

UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA

LORENA TANNUS MENEZES DOS REIS

ESTUDO MORFOLÓGICO DO ENCÉFALO DE RÉPTEIS (CHORDATA: REPTILIA)

UBERLÂNDIA

2017

LORENA TANNUS MENEZES DOS REIS

**ESTUDO MORFOLÓGICO DO ENCÉFALO DE RÉPTEIS
(CHORDATA: REPTILIA)**

Tese apresentada ao Programa de Doutorado em Ciências Veterinárias, da Universidade Federal de Uberlândia, como exigência para obtenção do título de Doutor em Ciências Veterinárias.

Área de concentração: Saúde Animal

**Orientador: Prof. Dr. André Luiz Quagliatto
Santos**

UBERLÂNDIA

2017

M541e Reis, Lorena Tannus Menezes dos. 1987.
2017 Estudo do Encéfalo de Répteis (Chordata:Reptilia) / Lorena Tannus
Menezes dos Reis-- Uberlândia: UFU, 2017.

96p. : il. ; 30 cm.

Orientador: Prof. Dr. André Luiz Quagliatto Santos

<http://dx.doi.org/10.14393/ufu.te.2017.28>

Tese de Doutorado – Universidade Federal de Uberlândia, Programa de
Pós-graduação em Ciências Veterinárias - Doutorado da Universidade Federal de
Uberlândia, 2017.

Inclui Bibliografia.

1. Anatomia. 2. Cérebro. 3. Morfologia. 4. Pálido. 5. Nissl.
6. *Podocnemis expansa*. I. Santos, André Luiz Quagliatto. II. Universidade Federal de
Uberlândia, Programa de Pós-graduação em Ciências Veterinárias. III. Título.



SERVIÇO PÚBLICO FEDERAL
MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA
FACULDADE DE MEDICINA VETERINÁRIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS VETERINÁRIAS



Ata da defesa de **TESE DE DOUTORADO** junto ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Veterinárias da Faculdade de Medicina Veterinária da Universidade Federal de Uberlândia.

Defesa de: **TESE DE DOUTORADO Nº PPGCV/020/2017**

Data: 17/10/2017

Discente: **Lorena Tannús Menezes dos Reis** – Matrícula – 11313VET016

Título da Tese: **ESTUDO MORFOLÓGICO DO ENCÉFALO DE RÉPTEIS (CHORDATA: REPTILIA)**

Área de concentração: SAÚDE ANIMAL

Linha de pesquisa: MORFOLOGIA

Projeto de Pesquisa de vinculação: COMPONENTES ANATÔMICOS DOS SISTEMAS ORGÂNICOS DE ANIMAIS DOMÉSTICOS E SILVESTRES

Aos 17 dias do mês de Outubro do ano de 2017 às 14h00 horas na sala 2D54 - Bloco 2D – Campus Umuarama da Universidade Federal de Uberlândia, reuniu-se a Comissão Julgadora, designada pelo Colegiado do Programa de Pós-Graduação em Ciências Veterinárias, composta pelos Professores/Doutores: **Karina do Valle Marques** – UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA; **Alessandra Aparecida Medeiros-Ronchi** – UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA; **Gilmar da Cunha Sousa** – UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA; **Eduardo Maurício Mendes de Lima** – UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA e **André Luiz Quagliatto Santos** orientador(a) do(a) candidato(a).

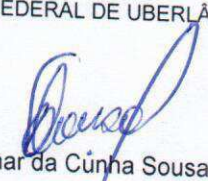
Iniciando os trabalhos o(a) presidente da comissão Dr./Dra. André Luiz Quagliatto Santos concedeu a palavra ao(a) candidato(a) para a exposição do seu trabalho, contando com o tempo máximo de 50 minutos. A seguir o(a) senhor(a) presidente concedeu a palavra, pela ordem sucessivamente, aos examinadores, que passaram a arguir o(a) candidato(a), durante o prazo máximo de (30) minutos, assegurando-se a mesma igual prazo para resposta. Ultimada a arguição, que se desenvolveu dentro dos termos regimentais, a Comissão Julgadora, em sessão secreta, considerou o(a) candidato(a) **Aprovada**.

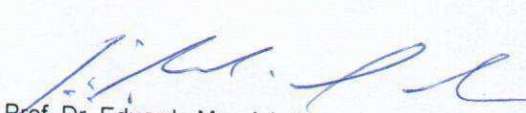
Esta defesa de Tese de Doutorado é parte dos requisitos necessários à obtenção do título de doutor. O competente diploma será expedido após cumprimento dos demais requisitos, conforme Regulamento do Programa, Legislação e a Regulamentação Interna da UFU.


Os trabalhos foram encerrados às 17 horas e 40 minutos, e para constar, lavrou-se a presente ata que será assinada pelos membros da Comissão Examinadora. Uberlândia, 17 de Outubro de 2017.


Profa. Dra. Karina do Valle Marques
UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA


Profa. Dra. Alessandra Aparecida Medeiros-Ronchi
UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA


Prof. Dr. Gilmar da Cunha Sousa
UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA


Prof. Dr. Eduardo Maurício Mendes de Lima
UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA


Prof. Dr. André Luiz Quagliatto Santos
ORIENTADOR

“Os que conhecem o Teu nome
confiam em Ti, pois Tu, Senhor,
jamais abandonas os que Te
buscam” Salmos 9.10

AGRADECIMENTOS

Em primeiro lugar, a Deus, minha razão de viver. A Ele Toda Honra, Toda Glória, Todo louvor.

Ao meu marido (Gleidson), meus pais (Geter e Vanessa), meu irmão (Lucas) e minha avó (Elsie), pelas orações, pelo amor, pela paciência e pelo incentivo sempre.

À Universidade Federal de Uberlândia, ao Programa de Pós-graduação de Ciências Veterinárias e a CAPES pela oportunidade e aprendizado.

Ao meu orientador Prof. Dr. André e ao Laboratório de Ensino e Pesquisa em Animais Silvestres (LAPAS/UFU) pela parceria e ensinamentos.

À Profa. Dra. Lucélia e à Profa. Dra. Sabrina pela amizade, pela confiança, pela disposição e pela ajuda.

Ao Lázaro, pelos seus ensinamentos, paciência e amizade.

E a todos que contribuíram direta ou indiretamente com este trabalho, meus sinceros agradecimentos.

RESUMO

ESTUDO MORFOLÓGICO DO ENCÉFALO DE RÉPTEIS (CHORDATA: REPTILIA)

O período de transição do meio aquático para o terrestre, envolveu o desenvolvimento de um maior grau de atividade, e as regiões do encéfalo dos répteis, mais afetadas com estas mudanças, foram o telencéfalo, o tálamo, o teto mesencefálico e o cerebelo. O propósito foi identificar e mapear morfológicamente, interna e externamente, as regiões do encéfalo em diferentes espécies de répteis e de embriões de *Podocnemis expansa*. Foram utilizadas espécies juvenis de répteis (*Podocnemis expansa*, *Podocnemis unifilis*, *Phrynos geoffroanus*, *Melanosuchus niger*, *Bothrops jararaca* e *Salvator merianae*) e ovos de *P. expansa* incubados artificialmente até o estágio 25, posteriormente, executou a eutanásia e a retirada do encéfalo. Para análise macroscópica, os encéfalos foram fixados em formaldeído, e para a microscópica dos embriões, foram feitos criocortes semiseriados e corados com eosina e contracorados com Nissl. O encéfalo desses animais apresentou-se liso, composto por bulbos olfatórios, hemisférios cerebrais, diencéfalo, mesencéfalo, cerebelo, ponte e bulbo. O pálio telencefálico é formado pelo pálio lateral, dorsal, medial e região da amígdala. O pálio lateral é formado pelo córtex lateral localizado dorsolateral a crista ventricular dorsal. A amígdala é formada por grupos associados ao sistema olfatório. O pálio dorsal é formado pelo córtex dorsal, pela parte lateral do córtex dorsal e pela crista ventricular dorsal, localizada profundamente nos ventrículos laterais. O pálio medial é organizado pelo córtex medial, o córtex dorsomedial e dois núcleos amigdalóides. O subpálio é constituído pelo complexo estriado, pela parte estriada da amígdala e pelo septo. O diencéfalo é formado por epitálamo, hipotálamo, tálamo dorsal e ventral. O mesencéfalo apresenta o teto óptico, o torus semicircular, o tegmento e o istmo. Não existe separação entre o tegmento mesencefálico e a ponte, ambos formam o tegmento, e seus núcleos estão localizados na região do assoalho do mesencéfalo, ventral ao bulbo. O cerebelo é formado pelo córtex cerebelar e por uma camada de matriz branca. O bulbo apresenta as emergências dos nervos cranianos V a XII. Concluiu-se que em *B. jararaca* existe a presença de quarto ventrículo e plexo corióide internos ao encéfalo, cerebelo rudimentar, e ausência do nervo acessório (XI), e os embriões apresentam de uma proeminente crista ventricular dorsal, e núcleos do tegmento na região ventral do bulbo.

Palavras-chave: anatomia, cérebro, mapeamento, pálio, Nissl, *Podocnemis expansa*.

ABSTRACT

MORPHOLOGICAL STUDY OF THE REPTILE BRAIN (CHORDATA: REPTILIA)

The transition period from the aquatic to the terrestrial environment involved the development of a greater degree of activity, and the regions of the brain of the reptiles, most affected by these changes, were the telencephalon, thalamus, optic tectum, and cerebellum. The purpose was to identify and map morphologically, internally and externally, the regions of the encephalon in different species of reptiles (*Podocnemis expansa*, *Podocnemis unifilis*, *Phrynosops geoffroanus*, *Melanosuchus niger*, *Bothrops jararaca* e *Salvator merianae*) and of embryos of *Podocnemis expansa*. Young reptilian species, and artificially incubated *P. expansa* eggs were used until stage 25, and later performed euthanasia and brain withdrawal. For macroscopic analysis, the brains were fixed in formaldehyde, and for the microscopic of the embryos, cryophores were made semiseriate and stained with eosin and contracted with Nissl. The brain of these animals presented smooth, composed by olfactory bulbs, cerebral hemispheres, diencephalon, mesencephalon, cerebellum, pontine tegmentum and medulla. The telencephalic pallium is formed by the lateral, dorsal, medial pallium and region of the amygdala. The lateral pallium is formed by the lateral cortex, located dorsolateral to the dorsal ventricular ridge. The amygdala is formed by groups associated with the olfactory system. The dorsal pallium is formed by the dorsal cortex, the lateral part of the dorsal cortex and the dorsal ventricular ridge, located deep in the lateral ventricle. The medial pallium is organized by the medial cortex, the dorsomedial cortex and two amygdalar nuclei. The subpallium consists of the striated complex, the striated part of the amygdala and the septum. The diencephalon is formed by epithelium, hypothalamus, dorsal and ventral thalamus. The midbrain presents the optic tectum, the semicircular torus, and the isthmus. There is no separation between the mesencephalic tegment and the pontine tegmentum, both forming the tegmentum, and its nuclei are located in the region of the floor of the midbrain, ventral to the medulla. The cerebellum is formed by the cerebellar cortex and a layer of white matrix. The medulla presents the emergence of the cranial nerves V to XII. It was concluded that in *B. jararaca* there is the presence of fourth ventricle and internal choroid plexus, rudimentary cerebellum, and absence of the accessory nerve (XI), and the embryos have a prominent dorsal ventricular ridge, and tegmental nuclei in the region of the medulla.

Key words: anatomy, telencephalon, mapping, pallium, Nissl, *Podocnemis expansa*.

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO 02 - Estudo Comparativo da Anatomia Externa do Encéfalo de *Podocnemis expansa*, *Podocnemis unifilis*, *Phrynos geoffroanus*, *Melanosuchus niger*, *Bothrops jararaca* e *Salvator merianae* (Chordata:Reptilia)

Figura 1: Fotografia da vista dorsal dos encéfalos de (A) crânio com encéfalo de *P. expansa*, (B) *P. unifilis*, (C) *P. geoffroanus*, (D) *B. jararaca*, (E) *M. niger* e (F) *S. merianae*. Abreviações: I, nervos olfatórios; II, nervos ópticos; IV V, quarto ventrículo; au, aurícula; Bo, bulbo olfatório; Bu, bulbo; Ce, cerebelo; Flm, fissura longitudinal mediana; He, hemisférios cerebrais; Me, medula espinhal; Op, órgão pineal; Ob, órbita; Sl, sulco lobar; to, trato olfatório; To, teto óptico; Vm, véu medular. Escala: 1 cm.31

Figura 2: Fotografia da vista ventral dos encéfalos de (A) *P. expansa*, (B) *P. unifilis*, (C) *P. geoffroanus*, (D) *B. jararaca* (E) *M. niger*, e (F) *S. merianae*. Abreviações: I, nervos olfatórios; II, nervos ópticos; Bo, bulbo olfatório; Bu, bulbo; fmv, fissura mediana ventral; He, hemisférios cerebrais; In, infundíbulo; Me, medula espinhal; Mes, mesencéfalo; Po, ponte; Qo, quiasma óptico; to, trato olfatório; top, trato óptico. Escala: 1cm.....35

Figura 3: Fotografia da vista lateral dos encéfalos de (A) *P. expansa*, (B) *P. unifilis*, (C) *P. geoffroanus*, (D) *B. jararaca*, (E) *M. niger*, e (F) *S. merianae*. Abreviações: I, nervos olfatórios; II, nervos ópticos; Bo, bulbo olfatório; Bu, bulbo; Ce, cerebelo; Di, diencéfalo; fcr, fissura cerebelar rostral; He, hemisférios cerebrais; In, infundíbulo; Me, medula espinhal; Mes, mesencéfalo; Op, órgão pineal; Po, ponte; Pc, plexo coriódio; to, trato olfatório; To, teto óptico; vm, véu medular. Escala: 1 cm.....36

Figura 4 Desenhos esquemáticos dos encéfalos (vista lateral esquerda) de (A) *P. expansa*, (B) *P. unifilis*, (C) *P. geoffroanus*, (D) *B. jararaca*, (E) *M. niger* e (F) *S. merianae*. Abreviações: IV V, quarto ventrículo; au, aurícula; Bo, bulbo olfatório; Bu, bulbo; Ce, cerebelo; Di, diencéfalo; Ep, epitálamo; fcc, fissura cerebelar caudal; fcr, fissura cerebelar rostral; Hi, hipotálamo; Hip, hipófise; He, hemisférios cerebrais; In, infundíbulo; Me, medula espinhal; nervos cranianos olfatórios (I); ópticos (II), oculomotor (III), troclear (IV), trigêmeo (V), abducente (VI), facial (VII), estatoacústico (VIII), glossofaríngeo (IX), vago (X), acessório (XI). hipoglosso (XII); Op, órgão pineal; Po, Ponte; Qo, quiasma óptico; To, teto óptico; top, trato óptico.37

Figura 5 Desenhos esquemáticos dos encéfalos e dos formatos das cabeças e cavidades (vista dorsal) de (A) *P. expansa*, (B) *P. unifilis*, (C) *P. geoffroanus*, (D) *B. jararaca*, (E) *M. niger* e (F) *S. merianae*. Abreviações: IV V, quarto ventrículo; Bo, bulbo olfatório; Bu, bulbo; Ce, cerebelo; Cn, cavidade nasal; Di, diencéfalo; He, hemisférios cerebrais; To, teto óptico; Me, medula espinhal; Ob, órbita; Ra, região auditória.43

CAPÍTULO 03 – Mapeamento Morfológico do Encéfalo de embriões de *Podocnemis expansa* (Testudines:Podocnemididae)

Figura 1 Fotografia do encéfalo de embrião (estágio 25) de *P. expansa* e suas imagens esquemáticas espelhadas. (A), vista dorsal; (B), vista lateral; (C), vista ventrolateral. Abreviaturas: (I), nervo olfatório; (II), nervo óptico; (III), nervo oculomotor; (IV), troclear; (V), nervo trigêmeo; (VI), nervo abducente; (VII), nervo facial; (VIII), nervo vestibulo coclear; (IX), nervo glossofaríngeo; (X), nervo vago;(XI); nervo acessório; (XII), nervo hipoglosso; BO, bulbo olfatório; BU, bulbo; CE,

cerebelo; Flm, fissura longitudinal mediana; HE, hemisférios cerebrais; HI, hipotálamo; IS, istmo; TO, teto óptico; ME, medula espinhal; OP, órgão pineal; PC, plexo corióide; QO, quiasma óptico; SI, sulco lobar; PO, ponte. Barras: (A-C) 1,5 cm.....54

Figura 2: Desenhos esquemáticos do encéfalo de embrião (estágio 25) de *P. expansa* (A), desenho esquemático dos ventrículos do encéfalo; (B), desenho esquemático da vista lateral, evidenciando núcleos do diencefalo. Abreviaturas: III V, terceiro ventrículo; IV V, quarto ventrículo; (I), nervo olfatório; (II), nervo óptico; (III), nervo oculomotor; (IV), troclear; (V), nervo trigêmeo; (VI), nervo abducente; (VII), nervo facial; (VIII), nervo vestibulo coclear; (IX), nervo glossofaríngeo; (X), nervo vago; (XI), nervo acessório; (XII), nervo hipoglosso; AqC, aqueduto cerebral; BC, brachium conjunctivum; C, cerúleo; CC, canal central da medula espinhal; FIV, forame interventricular; H, Habênula; HI, hipotálamo; IP, núcleo interpenducular; PT, pretecto; R, núcleo da rafe; Rhi, recesso hipotalâmico para o terceiro ventrículo; SN, substância negra; TD, tálamo dorsal; TV, tálamo ventral; Ru, núcleo rubro; VC, ventrículo cerebelar; VL, ventrículos laterais; Vol, ventrículos olfatórios; Vop, ventrículos ópticos.55

Figura 3 Fotomicrografias de luz de hemissecções transversais do telencéfalo de embrião (estágio 25) de *P. expansa* e suas imagens esquemáticas espelhadas. (A) Bulbo olfatório. Abreviaturas: EP, camada externa plexiforme do bulbo olfatório; GEG, camada glomerular e externa granular do bulbo olfatório; IG, camada interna granular do bulbo olfatório; IP, camada interna plexiforme do bulbo olfatório; M, camada mitral; Vol, ventrículo olfatório. Coloração: Eosina e Nissl. Barra: (A) 1,5mm.....59

Figura 4 Fotomicrografias de luz de hemissecções transversais do telencéfalo de embrião (estágio 25) de *P. expansa* e suas imagens esquemáticas espelhadas. (A-C) hemisférios cerebrais. Abreviaturas: CM, córtex medial; GP, globo pálido; LED, parte lateral do estriado dorsal; MED, parte medial do estriado dorsal; NA, núcleo accumbens; PaV, pálido ventral; S, septo; TuO, tubérculo olfatório; VL, ventrículo lateral. Coloração: Eosina e Nissl. Barras: (A) 1mm; (B) 1 mm; (C) 2,5mm.60

Figura 5 Fotomicrografias de luz de hemissecções transversais do telencéfalo de embrião (estágio 25) de *P. expansa* e suas imagens esquemáticas espelhadas. (A-C) hemisférios cerebrais. Abreviaturas: AC, núcleo amigdalóide central; AE, núcleo amigdalóide externa; AM, núcleo amigdalóide medial; AVA, núcleo amigdalóide ventral anterior; BDB, núcleo da banda diagonal de Broca; CD, córtex dorsal; CDM, córtex dorsomedial; CL, córtex lateral; CM, córtex medial; CVD, crista ventricular dorsal; FIV, forame interventricular; GP, globo pálido; LCD, parte lateral do córtex dorsal; LED, parte lateral do estriado dorsal; LLET, núcleo bed lateral da estria terminal; MED, parte medial do estriado dorsal; SeL, núcleo septal lateral; SM, núcleo septal medial; SP, subpálio; VL, ventrículo lateral. Coloração: Eosina e Nissl. Barras: (A-C) 1 mm.....61

Figura 6 Fotomicrografias de luz de hemissecções transversais do telencéfalo de embrião (estágio 25) de *P. expansa* e suas imagens esquemáticas espelhadas (A-B), diencefalo. Abreviaturas: DLA, núcleo dorsolateral anterior do tálamo dorsal; DM, núcleo dorsomedial do tálamo dorsal; Dmh, núcleo dorsomedial do hipotálamo; Dsu, decussação supraóptica; EM, estria medular; FCLV, feixe cerebral lateral, pedúnculo ventral; FCM, feixe cerebral medial; FIG, folheto intergeniculado; FCLD, feixe cerebral lateral, pedúnculo dorsal; GDL, núcleo geniculado dorsal lateral; GVL, núcleo geniculado ventral lateral; HL, núcleo habenular lateral; HMDL, núcleo habenular medial pars dorsolateralis; HMVM, núcleo habenular medial pars ventromedialis; IODL, núcleo intercalado e núcleo óptico dorsal lateral; O, núcleo oval; PO, núcleo preóptico; PV, núcleo periventricular; TO, trato óptico; VeL, núcleo ventrolateral; VM, núcleo ventromedial; VMh, núcleo ventromedial do hipotálamo. Coloração: Eosina e Nissl. Barras: (A-B) 4 mm.....64

Figura 7 Fotomicrografias de luz de hemissecções transversais do diencefalo de embrião (estágio 25) de *P. expansa* e suas imagens esquemáticas espelhadas. (A-B) diencefalo (C) pretecto. Abreviaturas: Ca, núcleo caudal; CH, comissura habenular; CP, comissura posterior; DCP, núcleo dorsal da comissura posterior; DLA, núcleo dorsolateral anterior do tálamo dorsal; DM, núcleo dorsomedial do tálamo dorsal; Dmh, núcleo dorsomedial do hipotálamo; DPT, núcleo

pretectal dorsal; Dsu, decussação supraóptica; EM, estria medular; FCL, feixe cerebral lateral; FCM, feixe cerebral medial; Fre, fascículo retroflexo; GPT, núcleo geniculado pretectal; HL, núcleo habenular lateral; HMDL, núcleo habenular medial pars dorsolateral; HMVM, núcleo habenular medial pars ventromedial; ICP, núcleo intersticial da comissura posterior; IODL, núcleo intercalado e núcleo óptico dorsal lateral; Lh, núcleo hipotalâmico lateral; LM, núcleo lentiforme mesencefálico; LTPE, núcleo lentiforme talâmico pars extensa; LTPP, núcleo lentiforme talâmico pars plicata; MPT, núcleo pretectal medial; OSC, órgão subcomissural; Pos, núcleo posterior; POVL, núcleo óptico ventro lateral; PT, pretecto; PV, núcleo periventricular; Ro, núcleo rotundus; RPC, núcleo reuniens pars compacta; RPD, núcleo reuniens pars difusa; TC, núcleo tectal cinzento; TO, trato óptico; VeL, núcleo ventrolateral; VM, núcleo ventromedial; Vmh, núcleo ventromedial do hipotálamo; VPT, núcleo pretectal ventral; ZCP, zona central de pretecto; ZPP, zona periventricular do pretecto; ZSP, zona superficial do pretecto. Coloração: Eosina e Nissl. Barras: (A-B) 4 mm; (C) 6 mm, (D) 2 mm.....68

