mamíferos, avaliações filogenéticas demonstraram que a placenta do tipo epiteliochorial não é apenas uma forma derivada de uma placenta mais invasiva, mas que surgiu independentemente em três linhagens distintas (WILDMAN *et al.*, 2006). Dessa forma, pode-se considerar que a placenta epiteliochorial seja a mais adaptada para espécies de mamíferos impossibilitadas de cuidados mais intensos com sua prole e que, muitas vezes, são presas de outras espécies.

Para os tubarões, as evidências indicam que a oviparidade é ancestral, além de que a viviparidade e a placentação sejam processos graduais (HAMLETT, 1989). Nas fases de transição da viviparidade, a matrotrofia pode representar uma condição ancestral da qual a placentotrofia surgiu em diversas

ocasiões. Alternativamente, formas mais simples de placentação podem ter levado ao desenvolvimento da matrotrofia em diversas linhagens (BLACKBURN, 2015).

Levando-se em consideração que a variação atravessa as fronteiras taxonômicas, os arranjos do saco vitelino que se qualificam como “placenta” podem ter aparecido e/ou sido perdidos em múltiplas ocasiões (BLACKBURN, 2015). Entre os tubarões, é estimado que a placenta evoluiu independentemente entre 10 e 20 vezes. A evolução repetitiva e independente das placentas em vários taxa de tubarões gerou uma diversidade considerável tanto estrutural quanto funcional (WOURMS; LOMBARDI, 1992).

Tanto em mamíferos quanto para tubarões placentários, o útero gravídico requer muitas modificações fisiológicas, tais como o preparo do endométrio para a formação de locais de ancoragem da placenta e estabelecimento de mecanismos endócrinos placentários para a manutenção do corpo lúteo (HAMLETT, 1989). A evolução da placenta para o tipo epiteliocorial também esbarra nas relações materno-fetais, como as necessidades nutricionais do feto e ajustes na distribuição e concentração de nutrientes na corrente sanguínea da mãe, evitando a rejeição imunológica do feto (ROBERTS; GREEN; SCHULZ, 2016).

As vantagens de uma placenta não invasiva para uma placenta primitiva hemocorial e endoteliocorial incluem a exposição reduzida às ameaças em potencial do sistema imunológico materno, menor dano ao útero associado ao parto e eliminação da placenta, e minimização da transmissão de células fetais para a circulação materna e vice-versa. Finalmente, a placentação superficial limita a transmissão de doenças entre o feto e a mãe (ROBERTS; GREEN; SCHULZ, 2016).

Imunologia da barreira materno-fetal

Procurando esclarecer a evolução do sistema imunológico relacionado à barreira materno-fetal e encontrar elementos comuns entre mamíferos e tubarões placentários, Haines, Flaknik e Wourms (2006) estudaram aspectos da placenta e saco vitelino em *Rhizoprionodon terraenovae*, investigando a presença de células do sistema imunológico e de imunoglobulinas.

Os resultados obtidos revelaram a existência de agregados linfoides no local de implantação em todas as fases da gestação, sugerindo que tais agregados possam desempenhar um papel importante na manutenção da gestação. Além disso, foram observadas células binucleadas semelhantes às células NK de mamíferos sob a margem apical do epitélio materno e na lâmina própria uterina a partir da pré-implantação e, em maior número, na metade da gestação (HAINES; FLAJNIK; WOURMS, 2006).

Foi detectada também a presença de grandes células arredondadas, principalmente no espaço entre o invólucro e o ovo embrionário, em camadas de tecido em fases posteriores de gestação. Haines, Flajnik e Wourms (2006) sugeriram que estas células poderiam ter atividade fagocítica.

Os tubarões não têm genes homólogos para IgG, em vez disso, produzem uma das três classes das seguintes imunoglobulinas: imunoglobulina M (IgM), imunoglobulina com novo receptor de antígeno (IgNAR), e imunoglobulina W (IgW) (DOOLEY; FLAJNIK, 2006). A IgM monomérica 7S foi detectada na vascularização e tecido conjuntivo da porção materna da placenta, mas ausente na porção embrionária (HAINES; FLAJNIK; WOURMS, 2006).

Tolerância materno-fetal em tubarões

A partir do momento em que se inicia o vínculo maior entre os tecidos maternos e fetais, o conceito está sujeito à rejeição via resposta imunológica. Sendo assim, a mesma deve ser inibida para que a gestação ocorra com sucesso.