Figura 8 Fotomicrografias de luz de hemissecções transversais do mesencéfalo de embrião (estágio 25) de P. expansa e suas imagens esquemáticas espelhadas. (A-C) tegmento, istmo e teto óptico. Abreviaturas: IIIV, terceiro ventrículo; III, núcleo nervo oculomotor III; IV, núcleo do nervo troclear IV; AqC, aqueduto cerebral; ATV, área tegmental ventral; C, cerúleo; CCDL, parte dorsolateral do central cinzenta; CTS, núcleo central do torus semicircular; EAI, estrato álbum intermediária; EAP, estrato álbum profundo; ECP, estrato cinza profundo; ECS, estrato cinza superficial; ECI, estrato cinza intermediário; EO, estrato óptico; FLM, fascículo longitudinal medial; Fre, fascículo retroflexo; IP, núcleo interpenducular; Ncu, núcleo cuneiforme; TeO, núcleo tegmental óptico; RPMC, núcleo reticular pars magnocelulares; RPPC, núcleo reticular pars parvocelulares; LTS, núcleo laminar do torus semicircular; Me V, núcleo mesencefálico do nervo trigêmeo V; R, núcleo da rafe; SNPC, substância negra pars compacta; SNPR, substância negra pars reticulata; TPP, núcleo tegmental pedúnculo pontino; ROB, núcleo da raiz óptica basal; Ru, núcleo rubro; Vop, ventrículo óptico; ZE, zona estrato; ZC, zona central do teto óptico; ZP, zona periventricular do teto óptico; ZS, zona superficial do teto óptico. Coloração: Eosina e Nissl. Barras: (A) 3,5 mm; (B) 3,5 mm; (C) 3,5mm71

Figura 9 Fotomicrografia de luz de hemissecção transversa do cerebelo (A) de embrião (estágio 25) de P. expansa e suas imagens esquemáticas espelhadas. Abreviaturas: CoC, córtex cerebelar; Gr, camada granular do cerebelo; Mo, camada molecular do cerebelo; P, camada de células Purkinje do cerebelo; SB, camada de matriz branca; VC, ventrículo cerebelar. Coloração: Eosina e Nissl. Barras: (A) 1 mm.....74

Figura 10 Fotomicrografias de luz de hemissecções transversais do rombencéfalo do embrião (estágio 25) de P. expansa e suas imagens esquemáticas espelhadas. (A) cerebelo, bulbo e tegmento; (B), bulbo. Abreviaturas: IVV, quarto ventrículo; IX, glossofaríngeo; X, nervo vago; XI, nervo acessório; XII, nervo hipoglosso; VI, nervo abducente; V, nervo trigêmeo; A, núcleo angular; BC, brachium conjunctivum; C, cerúleo; CE, cerebelo; Cce, cinza central; FLM, fascículo longitudinal medial; FR, formação reticular; L, núcleos laminares; MC, núcleo magnocelular; M V, núcleo motor do nervo trigêmeo V; Po, núcleos pontinos; PS V, núcleo principal sensorial V; R, núcleo da rafe; RC VIII, ramo coclear do nervo VIII; RM V, raiz mesencefálica do nervo V; RV VIII, ramo vestibular do nervo VIII; SO VII, núcleo solitário; VC, ventrículo cerebelar; VD, núcleo vestibular descendente VIII; VDL, núcleo vestibular dorsolateral VIII; VVL, núcleo vestibular ventrolateral VIII; VVM, núcleo vestibular ventromedial VIII. Coloração: Eosina e Nissl. Barras: (A) 3,5 mm; (B) 5 mm.....76

SUMÁRIO

■	CAPÍTULO 01 - CONSIDERAÇÕES GERAIS.....	7
■	CAPÍTULO 02 - Estudo Comparativo da Anatomia Externa do Encéfalo de <i>Podocnemis expansa</i> , <i>Podocnemis unifilis</i> , <i>Phrynos geoffroanus</i> , <i>Melanosuchus niger</i> , <i>Bothrops jararaca</i> e <i>Salvator merianae</i> (Chordata:Reptilia).....	24
■	CAPÍTULO 03 – Mapeamento Morfológico do Encéfalo de embriões de <i>Podocnemis expansa</i> (Testudines:Podocnemididae).....	45
■	ANEXO A – Instruções aos autores do periódico “Zoological Science”, referente ao artigo do Capítulo 02	92
■	ANEXO B - Instruções aos autores do periódico “Anatomia, Histologia, Embryologia”, referente ao artigo do Capítulo 03	92

CAPÍTULO 01 - CONSIDERAÇÕES GERAIS

Aspectos Gerais dos Répteis

Os sauropsidas vivos (tartarugas, Lepidossauros, crocodilianos e aves) são mais numerosos que os mamíferos, pois exploram todas as zonas terrestres existentes (NORTHCUTT, 1981).

Numa revisão taxonômica baseada na filogenia, os répteis foram divididos em quatro ordens: Testudines (tartarugas, cágados e jabutis), Lepidosauria (lagartos, serpentes, anfisbênias e tuatara), Crocodylia (crocodilos, jacarés e gaviais), cada um dos grupos com características conspícuas (POUGH, JANIS; HEISER, 2008).

Dentre os animais conhecidos como répteis existem aproximadamente 10.000 espécies no mundo (UETZ; ETZOLD, 2017). No Brasil, existem 773 espécies de répteis, 731 Squamatas (392 serpentes, 266 lagartos, 73 anfisbênias), seis Crocodilianos e 36 Testudines (BARLOW; PERES, 2004; COSTA; BÉRNILS, 2015).

O Brasil é o quarto colocado em relação ao número total de répteis, abaixo da Austrália, do México e da Índia, que possuem de 800 a 900 espécies. Além da riqueza de espécies de répteis que caracteriza nosso país, mais de um terço da nossa fauna de répteis é endêmica (UETZ; ETZOLD, 2017).

Os répteis descendem de um grupo de vertebrados que predominavam durante a Era Mesozóica. O sucesso dos répteis foi atribuído a uma mudança de método de proteção embrionária, desenvolvendo uma casca sólida permeável para proteger o vitelo e uma membrana embrionária, âmnio, para proteger o embrião. Através de várias adaptações, conquistaram o meio terrestre e sua reprodução não mais depende do ambiente aquático (ORR, 1986).

Presença de pulmões que fazem as trocas gasosas, sistema circulatório que transporta oxigênio rapidamente, e sistema excretor que elimina quantidades de substâncias nitrogenadas e conserva água, são algumas das características do sucesso dos amniotas como vertebrados terrestres (POUGH, JANIS; HEISER, 2008).

Os répteis são influenciados pela temperatura, água e trocas gasosas, sendo que esses fatores ambientais interferem no seu desenvolvimento embrionário (PAVAN, 2001). Sabe-se que a própria determinação sexual também seja influenciada por tais condições (MALVASIO, 2003). Os principais fatores ambientais que influenciam a determinação sexual são: temperatura, umidade e trocas gasosas (FERREIRA JUNIOR, 2003).

A ectotermia é uma característica dos répteis, sendo que esses animais regulam a temperatura corpórea através da troca de energia com o ambiente. Os animais terrestres durante as diferentes horas do dia ocupam ambientes variados, ora se expondo ao sol, ora deslocando-se para áreas sombreadas. Muitas espécies aquáticas saem da água para termorregular em pedras e troncos às margens dos corpos d'água em que vivem, ou exploram os micro-habitats aquáticos, sem necessidade, portanto, de se exporem ao sol ou permanecerem em superfícies expostas. As temperaturas corporais de répteis que se aquecem ao sol são mais elevadas do que as temperaturas da água e do ar e podem acelerar a digestão, o crescimento e o desenvolvimento dos ovos (LACHER JUNIOR et al. 1986).

Conservação

O Brasil tem a fauna e flora mais ricas de toda a América Central e do Sul (RODRIGUES, 2005). Para fundamentar e comprovar a representatividade dos répteis no Brasil, são necessários estudos sobre suas distribuições, através de pesquisas de campo, estratégicas e bases de dados eletrônicas das coleções de museus (GRAHAM et al., 2004).

Os répteis se limitam às regiões mundiais e brasileiras com altas temperaturas. A maior diversidade de répteis é encontrada na Amazônia, 350 espécies; na Mata Atlântica, 200 espécies; no Cerrado, 150 espécies e na Caatinga, 110 espécies (MARTINS; MOLINA, 2008).

Estudos moleculares fornecem informações sobre a genética de espécies e grupos nos habitats contínuos. Comparações dos padrões divergentes de populações atualmente isoladas em manchas de florestas no Cerrado com aqueles padrões de populações que foram isoladas no passado são importantes para a definição de unidades de conservação (PELLEGRINO et al., 2005).

O Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio) e a União Internacional para a Conservação da Natureza (IUCN) conduziram a avaliação do risco de extinção da fauna brasileira no período de 2010 a 2014, e de todos os táxons oficialmente reconhecidos como ameaçados temos 80 répteis, e alguns deles são *Liolaemus lutzae*, *Dermochelys coriacea*, *Corallus cropanii*, *Bothrops alcatraz*, *Bothrops insularis* e *Dipsas albifrons cavalheiroi* (BRASIL, 2017; IUCN, 2017).

A principal ameaça de extinção dos répteis é a destruição do habitat. Espécies florestais são mais vulneráveis por serem incapazes de suportar as altas temperaturas

das formações abertas. Espécies de savana e de formações abertas são mais resistentes, mas desaparecerão quando seus habitats forem eliminados (MALVASIO et al., 2003). Os Testunides e os Crocodylia são alvos de caça predatória para exploração de sua carne e ovos, sobretudo por populações ribeirinhas (SANTOS, et al. 2003).

A degradação de ambientes aquáticos ocorre devido à descarga direta ou indireta de efluentes industriais, domésticos ou agrícolas não tratados corretamente e fora dos padrões das normas ambientais (MARTINEZ; CÓLUS, 2002). Esses ambientes são altamente vulneráveis às substâncias químicas tóxicas, sendo que diversas classes de compostos são agressivas a estes ecossistemas (CARNIATO et al., 2007).

A grande predação de Testudines ocorrida entre os anos de 1960 e 1970, alarmou o Governo Federal Brasileiro, que publicou a Lei nº 5.197 dispondo proteção sobre a fauna e proibindo a captura, caça ou a apanha de animais silvestres em qualquer fase de seu desenvolvimento, bem como seus ninhos, abrigos e criadouros naturais (ROCHA, 2011).

A preservação de habitats e o controle da exploração direta são as medidas mais efetivas para a conservação dos répteis brasileiros. A criação e a manutenção de Unidades de Conservação pelo Ministério do Meio Ambiente sejam iniciativas do poder público ou de particulares, são sem qualquer dúvida medidas de grande importância para a conservação dos répteis. É essencial a fiscalização, visando diminuir ou até eliminar a exploração direta de algumas espécies de répteis (MARTINS; MOLINA, 2008).

Testudines

A ordem dos Testudines inclui as tartarugas marinhas, os jabutis e os cágados, os últimos são predadores exclusivos de água doce (BANZAN, 2008).

Encontram-se duas subordens entre os Testudines, Cryptodira e Pleurodira. Na primeira, onde está inserida a maioria das espécies, os animais retraem a cabeça por meio de uma flexão vertical das vértebras do pescoço, enquanto que os Pleurodiras flexionam o pescoço lateralmente (CLARK; GIBBONS, 1969).

O Brasil possui 36 espécies de Testudines, distribuídas nos seus diversos ecossistemas aquáticos e terrestres, sendo 29 espécies de água doce, duas terrestres e cinco marinhas (SOCIEDADE BRASILEIRA DE HERPETOLOGIA, 2015).

Os Testudines são a ordem mais antiga entre os vertebrados atuais, sendo que a evidência fóssil mais antiga data do período Permiano, que ocorreu a cerca de 280 milhões de anos (GANS, 1979). São vertebrados diferenciados, possuindo características primitivas e estruturas que se desenvolveram pouco ao longo do tempo (ULINSKI, 1990). O casco, a chave do seu sucesso, também teria limitado a diversidade do grupo (SOUZA, 2006).

Ribas e Monteiro Filho (2002), informaram que a ordem Testudines é encontrada em toda a superfície terrestre, com exceção do Continente Antártico, sendo que ocupam nichos específicos, relacionando-se com o meio de acordo com os desafios que encontram.

Os representantes desse grupo, principalmente os de grande porte, são vulneráveis ao declínio populacional, devido às baixas taxas de crescimento e aos longos períodos necessários para que atinjam a maturidade. Essas características, bem como um longo período de vida, estão associadas geralmente a uma baixa taxa de substituição de indivíduos na população, fato esse que pode predispor as espécies ao risco de extinção (POUGH, JANIS; HEISER, 2008).

Segundo Gilbert et al. (2001), o casco é a característica mais distintiva de um Testudine, está intimamente associado a alguns padrões comportamentais (MOLINA 1996). A porção dorsal convexa é a carapaça e a parte ventral mais achatada é o plastrão (MYERS et al., 2006). Os ossos da carapaça são recobertos por escudos córneos de origem epidérmica que não coincidem, em número e posição, com os ossos subjacentes (GILBERT et al., 2001). Em muitos Testudines, a carapaça e o plastrão são estruturas rígidas, mas em outros têm evoluído, independentemente, a habilidade para fechar o corpo com o casco, através da articulação de partes do plastrão (POUGH et al., 2003).

Esses animais se caracterizam por apresentar baixa capacidade de crescimento populacional, alta longevidade e maturidade sexual tardia (POUGH, et al. 2003). São alvos de caça predatória para exploração de sua carne e ovos, sobretudo por populações ribeirinhas (SANTOS, et al. 2003).

Estão entre os animais mais ameaçados de extinção do mundo, necessitando de programas permanentes de monitoramento e manejo devido à forte pressão antrópica que sofrem, tornando-os dependentes de ações de conservação (BONIN, 2006).

Pough et al. (2003) e Hildebrand e Goslow (2006) relataram que os testudines estão entre os vertebrados mais especializados morfologicamente. A estrutura dos membros é altamente variável, refletindo o ambiente e os modos de locomoção das diferentes espécies. Tartarugas marinhas apresentam os membros torácicos proporcionalmente grandes em relação ao tamanho do casco e em forma de remo.

Já as espécies de água doce apresentam, em sua maioria, os membros pelvinos e torácicos espalmados, com dedos distintos possuindo quatro ou cinco garras, enquanto que as espécies terrestres apresentam membros em forma de coluna com dedos indistintos. O tamanho desses animais varia muito entre as espécies. Os menores exemplares de testudines dulcícolas possuem cerca de 10 cm de comprimento, enquanto os maiores animais terrestres podem ultrapassar o comprimento de 120 cm. O maior exemplar deste grupo trata-se de uma tartaruga marinha, medindo quase 200 cm e pesando de 500 a 600 Kg (SALERA JUNIOR, 2005).

Vários são os padrões de crescimento dos Testudines. Muitas espécies podem dobrar de massa e tamanho no primeiro ano de vida. Em geral, têm sua taxa de crescimento diminuída com o alcance da maturidade sexual e os fatores que determinam tais padrões podem ser: mudança de uma dieta carnívora, quando filhote, para herbívora, quando adulto; dimorfismo sexual; temperatura da água; quantidade de alimento ingerido e fatores genéticos (CLARK; GIBBONS, 1969).

Os Testudines são considerados entre os animais mais longevos. Isso tem sido repetidamente provado em algumas espécies, que podem viver mais de 50 anos de idade. De fato, entre aqueles criados em cativeiro, muitos espécimes têm alcançado a idade de 100 anos (GIBBONS, 1987).

Com relação aos hábitos alimentares, algumas espécies podem ser carnívoras, outras herbívoras, ou ainda possuir uma dieta mista, espécies denominadas onívoras (LUZ et al., 2003). São edentados, sendo que na maioria das espécies existe apenas um rígido bico córneo. Apresentam uma grande diversidade de estratégias alimentares, que variam entre as diferentes famílias e espécies (MALVASIO et al., 2003).

Considerando os aspectos reprodutivos, pode-se salientar que são animais ovíparos (SANTOS, 1994), depositando seus ovos em diferentes ambientes terrestres, que podem ser praias fluviais ou costeiras, solo barroso e areno-argiloso próximos aos cursos d'água ou em meio à vegetação. Quanto à forma, os ovos podem

ser esféricos ou alongados (PRITCHARD, 1979). Considerando a estrutura da casca, podem ser agrupados em duas categorias: casca rígida com pequeno potencial de trocas hídricas e gasosas com o meio, e casca flexível, com uma camada calcária porosa, sendo relativamente dependente do ambiente hídrico (PACKARD et al., 1982).

Em 1979, o Governo Federal, com o propósito de conservar Testudines de água doce, estabeleceu o Projeto de Proteção e Manejo de Quelônios da Amazônia. Esse projeto de proteção é coordenado desde 1989 pelo Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis (IBAMA, 2010).

O Centro de Conservação e Manejo de Répteis e Anfíbios (RAN) foi criado em 2001 através da portaria nº 58, que revogou a portaria nº 870 de 1990. É considerado um dos maiores centros de manejo e conservação de Testudines do mundo (OLIVEIRA, 2003). O Projeto Quelônios da Amazônia atualmente é coordenado pelo RAN, pertencente ao Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade - ICMBio (ROCHA, 2011). Uma das principais metas desse projeto é recuperar e proteger áreas de reprodução, e por meio de estratégias de manejo, aumentar o sucesso reprodutivo das espécies de tartarugas (BANZAN, 2008).

Crocodylia

A superordem Archosauria surgiu no Triássico, com disparidades de formas e diversidade de espécies. Sobreviveram às grandes extinções que marcaram a história, e apresentam registros fósseis, que confirmam a origem e existência de Crocodylia ao longo do tempo (POUGH, JANIS; HEISER, 2008). Os Crocodylia, juntamente com as aves, são os únicos representantes vivos desta superordem (BENTON, 1985).

Hoje, os Crocodylia representam apenas uma pequena fração das espécies que existiram há 220 milhões de anos. As 23 espécies de crocodilianos existentes no mundo, distribuem-se em oito gêneros e três famílias: Crocodylidae, com 14 espécies nas regiões Neotropical, Oriental, Australiana, e Etiópia; Alligatoridae, com oito espécies nas regiões Holártica, Oriental, Australiana e Etiópia; e Gavialidae com apenas uma espécie na região oriental (COSTA; BERNILS, 2015).

No Brasil, ocorrem seis espécies de Crocodylia, todas pertencentes à família Alligatoridae: *Paleosuchus palpebrosus*; *Paleosuchus trigonatus*; *Melanosuchus*

niger, *Caiman crocodilus*, *Caiman latirostris* e *Caiman yacare* (POUGH, JANIS; HEISER, 2008).

Nenhuma das espécies se encontra na lista oficial brasileira como ameaçada de extinção, no entanto, todas constam nos anexos da Convenção sobre o Comércio Internacional de Espécies da Flora e da Fauna Selvagens em Perigo de Extinção - CITES, tornando-os dependentes de programas de conservação (SOCIEDADE BRASILEIRA DE HERPETOLOGIA, 2015).

Os representantes desse grupo de répteis são semiaquáticos, e estão associados aos cursos d'água, à vegetação que ocupa as margens dos rios, riachos, lagos e lagoas (HERRON, 1994).

Possuem o corpo alongado, crânio robusto com longo focinho e mandíbulas fortes guarnecidas de dentes, pescoço curto, tronco cilíndrico que continua numa cauda comprimida lateralmente, membros pequenos, mas fortemente desenvolvidos (AZEVEDO, 2007).

Apesar de serem carnívoros, sua dieta inclui uma grande variedade de itens na natureza. São predadores oportunistas, podendo se alimentar de qualquer animal vivo capturável, incluindo os da mesma espécie. Tal consumo está relacionado com a disponibilidade e capturabilidade da presa. A dieta varia com a idade, habitat, estação do ano e região geográfica (MONTEIRO, SOARES, 1997).

Lepidosauria

O maior grupo dos répteis são os Lepidosauria compostos por serpentes, lagartos, anfisbênias e tuatara. São conhecidas 10.272 espécies no mundo, das quais 731 ocorrem no Brasil, tornando-o o segundo país de maior diversidade (SOCIEDADE BRASILEIRA DE HERPETOLOGIA, 2015).

Das espécies mundiais de répteis viventes conhecidas, exceto no continente Antártico, temos os lagartos com 6.145 espécies, às serpentes com 3.567, as anfisbênias com 180, e a tuatara com duas espécies (IUCN, 2017).

O clado Lepidosauria é um grupo irmão dos Archosauria (crocodilianos e aves). E dentro dos Lepidosauria, os Sphenodontidae (Tuatara), único representante da ordem, formam o grupo irmão dos Squamata (lagartos e serpentes). Os últimos são um grupo morfológica e ecologicamente diversificado com um rico registro fóssil (CONRAD, 2008).

Os Lepidossauras são tetrápodes, predominantemente terrestres, com algumas espécies aquáticas, o tegumento é coberto de escamas e relativamente impermeável à água. As tuataras e os lagartos possuem quatro membros, porém podem ocorrer redução e ausências, como as serpentes (POUGH, JANIS; HEISER, 2008).

Hipóteses acerca da filogenia do grupo, tem sofrido mudanças radicais nos últimos anos, principalmente quando comparamos dados morfológicos e moleculares. Romer e Parsons (1985) dividiu os Squamata em dois grupos: Lacertilia (lagartos e anfisbênias) e Ophidia. Já Gans (1979) posicionou as anfisbênias em um grupo particular (Amphisbaenia).

No mundo ocorre ampla destruição da vegetação, paisagens naturais, e predação de répteis, contribuindo para a extinção de espécies da superordem Lepidosauria. São necessárias medidas de conservação das espécies (MARTINS; MOLINA, 2008; IUCN, 2017).

Sistema Nervoso

O encéfalo de tetrápodes varia em tamanho e em complexidade de organização estrutural (NORTHCUTT, 2002).

O sistema nervoso central coordena atividades que permitem o organismo sobreviver e se reproduzir no ambiente, recebe estímulos de um ou mais receptores e transmite informação para um ou mais efetores que respondem à estimulação. Apresenta milhões de células nervosas, cada um estabelece milhares de contato com as outras células nervosas (GARTNER; HIATT, 2003; JUNQUEIRA; CARNEIRO, 2013).

O sistema nervoso dos vertebrados desenvolve-se do ectoderma do embrião, o folheto embrionário que está em contato com o meio externo; a partir do espessamento do ectoderma, situada acima da notocorda, forma-se a placa neural; que é revestida de epitélio endimário, e é constituído por células ciliadas e não neuronais. A placa neural cresce progressivamente, tornando-se mais espessa e adquire um sulco longitudinal, chamado sulco neural, que se aprofunda para formar a goteira neural. Os lábios da goteira neural se fundem para formar o tubo neural. O ectoderma não diferenciado, se fecha sobre o tubo neural, isolando-o do meio externo. No momento em que o ectoderma encontra os lábios da goteira neural, desenvolvem-se células que formam de cada lado uma lâmina longitudinal chamada crista neural.

O tubo neural dá origem ao sistema nervoso central, sendo que a crista neural produz os elementos do sistema nervoso periférico (MOORE; PERSAND, 2008; MACHADO, HAERTEL, 2014).

O encéfalo e a medula espinhal se desenvolvem a partir do tubo neural ectodérmico, a parte cranial gera o encéfalo no adulto e a parte caudal do tubo gera a medula espinhal. Constrições do encéfalo primitivo (arquencéfalo) expandido surgem, e cria-se três regiões chamadas de vesículas cerebrais primárias: prosencéfalo, mesencéfalo e rombencéfalo. Com o desenvolvimento subsequente do prosencéfalo e do rombencéfalo, formam-se as vesículas cerebrais secundárias. O prosencéfalo dá origem ao telencéfalo e diencéfalo, e o rombencéfalo se desenvolve no metencéfalo e mielencéfalo. E o mesencéfalo não se modifica (TORTORA; NIELSEN, 2013).

O sistema nervoso possui duas subdivisões anatômicas, o sistema nervoso central e o sistema nervoso periférico (BANKS, 1991). O sistema nervoso central é aquele que, simbologicamente, se localiza dentro do esqueleto axial (cavidade craniana e canal vertebral), formado pelo encéfalo e pela medula espinhal, e o sistema nervoso periférico é aquele que se encontra fora do esqueleto axial, formado por troncos nervosos (nervos craniais e espinhais), aglomerados de corpos celulares de neurônios periféricos e terminações nervosas. Um núcleo dentro do sistema nervoso central é um agregado de corpos celulares de neurônios e é análogo aos gânglios do sistema nervoso periférico (CORMACK, 2003).

Em répteis, o encéfalo é formado pelo cérebro, constituído pelo telencéfalo e diencéfalo; mesencéfalo; tegmento rombencefálico (ponte); cerebelo e bulbo (SENN, 1979).

A substância branca é formada de feixes de axônios mielinizados e amielínicos que se estendem entre as partes do sistema nervoso central, e seu nome veio a partir da cor esbranquiçada da mielina. Grande parte da substancia branca do sistema nervoso central consiste em tratos (TORTORA, NIELSEN, 2013).

A substância cinzenta é formada por axônios amielínicos, dendritos, corpos celulares, terminações axônicas e neuróglia; é acinzentada, pois a substancia cromidial dão a cor, e existe pouca ou nenhuma mielina nessas áreas. Os aglomerados de corpos celulares neuronais no sistema nervoso central, são chamadas de núcleos. Estes são importantes pontos de referência dentro do sistema nervoso central, pois indicam áreas envolvidas no processamento de dados sensoriais que chegam e saem do sistema motor. Muitos núcleos de substancia cinzenta, se

situam profundamente no interior do encéfalo. Em outras regiões do sistema nervoso central, os corpos celulares podem ser densamente concentrados em uma lâmina, como no córtex cerebral, onde as lâminas de corpos celulares ficam intercaladas por lâminas de fibras (TORTORA, NIELSEN, 2013).

Encéfalo

O encéfalo tem sido estudado durante vários séculos, começando em 1776. Com o aperfeiçoamento da microscopia em 1830, as investigações mais efetivas começaram a ser feitas sobre a organização do encéfalo e dos pállos telencefálicos (WILLIAMS et al., 1995).

Pelo ponto de vista filogenético, o córtex cerebral aparece nos répteis, contudo, é nos mamíferos que ele adquire sua maior evolução, e nas aves, são preenchidos por núcleos da base (TESTUT; LATARJET, 1945).

O pálio, do latim manto, está relacionado ao sistema de atividade motora e sensitiva. As áreas do córtex cerebral que possuem uma linhagem antiga, o paliocórtex, encontrado em regiões relacionadas à sensibilidade olfatória, controlam o encéfalo dos vertebrados “inferiores”, como os anfíbios. Outras áreas do córtex que surgiram posteriormente na evolução dos vertebrados é o arquicórtex, que incluem o sistema límbico, que filogeneticamente forma o hipocampo, encontrado, predominantemente, nos peixes. E o mais recente, o neocórtex, inclui áreas de todas as modalidades de sensação (exceto olfato), áreas motoras e grandes extensões do córtex de associação (KIERMAN, 2003; KARDONG, 2016).

Nos peixes, nos anfíbios e nos répteis, o pálio está estruturado em zonas corticais e não apresenta a estrutura em camadas do córtex cerebral. Nos peixes, é observado o arquicórtex; nos anfíbios, compreende a zona medial, o arquicórtex e a zona lateral, o paliocórtex. No encéfalo dos répteis, existem três zonas corticais, pois ocorreu a aparição de uma área de neocórtex entre o paliocórtex e o arquicórtex. A quantidade de neocórtex aumentou durante a evolução dos mamíferos, assim apresentando, o arquicórtex, observado na região do hipocampo, o paliocórtex, observado no giro parahipocampal e neocórtex, nos hemisférios cerebrais (KIERMAN, 2003; LIEM et al., 2013).

O paliocórtex e o arquicórtex podem ser chamados de alocórtex; e o neocórtex, de isocórtex. O número de camadas, evidentes histologicamente, no alocórtex, varia de acordo com a região, podendo haver até cinco camadas no paliocórtex, e três

camadas no arquicórtex. No isocórtex, podem ser observadas seis camadas de células (KIERMAN, 2003).

O isocórtex que forma o córtex dos mamíferos, pode ter sido originado do allocórtex do pálido dorsal dos répteis, como em *Hemidactylus mabouia* (ABOITIZ, MONTIEL; LÓPEZ, 2002; SRIVASTAVA, MAURYA; CHAND, 2009) ou originada da crista ventricular dorsal (ABOITIZ, 1999). Em *Tupinambis teguixin*, o córtex possui cinco camadas de células (LOHMAN, MENTINK, 1972).

A superfície do encéfalo é relativamente lisa em répteis e em muitos mamíferos, como o ornitorrinco, gamba, coelho e muitos roedores, e esta condição é ancestral. Associado ao aumento de tamanho de diversos mamíferos, observa-se a convolução do isocórtex, formando uma superfície cheia de giros separada por sulcos, como nos cangurus, tamanduá, primatas, parte dos carnívoros, herbívoros e os cetáceos (KARDONG, 2016).

O pálido medial e as partes receptoras olfativas do pálido lateral são classificados como pálido límbico, no sentido mais amplo do termo límbico. O pálido não-límbico forma grande parte do telencéfalo e recebe projeções sensoriais ascendentes do tálamo dorsal (BUTLER; HODOS, 2005).

A crista ventricular dorsal é um importante centro de integração sensorial não olfatória, e recebe projeções visuais, auditivas e somatossensoriais dos núcleos do tálamo dorsal (KARTEN, 1997). Nos lagartos *Podarcis hispânica* (LANUZA et al., 1998) e em *Varanus exanthematicus* (DONKELAAR; HUIZEN, 1988) a crista ventricular dorsal, recebe projeções aferentes do córtex lateral, do córtex dorsal, do diencéfalo, dos núcleos dorsomedial do tálamo dorsal e hipotálamo.

A importância funcional do tálamo dorsal dos vertebrados aumenta proporcionalmente com o aumento do desenvolvimento dos centros de associação dos hemisférios cerebrais, como ocorre nos répteis (TOSA et al., 2015).

De acordo com os evolucionistas Orr (1986) e Pough, Janis e Heiser (2008), o encéfalo desenvolvido de mamíferos surgiu dos répteis. Nos anamniotas, o encéfalo médio é o centro de atividade encefálica, porém nos répteis, este centro muda, devido ao aumento dos hemisférios cerebrais para formar o pálido dorsal. Nos sauropsidas, ocorreu o aparecimento e desenvolvimento da crista ventricular dorsal e o lemnopálido permanece pequeno. O cerebelo é maior que dos anfíbios, porém é menor que das aves, dos mamíferos e de alguns peixes; isto pode estar relacionado à limitada capacidade locomotora de alguns répteis. A presença dos lobos ópticos do

mesencéfalo para o processamento visual nos sauropsidas, evidencia a manutenção de uma condição primitiva.

Referências

ABOITIZ, F. Comparative development of the mammalian isocórtex and the reptilian dorsal ventricular ridge. **Evolutionary considerations**. Cerebral cortex v. 9, n.8, p. 783–791, 1999.

<https://doi.org/10.1093/cercor/9.8.783>

ABOITIZ, F.; MONTIEL, J.; LOPEZ, J. Critical steps in the early evolution of the isocortex: insights from developmental biology. **Brazilian journal of medical and biological research**, v.35, n.12, p.1455-1472, 2002.

<https://doi.org/10.1590/S0100-879X2002001200006>

AZEVEDO, I. C. Análise sensorial e composição centesimal de carne de jacaré do papo amarelo (*Caiman latirostris*) em conserva. 2007. 75f. Dissertação (Mestrado em Medicina Veterinária), Universidade Federal Fluminense, Rio de Janeiro, 2007.

BANKS, W.J. **Histologia Veterinária Aplicada**. 2. ed. São Paulo: Manole, 1991. 412 p.

BANZAN, N. Sucesso reprodutivo da tartaruga-da-amazônia *Podocnemis expansa* (Schweigger, 1812) (Reptilia: Pelomedusidae), no município de Ribeirão Cascalheira–MT. 2008. 80f. Tese (Doutorado em Ecologia). Universidade do Estado de Mato Grosso, Cuiabá, 2008.

BARLOW, J.; PERES, C. A. Ecological responses to El Niño–induced surface fires in central Brazilian Amazonia: management implications for flammable tropical forests. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, [S.l.], v. 359, n.1443, p. 367-380, 2004.

BENTON, M. J. Classification and phylogeny of the diapsid reptiles. **Zoological Journal of the Linnean Society**, [S.l.], v.84, n.2, p.97-164. 1985.

BRASIL, Ministério do Meio Ambiente. Disponível em <<http://www.mma.gov.br/biodiversidade/especies-ameacadas-de-extincao/fauna-ameacada>>. Acesso em: 27 jul. 2017.

BUTLER, A. B.; HODOS, W. **Comparative vertebrate neuroanatomy: Evolution and adaptation**. 2ed. New Jersey: John Wiley & Sons, 2005. 740p.

<https://doi.org/10.1002/0471733849>

CARNIATO, J. G.; GERALDO, S. M.; BRITO-PELEGRINI, N. N.; PELEGRINI, R.T.; PATERNIANI, J.E.S. Avaliação da toxicidade de percolado de resíduos sólidos pós tratamento biológico e fotocatalítico. **Engenharia Ambiental: Pesquisa e Tecnologia**, v. 4, n. 2, p. 92-101, 2007.

CLARK, D. B.; GIBBONS, J. W. Dietary shift in the *Pseudemys scripta* (Schoepff) from youth to maturity. **Copeia**, Lawrence, v. 4, p. 704-706, 1969.

<https://doi.org/10.2307/1441797>

CONRAD, J.L. Phylogeny and systematics of Squamata (Reptilia) based on morphology. **Bulletin of the American Museum of Natural History**. New York, v.310, p.1-182, 2008.

CORMACK, D.H. **Fundamentos de Histologia**. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2003. 371p.

COSTA, H. C., BÉRNILS, R. S. Répteis brasileiros: lista de espécies 2015. **Herpetologia Brasileira**, [S.I.], v.4, n.3, p. 75–93, 2015.

DONKELAAR, T. H. J.; BOER-VAN, H. R. Brain stem afferents to the anterior dorsal ventricular ridge in a lizard (*Varanus exanthematicus*). *Anatomy and embryology*, [S.I.], v. 177, n.5; p. 465-475, 1988.

FERREIRA JUNIOR, P. D. Influência dos processos sedimentológicos e geomorfológicos na escolha das áreas de nidificação de *Podocnemis expansa* (tartaruga-da-amazônia) e *Podocnemis unifilis* (tracajá), na bacia do rio Araguaia. 2003. 296f. Tese (Doutorado). Universidade Federal de Ouro Preto, Escola de Minas. Departamento de Geologia, Ouro Preto, 2003.

GANS, C. The characteristics and affinities of the Amphisbaenia. **Journal of Zoology**, [S.I.], v.34, n.4, p.347-416, 1978.

GARTNER, L. P.; HIATT, J. L. **Tratado de Histologia**. 2. ed. Rio de Janeiro: Editora Guanabara Koogan. 2003. 472 p.

GENESER, F. **Histologia com bases biomoleculares**. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan. 2003. 616 p.

GIBBONS, J. W. Why do turtles live so long? **Bioscience**, Washington, v. 37, n. 4, p.262-269, 1987.

<https://doi.org/10.2307/1310589>

GILBERT, S. F.; LOREDO, G. A.; BRUKMAN, A.; BURKE, A. C. Morphogenesis of the turtle shell: the development of novel structure in tetrapod evolution. **Evolution & Development**, Malden, v. 3, p. 47–58, 2001.

<https://doi.org/10.1046/j.1525-142x.2001.003002047.x>

GRAHAM, C. H.; FERRIER, S.; HUETTMAN, F.; MORITZ, C.; PETERSON, A. T. New developments in museum-based informatics and applications in biodiversity analysis. **Trends in ecology & evolution**, [S.I.], v. 19, n. 9, p. 497-503, 2004.

HERRON, J. C. Body size, spatial distribution, and microhabitat use in the caimans, *Melanosuchus niger* and *Caiman crocodilus*, in a Peruvian lake. **Journal of Herpetology**, v., 28, n. 4, p. 508-513, 1994.

<https://doi.org/10.2307/1564969>

HILDEBRAND, M. GOSLOW, G. E. **Análise da estrutura dos vertebrados**. 2. ed. São Paulo: Atheneu, 2006. 700p.

IBAMA, Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis. Produtos agrotóxicos e afins comercializados em 2009 no Brasil: uma abordagem ambiental. Brasília, 2010. 84 p.

IUCN, The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2017-1. Disponível em <www.iucnredlist.org>. Acesso em: 27 jul. 2017.

JUNQUEIRA, L. C. U.; CARNEIRO, J. **Histologia Básica**. 11. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2013. 524p.

KAPPERS, C. U. A.; HUBER, G. C.; CROSBY, E. C. **The Comparative Anatomy of the nervous system of vertebrates**, including man. vol. 1, 2. New York: The Macmillan Company, 1936.

KARDONG, K. V. **Vertebrados: Anatomia Comparada, função e evolução**. 7.ed. São Paulo: Roca, 2016. 915p.

KIERMAN, J. A. **Neuroanatomia humana de Barr**. 7 ed. São Paulo: Manole, 2003 520p.

LACHER JUNIOR., T. E.; ALHO, C. J. R.; PEREIRA, I. G. T. The relation between cloacal temperature and ambient temperature in five species of brazilian turtles. **Revista Brasileira de Biologia**, Rio de Janeiro, [S.l.], v. 46, n. 3, p. 563-566, 1986.

LANUZA, E.; BELEKHOVA, M.; MARTÍNEZ-MARCOS, A.; FONT, C.; MARTÍNEZ-GARCÍA, F. Identification of the reptilian basolateral amygdala: an anatomical investigation of the afferents to the posterior dorsal ventricular ridge of the lizard *Podarcis hispanica*. *European Journal of Neuroscience*, [S.l.], v. 10, n. 11, p. 3517-3534, 1998.

LIEM, K. F.; BEMIS, W. E.; WALKER, J. W. F.; GRANDE, L. **Anatomia Funcional dos Vertebrados: Uma Perspectiva Evolutiva**. Boston: Cengage Learning, 2013. 560p.

LOHMAN, A. H. M.; MENTINK, G. M. Some cortical connections of the Tegu lizard (*Tupinambis teguixin*). **Brain research**, v. 45, n. 2, p. 325-344, 1972.
[https://doi.org/10.1016/0006-8993\(72\)90466-0](https://doi.org/10.1016/0006-8993(72)90466-0)

LUZ, V. L. F.; STRINGHINI, J. H.; BATAUS, Y. S. L.; FERNANDES, E. S. PAULA, W. A.; NOVAIS, M. N.; I. J. Rendimento e composição química de carcaça da tartaruga-da-Amazônia (*Podocnemis expansa*) em sistema comercial. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, v. 32, n. 1, p.1-9, 2003.

MACHADO, A.; HAERTEL, L. M. **Neuroanatomia Funcional**. 3. ed. São Paulo: Atheneu, 2014. 343p.

MALVASIO, A., SOUZA, A. M., MOLINA, F. B., SAMPAIO, F. A. Comportamento e preferência alimentar em *Podocnemis expansa* (Schweigger), *P. unifilis* (Troschel) e *P. sextuberculata* (Cornalia) em cativeiro (Testudines, Pelomedusidae). **Revista Brasileira de Zoologia**, [S.l.], v. 20, n.1, p. 161-168, 2003.

MARTINEZ, C. B. R.; CÓLUS, I. M. S. Biomarcadores em peixes neotropicais para o monitoramento da poluição aquática na bacia do rio Tibagi. In: MEDRI, M. E. et al. (Ed.). A bacia do Rio Tibagi. Londrina: M. E. Medri, p. 551-577, 2002.

MARTINS, M.; MOLINA, F. D. B. **Panorama geral dos répteis ameaçados do Brasil**. Livro vermelho da Fauna Brasileira ameaçada de extinção (ABM Machado, GM Drummond, AP Paglia, ed.). MMA, Brasília, Fundação Biodiversitas, Belo Horizonte, 327-334, 2008.

MONTIEL, J. F.; VASISTHA, N. A.; GARCIA-MORENO, F.; MOLNÁR, Z. From sauropsids to mammals and back: new approaches to comparative cortical development. **Journal of Comparative Neurology**, [S.l.], v. 524, n. 3, p. 630-645, 2016.

MONTEIRO, L. R.; SOARES, M. Allometric analysis of the ontogenetic variation and evolution of the skull in Caiman Spix, 1825 (Crocodylia:Alligatoridae). **Herpetologica**, [S.l.], p. 62-69, 1997.

MOORE, K. L.; PERSAND, T. V. N. **Embriologia Clínica**. 8. ed. Rio de Janeiro: Elsevier, 2008, 376 p.

MYERS, E. M.; JANZEN, F. J.; ADAMS, D. C.; TUCKER, J. K. Quantitative genetics of plastron shape in slider turtles (*Trachemys scripta*). **Evolution; International Journal of Organic Evolution**, Lancaster, v. 60, n. 3, p. 563–572, 2006.
<https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2006.tb01137.x>

NAUMANN, R. K.; ONDRACEK, J. M.; REITER, S.; SHEIN-IDELSON, M.; TOSCHES, M. A.; YAMAWAKI, T. M.; LAURENT, G. The reptilian brain. **Current Biology** [S.l.], v. 25, n. 8, p. 317, 2015.

NORTHCUTT, R. G. Evolution of the telencephalon in nonmammals. **Annual review of neuroscience**, [S.l.], v. 4, n. 1, p. 301-350, 1981.

NORTHCUTT, R. G. Understanding vertebrate brain evolution. **Integrative and comparative biology**, [S.l.], v. 42, n.4, p. 743-756, 2002.

OLIVEIRA, L. M. Importância da Tartaruga-da-Amazônia (*Podocnemis expansa*) (SCHWEIGGER, 1812) (REPTILIA, TESTUDINES, PELOMEDUSIDAE) para a população humana de São Félix do Araguaia-MT. 70f. Monografia, Departamento de Biologia, Curso de Pós-Graduação em ecologia do Cerrado. Universidade do Estado do Mato Grosso, Nova Xavantina. 2003.

ORR, R.T. **Biologia dos vertebrados**. 5. ed. São Paulo: Roca, 1986. 508p.

PACKARD, M. J.; PACKARD, G. C.; BOARDMAN, T. J. Structure of eggshells and water relations of reptilian eggs. **Herpetologica**, Austin, v. 38, n.1, p. 136-155, 1982.

PAVAN, D. Considerações ecológicas sobre a fauna de sapos e lagartos de uma área do Cerrado brasileiro sob o impacto do enchimento do reservatório de Serra da Mesa. 2001. 120f. Dissertação (Mestrado). Universidade de São Paulo, São Paulo, 2001.

PELLEGRINO, K.; RODRIGUES, M. T.; WAITE, A. N.; MORANDO, M.; YASSUDA, Y. Y.; SITES, J. W. Phylogeography and species limits in the *Gymnodactylus darwini* complex (Gekkonidae, Squamata): genetic structure coincides with river systems in the Brazilian Atlantic Forest. **Biological Journal of the Linnean Society**, [S.l.], v. 85, n.1, p. 13-26, 2005.

POUGH, F. H.; HEISER, J. B.; JANIS, C. M. **A vida dos vertebrados**. 4.ed. São Paulo: Atheneu Editora. 2008. 684p.

POUGH, F. H.; ANDREWS, R. M.; CADLE, J. E.; CRUMP, M. L.; SAVITSKY, A. H.; WELLS, K. D. **Herpetology**. 3. ed. New Jersey: Pearson prentice hall. 2003. 736p.

PRITCHARD, P. C. H. **Encyclopedia of turtles**. New Jersey: Neptune, 1979. 875p.

RIBAS, E. R.; FILHO, E. L. A. M, Distribuição e habitat das tartarugas de água-doce (Testudines, Chelidae) do estado do Paraná, Brasil. **Biociências**. Maceió, v.10, n. 2, p. 15-32, 2002.

ROCHA, B. B. S. Diversidade Genética da Tartaruga da Amazônia (*Podocnemis expansa* Schweigger, 1812) na Bacia Hidrográfica Tocantins-Araguaia. Iniciação Científica - PIBIC/ICMBio, Ministério do Meio Ambiente Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade Centro Nacional de Pesquisa e Conservação de Répteis e Anfíbios, Brasília, 2011.

RODRIGUES, M. T. Conservação dos répteis brasileiros: os desafios para um país megadiverso. **Megadiversidade**, [S.l.], v. 1, n. 1, p. 87-94, 2005.

ROMER, A. S.; PARSONS, T. **Anatomia Comparada dos Vertebrados**. São Paulo: Atheneu, 1985. 824p.

SADLER, T.W. LANGMAN. **Embriologia medica**. 13. ed. Rio de janeiro: Guanabra Koogan, 2016. 348p.

SALERA JUNIOR, G. Avaliação da biologia reprodutiva, predação natural e importância social em quelônios com ocorrência na bacia do Araguaia. 2005. 191f. Dissertação (Mestrado em Ciências do Ambiente). Fundação Universidade Federal do Tocantins, Palmas, 2005.

SANTOS, E. **Anfíbios e répteis do Brasil** (vida e costumes). 4. ed. Belo Horizonte: Villa Rica Editora, 1994. 263p.

SENN, D. G. Embryonic development of the central nervous system. In: GANS, C. **Biology of the Reptilia**. vol 9. Academic Press. New York, 1979, p.173-244.

SOCIEDADE BRASILEIRA DE HERPETOLOGIA. Lista brasileira de répteis. 2012. Disponível em:
<<http://sbherpetologia.org.br/wp-content/uploads/2016/10/BernilsLista.pdf>>. Acesso em: 29 mai 2017.

SOUZA, R. A. M. Comparação de diferentes protocolos terapêuticos na cicatrização de carapaça de tigras-d'água (*trachemys* sp.). 2006. 62f. Dissertação (Mestrado em Ciências Veterinárias). Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2006.

SRIVASTAVA, U. C.; MAURYA, R. C.; CHAND, P. Cyto-architecture and neuronal types of the dorsomedial cerebral cortex of the common Indian walllizard, *Hemidactylus flaviviridis*. **Rivista degli archivi italiani di biologia**, v. 147, p. 21-35, 2009.

TESTUT, L.; LатарJET, A. **Tratado de Anatomia Humana**. 9.ed. Barcelona: Salvat, 1945. v.3. 400p.

TORTORA, G. J. NIELSEN, M. T. **Princípios em Anatomia Humana**. 12. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2013. 1092p.

TOSA, Y.; HIRAO, A.; MATSUBARA, I.; KAWAGUCHI, M.; FUKUI, M.; KURATANI, S.; MURAKAMI, Y. Development of the thalamo-dorsal ventricular ridge tract in the Chinese soft-shelled turtle, *Pelodiscus sinensis*. **Development, growth & differentiation**, [S.l.], v. 57, n.1, p. 40-57, 2015.

UETZ, P.; ETZOLD, T. 2017. The EMBL Reptile Database. Disponível em: <<http://www.reptile-database.org/>>. Acesso em: 20 jul. 2017.

ULINSKI, P. S. The cerebral cortex of reptiles. In: JONES, E. G.; PETERS, A. **Comparative Structure and Evolution of Cerebral Cortex**. Springer: US, 1990. p. 139-215.
https://doi.org/10.1007/978-1-4757-9622-3_5

WILLIAMS, P. L.; WARWICK, R.; DYSON, M.; BANNISTER, L. H. **Gray Anatomia**. 37. ed. London: Churchill Livingstone, 1995. 1489p.

■ CAPÍTULO 02 - Comparação da Anatomia Externa do Encéfalo de *Podocnemis expansa*, *Podocnemis unifilis*, *Phrynos geoffroanus*, *Melanosuchus niger*, *Bothrops jararaca* e *Salvator merianae* (Chordata:Reptilia)

L.T. Menezes-Reis^{1*}; L.G. Vieira²; S.V.S. Silva¹; A.L.Q. Santos¹

¹Laboratório de Ensino e Pesquisa em Animais Silvestres (LAPAS/UFU), Universidade Federal de Uberlândia, Minas Gerais, Brasil; ²Departamento de Anatomia Humana, Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia, Brazil.