Muitos processos são responsáveis por garantir a tolerância materno-fetal durante a gestação. Cateni *et al.* (2003) detectaram a presença das interleucinas 1 α e 1 β e seus receptores tanto em

leucócitos placentários quanto uterinos e em células epiteliais paraplacentárias em *Mustelus canis*. Estes achados indicam que a imunotolerância que existe na placenta de mamíferos é análoga em tubarões. Deve-se ressaltar que a interleucina-1 é um dos agentes responsáveis pela imunotolerância na interação materno-fetal em mamíferos (SIMÓN *et al.*, 1998).

Nos últimos anos, a detecção de diversas proteínas relacionadas à placentação de mamíferos foi reportada nas células epiteliais colunares (CARTER *et al.*, 2007); no epitélio coriônico (ACKERMAN *et al.*, 2012) e em células endoteliais do saco vitelino de placentas de tubarões martelo *Sphyrna lewini* e *S. zygaena* (LINNAEUS, 1758) (SOMA *et al.*, 2013). Entre estas proteínas se destaca a proteína específica da gestação PSG1 (Pregnancy-Specific Glycoprotein, PSG1). As PSGs são encontradas no sinciotrofoblasto de placenta de roedores (com 11 genes) e primatas (com 17 genes) e descritas como possíveis proteínas imunomodulatórias e angiogênicas durante a invasão do útero pelo trofoblasto (RAWN; CROSS, 2008; Ha *et al.*, 2010; MOORE, 2012). As primeiras interações entre as células do sistema imunológico e as PSGs foram relatadas por Rutherford, Chou e Mansfield (1995), porém, apenas recentemente a ação imunomodulatória das PSGs na gestação pôde ser parcialmente compreendida: a interação da PSG18 com macrófagos em cultivo celular acarretou na síntese de IL-10 (WESSELLS *et al.*, 2000) e com PSG1 e PSG6 também houve a secreção dos fatores IL-10, IL-6 e TGF- β 1 (SNYDER *et al.*, 2001). Estes fatores estão relacionados às ações anti-inflamatórias e anticoagulativas por meio da inibição de respostas de linfócitos T-helper do tipo 1 e estímulo das respostas do tipo T-helper 2 – anti-inflamatórias e angiogênicas no ambiente uterino (CLARK; ARCK; CHAOUAT, 1999). A função exata das PSGs ainda é desconhecida na placenta de mamíferos, porém é provável que apresentem funções semelhantes na placenta de tubarões (CARTER *et al.*, 2007; RAWN; CROSS, 2008).

Resultados recentes indicam a presença da enzima indoleamina 2,3-dioxigenase na placenta de tubarões com possível função de tolerância pelo sistema imunológico (SALMON *et al.*, 2020). Esta enzima é responsável pelo catabolismo do aminoácido triptofano e está relacionada à proliferação de células T (possivelmente T helper do tipo 2), limitando a resposta imunológica. Em mamíferos, esta enzima se apresenta em grande quantidade na região de interface entre o feto e a mãe (THOMAS; STOCKER, 1999).

Considerações finais

Durante a evolução das espécies a presença da placentação, tanto em mamíferos quanto em tubarões, não é linear. Isso demonstra que suposições simplistas sobre qual tipo de placenta é a mais evoluída “caem por terra” uma vez que estudos paleontológicos e genéticos apontam que a placentação epiteliorial também ocorreu em espécies mais antigas e extintas.

As pesquisas que estão sendo realizadas sobre a placenta de tubarões têm revelado que a sua composição de células imunológicas é semelhante à encontrada em placentas de mamíferos, além da presença de proteína e enzimas que atuam na tolerância materno-fetal. Isso indica uma convergência evolutiva entre tubarões e mamíferos. &