Resumo

As conexões do encéfalo refletem as demandas de processamento de informação, exigidas pelo habitat e pelo modo de vida em répteis. Objetivou-se descrever a morfologia macroscópica e suas correlações entre encéfalos de répteis. Utilizaram-se dez encéfalos *P. expansa*, *P. unifilis*, *P. geoffroanus*, *M. niger*, *B. jararaca* e *S. merianae*, pertencentes ao acervo do LAPAS/UFU. As estruturas observadas nos encéfalos dos répteis são o bulbo, o cerebelo, a ponte, o mesencéfalo, o telencéfalo e o diencéfalo. O bulbo apresenta emergência dos nervos cranianos V a XII. Em *S. merianae* o cerebelo é laminar e invertido; e *B. jararaca*, o cerebelo é rudimentar. A ponte está localizada na superfície ventral do encéfalo, e se funde com o bulbo caudalmente. O teto óptico mais desenvolvido foi encontrado em *S. merianae* e *M. niger*. Todos possuem órgão pineal. Os hemisférios cerebrais são lisos e em formato cordiforme. Os bulbos olfatórios de *S. merianae*, e *M. niger*, são individualizados, na extremidade dos longos tratos olfatórios; em *P. expansa*, *P. geoffroanus* e *P. unifilis* são rostrais aos hemisférios e os feixes de nervos olfatórios vão até a cavidade nasal; em *B. jararaca* não existem limites externos definidos entre o bulbo e os hemisférios.

Palavras-chave: Répteis, Cérebro, Morfologia.

Introdução

Os primeiros cordados apresentam um encéfalo primitivo, e ao longo da evolução dos craniados, devido ao processo da encefalização, estes possuem um encéfalo maior que os cordados (Kappers, Huber e Crosby, 1936; Liem et al., 2013).

*Correspondência: lorenatannus@ufu.br

Com 05 figuras

Recebido; aceito para publicação

Os répteis são a primeira classe de vertebrados que possuem estruturas para a vida terrestre, como patas, vértebras cervicais que permitem a rotação para facilitar a alimentação e visão, cinturas pélvica e torácica firmes ao esqueleto axial para sustentar os membros, pulmões, circulação pulmonar, ovos com cascas e membranas fetais, tegumento espesso resistente a ressecamento. Os répteis apresentam portes variados e estão presentes em diversos habitats, como terrestre, aquáticos e meio aéreos (Hildebrand e Goslow, 2006; Pough, Janis e Heiser, 2008; Shine, 2005).

Nos répteis, os mecanismos de ingestão, preparação do alimento, temperatura corporal, tamanho e a posição dos olhos, cápsulas ópticas e olfatórias e o desenvolvimento dos órgãos sensoriais, influenciam no formato e acomodação do encéfalo, do crânio e da cabeça (Jerison, 1969, Starck, 1979; Gillooly e McCoy, 2014).

O desenvolvimento do cerebelo está relacionado com a complexidade dos movimentos do corpo, e mesmo com a perda da linha lateral, com o advento da vida terrestre, os répteis precisaram de refinamento da ação muscular para a locomoção terrestre, para manter o equilíbrio e para a coordenação, além de executar habilidades de movimentos motores precisos e complexos (Edinger 1908; Liem et al, 2013). O telencéfalo e diencéfalo refletem as demandas de processamento de informação, exigidas por seu habitat e modo de vida (Kardong, 2010).

Nos vertebrados, houve um crescimento do encéfalo, devido ao aumento no número de neurônios e sinapses nos circuitos neuronais, permitindo que novas funções cerebrais surgissem. Com o estudo do encéfalo, é possível, compreender melhor o comportamento e biologia dos organismos (Northcutt, 1984; 2002).

O objetivo deste trabalho foi descrever a estruturas externas do encéfalo dos répteis *Podocnemis expansa*, *Podocnemis unifilis*, *Phrynos geoffroanus*, *Melanosuchus niger*, *Bothrops jararaca* e *Salvator merianae*, associando as características morfológicas dos encéfalos às funções biológicas e comportamentais de cada espécie.

Material e Métodos

Foram utilizados dez espécimes juvenis, sendo quatro de *P. expansa* (Schweigger, 1812), dois de *P. unifilis* (Troschel, 1848), (Testudinata: Podocnemididae), um de *P. geoffroanus* (Schweigger, 1812) (Testudinata: Chelidae), um de *M. niger* (Spix, 1825) (Crocodylia: Alligatoridae), um de *B. jararaca* (Wied, 1824) (Squamata: Viperidae) e um de *S. merianae* (Duméril & Bibron, 1839) (Squamata:

Teiidae), pertencentes ao acervo didático do Laboratório de Ensino e Pesquisa em Animais Silvestres (LAPAS/UFU), conservados em solução aquosa de formaldeído a 10%. Aprovado pela aprovação da Comissão de Ética na Utilização Animal da Universidade Federal de Uberlândia.

Para a descrição anatômica externa comparativa, a dissecação foi realizada segundo as técnicas usuais de anatomia macroscópica. Após a individualização do encéfalo, preservando todas as estruturas, foram analisados em microscópio estereoscópico (Physis HG91269) e a captura de imagens feita pela câmera fotográfica digital (Nikon Coolpix AW120).

A nomenclatura adotada na descrição anatômica está de acordo com a Nomina Anatômica Veterinária (International Committee on Veterinary Gross Anatomical Nomenclature, 2012). Para a identificação e descrição das estruturas encefálicas foram utilizadas as terminologias propostas por Kappers, Huber e Crosby (1936) e Gans, Northcutt e Ulinski (1979).

Resultados e Discussão

O sistema nervoso central dos répteis é caracterizado por um encéfalo lisencéfalo, com ausência de giros ou sulcos na superfície.

O encéfalo rostral, compreendeu os hemisférios cerebrais (He) e bulbos olfatórios (Bo), que no adulto formam o telencéfalo e o diencéfalo (Di); o encéfalo médio que continua como mesencéfalo (Mes) na forma adulta; e o encéfalo caudal, cujo terço rostral diferencia-se em ponte (Po) e em cerebelo (Ce), e o terço caudal, em bulbo (Bu). O tronco encefálico é formado pelo mesencéfalo, tegmento e bulbo (Figuras 1-6).

Para Kardong (2010) em répteis, o encéfalo aumenta de tamanho cinco a 20 vezes, em comparação aos anamniotas de tamanho corporal semelhante. Esse aumento filogenético ocorre, pois, o encéfalo precisa processar informações sensoriais do tálamo, e aumenta as conexões neuronais, e este aumento do tamanho do encéfalo foi observado nos espécimes estudados.

Para Northcutt (2002) e Robinson et al. (2015) a anatomia externa do encéfalo dos vertebrados, exceto as lampréias, apresentam três divisões principais (encéfalo rostral, médio e caudal), como o encontrado em répteis.

De acordo com Hopson (1979), Carabajal e Currie (2014) e Carabajal et al. (2013) não existiam moldes da cavidade craniana dos primeiros répteis Cotelossauros.

Para Witmer et al. (2003), os moldes dos Pterossauros, mostram que os encéfalos de répteis voadores são semelhantes ao das aves.

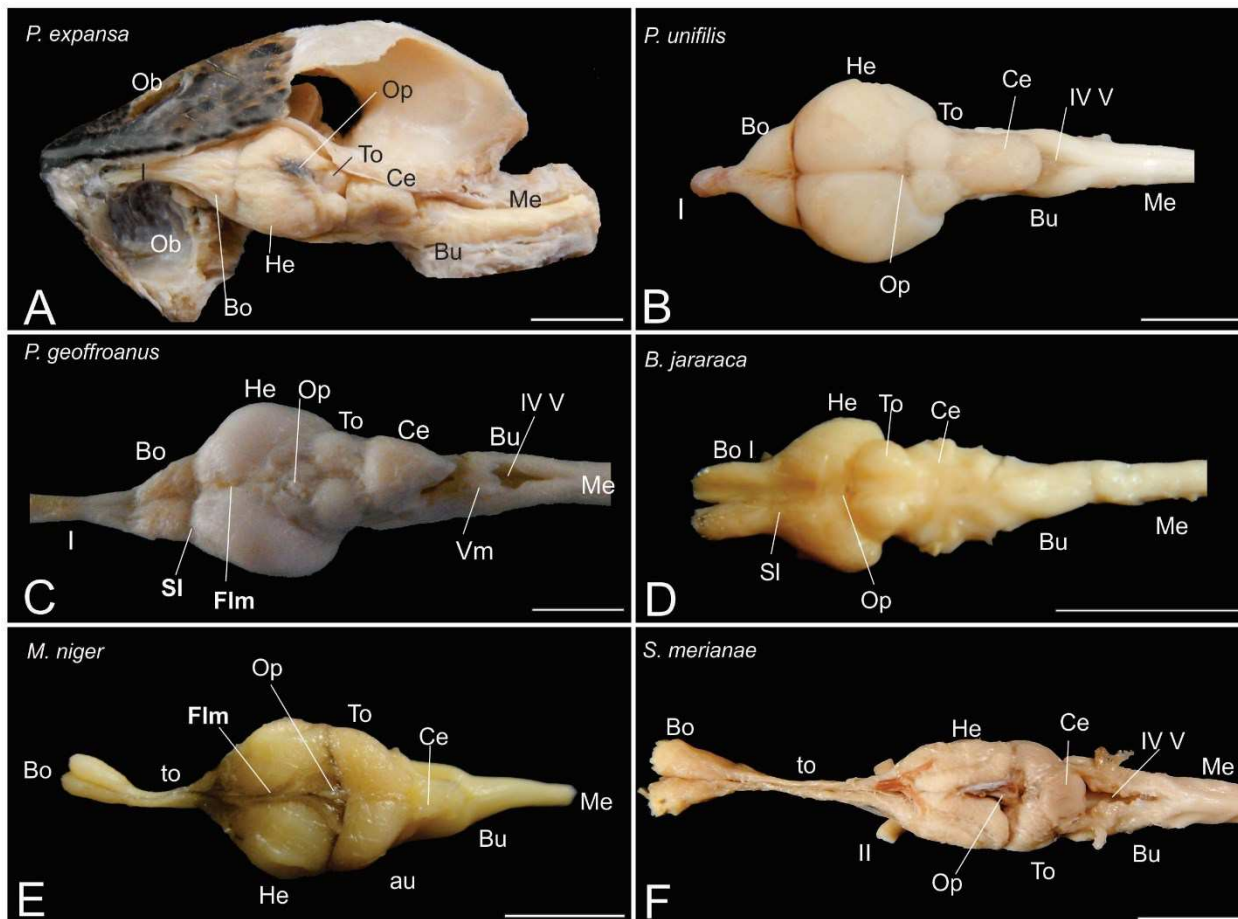


Figura 1 Fotografia da vista dorsal dos encéfalos de (A) crânio com encéfalo de *P. expansa*, (B) *P. unifilis*, (C) *P. geoffroanus*, (D) *B. jararaca*, (E) *M. niger* e (F) *S. merianae*. Abreviações: I, nervos olfatórios; II, nervos ópticos; IV V, quarto ventrículo; au, aurícula; Bo, bulbo olfatório; Bu, bulbo; Ce, cerebello; Flm, fissura longitudinal mediana; He, hemisférios cerebrais; Me, medula espinhal; Op, órgão pineal; Ob, órbita; Sl, sulco lobar; to, trato olfatório; To, teto óptico; Vm, véu medular. Escala: 1 cm.

Os cágados em sua maioria são onívoros oportunistas aquáticos, rondando o leito do rio, investigando a vegetação e as frutas caídas, além de capturar pequenos invertebrados, iniciando pelo forrageio, depois pela localização visual do alimento, aproximação, reconhecimento olfatório, apreensão, dilaceração e ingestão do alimento por sucção dentro ou fora da água (Molina 1990; Souza, 2004; Martins, Souza e Costa, 2010), e a presença notável dos bulbos olfatórios e do teto óptico nas espécies estudadas, reforça a adaptação do sistema nervoso central a estas atividades.

O encéfalo está localizado na linha sagital mediana, é estreito, alongado rostrocaudalmente e protegido pelo esqueleto craniano (Figuras 1-6). Nos Testudines,

o encéfalo está posicionado em uma cavidade craniana tubular, composta pelos ossos parietal, frontal; basisfenóide, basioccipital, pterigóide; quadrado, proótico; supraoccipital, exoccipital e opistótico (Bona, Alcalde, 2009; Vieira, Santos, Lima, 2010)

Nas serpentes, a cavidade craniana que envolve o encéfalo, é composta pelos ossos frontal, parietal; basioccipital, parabasisfenóide; supraoccipital, proótico; exoccipital e opistótico (Zanella, De Lema, 1999).

Nos crocodilianos, a cavidade craniana é composta pelos ossos frontal, parietal, esquamosal; basioccipital, pterigoide, basisfenóide; quadrado, esquamosal; supraoccipital e exoccipital (Vieira, Santos, Sebben, 2015; Lima et al., 2011, Viera et al., 2016ab).

Nos lagartos, a cavidade craniana que envolve o encéfalo é composta pelos ossos frontal, parietal; parabasisfenóide, basisfenóide, pterigóide; parietal, proótico; supraoccipital, parietal, basioccipital e otoccipital (Liem et al., 2013; Lima et al., 2014).

Encéfalo caudal

O bulbo (BU) é uma região de transição entre o encéfalo e a medula espinhal, e contém os núcleos e emergências dos nervos cranianos V a XII, trigêmeo (V), abducente (VI), facial (VII), vestibulo coclear (VIII), glossofaríngeo (IX), vago (X), acessório (XI), hipoglosso (XII). Devido à expansão do canal central da medula espinhal, se forma a fossa rombóide (Figuras 1, 5), exposto, na face dorsal do bulbo, e na luz do ventrículo observa-se o plexo corióide do quarto ventrículo (Figuras 1A, 3BF), advindo da tela corióide. Na face dorsal do bulbo, observa-se o sulco mediano dorsal (Figura 1C) e na face ventral, a fissura mediana ventral (Figura 2B).

As paredes do quarto ventrículo são constituídas pela tela corióide, estrutura formada pela união do epitélio endimário, que reveste internamente o ventrículo. A tela corióide se invagina na cavidade ventricular e junto com os vasos sanguíneos forma o plexo corióide do quarto ventrículo, localizado na luz do ventrículo, e coberto parcial ou totalmente pelo cerebelo.

Nos répteis, o plexo corióide do quarto ventrículo está localizado externamente no encéfalo, contrário ao encontrado nos mamíferos e *B. jararaca*, em que todos os plexos corióides se encontram internamente (Hildebrand; Goslow, 2006; Machado e Haertel, 2014).

O bulbo controla as funções vitais do organismo dos répteis, como os reflexos viscerais, respiração e batimentos cardíacos (Kardong, 2010; Liem et al., 2013), e todos os espécimes apresentaram um notável bulbo no presente estudo.

Nas espécies *P. expansa*, *P. unifilis*, *P. geoffroanus*, *S. merianae*, *M. niger* e *B. jararaca*, o bulbo está localizado ventrocaudalmente ao cerebelo, e se funde ventralmente com a ponte, e diferente do encontrado nas outras espécies, em *B. jararaca*, o quarto ventrículo não está aparente na face dorsal do bulbo. Em todos foram observados os nervos cranianos no bulbo, com exceção da serpente, que não apresentou o nervo acessório (XI), conforme Kardong (2010).

No metencéfalo (encéfalo caudal), observa-se o cerebelo (Figuras 1-5) e a ponte (Figuras 2-4).

Em todas as espécies foram observadas a ponte. Este está localizado na superfície ventral do encéfalo, com bordas arredondadas, marcadas pela curvatura óssea. Discordando com o que dizem Liem et al. (2013) que os répteis não apresentam ponte. Sabendo da importância das conexões da ponte entre áreas do encéfalo, a ponte foi observada em estudos feitos em répteis por Senn (1979), corroborando com o observado em todas as espécies nesta pesquisa.

A ponte possui a emergência dos nervos cranianos oculomotor (III) e nervo abducente (VI) (Figura 4).

O cerebelo está localizado rostralmente ao quarto ventrículo, caudal ao teto óptico, e apresenta um par de aurículas cerebelares (Figura 1E); e medialmente as mesmas existe o corpo cerebelar. O cerebelo é liso, proeminente, evidencia o término do quarto ventrículo, e internamente, possui um distinto ventrículo cerebelar.

O cerebelo, e principalmente o corpo cerebelar, contribui para a coordenação de funções motoras, manutenção do equilíbrio e orientação corporal, a partir do monitoramento das contrações musculares (Butler, Hodos, 2005). Como ocorre em *P. expansa*, *P. unifilis*, *P. geoffroanus* e *M. niger*, o qual o cerebelo é desenvolvido, possui formato triangular, semelhante ao formato de uma pera invertida com a base posicionada rostralmente, presença de aurículas sutis. Em *P. geoffroanus* presença de véu medular (Figuras 1C, 3C), localizado caudalmente ao cerebelo e dorsal ao plexo coriódio do quarto ventrículo. Diferente do que é observado em mamíferos, em que o véu medular se estende entre os dois pedúnculos cerebelares superiores (Machado, Haertel, 2014). Em *M. niger*, presença de fissuras cerebelares rostral e caudal (Figura 3E, 5F), sendo ausentes nas outras espécies.

Em *B. jararaca*, o cerebelo é pequeno, plano e rudimentar (Figuras 123E4F, 5E), sem limites macroscópicos definidos, as aurículas são dificilmente discerníveis, pelo fato de não possuírem membros para locomoção (Hartmann, Hartmann e Giasson 2003).

Em *S. merianae*, o cerebelo é delgado, possui formato de lâmina fina e arredondada, com presença de aurículas (Figuras 1234G, 5G). Contrário do observado nos outros grupos, como os testudines e os crocodilianos, que apresentam corpo cerebelar proeminente. O cerebelo de *S. merianae*, está localizado dorsorostralmente ao quarto ventrículo, e cobre parcialmente a face caudal do teto óptico.

O cerebelo dos amniotas, incluindo os répteis, não recebem mais sinais de entrada dos sistemas da linha lateral e eletorreceptores, com exceção do ornitorrinco; mas tem tamanho maior em relação ao cerebelo dos anfíbios e peixes. Pois apresentam complexidade de movimentos, necessários para os diversos tipos de vida (Romer, Parsons, 1985).

A razão da inversão celular do cerebelo observada em *S. merianae*, não é conhecida, porém Kappers, Huber e Crosby (1936) sugerem que é devido ao aumento da camada granular de células.

O desenvolvimento do cerebelo está relacionado com a manutenção do equilíbrio, e coordenação para realizar movimentos motores precisos e complexos, sendo maior nos répteis aquáticos, como nos testudines e nos crocodilianos; e rudimentar nas serpentes (Edinger 1908; Hildebrand; Goslow, 2006), ao contrário do que Romer e Parsons (1985) afirmaram, que o cerebelo dos répteis é reduzido devido à limitada capacidade locomotora. Todas as espécies apresentaram cerebelo, o qual corrobora com os achados dos autores.

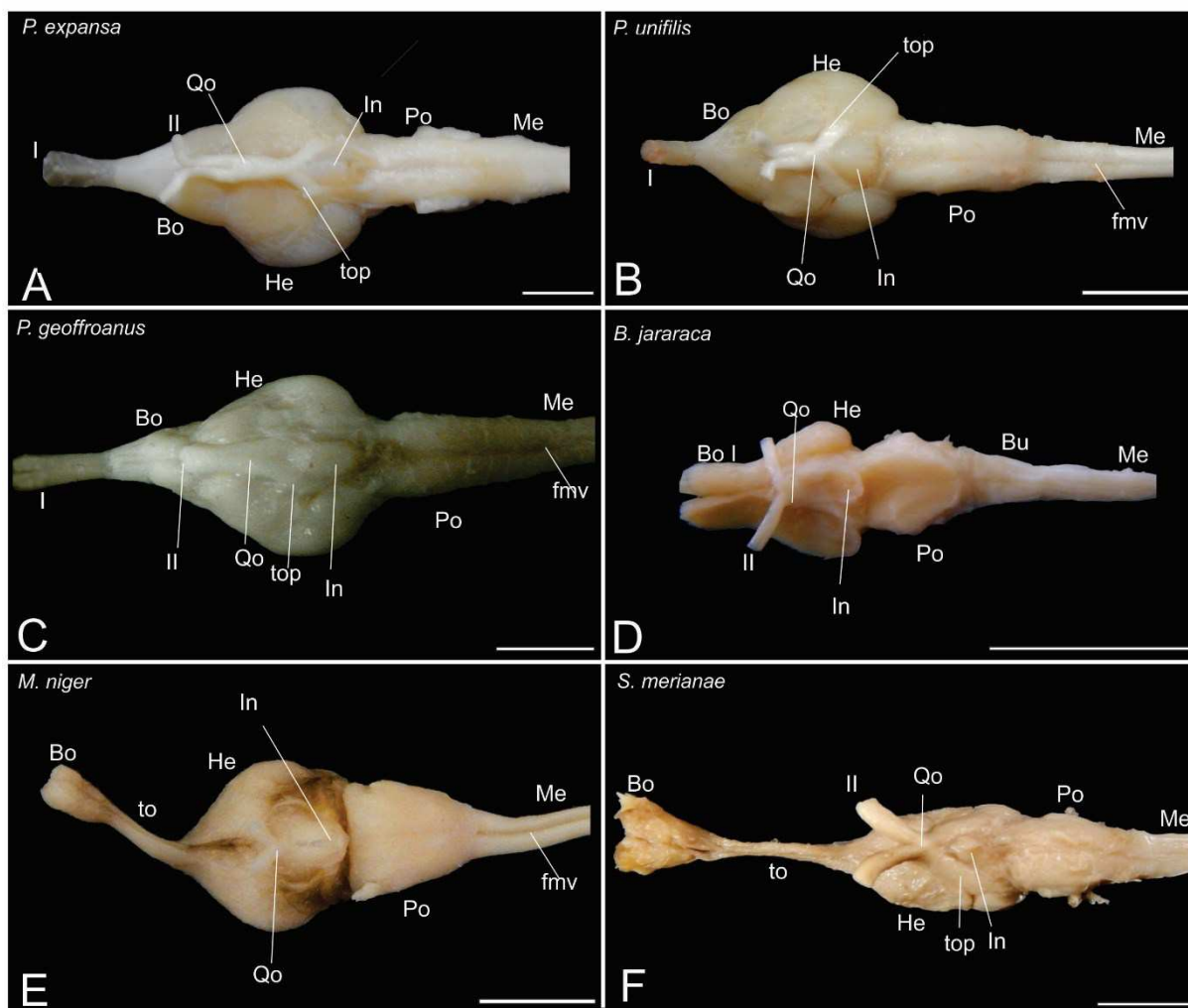


Figura 2 Fotografia da vista ventral dos encéfalos de (A) *P. expansa*, (B) *P. unifilis*, (C) *P. geoffroanus*, (D) *B. jararaca* (E) *M. niger*, e (F) *S. merianae*. Abreviações: I, nervos olfatórios; II, nervos ópticos; Bo, bulbo olfatório; Bu, bulbo; fmv, fissura mediana ventral; He, hemisférios cerebrais; In, infundíbulo; Me, medula espinhal; Mes, mesencéfalo; Po, ponte; Qo, quiasma óptico; to, trato olfatório; top, trato óptico. Escala: 1cm.

Conforme Northcutt (2002), o cerebelo dos répteis é maior nos répteis nadadores, como os Testudines, *P. expansa*, *P. unifilis*, *P. geoffroanus* e o Crocodiliano *M. niger*. E os extintos répteis voadores, Pterossauros, possuíam o corpo cerebelar desenvolvido, sugerindo uma integração sensorial neuronal, para aumento dos mecanismos de equilíbrio e reflexo durante o voo (Witmer et al., 2003).

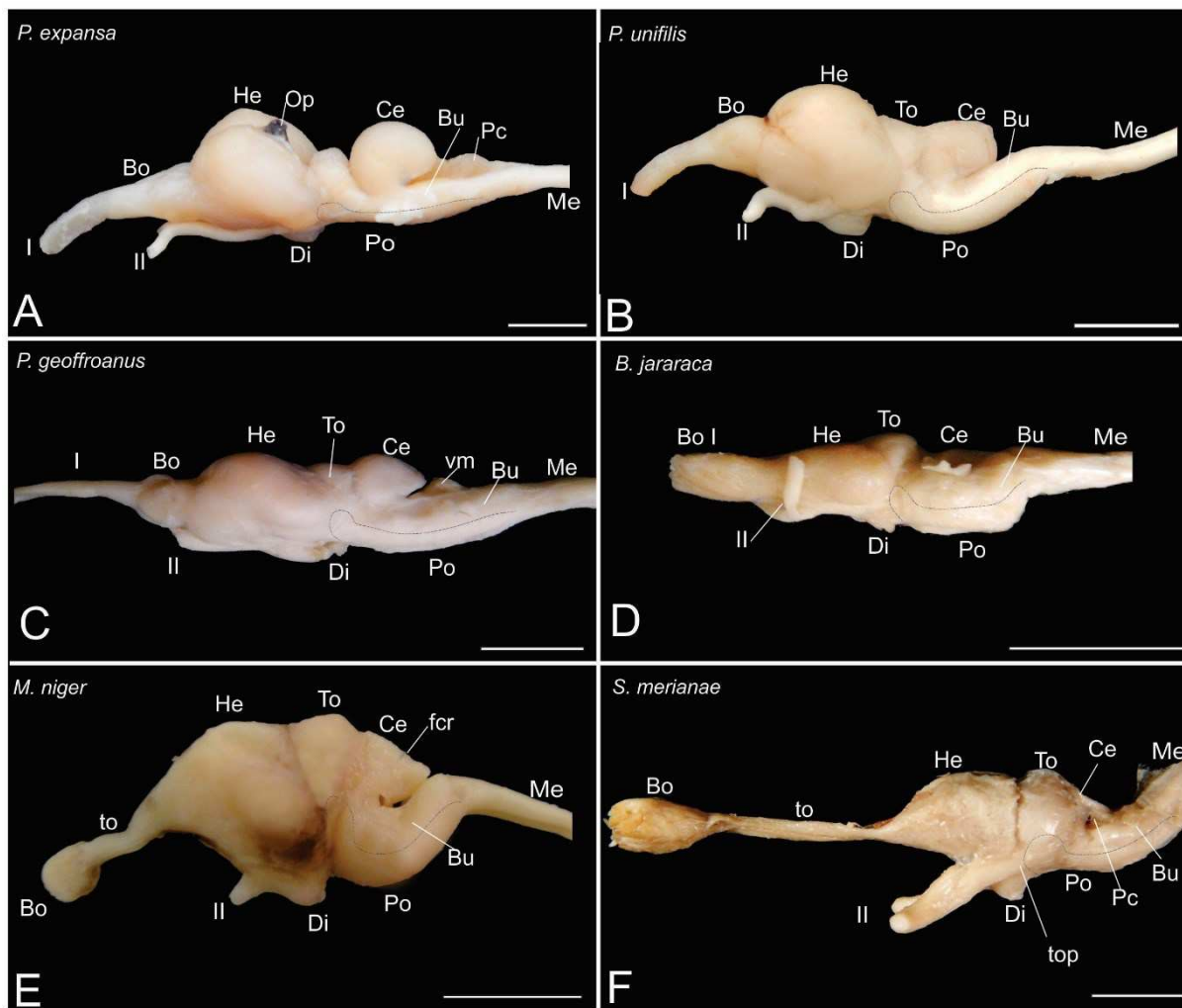


Figura 3 Fotografia da vista lateral dos encéfalos de (A) *P. expansa*, (B) *P. unifilis*, (C) *P. geoffroanus*, (D) *B. jararaca*, (E) *M. niger*, e (F) *S. merianae*. Abreviações: I, nervos olfatórios; II, nervos ópticos; Bo, bulbo olfatório; Bu, bulbo; Ce, cerebelo; Di, diencefalo; fcr, fissura cerebebral rostral; He, hemisférios cerebrais; In, infundíbulo; Me, medula espinhal; Mes, mesencefalo; Op, órgão pineal; Po, ponte; Pc, plexo corióide; to, trato olfatório; To, teto óptico; vm, véu medular. Escala: 1 cm.

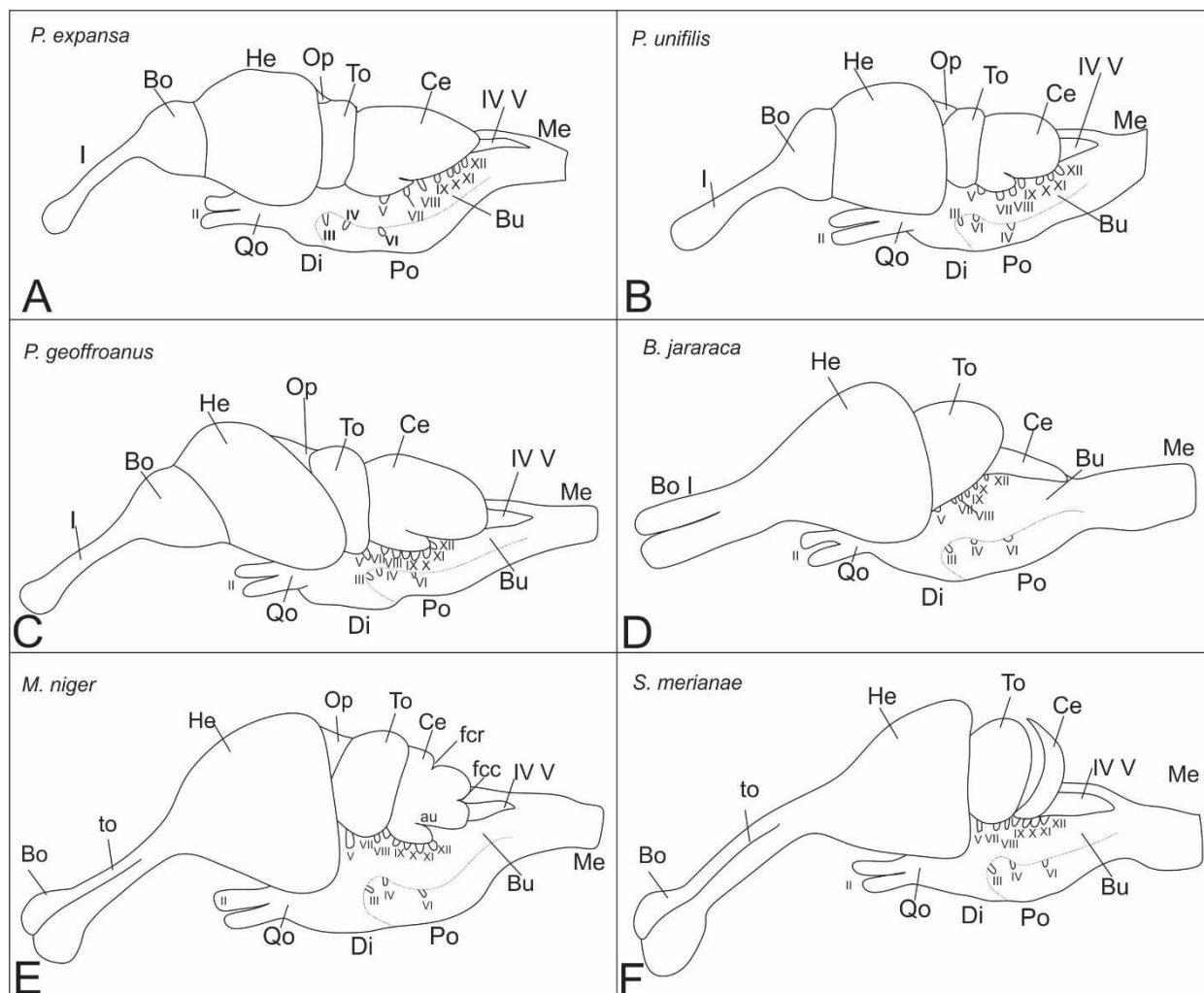


Figura 4 Desenhos esquemáticos dos encéfalos (vista lateral esquerda) de (A) *P. expansa*, (B) *P. unifilis*, (C) *P. geoffroanus*, (D) *B. jararaca*, (E) *M. niger* e (F) *S. merianae*. Abreviações: IV V, quarto ventrículo; au, aurícula; Bo, bulbo olfatório; Bu, bulbo; Ce, cerebelo; Di, diencéfalo; Ep, epitálamo; fcc, fissura cerebelar caudal; fcr, fissura cerebelar rostral; Hi, hipotálamo; Hip, hipófise; He, hemisférios cerebrais; In, infundíbulo; Me, medula espinhal; nervos cranianos olfatórios (I); ópticos (II), oculomotor (III), troclear (IV), trigêmeo (V), abducente (VI), facial (VII), estatoacústico (VIII), glossofaríngeo (IX), vago (X), acessório (XI). hipoglosso (XII); Op, órgão pineal; Po, Ponte; Qo, quiasma óptico; To, teto óptico; top, trato óptico.

Encéfalo médio

O encéfalo médio (Figuras 1-5), se localiza rostralmente ao cerebelo, e entre ambos existem o aqueduto cerebral. A cobertura dorsal do mesencéfalo é o teto óptico, que consiste em um par bilateral de eminências esféricas notáveis, os lobos ópticos. Internamente, os lobos possuem um ventrículo óptico, como nos anamniotas (Hildebrand; Goslow, 2006). Na superfície dorsal externa do mesencéfalo, observou-se os lobos ópticos. O mesencéfalo possui a emergência do nervo troclear (IV) (Figura 4). Nas espécies *S. merianae* e *M. niger*, os lobos ópticos são grandes e esféricos, se

projetam dorsalmente entre a superfície do telencéfalo e do cerebelo, possuem cerca de metade do tamanho do telencéfalo nestas espécies. Em *P. geoffroanus* e *B. jararaca* os lobos são esféricos e possuem tamanho médio, quando comparados com os outros espécimes, se projeta dorsalmente entre a superfície do telencéfalo e do cerebelo. Em *P. expansa*, *P. unifilis*, os lobos ópticos são pequenos e esféricos, se projetam ventralmente e são parcialmente cobertos pelos hemisférios cerebrais.

Para Kappers, Huber e Crosby (1936) as serpentes dos gêneros Eunectes, Boa e Python o mesencéfalo apresentam quatro protuberâncias externas, porém no *B. jararaca* foi observado apenas os lobos ópticos pares na superfície dorsal do encéfalo. Estudos realizados por Drummond (1985) com as espécies não peçonhentas do gênero *Thamnophis*, mostraram que utilizando a visão, as serpentes identificaram e capturaram as presas dentro da água, comprovando que a visão também é importante para o comportamento alimentar destes animais.

O principal sentido dos répteis é a visão (Castro e Galetti, 2004), e nos lagartos do gênero *Chamaeleo*, o teto óptico é bem desenvolvido e os bulbos olfatórios pequenos (Starck, 1979), como o encontrado em *P. unifilis* e ao contrário do teto óptico no *S. merianae*, que são bem notáveis.

O centro de recebimento multissensorial de percepção da visão e audição nos répteis é o teto óptico (Kardong, 2010) e para comprovar este fato, estudos feitos com o lagarto *Tarentola chazaliae*, mostraram que este consegue distinguir a cor azul, a partir de um padrão de cinza em pouca luz (Roth e Kelber, 2004), mostrando que o teto óptico é essencial e contribui para o comportamento do animal, e que esta espécie é capaz utilizar os cones em pouca luz.

Encéfalo rostral

É formado pelo diencéfalo, pelo telencéfalo e os bulbos olfatórios (Figuras 1-5). O diencéfalo, localizado dorsal e ventralmente ao terceiro ventrículo, possui regiões localizadas na superfície dorsal, na superfície ventral do encéfalo e nas regiões internas, que estão totalmente cobertas pelos hemisférios cerebrais. É composto pelas regiões: epitálamo, hipotálamo e tálamo.

A região dorsal do diencéfalo, o teto, forma o epitálamo. Está localizado na superfície dorsal do encéfalo, na região caudal dos hemisférios cerebrais, na linha

sagital mediana. Composto por um complexo pineal, formado pelo órgão pineal ou epífise (Figuras 1A, 3-5).

Nos Testunides, desenvolve-se apenas um órgão pineal rudimentar em forma oval, oco e com nenhuma comunicação com o terceiro ventrículo. Já nas serpentes, é um órgão parênquimal sólido e muito vascularizado, semelhante às aves e mamíferos (Hoffman, 1970, Quay, 1979). Neste trabalho, em todos os espécimes foi observada a presença do órgão pineal, localizados na superfície dorsal do encéfalo. Apresentaram formatos ovais em *P. expansa*, *P. unifilis*, *B. jararaca* e *P. geoffroanus*; e triangulares, com o ápice na direção rostral, em *M. niger* e *S. merianae*, bem aderidas à meninge duramáter, localizados fixas dentro da concavidade do crânio, na região caudal dos hemisférios cerebrais, na linha sagital mediana.

O epitálamo é maior nos peixes primitivos do que nos répteis. O complexo pineal é importante para os répteis e peixes, pois regula e mantêm os ciclos diurnos e noturnos, os ciclos anuais de crescimento, atividades, reprodução, comportamento alimentar e termorregulação (Hoffman, 1970; Kierman, 2003). Bisazza, Rogers e Vallortigana (1998) sugerem que o órgão pineal, não existe nos crocodilianos. A região ventral do diencéfalo, o assoalho, forma o hipotálamo (Figuras 1-5).

De acordo com Liem et al. (2013), nos vertebrados não mamíferos, como os répteis, a maior parte das fibras do nervo óptico (II) se cruza no quiasma óptico, localizado no ponto de ligação dos nervos ópticos ao cérebro. Diferente dos mamíferos, em que apenas metade das fibras se cruzam, e as demais permanecem ipsilaterais. Essa mudança, pode estar relacionada com a sobreposição de campos visuais e com o desenvolvimento da visão estereoscópica.

Os nervos ópticos (II) vem dos olhos, se cruzam e formam o quiasma óptico (Qo) (Figura 2,4) que segue para o diencéfalo, contornando a região de fixação do infundíbulo, como tratos ópticos (top). Em *P. expansa* e em *P. geoffroanus*, o quiasma óptico é mais longo que nos outros espécimes. Os nervos, se unem até o sulco lobar (Figura 1) na superfície ventral, e depois se dividem em direção dos olhos direito e esquerdo. Observou-se a região de fixação do infundíbulo, localizado caudalmente ao quiasma óptico.

Em estudo de recuperação visual, após esmagamento do nervo óptico de lagartos *Ctenophorus ornatos*, concluiu-se que mesmo com a regeneração dos axônios das vias de transmissão, não houve recuperação dos axônios no teto óptico, impedindo que os lagartos recuperassem a visão (Armstrong, 1950, Beazley et al.,

1997); e em outro semelhante estudo com a serpente *Vipera aspis*, também não houve regeneração visual (Armstrong, 1951, Rio et al., 1989). Estes estudos comprovam a importância de todas as regiões do sistema óptico para os répteis.

O tálamo, dividido em tálamo dorsal e ventral, está totalmente coberto pelos hemisférios cerebrais, e pela anatomia externa não foi possível identificá-los e nem os comparar.

O telencéfalo é a parte mais rostral do encéfalo, possui superfície lisa, formado por hemisférios cerebrais e bulbos olfatórios (Figuras 1-5), ambos com espaços internos, os ventrículos laterais e olfatório (Di Dio, 2002; Hildebrand, Goslow, 2006). Separando os hemisférios cerebrais e os bulbos olfatórios existe o sulco lobar (Figura 1).

Nas espécies *S. merianae*, *M. niger*, *P. geoffroanus*, *P. expansa* e *P. unifilis*, os hemisférios cerebrais, externamente, são robustos, cordiformes, separados parcialmente pela fissura longitudinal mediana (Figura 1). Na região interna, presença de ventrículo lateral. Com exceção de *B. jararaca*, que cada hemisfério apresenta formato de uma pequena gota, separados parcialmente por uma profunda fissura longitudinal mediana.

Em todos os espécimes, os hemisférios cerebrais expandidos cresceram caudalmente e cobriram parcialmente as superfícies dorsal e lateral do diencefalo, deixando visíveis, somente partes do epitálamo e hipotálamo (Aboitiz et al. 2002).

O formato cordiforme dos hemisférios cerebrais dos répteis pode ser devido à grande expansão da parede lateral do pálio, a crista ventricular dorsal, que se projeta no ventrículo lateral (Butler e Hodos, 2005).

Os répteis apresentam um telencéfalo semelhante ao dos anfíbios, porém, nos répteis existe um alto desenvolvimento do complexo estriado (Nieuwenhuys, 1977; Butler e Hodos, 2005). A reorganização e expansão do telencéfalo e diencefalo estão relacionadas com as mudanças na locomoção e postura terrestres (Wyneken, 2001).

Os bulbos olfatórios (Figuras 1-5) possuem tamanhos variados, estão presentes na extremidade rostral de cada hemisfério cerebral, podem ou não ter limites externos definidos, podem ser separados parcialmente pela fissura longitudinal mediana, estão situados na extremidade dos tratos olfatórios ou na base dos hemisférios. Os bulbos olfatórios são intumescências terminais, onde chegam as fibras dos nervos olfatórios. Os nervos olfatórios desembocam na cavidade nasal

(Aboitiz, 1999). O ventrículo olfatório está presente e é a continuidade do ventrículo lateral dos hemisférios cerebrais.

Nas espécies *S. merianae*, e *M. niger*, os bulbos olfatórios são as estruturas mais rostrais do encéfalo, individualizados, largos e estão localizados imediatamente rostrais aos olhos, na extremidade de estreitos e longos tratos olfatórios, que passam por todo comprimento do espaço interorbital.

Em *P. expansa*, *P. geoffroanus* e *P. unifilis*, os bulbos olfatórios são localizados na base de cada hemisfério cerebral, independentemente da largura do espaço interorbital. As faces rostrais dos bulbos estão em contato com a borda caudal da órbita, são separados dos hemisférios e delimitados pelo sulco lobar, separados parcialmente entre si pela fissura longitudinal mediana. Os feixes de nervos olfatórios, apresenta inúmeros filamentos, e ocorre um estreitamento de diâmetro do bulbo, percorrendo o espaço interorbital entre as órbitas até desembocarem na cavidade nasal.

Em *B. jararaca*, não tem limites evidentes entre os bulbos olfatórios e os hemisférios cerebrais. Presença de uma fissura longitudinal mediana profunda entre os bulbos, e presença de um estreitamento de diâmetro dos feixes de nervos olfatórios, que desembocam na cavidade nasal.

Os bulbos olfatórios são aglomerados de corpos de neurônios, localizados rostralmente ao telencéfalo, onde os feixes de nervos olfatórios desembocam na cavidade nasal; trato é um grupo de axônios com funções semelhantes que se deslocam juntos no sistema nervoso central (Liem et al., 2013). Os axônios das células receptoras condutivas do epitélio nasal entram nos bulbos olfatórios, os axônios de neurônios entram nos tratos olfatórios e conduzem impulsos para fora dos bulbos (Hildebrand e Goslow, 2006). Trato olfatório está localizado na face caudal do bulbo olfatório e segue até os hemisférios cerebrais (Crosby, Humphrey e Lauer, 1962; Williams et al., 1995). O encontrado em *M. niger* e *S. merianae* corroboram com as definições de bulbo e tratos olfatórios acima citados. Já *P. expansa*, *P. unifilis*, *P. geoffroanus*, corroboram somente com Starck (1979) que diz que os Testudines possuem bulbos olfatórios localizados na base de cada hemisfério cerebral, e inúmeros nervos olfatórios desembocarem na cavidade nasal.

Para Liem et al. (2013) o nervo olfatório (I) é curto na maioria dos vertebrados, pois o saco nasal e o bulbo olfatório estão localizados próximos um do outro, os achados do presente estudo reforçam esta hipótese.

Conforme Starck (1979), os bulbos olfatórios possuem uma pequena influência no formato do encéfalo, porque está localizado na região mais rostral da cabeça e não tem relação topográfica com o encéfalo. Os tratos e nervos olfatórios ocupam a borda dorsal do espaço interorbital e a posição e o formato reflete o tamanho dos olhos. A morfologia destas estruturas, depende da importância do sistema olfatório para espécie. Quando a largura interorbital é grande, os bulbos e nervos olfatórios se espalham rostralmente, como ocorre em *B. jararaca*, *P. expansa*, *P. geoffroanus* e *P. unifilis*.

Muitos animais possuem visão panorâmica, e isso significa que podem enxergar em todas as direções, sem mover os olhos. Esses animais apresentam os olhos localizados laterais na cabeça, como as aves; ou no topo da cabeça, como os anfíbios e os répteis (Orr, 1986). Em todas as espécies, os olhos estão localizados no topo da cabeça, medialmente na linha sagital. Com exceção de *B. jararaca*, que possui olhos pequenos e laterais a linha sagital, corroborando com os achados do autor.

Para Starck (1979) e Butler e Hodos (2005), o tamanho dos olhos pode influenciar a posição do encéfalo horizontalmente e os olhos não se expandem rostralmente, devido às funções alimentares.

O comprimento da região interorbital e o formato da órbita (Figuras 1A, 4) refletem o tamanho do olho. Em *S. merianae* e *M. niger*, os olhos estão localizados lateralmente aos tratos olfatórios; em *P. expansa*, *P. unifilis* e *P. geoffroanus* estão localizados lateralmente na região do bulbo e nervos olfatórios.

Os Testudines, *P. expansa*, *P. unifilis*, *P. geoffroanus* apresentam os bulbos olfatórios na base dos hemisférios cerebrais, e o contrário do encontrado em *M. niger* e *S. merianae*. Os lagartos do gênero *Anolis*, possuem anatomia semelhante aos Testudines (Kappers, Huber e Crosby, 1936; Bass, Prizt e Northcutt, 1973; Prizt, 2015).

O tamanho dos bulbos olfatórios e dos tratos olfatórios em relação ao restante do encéfalo, varia de acordo com a importância e intensidade do sentido do olfato na vida do animal (Hildebrand e Goslow, 2006). *M. niger* é um dos maiores predadores da Amazônia, e apresenta bulbos olfatórios desenvolvidos (Marioni et al. 2008) e os extintos répteis voadores Pterossauros, apresentavam bulbos olfatórios reduzidos (Witmer et al., 2003).