Referências

- ACKERMAN, W. E. *et al.* IFPA Meeting 2011 workshop report III: Placental immunology; epigenetic and microRNA-dependent gene regulation; comparative placentation; trophoblast differentiation; stem cells. **Placenta**, v. 33, p. S15-S22, 2012. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.placenta.2011.11.022>. Acesso em: 24 ago. 2020.
- BARBEITO, C. G. Historia de las placentas y su relación con la morfología. **Ciencias Morfológicas**, v. 10, p. 1-15, 2012.
- BJÖRKMAN, N. Placentação. In: DELLMAN, H. D.; BROUN, E. M. **Histologia veterinária**. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, p. 279-294, 1982.
- BLACKBURN, D. G. Evolution of vertebrate viviparity and specializations for fetal nutrition: a quantitative and qualitative analysis. **Journal of Morphology**, v. 276, n. 8, p. 961-990, 2015. Disponível em: <https://doi.org/10.1002/jmor.20272>. Acesso em: 24 ago.2020.
- CARTER, A. M. *et al.* Comparative aspects of placental evolution: a workshop report. **Placenta**, v. 21, Suppl. 1, p. S129-S132, 2007. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.placenta.2007.01.014>. Acesso em: 24 ago.2020.
- CATENI, C. *et al.* The interleukin 1 (IL-1) system in the uteroplacental complex of a cartilaginous fish, the smoothhound shark, *Mustelus canis*. **Reproductive Biology and Endocrinology**, v. 1, n. 1, p. 25-33, 2003. Disponível em: <https://doi.org/10.1186/1477-7827-1-25>. Acesso em: 24 ago.2020.
- CETIN, I.; ALVINO, G. Intrauterine growth restriction: implications for placental metabolism and transport, a review. **Placenta**, v. 30, p. 77-82, 2009. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.placenta.2008.12.006>. Acesso em: 24 ago.2020.
- CLARK, D. A.; ARCK, P. C.; CHAOUAT, G. Why did your mother reject you? Immunogenetic determinants of the response to environmental selective pressure expressed at the uterine level. **American Journal of Reproductive Immunology**, v. 41, n. 1, p. 5-22, 1999. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/j.1600-0897.1999.tb00071.x>. Acesso em: 24 ago.2020.
- COMPAGNO, L. J. V. **Sharks of the order Carcharhiniformes**. Princeton: Princeton University Press, 1988.
- COMPAGNO, L. J. V. *et al.* Checklist of Philippine chondrichthyes. CSIRO Marine Laboratories Report, v. 243, p. 1-103, 2005.
- CONRATH, L. C.; MUSICK, J. A. Reproductive biology of elasmobranchs. In: CARRIER, J. C.; MUSICK, J. A.; HEITHAUS, M. R. **Biology of sharks and their relatives**. New York: CRC Press, P. 291-311, 2012. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/jfb.14118>. Acesso em: 24 ago.2020.
- Cunningham, J. G. **Tratado de fisiologia veterinária**. 2. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 1999.
- DOOLEY, H.; FLAJNIK, M. F. Antibody repertoire development in cartilaginous fish. **Developmental & Comparative Immunology**, v. 30, n. 1-2, p. 43-56, 2006. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.dci.2005.06.022>. Acesso em: 24 ago.2020.
- FISHELSON, L.; BARANES, A. Distribution, morphology, and cytology of ampullae of Lorenzini in the Oman shark, *Iago omanensis* (Triakidae), from the Gulf of Aqaba, Red Sea. **The Anatomical Record**: an official publication of the American Association of Anatomists, v. 251, n. 4, p. 417-430, 1998. Disponível em: [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1097-0185\(199808\)251:4<417::AID-AR1>3.0.CO;2-P](https://doi.org/10.1002/(SICI)1097-0185(199808)251:4<417::AID-AR1>3.0.CO;2-P). Acesso em: 24 ago.2020.