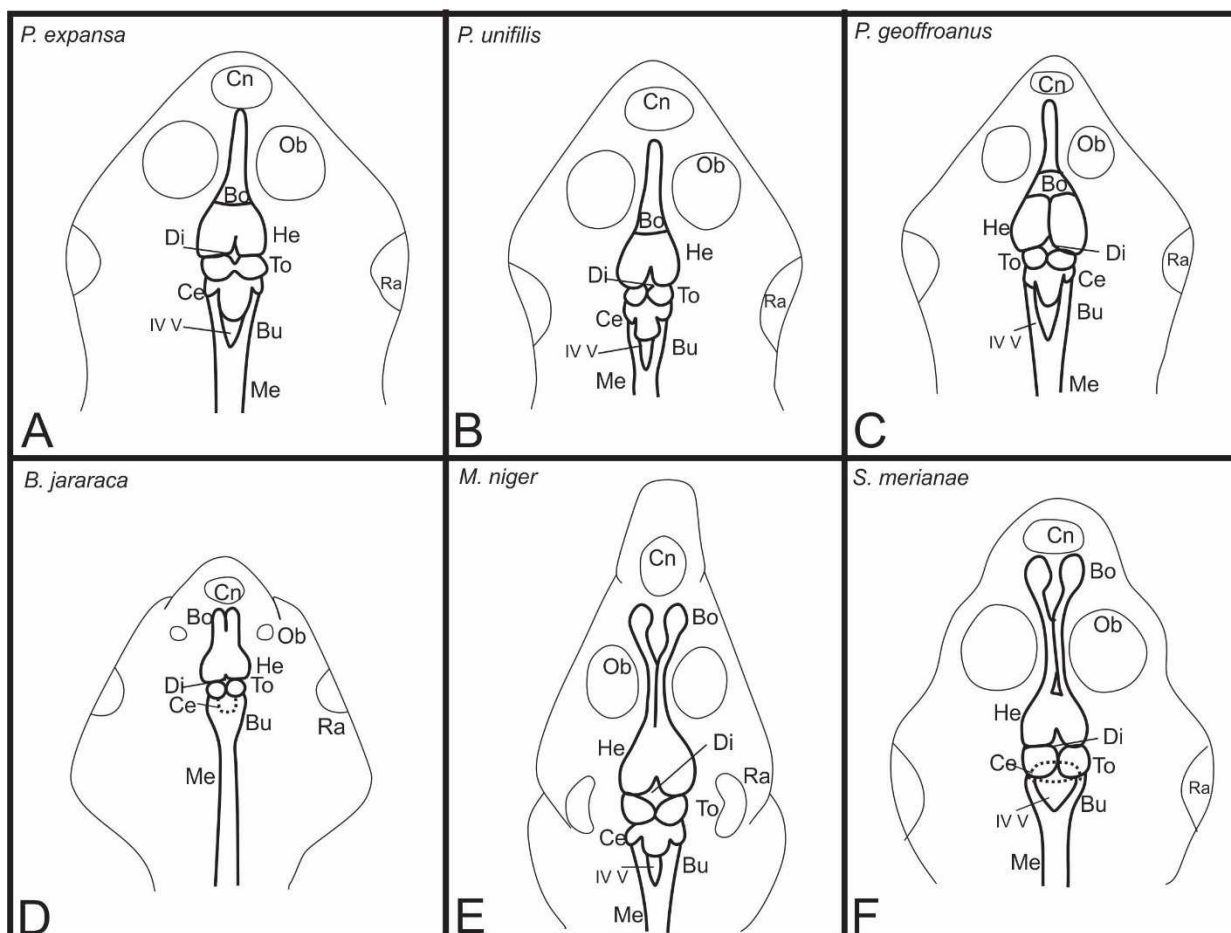


Figura 5 Desenhos esquemáticos dos encéfalos e dos formatos das cabeças e cavidades (vista dorsal) de (A) *P. expansa*, (B) *P. unifilis*, (C) *P. geoffroanus*, (D) *B. jararaca*, (E) *M. niger* e (F) *S. merianae*. Abreviações: IV V, quarto ventrículo; Bo, bulbo olfatório; Bu, bulbo; Ce, cerebelo; Cn, cavidade nasal; Di, diencéfalo; He, hemisférios cerebrais; To, teto óptico; Me, medula espinhal; Ob, órbita; Ra, região auditória.

Conclusões

Os encéfalos de *P. expansa*, *P. unifilis*, *P. geoffroanus*, *M. niger*, *B. jararaca* e *S. merianae* são compostos por bulbo, ponte, cerebelo, mesencéfalo, diencéfalo e telencéfalo. Em *B. jararaca* presença de quarto ventrículo e plexo coriódio internos ou encéfalo, cerebelo rudimentar, e ausência do nervo acessório (XI). As variações quanto ao desenvolvimento destas estruturas nas espécies estudadas, estão associados aos hábitos comportamentais.

Referências

- Aboitiz, F., J. Montiel, D. Morales and M. Concha, 2002: Evolutionary divergence of the reptilian and the mammalian brains: considerations on connectivity and development. *Brain Research Reviews*. 39, 141–153.
[https://doi.org/10.1016/S0165-0173\(02\)00180-7](https://doi.org/10.1016/S0165-0173(02)00180-7)
- Aboitiz, F., 1999: Comparative development of the mammalian isocortex and the reptilian dorsal ventricular ridge. Evolutionary considerations. *Cerebral cortex*. 9,8, 783-91.
<https://doi.org/10.1093/cercor/9.8.783>
- Armstrong, J. A. 1950: An experimental study of the visual pathways in a reptile (*Lacerta vivipara*). *Journal of Anatomy*. 84,2, 146–167.
- Armstrong, J. A., 1951: An experimental study of the visual pathways in a snake (*Natrix natrix*). *Journal of Anatomy*. 85, 3, 275–288
- Bass, A. H., M. B. Pritz and R. G. Northcutt, 1973: Effects of telencephalic and tectal ablations on visual behavior in the side-necked turtle, *Podocnemis unifilis*. *Brain Research*, 55, 455-460.
[https://doi.org/10.1016/0006-8993\(73\)90313-2](https://doi.org/10.1016/0006-8993(73)90313-2)
- Beazley, L. D., P. W. Sheard, M. Tennant and S. A. Dunlop, 1997: Optic nerve regenerates but does not restore topographic projections in the lizard *Ctenophorus ornatus*. *The Journal of Comparative Neurology*. 377,1,105-20.
[https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1096-9861\(19970106\)377:1<105::AID-CNE10>3.0.CO;2-P](https://doi.org/10.1002/(SICI)1096-9861(19970106)377:1<105::AID-CNE10>3.0.CO;2-P)
- Bisazza, A., L. J. Rogers and G. Vallortigara, 1998: The Origins of Cerebral Asymmetry: A Review of Evidence of Behavioural and Brain Lateralization in Fishes, Reptiles and Amphibians. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*. 22, 3, 411–426.
[https://doi.org/10.1016/S0149-7634\(97\)00050-X](https://doi.org/10.1016/S0149-7634(97)00050-X)
- Bona, P. and L. Alcalde, 2009: Chondrocranium and skeletal development of *Phrynops hilarii* (Pleurodira: Chelidae). *Acta Zoologica*. 90, 301–325.
<https://doi.org/10.1111/j.1463-6395.2008.00356.x>
- Butler, A. B. and W. Hodos, 2005: Comparative vertebrate neuroanatomy: evolution and adaptation. John Wiley & Sons, Hoboken.
<https://doi.org/10.1002/0471733849>
- Carabajal, A. P. J. and Currie, P. J., 2014: New information on the braincase of *Sinraptor dongi* (Theropoda: Allosauroidea): Ethmoidal region, endocranial anatomy and pneumaticity. *Vertebrata Palasiatica*. 50,2,85-101.
- Carabajal, A. P., J. Sterli, J. Müller and A. Hilger, 2013: Neuroanatomy of the Marine Jurassic Turtle *Plesiochelys etalloni* (Testudinata, Plesiochelyidae). *Plos One*. 8, 7, 1-12.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0069264>

Castro, E. R. and M. Galetti, 2004: Frugivoria e Dispersão de Sementes pelo Lagarto Teiú *Tupinambis Merianae* (Reptilia: Teiidae). Papeis Avulsos de Zoologia. 44,6,91-97.

<https://doi.org/10.1590/S0031-10492004000600001>

Crosby, E. C., T. Humphrey and E. W. Lauer, 1962: Correlative Anatomy of the Nervous System. The Macmillan Company, New York.

Di Dio, L. J. A. 2002: Tratado de anatomia sistêmica aplicada, vol 2. 2 ed. Editora Atheneu, São Paulo.

Drummond, H., 1985: The role of vision in the predatory behaviour of natricine snakes *Animal Behaviour*. 33, 1, 206–215.

Edinger, L., 1908: The Relations Of Comparative Anatomy To Comparative Psychology. The journal of Comparative Neurology and Psychology. XVIII, 5, 437-457.

<https://doi.org/10.1002/cne.920180502>

Gans, C., R. G. Northcutt, and P. Ulinski, 1979: Biology of the Reptilia, Neurology A, vol. 9, pp.462. Academic Press, London.

Gillooly, F. J. and M. W. McCoy. 2014: Brain size varies with temperature in vertebrates. *PeerJ Computer Science*,13, 2, 1-8.

<https://doi.org/10.7717/peerj.301>

Hartmann, P.A., Hartmann, M. T. and Giasson, L. O. M., 2003: Uso do habitat e alimentação em juvenis de *Bothrops jararaca* (Serpentes, Viperidae) na Mata Atlântica do sudeste do Brasil. *Phyllomedusa*. 2, 1, 35-41.

<https://doi.org/10.11606/issn.2316-9079.v2i1p35-41>

Hildebrand, M. and G. E. Goslow. 2006. Análise da estrutura dos vertebrados. Atheneu, São Paulo.

Hoffman, R. A., 1970: The Epiphyseal Complex in Fish and Reptiles. *American Zoologist* . 10, 2 191-199.

Hopson, J. A. 1979: Paleoneurology. In: C. Gans, R. G. Northcutt, and P. Ulinski (eds.), *Biology of the Reptilia*, vol. 9, pp. 39– 146. Academic Press, London.

International Committee on Veterinary Gross Anatomical Nomenclature, 2012: *Nomina Anatomica Veterinaria*, 5 ed. Editorial Committee, Hannover.

Jerison, H. J., 1969: Brain Evolution and Dinosaur Brains. *The American Naturalist*. 103, 934, 575-588.

<https://doi.org/10.1086/282627>

Kappers, C.U.A., G.C. Huber and E.C. Crosby, 1936: The comparative anatomy of the nervous system of vertebrates, including man. The Macmillan company, New York.

Kardong, K. L. 2010: Vertebrados: Anatomia comparada, função e evolução. Roca, São Paulo.

Liem, K.F., W. E. Bemis, W. F. Walker Jr. and L. Grande, 2013: Anatomia funcional dos vertebrados: uma perspectiva evolutiva. Cengage Learning, São Paulo.

Lima, F. C., A. L. Q. Santos, L. G. Vieira and M. E. Coutinho, 2011: Sequência de ossificação do crânio de *Caiman yacare*. Iheringia. Série Zoologia, 32, 1-11.

Lima, F. C., K. F. Pereira, A. S. Abe and A. Sebben, 2014: Osteologia do neurocrânio de *Iguana iguana iguana*. Pesquisa Veterinária Brasileira, 34, 69-73.
<https://doi.org/10.1590/S0100-736X2014001300013>

Machado, A. and Haertel, L. M., 2014: Neuroanatomia Funcional. 3. ed. Atheneu, São Paulo.

Marioni, B. and R. Da Silveira, W. E. Magnusson, and J. Thorbjarnarson, 2008: Feeding Behavior of Two Sympatric Caiman Species, *Melanosuchus niger* and *Caiman crocodilus*, in the Brazilian Amazon. Journal of Herpetology. 42,4,768-772.
<https://doi.org/10.1670/07-306R1.1>

Martins, F. I., F. L. Souza and H. T. M. Costa, 2010: Feeding Habits of *Phrynops geoffroanus* (Chelidae) in an Urban River in Central Brazil. Chelonian Conservation and Biology, 9, 2, 294-297.
<https://doi.org/10.2744/CCB-0809.1>

Molina, F. B. 1990: Observações sobre os hábitos e o comportamento alimentar de *Phrynops geoffroanus* (Schweigger, 1812) em cativeiro (Reptilia, Testudines, Chelidae). Revista Brasileira de Zoologia, 7, 3, 319-326.
<https://doi.org/10.1590/S0101-81751990000300014>

Nieuwenhuys, R. 1977: The brain of the lamprey in a comparative perspective. Annals of the New York Academy of Sciences, 30,299:97-145.
<https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.1977.tb41902.x>

Northcutt, R. G., 1984: Evolution of the Vertebrate Central Nervous System: Patterns and Processes. American Zoologist, 24, 3, 701-716.
<https://doi.org/10.1093/icb/24.3.701>

Northcutt, R. G., 2002: Understanding Vertebrate Brain Evolution. Integrative and Comparative Biology, 42, 743–756.
<https://doi.org/10.1093/icb/42.4.743>

Pough, F. H., C. M. Janis and J. B. Heiser, 2008: A vida dos vertebrados. Atheneu, São Paulo.

Prizt, M. B. 2015: Crocodilian Forebrain: Evolution and Development Integrative and Comparative Biology. 55, 6, 949–961.

<https://doi.org/10.1093/icb/icv003>

Quay, W.B. 1979: The parietal eye, pineal complex. In: C. Gans, R. G. Northcutt, and P. Ulinski (eds.), Biology of the Reptilia, vol. 9, pp. 245-391. Academic Press, London.

Rio, J.P., J. Repérant, R. Ward, J. Peyrichoux and N. Vesselkin, 1989: A preliminary description of the regeneration of optic nerve fibers in a reptile, *Vipera aspis*. Brain Research. 479, 1, 151–156.

[https://doi.org/10.1016/0006-8993\(89\)91345-0](https://doi.org/10.1016/0006-8993(89)91345-0)

Robinson, C. D., M. S. Patton, B. M. Andre and M. A. Johnson, 2015: Convergent evolution of brain morphology and communication modalities in lizards. Current Zoology. 61,2, 281–291.

<https://doi.org/10.1093/czoolo/61.2.281>

Romer, A.S. and T. S., Parsons, 1985: Anatomia comparada dos Vertebrados. Atheneu, São Paulo.

Roth, L. S. V. and A. Kelber, 2004: Nocturnal Colour Vision in Geckos. Proceedings: Biological Sciences. 271, 6, S485-S487.

<https://doi.org/10.1098/rsbl.2004.0227>

Senn, D. G. 1979: Embryonic development of the central nervous system. In: Gans, C. Biology of the Reptilia. vol 9. Academic Press. New York, p.173-244.

Shine, R., 2005: Life-History Evolution in Reptiles. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. 36, 23-46.

<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.102003.152631>

Souza, F. L., 2004: Uma revisão sobre padrões de atividade, reprodução e alimentação de cágados brasileiros (Testudines, Chelidae). Phyllomedusa. 3,1,15-27.

<https://doi.org/10.11606/issn.2316-9079.v3i1p15-27>

Starck, D. 1979: Cranio cerebral relations in recente reptiles. In: C. Gans, R. G. Northcutt, and P. Ulinski, Biology of the Reptilia, vol. 9, pp. 1-36. Academic Press, London.

Vieira, L. G., A. L., Santos, F. C., Lima, S. H., Mendonça, L. T., Menezes and A., Sebben, 2016a: Osteology of Melanosuchus niger (Crocodylia: Alligatoridae) and the evolutionary evidence. Pesquisa Veterinária Brasileira. 36, 10, 1025-1044.

<https://doi.org/10.1590/s0100-736x2016001000018>

Vieira, L. G., A. L. Q., Santos, F. C., Lima, S. H., Mendonça, L. T., Menezes and A., Sebben, 2016b: Ontogeny of the Appendicular Skeleton in Melanosuchus niger (Crocodylia: Alligatoridae). Zoological science, 33, 4, 372-383.

<https://doi.org/10.2108/zs150130>

Vieira, L.G., A. L. Q. Santos and F. C. Lima, 2010: Ontogeny of the cranial bones of the giant amazon river turtle *Podocnemis expansa* Schweigger, 1812 (Testudines, Podocnemididae). Acta Scientiarum. Biological Sciences. 32, 2, 181-188.
<https://doi.org/10.4025/actasciobiolsci.v32i2.5777>

Williams, P. L.; R. Warwick; M. Dyson and L. H. Bannister, 1995: Gray Anatomia. 37 ed., vol 2. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro.

Witmer, L. M., S. Chatterjee, J. Franzosa and T. Rowe, 2003: Neuroanatomy of flying reptiles and implications for flight, posture and behavior. Nature. 425: 950–953.
<https://doi.org/10.1038/nature02048>

Wyneken, J. 2001: The Anatomy of the Sea Turtles. Department of commerce NOAA NMFS, Miami. 21pp.

Zanella, N. and D. T., De Lema, 1999: Osteologia craniana de *Bothrops alternatus* Dumeril, Bibron & Dumeril, 1854, e a comparação com espécies de Bothrops Wagler, 1824, ocorrentes no sul do Brasil (Serpentes: Viperidae: Crotalinae). Cuadernos de Herpetología, 13, 1-2, 47-68.

CAPÍTULO 03 – Mapeamento morfológico do encéfalo de embriões de *Podocnemis expansa* (Testudines: Podocnemididae)

Lorena Tannús Menezes-Reis^{2*}; Lucélia Gonçalves Vieira²; Sabrina Vaz dos Santos e Silva¹; André Luiz Quagliatto Santos¹

¹Laboratório de Ensino e Pesquisa em Animais Silvestres, Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia, Brazil. ²Departamento de Anatomia Humana, Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia, Brazil.

O período de transição do meio aquático para o terrestre, envolveu o desenvolvimento de um maior grau de atividade encefálica, e as regiões do encéfalo de répteis, mais afetadas com estas mudanças, foram o telencéfalo, o tálamo, o teto mesencefálico e o cerebelo. O propósito foi identificar e mapear morfológicamente as regiões do encéfalo em 50 embriões de *Podocnemis expansa*. Os ovos foram incubados artificialmente em areia umedecida até o início do estágio 25, posteriormente, executou a eutanásia e a retirada do encéfalo. Para análise macroscópica, os encéfalos foram fixados em formaldeído, e para a microscópica, foram feitos criocortes semiseriados e corados com eosina e contracorados com Nissl. O encéfalo desses animais apresentou um lisencéfalo, composto por bulbos olfatórios, hemisférios cerebrais, diencéfalo, mesencéfalo, cerebelo, tegmento e bulbo. O pálio telencefálico é formado pelo pálio lateral, dorsal, medial e região da amígdala. O pálio lateral é formado pelo córtex lateral localizado dorsolateral a crista ventricular dorsal. A amígdala é formada por grupos associados ao sistema olfatório. O pálio dorsal é formado pelo córtex dorsal, pela parte lateral do córtex dorsal e pela crista ventricular dorsal, localizada profundamente nos ventrículos laterais. O pálio medial é organizado pelo córtex medial, o córtex dorsomedial e dois núcleos amigdalóides. O subpálio é constituído pelo complexo estriado, pela parte estriada da amígdala e pelo septo. O diencéfalo é formado por epitálamo, hipotálamo, tálamo dorsal e ventral. O mesencéfalo apresenta o teto óptico, o torus semicircular, o tegmento e o istmo. Não existe separação entre o tegmento mesencefálico e a ponte, ambos formam o tegmento, e seus núcleos estão localizados na região do assoalho do mesencéfalo, ventral ao bulbo. O cerebelo é formado pelo córtex cerebelar e por uma camada de matriz branca. O bulbo apresenta as emergências dos nervos cranianos V a XII.

Palavras-chave: Anatomia, Pálio, Nissl, Répteis, Cérebro.

Apoio financeiro: Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES).

* Autor Correspondência: Tel: +55-34-99151-9522;
Fax: +55-34-3225-8433;
Email: lorenatannus@ufu.br

Introdução

Com a conquista do habitat terrestre, houve o desenvolvimento do sistema nervoso, com o aumento progressivo dos lobos olfatórios, tornando o olfato, a primeira modalidade sensorial de percepção do mundo externo, e permitiu o surgimento do complexo amigdalóide e do hipocampo. Estas estruturas conduziram a um comportamento mais sofisticado e complexo das espécies (Ribas, 2006). Para tanto, observa-se que durante o período de transição do meio aquático para o terrestre, as regiões encefálicas mais alteradas foram o telencéfalo, tálamo, teto mesencefálico e o cerebelo (Neville e Haberly, 2004).

A substância cinzenta do cérebro pode ser dividida em uma parte chamada pálio e uma parte ventral, chamada subpálio. Nos amniotas, a substância cinzenta dos hemisférios cerebrais, se moveu progressivamente em direção à superfície, tornando-se o pálio ou córtex cerebral. Deve-se ressaltar, que nos anfíbios, a substância cinzenta ainda é interna (Kierman, 2003; Machado e Haertel, 2014).

De acordo com os evolucionistas Orr (1986) e Pough et al. (2008), o encéfalo dos mamíferos se desenvolveu a partir das estruturas existentes nos répteis. E para Romer e Parsons (1985) os hemisférios dos répteis sofreram transformações adaptativas em relação aos anfíbios, tanto no tamanho do encéfalo quanto na complexidade de organizações.

O pálio cerebral é uma das partes mais importantes do sistema nervoso, é por onde chegam os impulsos provenientes das informações sensitivas, e onde as respostas motoras voluntárias são iniciadas e coordenadas. É composto por corpos de neurônios, células neurogliais e fibras. Os neurônios e as fibras se distribuem de vários modos, em várias camadas (Kardong, 2010). O córtex cerebral, é na verdade, uma estrutura palial antiga, que antecede a separação entre sauropsidas e os termapsídeos (Laurent et al., 2016).

Pequenas áreas da superfície lateral do córtex cerebral possuem uma linhagem antiga, o paliopálio (paliocórtex), recebem informações do sistema olfatório, que controla o cérebro dos vertebrados "inferiores". As outras áreas do córtex surgiram posteriormente nos vertebrados, o arquipálio (arquicórtex), o sistema límbico, o antecedente do hipocampo nos mamíferos, um centro de correlação em todos os vertebrados terrestres, apresentando fibras do diencéfalo, do bulbo e dos lobos olfatórios. O mais recente pálio é o neocórtex, que inclui áreas motoras e de associação (La Iglesia e Lopez-Garcia, 1997).

As regiões dos hemisférios cerebrais, recebem vias aferentes dos bulbos olfatórios. Nos peixes, nos anfíbios e nos répteis, o telencéfalo está envolvido em respostas decisivas, como reconhecimento, cuidado com alimentos, parceiros e inimigos, que são influenciadas por estímulos olfatórios. Nos répteis, todas as partes do telencéfalo, são maiores que nos anfíbios e o complexo estriado é proeminente, as conexões recíprocas entre o tálamo e as outras partes do sistema nervoso são mais desenvolvidas que nos anfíbios (Northcutt, 1981).

O processamento das informações vindas desses receptores e direcionamento correto da atividade de resposta exigem uma maior agregação dos neurônios e o consequente aumento da extremidade anterior do tubo neural (Kappers et al., 1936; Liem et al., 2013).

Estudos moleculares recentes mostram que os neuroblastos encefálicos de tartarugas e de lagartos, geram neurônios que expressam marcadores moleculares em uma sequência de desenvolvimento, semelhante à observada em mamíferos. Estes estudos abrem um cenário promissor, para examinar e comprovar homologias mamífero-reptilianas, e comprovar o encéfalo dos répteis como modelo ancestral dos mamíferos (Fournier et al., 2015; Puelles et al., 2017).

Alguns pesquisadores já estudaram o mapeamento do encéfalo em répteis. Os lagartos, foram os mais estudados, como observado em *Tropidurus hispidus* (Pimentel et al., 2011), em *Hemidactylus flaviviridis* (Srivastava et al., 2009), em *Lacerta sicula* (Senn, 1979). Em Testudines, o mapeamento do encéfalo, também foi feito em *Pelodiscus sinensis* (Tosa et al., 2015), em *Chelydra serpentina* (Yntema, 1968), e em *Trachemys scripta* (Butler e Hodos, 2005). Porém, esse estudo não foi realizado em *Podocnemis expansa*.

Mesmo com os estudos realizados sobre o encéfalo dos répteis, estudos adicionais podem contribuir para a caracterização de todo o desenvolvimento e revelar informações importantes sobre a anatomia comparada dos vertebrados (Naumann et al., 2015; Montiel et al., 2016). A presente pesquisa tem como objetivo identificar e mapear morfologicamente as regiões do encéfalo em embriões de *P. expansa* no estágio 25.

Material e Métodos

Coleta dos ovos

A coleta de 40 ovos de tartaruga da Amazônia *Podocnemis expansa* (Schweigger, 1812) foi feita em outubro de 2015, em área de Proteção Ambiental Meandros Rio Araguáia, Brasil (13° 20' 38" S e 50° 38' 05" W) com licença autorizada SISBIO/ICMBio 36957-1/2012, e com aprovação da Comissão de Ética na Utilização Animal da Universidade Federal de Uberlândia (registro CEUA/UFU 055/12, adendo 143/13).

Os ovos foram retirados dos ninhos e acondicionados em sacos plásticos com vermiculita umedecida com água na proporção de 2:1, transportados em veículo oficial ao Laboratório de Ensino e Pesquisa em Animais Silvestres da Universidade Federal de Uberlândia (LAPAS/UFU) para incubação artificial.

Incubação artificial

Os ovos foram incubados artificialmente de acordo com método adaptado descrito por Verdade et al. (1992). Ao longo da incubação, a temperatura no interior das incubadoras foi mantida entre 28 e 31°C e a umidade relativa do ar entre 80 e 100%.

O substrato utilizado para a incubação dos ovos foi areia trazida do local de coleta, hidratado com água destilada diariamente. Foram incubados 50 ovos de *Podocnemis expansa*, sendo dez de cada ninho. Para a análise macroscópica, foi selecionado, de forma aleatória, dois embriões de cada ninho, totalizando dez ovos. E para a análise microscópica, foram estudados oito embriões de cada ninho, totalizando 40 ovos.

Eutanásia dos embriões

O dia de montagem dos ovos nas caixas de incubação foi considerado dia 0. Foi realizada a coleta dos ovos da incubadora nos dias 48-50, antes da eclosão, estágio 25, de acordo com Danni et al. (1990). Foram eutanasiados, e os ossos do crânio foram retirados, para proporcionar acesso ao encéfalo e individualizá-lo, preservando todas as estruturas.

Análise Macroscópica

Para a análise macroscópica, após a eutanásia, os encéfalos foram preservados em solução aquosa de formaldeído 10%, para fixação por 24 horas. Após a fixação, foram analisados com auxílio de um microscópio estereoscópico (Leica, DM

1000). Registros fotográficos foram feitos com a câmera digital (Nikon Coolpix AW120).

Análise Microscópica

Para a análise microscópica, após a eutanásia, os encéfalos inteiros foram dispostos em uma forma retangular e congelados com nitrogênio líquido. A inclusão foi realizada com Tissue-Tek (Sakura). As lâminas histológicas foram preparadas com solução de PolyL lisina 0,1% (Sigma), proporção de 1:1.

De cada encéfalo, foram preparadas várias lâminas com cortes transversais seriados, na espessura de 7µm, realizados em criostato Leica Cryocut 1800, no Laboratório de Anatomia Patológica do Hospital de Clínicas da UFU (LAPAT/UFU), em uma temperatura de -25°C. Posteriormente, foram submetidos à técnica de coloração com Eosina e contracoradas com Nissl (Cresil Violeta), baseado no protocolo descrito por Behmer et al. (1976) com modificações, no Laboratório de Ensino e Pesquisa em Animais Silvestres (LAPAS/UFU). As lâminas foram hidratadas com Álcool, imersas em água destilada, coradas com Eosina, imersas novamente em água destilada, coradas com Nissl, e montadas com lamínula e Entellan (Merck).

As lâminas foram analisadas com o auxílio do microscópio binocular Biofocus, e as imagens obtidas pelo scanner Leica Aperio ScanScopeAT Turbo e pelo software Aperio Image Scope Viewer, no Laboratório de Patologia Oral da UFU.

Registro e análise dos dados

As características morfológicas do encéfalo foram avaliadas segundo Senn (1979) e Butler e Hodos (2005), que descreveram a neuroanatomia dos répteis.

Resultados

Encéfalo

O sistema nervoso central de *Podocnemis expansa* está localizado no plano sagital mediano do corpo. O encéfalo é lisencéfalo, ligeiramente comprimido rostrocaudalmente, e acompanha o formato da cavidade craniana. (Figura 2).

Macroscopicamente, o embrião, é composto pelo prosencéfalo, ou encéfalo rostral, compreende os hemisférios cerebrais (HE) e bulbos olfatórios (BO), que no adulto forma o telencéfalo e diencéfalo (DI); o mesencéfalo (MES) ou encéfalo médio que continua como mesencéfalo na forma adulta; e o rombencéfalo ou encéfalo

caudal, cujo terço rostral diferencia-se em um metencéfalo, dando origem a ponte (Po) e ao cerebelo (CE), e o terço caudal, mielencéfalo, forma o bulbo (BU). (Figuras 1-10). O tronco cerebral é formado pelo mesencéfalo, ponte e bulbo.

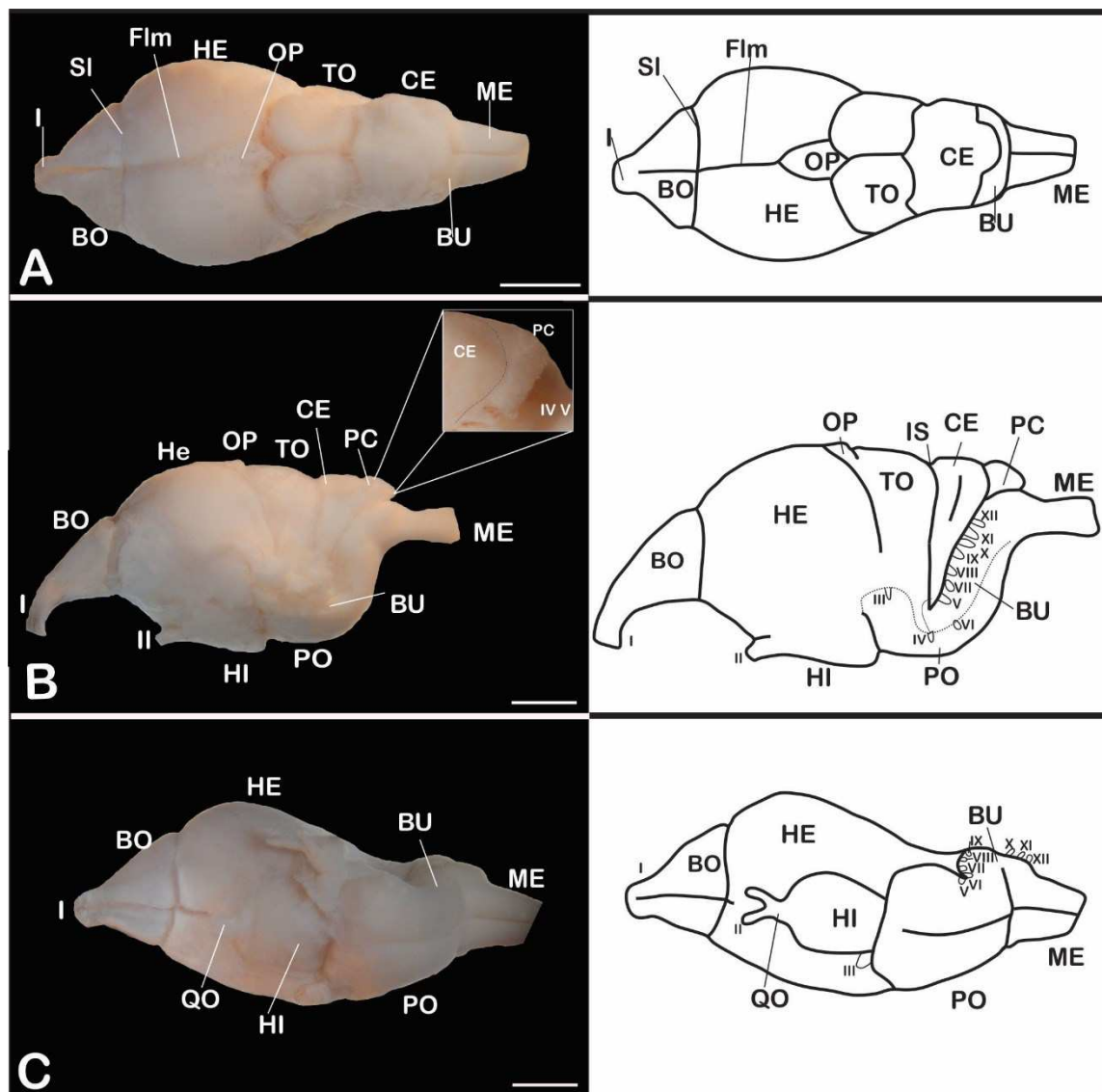


Figura 1 Fotografia do encéfalo de embrião (estágio 25) de *P. expansa* e suas imagens esquemáticas espelhadas. (A), vista dorsal; (B), vista lateral; (C), vista ventrolateral. Abreviaturas: (I), nervo olfatório; (II), nervo óptico; (III), nervo oculomotor; (IV), troclear; (V), nervo trigêmeo; (VI), nervo abducente; (VII), nervo facial; (VIII), nervo vestibulo coclear; (IX), nervo glossofaríngeo; (X), nervo vago; (XI), nervo acessório; (XII), nervo hipoglosso; BO, bulbo olfatório; BU, bulbo; CE, cerebelo; Flm, fissura longitudinal mediana; HE, hemisférios cerebrais; HI, hipotálamo; IS, istmo; TO, teto óptico; ME, medula espinal; OP, órgão pineal; PC, plexo corióide; QO, quiasma óptico; SI, sulco lobar; PO, ponte. Barras: (A-C) 1,5 cm

Sistema ventricular

O sistema nervoso central se desenvolve embriologicamente, a partir da extremidade cranial do tubo neural. As paredes se espessam e formam o encéfalo e a medula espinal, e a luz deste tubo, compreende o sistema ventricular, preenchido

com líquido cérebro espinhal. As expansões laterais em cada bulbo olfatório formam os ventrículos olfatórios pares (Vol) (Figura 2A, 3A), nos hemisférios cerebrais formam os ventrículos laterais (VL) (Figura 2A, 4, 5). No diencefalo existe um único espaço medial, o terceiro ventrículo (III V) (Figura 2A, 6AB, 7, 8A) que se liga aos ventrículos laterais pelo forame interventricular (FIV) (Figura 2A, 5BC). Ventralmente ao terceiro ventrículo, o hipotálamo forma o recesso hipotalâmico (Rhi) (Figura 2A). A continuação caudal do terceiro ventrículo é um estreito canal, chamado aqueduto cerebral (AqC) (Figura 2A, 8C), que conecta o terceiro ao quarto ventrículo. Dorsal ao terceiro ventrículo, internamente ao teto óptico do mesencéfalo, existe a presença dos ventrículos ópticos (Vop), uma expansão do aqueduto cerebral (Figura 2A, 8BC). Na região do bulbo, o espaço medial único é o quarto ventrículo (IV V) (Figura 2A, 10AB), que continua como o canal central da medula espinhal (CC) (Figura 2A). Internamente no cerebelo, existe o único ventrículo cerebelar (VC) (Figura 2A, 9A).

A parede ventricular em certas regiões se espessa e forma órgãos especializados, chamados órgãos circunventriculares, como o órgão subcomissural (OSC) (Figura 7B). O epitélio ependimal que reveste internamente o ventrículo, juntamente com a meninge secundária, que reforça externamente este epitélio, juntos formam a tela corióidea. Esta se invagina na cavidade ventricular, e com os tufos vasculares que se estendem da tela corióidea formam os plexos corióides (PC) (Figura 1B), e secreta o líquido cerebrospinal, que circula nas cavidades do sistema nervoso central, entre a dura mater densa e a camada delicada e vascularizada, meninge secundária, que reveste o encéfalo e a medula espinhal.

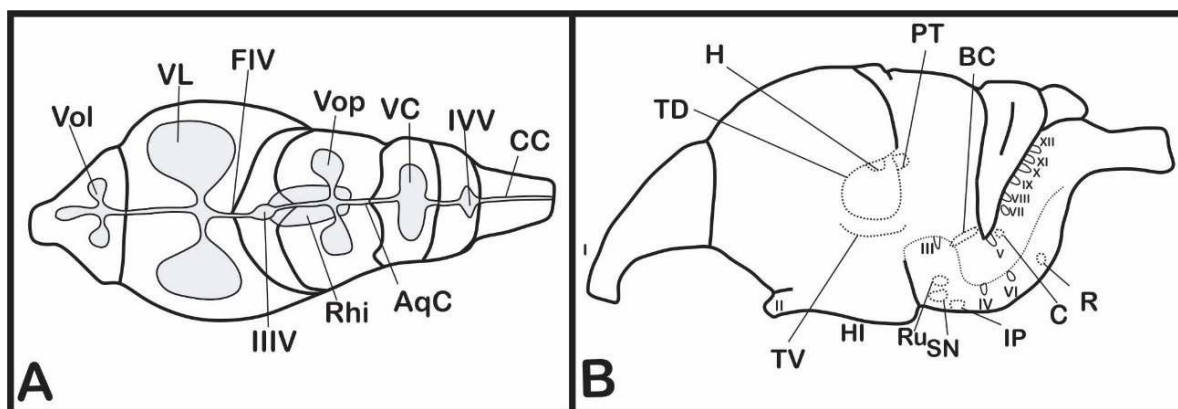


Figura 2: Desenhos esquemáticos do encéfalo de embrião (estágio 25) de *P. expansa* (A), desenho esquemático dos ventrículos do encéfalo; (B), desenho esquemático da vista lateral, evidenciando núcleos do diencefalo. Abreviaturas: III V, terceiro ventrículo; IV V, quarto ventrículo; (I), nervo olfatório; (II), nervo óptico; (III), nervo oculomotor; (IV), troclear; (V), nervo trigêmeo; (VI), nervo abducente; (VII), nervo facial; (VIII), nervo vestibulo coclear; (IX), nervo glossofaríngeo; (X), nervo vago; (XI), nervo acessório; (XII), nervo hipoglosso; AqC, aqueduto cerebral; BC, brachium

conjunctivum; C, cerúleo; CC, canal central da medula espinhal; FIV, forame interventricular; H, Habênula; HI, hipotálamo; IP, núcleo interpenducular; PT, pretecto; R, núcleo da rafe; Rhi, recesso hipotalâmico para o terceiro ventrículo; SN, substância negra; TD, tálamo dorsal; TV, tálamo ventral; Ru, núcleo rubro; VC, ventrículo cerebelar; VL, ventrículos laterais; Vol, ventrículos olfatórios; Vop, ventrículos ópticos.

Prosencéfalo (Encéfalo Rostral)

O encéfalo rostral é formado pelo telencéfalo (hemisférios cerebrais e bulbos olfatórios) e pelo diencéfalo. (Figuras 1-7).

Telencéfalo

Bulbos olfatórios

Os bulbos olfatórios (BO) (Figuras 1, 3) são pares e estão na região mais rostral do telencéfalo, e apresentam, internamente, expansões laterais, os ventrículos olfatórios.

Estão localizados na face rostral de cada hemisfério cerebral, delimitados pelo sulco lobar (Sl), e separados parcialmente com o seu contralateral, pela fissura longitudinal mediana (Flm). Os nervos olfatórios (I) saem dos bulbos olfatórios e percorrem o espaço interorbital entre as órbitas até desembocarem na cavidade nasal (Figura 1).

Microscopicamente, os bulbos olfatórios são formados por uma camada glomerular e externa granular (GEG); uma camada externa plexiforme (EP); uma camada de células mitrais (M), que forma um anel nos bulbos olfatórios; uma camada interna plexiforme (IP), e uma densa camada granular interna (IG), em volta dos ventrículos olfatórios. (Figura 3A).

Hemisférios cerebrais

Os hemisférios cerebrais (HE), externamente, possuem superfície lisa, são cordiformes, relativamente robustos. Separados parcialmente pela fissura longitudinal mediana (Flm), e entre os hemisférios cerebrais e os bulbos olfatórios, o sulco lobar. Os hemisférios cerebrais cobrem parcialmente as superfícies dorsal e lateral do diencéfalo, tornando visíveis, as partes dorsais do epitálamo e as partes ventrais do hipotálamo. (Figura 1).

Internamente, observam-se os ventrículos laterais (Figura 2A, 4, 5), e a substância cinzenta dos hemisférios cerebrais é dividida em uma região dorsal,

chamada pálio, e uma região ventral, o subpálio (Figura 5C). O pálio, é formado pelo córtex medial, dorsal, lateral, crista ventricular dorsal, e região da amígdala.

O pálio lateral é formado pelo córtex lateral (CL) e está relacionado com o córtex dorsal e a crista ventricular dorsal (Figuras 5BC).

O pálio medial está localizado próximo a linha mediana sagital. É um córtex de camadas de células divididas em duas partes, o córtex medial (CM) (Figuras 4, 5), e o córtex dorsomedial (CDM) (Figuras 5BC). Ambos relacionados com o ventrículo lateral.

A amígdala é formada por dois grupos de unidades funcionais associados com o sistema olfatório, relacionados com o córtex lateral e a crista ventricular dorsal, o núcleo amigdalóide ventral anterior (AVA) e o núcleo amigdalóide externa (AE). (Figuras 5B).

O pálio dorsal, localizado nas proximidades dos pálios medial e lateral, é formado pelo córtex dorsal (CD), pela crista ventricular dorsal (CVD), e pela parte lateral do córtex dorsal (LCD).

A crista ventricular dorsal (CVD) é uma grande área, uma protuberância lateralmente expandida, localizada lateralmente aos ventrículos laterais; a parte lateral do córtex dorsal (LCD); e o córtex dorsal. (Figuras 5BC). Todos relacionados com o córtex lateral e o subpálio.

Subpálio

O subpálio (SP), região basal do telencéfalo, ventral aos hemisférios cerebrais, é formado pelo complexo estriado, pela parte estriada da amígdala e pelo septo. (Figuras 5).

O complexo estriado é formado pelos estriados palidais dorsal e ventral, e se localiza ventrolateralmente. O septo se localiza ventromedialmente.

A parte estriada da amígdala constitui em um componente estriado do subpálio, o núcleo amigdalóide central (AC) (Figuras 5AB), que está dorsal ao núcleo septal lateral, medial a parte lateral do núcleo *bed* da estria terminal. O núcleo amigdalóide medial (AM) (Figuras 5AB) está localizado ventralmente a crista ventricular dorsal, dorsal a parte medial do estriado dorsal.

O estriado pálido dorsal é dividido em estriado dorsal e pálido dorsal; estriado pálido ventral, mais rostral, é dividido em estriado ventral e pálido ventral.

No estriado pálido dorsal, o estriado dorsal possui regiões mediais e laterais. A parte lateral do estriado dorsal (LED) (Figuras 4AC, 5AB) está localizada na região lateral ao ventrículo lateral, dorsal ao tubérculo olfatório; e a parte medial do estriado dorsal (MED) (Figuras 4BC, 5AB), está localizada na borda ventrolateral do ventrículo lateral, lateralmente ao núcleo accumbens, dorsomedial ao globo pálido e lateral ao núcleo *bed* lateral da estria terminal. O pálido dorsal formado pelo globo pálido (GP) (Figura 4C, 5AB), está localizado ventrolateral a parte medial do estriado dorsal, lateral ao pálido ventral, dorsal ao núcleo da banda diagonal de Broca, ventral a parte lateral do estriado dorsal.

No estriado pálido ventral, o estriado ventral é formado pelo núcleo accumbens (NA) (Figuras 4BC) e tubérculo olfatório (TuO) (Figura 4A); e o pálido ventral (PaV) é uma população de neurônios dispersos (substância inominada) (Figura 4C). O núcleo accumbens está dorsomedial ao tubérculo olfatório, na borda ventromedial do ventrículo lateral e do septo. O tubérculo olfatório está localizado ventral ao septo, e as partes medial e lateral do estriado dorsal. O pálido ventral está dorsal ao núcleo da banda diagonal de Broca, ventral ao núcleo accumbens, medial ao globo pálido e ventromedial ao septo.

O septo (S) (Figuras 4, 5AB) é a segunda divisão do subpálido. Situa-se na região ventral ao córtex medial, possui divisões lateral e medial. Na divisão lateral, contêm os núcleos septais laterais (SeL) (Figuras 5AB), localizados na borda ventromedial dos ventrículos laterais, medial aos núcleos leito lateral da estria terminal; e na divisão medial, contêm os núcleos septais mediais e os núcleos da banda diagonal de Broca. Os núcleos septais mediais (SM) (Figuras 5AB) estão localizados mediais aos núcleos septais laterais e aos ventrículos laterais, dorsomedial ao núcleo *bed* lateral da estria terminal; e os núcleos da banda diagonal de Broca (BDB) (Figuras 4C, 5A) é a região mais ventral do telencéfalo, e está ventrolateral aos núcleos septais laterais.

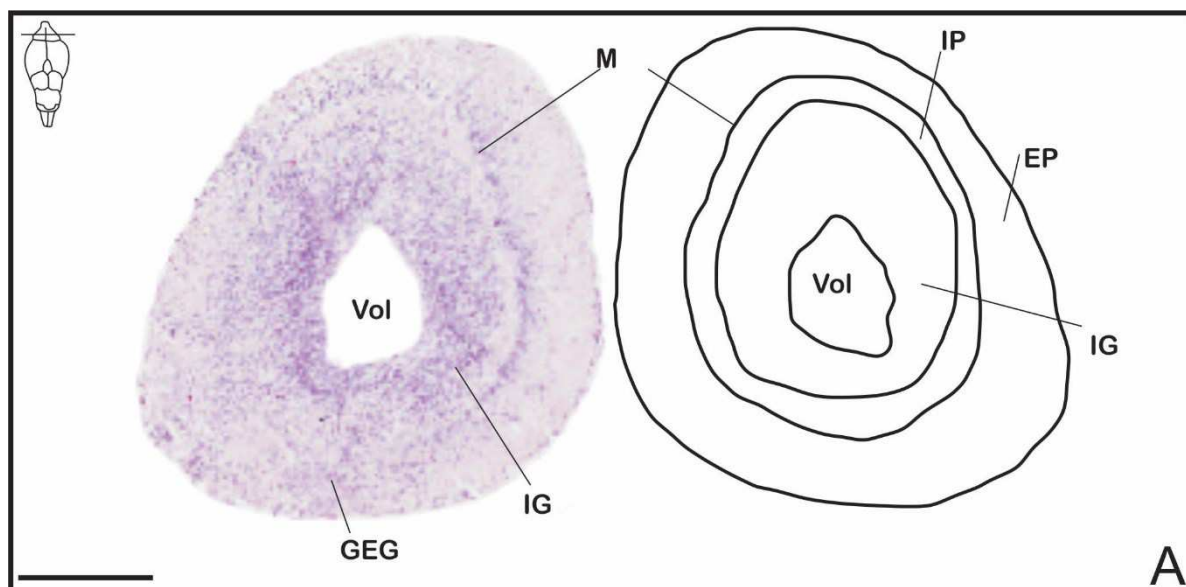


Figura 3 Fotomicrografias de luz de hemisseções transversais do telencéfalo de embrião (estágio 25) de *P. expansa* e suas imagens esquemáticas espelhadas. (A) Bulbo olfatório. Abreviaturas: EP, camada externa plexiforme do bulbo olfatório; GEG, camada glomerular e externa granular do bulbo olfatório; IG, camada interna granular do bulbo olfatório; IP, camada interna plexiforme do bulbo olfatório; M, camada mitral; Vol, ventrículo olfatório. Coloração: Eosina e Nissl. Barra: (A) 1,5mm.