- GRAHAM, C. R. **Nutrient transfer from mother to fetus and placental formation in *Mustelus canis***. 1967. 55 p. Tese (Doutorado) - University of Delaware, Newark, 1967.
- GROSSER, O. **Vergleichende anatomie und entwicklungsgeschichte der eihäute under placenta**: mit besonderer berücksichtigung des menschen. 1. ed. Miami: HardPress, 1909.
- HA, C. T. *et al.* Human pregnancy specific beta-1-glycoprotein 1 (PSG1) has a potential role in placental vascular morphogenesis. **Biology of Reproduction**, v. 83, n. 1, p. 27-35, 2010. Disponível em: <https://doi.org/10.1095/biolreprod.109.082412>. Acesso em: 24 ago.2020.
- HAINES, A. N.; FLAJNIK, M. F.; WOURMS, J. P. Histology and immunology of the placenta in the Atlantic sharpnose shark, *Rhizoprionodon terraenovae*. **Placenta**, v. 27, n. 11-12, p. 1114-1123, 2006. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.placenta.2005.11.013>. Acesso em: 24 ago.2020.
- HAMLETT, W. C.; WOURMS, J. P. Ultrastructure of the pre-implantation shark yolk sac placenta. **Tissue and Cell**, v. 16, n. 4, p. 613-625, 1984. Disponível em: [https://doi.org/10.1016/0040-8166\(84\)90035-1](https://doi.org/10.1016/0040-8166(84)90035-1). Acesso em: 24 ago.2020.
- HAMLETT, W. C.; WOURMS, J. P.; HUDSON, J. S. Ultrastructure of the full-term shark yolk sac placenta: I. Morphology and cellular transport at the fetal attachment site. **Journal of Ultrastructure Research**, v. 91, n. 3, p. 192-206, 1985. Disponível em: [https://doi.org/10.1016/s0022-5320\(85\)80015-0](https://doi.org/10.1016/s0022-5320(85)80015-0). Acesso em: 24 ago.2020.
- HAMLETT, W. C. Evolution and morphogenesis of the placenta in sharks. **Journal of Experimental Zoology**, v. 252, n. S2, p. 35-52, 1989. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.placenta.2005.11.013>. Acesso em: 24 ago.2020.
- HAMLETT, W. C. Ontogeny of the umbilical cord and placenta in the Atlantic sharpnose shark, *Rhizoprionodon terraenovae*. **Environmental Biology of Fishes**, v. 38, n. 1-3, p. 253-267, 1993.
- HAMLETT, W. C. **Reproductive biology and phylogeny of chondrichthyes**: sharks, batoids and chimaeras. 1. ed. Enfield: Science Publishers, (Reproductive Biology and Phylogeny series, v. 3), 2005.
- KING, G. J.; ATKINSON, B. A.; ROBERTSON, H. A. Development of the bovine placentome during the second month of gestation. **Reproduction**, v. 55, n. 1, p. 173-180, 1979. Disponível em: <https://doi.org/10.1530/jrf.0.0550173>. Acesso em: 24 ago.2020.
- LANG, A. W. *et al.* Bristled shark skin: a microgeometry for boundary layer control? **Bioinspiration & Biomimetics**, v. 3, n. 4, p. 046005, 2008. Disponível em: <https://doi.org/10.1088/1748-3182/3/4/046005>. Acesso em: 24 ago.2020.
- LEISER, R.; KAUFMANN, P. Placental structure: in a comparative aspect. **Experimental and Clinical Endocrinology & Diabetes**, v. 102, n. 3, p. 122-134, 1994.
- MAHADEVAN, G. Preliminary observations on the structure of the uterus and the placenta of a few Indian elasmobranchs. **Proceedings of the Indian Academy of Sciences-Section B**, v. 11, n. 1, p. 1-44, 1940. Disponível em: http://www.archive.org/stream/proceedingsofthe020221mbp/proceedingsofthe020221mbp_djvu.txt. Acesso em: 03 maio 2020.
- MOORE, T. Parent-offspring conflict and the control of placental function. **Placenta**, v. 33, p. S33-S36, 2012. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.placenta.2011.11.016>. Acesso em: 24 ago.2020.
- MOSSMAN, H. W. **Vertebrate fetal membranes**. 1. ed. New Brunswick: Rutgers University Press. 1987.

- MUSICK, J. A.; ELLIS, J. K. Reproductive evolution of chondrichthyans. In: HAMLETT, W. C.; JAMIESON, B. G. M. (ED.). **Reproductive biology and phylogeny**. EnWeld: Science Publishers, V. 3, P. 45-79, 2005.
- POLLUX, B. J. A. *et al.* Evolution of placentas in the fish family Poeciliidae: an empirical study of macroevolution. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, V. 40, P. 271-289, 2009.
- PRESTES, N. C.; Landim-Alvarenga, F. C. **Obstetrícia veterinária**. 1. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2006.
- RAWN, S. M.; CROSS, J. C. The evolution, regulation, and function of placenta-specific genes. **Annual Review of Cell and Developmental Biology**, v. 24, p. 159-181, 2008. Disponível em: <https://doi.org/10.1146/annurev.cellbio.24.110707.175418>. Acesso em: 24 ago.2020.
- ROBERTS, R. M.; Green, J. A.; Schulz, L. C. The evolution of the placenta. **Reproduction**, v. 152, n. 5, p. R179-R189, 2016. Disponível em: <https://doi.org/10.1530/REP-16-0325>. Acesso em: 24 ago.2020.
- RUTHERFURD, K. J.; CHOU, J. Y.; MANSFIELD, B. C. A motif in PSG11s mediates binding to a receptor on the surface of the promonocyte cell line THP-1. **Molecular Endocrinology**, v. 9, n. 10, p. 1297-1305, 1995. Disponível em: <https://doi.org/10.1210/mend.9.10.8544838>. Acesso em: 24 ago.2020.
- SALMON, T. *et al.* Presence of the protein indoleamine 2, 3-dioxygenase (IDO) in the maternal-fetal interface of the yolk sac placenta of blue shark, *Prionace glauca*. **Fish & Shellfish Immunology**, v. 100, p. 256-260, 2020.
- SETNA, S. B.; SARANGDHAR, P. N. Description, bionomics and development of *Scoliodon sorrakowah* (Cuvier). **Records of the Indian Museum**, v. 46, n. 1, p. 25-53, 1948. Disponível em: <http://faunaofindia.nic.in/php/records/toc.php?vol=046&part=01-04>. Acesso em: 03 maio 2020.
- SIMÓN, C. *et al.* Cytokines and embryo implantation. **Journal of Reproductive Immunology**, v. 39, n. 1-2, p. 117-131, 1998.
- SNYDER, S. K. *et al.* Pregnancy-specific glycoproteins function as immunomodulators by inducing secretion of IL-10, IL-6 and TGF- β 1 by human monocytes. **American Journal of Reproductive Immunology**, v. 45, n. 4, p. 205-216, 2001. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/j.8755-8920.2001.450403.x>. Acesso em: 24 ago. 2020.
- SOMA, H. *et al.* Exploration of placentation from human beings to ocean-living species. **Placenta**, v. 34, p. S17-S23, 2013. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.placenta.2012.11.021>. Acesso em: 24 ago. 2020.
- TEWINKEL, L. E. Notes on the smooth dogfish, *Mustelus canis*, during the first three months of gestation. II. Structural modifications of yolk-sacs and yolk-stalks correlated with increasing absorptive function. **Journal of Experimental Zoology**, v. 152, n. 2, p. 123-137, 1963. Disponível em: <https://doi.org/10.1002/jez.1401520203>. Acesso em: 24 ago. 2020.
- THOMAS, S. R.; STOCKER, R. Redox reactions related to indoleamine 2,3-dioxygenase and tryptophan metabolism along the kynurenine pathway. **Redox Report**, v. 4, n. 5, p. 199-220, 1999.
- WESSELLS, J. *et al.* Pregnancy specific glycoprotein 18 induces IL-10 expression in murine macrophages. **European Journal of Immunology**, v. 30, n. 7, p. 1830-1840, 2000. Disponível em: [https://doi.org/10.1002/1521-4141\(200007\)30:7<1830::AID-IMMU1830>3.0.CO;2-M](https://doi.org/10.1002/1521-4141(200007)30:7<1830::AID-IMMU1830>3.0.CO;2-M). Acesso em 24 ago. 2020.
- WILDMAN, D. E. *et al.* Evolution of the mammalian placenta revealed by phylogenetic analysis. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 103, n. 9, p. 3203-3208, 2006. Disponível em: <https://doi.org/10.1073/pnas.0511344103>. Acesso em 24 ago. 2020.

WOODING, F. B. P. The synepitheliochorial placenta of ruminants: binucleate cell fusions and hormone production. **Placenta**, v. 13, n. 2, p. 101-113, 1992.

WOODING, F. B. P. *et al.* Light and electron microscopic studies of cellular localization of oPL with monoclonal and polyclonal antibodies. **Journal of Histochemistry & Cytochemistry**, v. 40, n. 7, p. 1001-1009, 1992. Disponível em: <https://doi.org/10.1177/40.7.1607634>. Acesso em 24 ago. 2020.

WOURMS, J. P. Reproduction and development in chondrichthyan fishes. **American Zoologist**, v. 17, n. 2, p. 379-410, 1977.

WOURMS, J. P. Maximization of evolutionary trends for placental viviparity in the spadenose shark, *Scoliodon laticaudus*. **Environmental Biology of Fishes**, v. 38, n. 1-3, p. 269-294, 1993.

WOURMS, J. P.; DEMSKI, L. S. The reproduction and development of sharks, skates, rays and ratfishes: introduction, history, overview, and future prospects. In: DEMSKI, L. S.; WOURMS J.P. (ED.). **The reproduction and development of sharks, skates, rays and ratfishes**. 1. ed. Dordrecht: Springer, p. 7-21, 1993.

WOURMS, J. P.; LOMBARDI, J. Reflections on the evolution of piscine viviparity. **American Zoologist**, v. 32, n. 2, p. 276-293, 1992.

Recebido: 13 de junho de 2019. Aceito: 03 de junho de 2020.