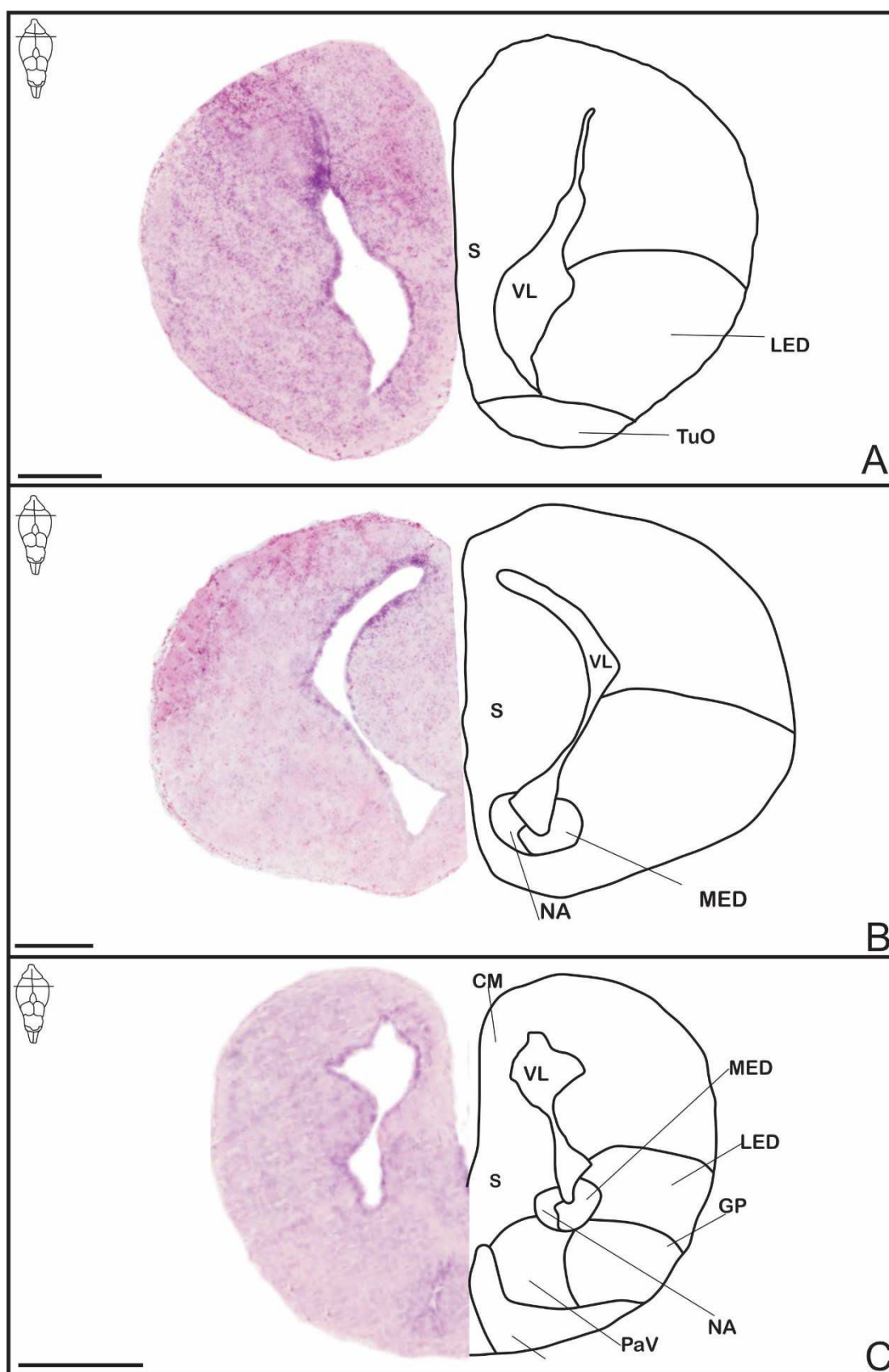


Figura 4 Fotomicrografias de luz de hemisseções transversais do telencéfalo de embrião (estágio 25) de *P. expansa* e suas imagens esquemáticas espelhadas. (A-C) hemisférios cerebrais. Abreviaturas: CM, córtex medial; GP, globo pálido; LED, parte lateral do estriado

dorsal; MED, parte medial do estriado dorsal; NA, núcleo accumbens; PaV, pálido ventral; S, septo; TuO, tubérculo olfatório; VL, ventrículo lateral. Coloração: Eosina e Nissl. Barras: (A) 1mm; (B) 1 mm; (C) 2,5mm.

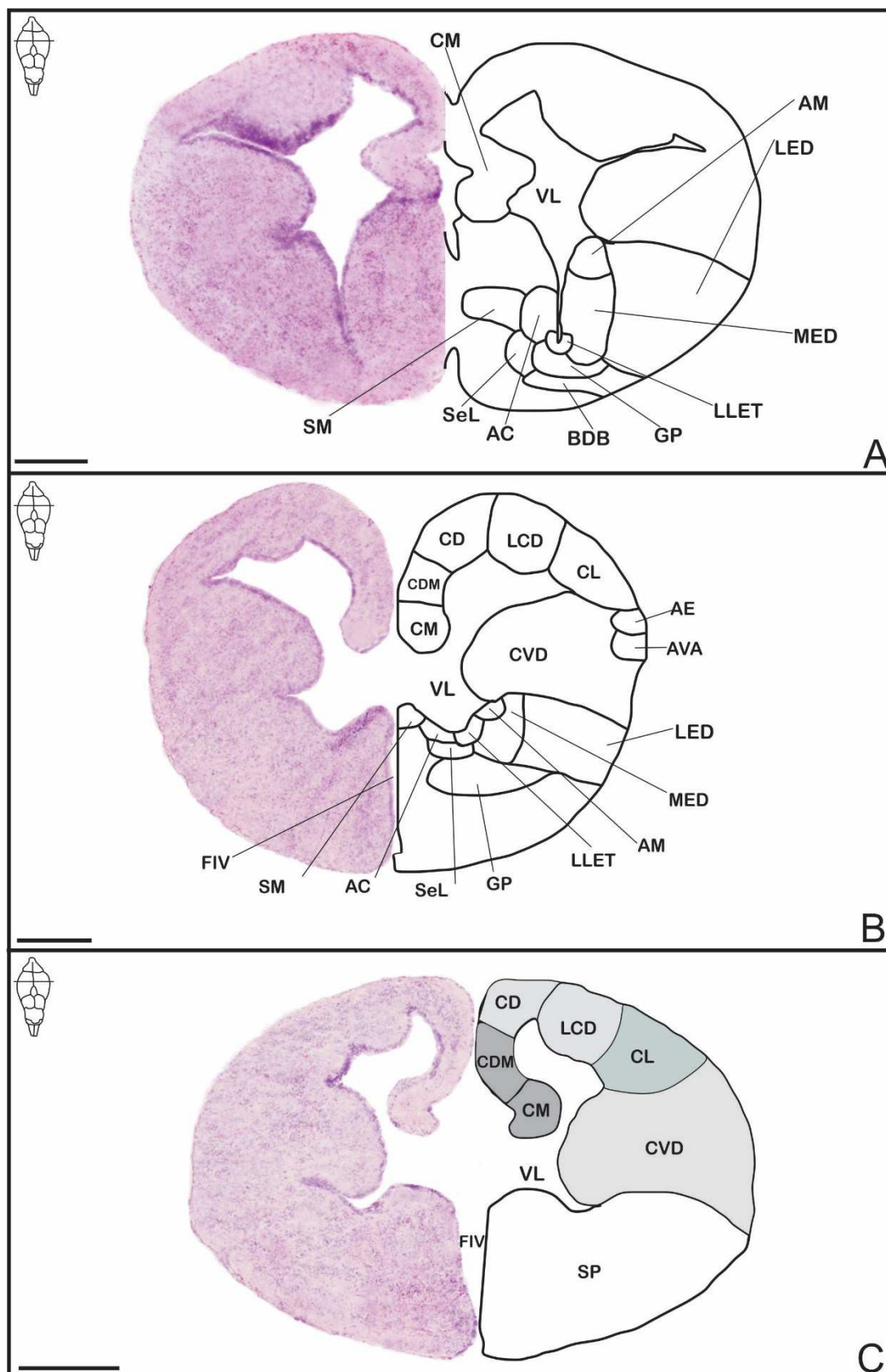


Figura 5 Fotomicrografias de luz de hemisseções transversais do telencéfalo de embrião (estágio 25) de *P. expansa* e suas imagens esquemáticas espelhadas. (A-C) hemisférios

cerebrais. Abreviaturas: AC, núcleo amigdalóide central; AE, núcleo amigdalóide externa; AM, núcleo amigdalóide medial; AVA, núcleo amigdalóide ventral anterior; BDB, núcleo da banda diagonal de Broca; CD, córtex dorsal; CDM, córtex dorsomedial; CL, córtex lateral; CM, córtex medial; CVD, crista ventricular dorsal; FIV, forame interventricular; GP, globo pálido; LCD, parte lateral do córtex dorsal; LED, parte lateral do estriado dorsal; LLET, núcleo *bed* lateral da estria terminal; MED, parte medial do estriado dorsal; SeL, núcleo septal lateral; SM, núcleo septal medial; SP, subpálio; VL, ventrículo lateral. Coloração: Eosina e Nissl. Barras: (A-C) 1 mm.

Diencefalo

O diencefalo (DI) está localizado ventralmente ao telencefalo, é formado pelo epitélamo, hipotálamo e tálamo. Possui um único espaço medial, o terceiro ventrículo. (Figura 2B, 6AB, 7).

Epitélamo

O epitélamo (Figura 1, 2A, 7) está localizado no teto, sendo a região mais dorsal do diencefalo, pode ser dividido em duas partes, a habênula e a epífise.

A epífise forma a borda superior do terceiro ventrículo, é composto pelo órgão pineal (OP) (Figura 1AB). Esta é a única estrutura do diencefalo que está visível na superfície dorsal do encéfalo. Localiza-se entre os núcleos habenulares mediais e a região da comissura posterior no pretecto.

A habênula (H) (Figura 2B) possui forma assimétrica entre os lados do encéfalo. O trato aferente da habênula é a estria medular (EM) (Figuras 6AB, 7A); e o trato eferente é o fascículo retroflexo (Fre) (Figura 7A). Entre a região do tálamo dorsal e o pretecto, observamos os núcleos habenulares mediais *pars dorsolateralis*, os núcleos habenulares laterais e os núcleos habenulares mediais *pars ventromedialis*.

Os núcleos habenulares mediais *pars dorsolateralis* (HMDL) (Figuras 6AB, 7A), se localizam ventralmente ao núcleo habenular lateral e ao núcleo dorsomedial do tálamo dorsal; os núcleos habenulares laterais (HL) (Figuras 6AB, 7A) são mediais à estria medular; e os núcleos habenulares mediais *pars ventromedialis* (HMVM) (Figuras 6B, 7A) são dorsais ao núcleo dorsolateral anterior do tálamo dorsal e ao núcleo dorsomedial do tálamo dorsal.

Hipotálamo

O assoalho, parte ventral do diencefalo, forma o hipotálamo (HI) (Figura 1BC) na superfície ventral. Observa-se o quiasma óptico, que é o cruzamento parcial das fibras dos nervos ópticos (II) antes de prosseguir como tratos ópticos. Ainda na

superfície ventral, encontra-se a região de fixação do infundíbulo (IN) (Figura 1C). Internamente, o hipotálamo apresenta o recesso hipotalâmico para o terceiro ventrículo (Rhi) (Figura 2A).

Microscopicamente, a região rostral do hipotálamo é chamada de área preóptica (PO) (Figura 6A), é a área de transição entre o diencefalo e o telencéfalo, está localizada dorsal ao quiasma óptico, na borda medial do terceiro ventrículo, ventral ao núcleo dorsolateral anterior e ao núcleo dorsomedial do tálamo dorsal.

As demais regiões do hipotálamo são divididas em núcleos ventromediais e dorsomediais. O núcleo ventromedial (VMh) (Figura 6B, 7B) se localiza ventrolateral ao núcleo periventricular e ventromedial ao feixe cerebral lateral (pedúnculo ventral). O núcleo dorsomedial do hipotálamo (DMh) (Figura 6B, 7AB) está na borda medial do terceiro ventrículo, ventral ao tálamo dorsal, dorsal ao núcleo periventricular e medial ao núcleo ventromedial do tálamo ventral.

A amígdala não olfatória projeta para o núcleo ventromedial e para a região do núcleo periventricular do hipotálamo (PV) (Figura 6B, 7AB), está ventral ao núcleo dorsomedial, medial ao núcleo ventromedial do hipotálamo e na borda medial do terceiro ventrículo. O núcleo hipotalâmico lateral (Lh) (Figura 7B) é dorsal ao núcleo ventromedial do hipotálamo, lateral ao núcleo periventricular e ventral ao feixe cerebral medial.

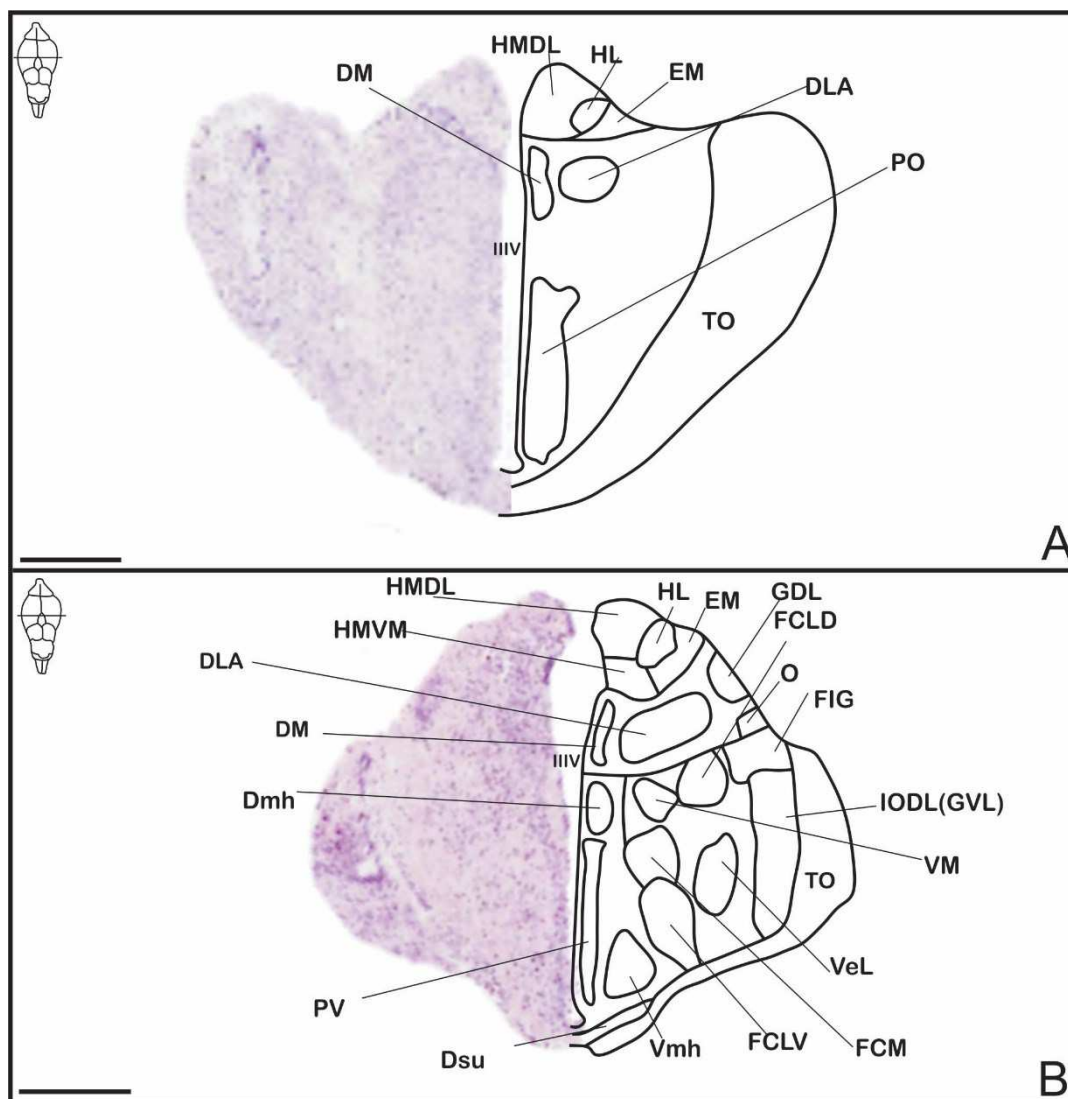


Figura 6 Fotomicrografias de luz de hemisseções transversais do telencéfalo de embrião (estágio 25) de *P. expansa* e suas imagens esquemáticas espelhadas (A-B), diencéfalo. Abreviaturas: DLA, núcleo dorsolateral anterior do tálamo dorsal; DM, núcleo dorsomedial do tálamo dorsal; Dmh, núcleo dorsomedial do hipotálamo; Dsu, decussação supraóptica; EM, estria medular; FCLV, feixe cerebral lateral, pedúnculo ventral; FCM, feixe cerebral medial; FIG, folheto intergeniculado; FCLD, feixe cerebral lateral, pedúnculo dorsal; GDL, núcleo geniculado dorsal lateral; GVL, núcleo geniculado ventral lateral; HL, núcleo habenular lateral; HMDL, núcleo habenular medial *pars dorsolateralis*; HMVM, núcleo habenular medial *pars ventromedialis*; IODL, núcleo intercalado e núcleo óptico dorsal lateral; O, núcleo oval; PO, núcleo preóptico; PV, núcleo periventricular; TO, trato óptico; VeL, núcleo ventrolateral; VM, núcleo ventromedial; Vmh, núcleo ventromedial do hipotálamo. Coloração: Eosina e Nissl. Barras: (A-B) 4 mm.

Tálamo

O tálamo está totalmente coberto pelos hemisférios cerebrais. É dividido em tálamo ventral e tálamo dorsal.

O tálamo ventral está localizado entre o mesencéfalo e o restante do diencéfalo.

O tálamo dorsal (TD) (Figura 2B) é um conjunto de núcleos distintos dentro do diencéfalo, formado por duas divisões, colotálamo (Figura 6, 7AB) e lemnotálamo.

Os núcleos do colotálamo estão localizados nas regiões caudal e ventral do tálamo dorsal. Os núcleos do lemnótalamo estão localizados nas regiões rostral e dorsal do tálamo dorsal.

No sistema colotalâmico auditivo (torus semicircular) observa-se o núcleo reuniens *pars compacta* (RPC) (Figura 7B), localizado medial ao núcleo caudal e ventral ao núcleo dorsomedial do tálamo dorsal.

No sistema colotalâmico visual e somatossensorial (núcleos visuais) observa-se o núcleo talâmico chamado núcleo *rotundus* (Ro) (Figura 7AB), localizado ventrolateral ao núcleo dorsolateral anterior; o núcleo caudal (Ca) (Figura 7B), localizada lateral ao núcleo reuniens *pars compacta* e ventromedial ao núcleo *rotundus*; e o núcleo reuniens *pars difusa* (RPD) (Figura 7B), está localizado ventrolateral ao núcleo caudal.

No sistema lemnótalamo (exceto teto óptico) observa-se o núcleo geniculado dorsal lateral (GDL) (Figura 6B), está localizado dorsalmente ao núcleo oval, dorsolateral ao núcleo dorsolateral anterior.

Os núcleos presentes na região rostral e dorsal do tálamo dorsal são o núcleo dorsolateral anterior (DLA) (Figuras 6AB, 7AB) e o núcleo dorsomedial (DM) (Figuras 6AB, 7AB). O núcleo dorsolateral anterior está localizado dorsorostralmente ao núcleo *rotundus*; e o núcleo dorsomedial, localizado na borda medial do terceiro ventrículo. O núcleo dorsomedial e o núcleo reuniens *pars compacta* são separados por uma expansão medial do núcleo *rotundus*.

O tálamo ventral (TV) (Figura 2B) está localizado rostralmente ao mesencéfalo, ventralmente ao tálamo dorsal, e possui vários núcleos.

O núcleo ventromedial do tálamo ventral (VM) (Figuras 6B, 7B) está localizado medialmente ao feixe cerebral lateral (pedúnculo dorsal); e o núcleo ventrolateral (VeL) (Figura 6B, 7B) localizado medial ao núcleo intercalado e núcleo óptico dorsal lateral.

O complexo do núcleo geniculado ventral lateral (GVL) (Figura 6B), que se localiza lateralmente ao núcleo ventrolateral e medial ao trato óptico, são compostos pelo núcleo intercalado e pelo núcleo óptico dorsal lateral (IODL) (Figura 6B, 7B). Dorsal a estes núcleos, observa-se o núcleo folheto intergeniculado (FIG) (Figura 6B), que está lateral ao feixe cerebral lateral; e o núcleo oval (O) (Figura 6B), que se localiza dorsalmente ao folheto intergeniculado e ventrolateral ao núcleo dorsolateral anterior.

O pretecto (PT) (Figura 2B, 7BCD) é a continuação caudal do tálamo dorsal, é uma área de transição entre o tálamo dorsal e o teto óptico, observado apenas microscopicamente. Apresenta zonas superficial, central e periventricular, que são continuação das zonas superficial, central e periventricular do teto óptico do mesencéfalo. As zonas apresentam vários núcleos agrupados.

A comissura posterior (CP) (Figura 7BC) é um trato de fibras que interligam os hemisférios, localizado na região dorsomedial do pretecto.

A zona central do pretecto (ZCP) (Figura 7D) está entre as zonas superficial e periventricular; a zona superficial (ZSP) (Figura 7D) é a mais lateral; e a zona periventricular (ZPP) (Figura 7D) é a zona mais medial, que se curva em um trato de fibra rostrocaudal, chamado fascículo retroflexo (Fre) (Figura 7A), originado da habênula, apenas demarca a região pretectal, porém não possui fibras pretectonais.

Os núcleos agrupados do pretecto estão subdivididos em uma grande área. O núcleo lentiforme talâmico *pars plicata* (LTPP) (Figura 7C) está na zona periventricular do pretecto, localizado ventralmente a comissura posterior e lateral ao órgão subcomissural. O núcleo lentiforme talâmico *pars extensa* (LTPE) (Figura 7C) também na zona periventricular do pretecto, se localiza ventralmente ao núcleo pretectal medial e ao núcleo pretectal dorsal e dorsolateral ao núcleo intersticial da comissura posterior. O núcleo pretectal dorsal (DPT) (Figura 6C) está na zona central, localizado dorsalmente ao núcleo pretectal medial e lateral a comissura posterior. O núcleo pretectal medial (MPT) (Figura 7C) está na zona central, localizado dorsomedial ao núcleo pretectal ventral.

O núcleo pretectal ventral (VPT) (Figura 7C) se localiza na parte superficial do pretecto, e está dorsomedial ao núcleo geniculado pretectal. O núcleo tectal cinzento (TC) (Figura 7C) se localiza dorsal ao núcleo lentiforme mesencefálico na borda do trato óptico.

O núcleo lentiforme mesencefálico (LM) (Figura 7C) se localiza na parte superficial do pretecto, ventral ao núcleo tectal cinzento e dorsomedialmente ao trato óptico.

O núcleo dorsal da comissura posterior (Pos) (Figura 7C) está dorsal à comissura posterior. O núcleo dorsal da comissura posterior (DCP) (Figura 7C) está ventral ao núcleo lentiforme talâmico *pars plicata*, e dorsal ao núcleo intersticial da comissura posterior.

O núcleo pretectal óptico ventrolateral (POVL) (Figura 7C) está laterodorsal ao núcleo lentiforme mesencefálico e lateroventral ao núcleo óptico ventrolateral. O núcleo intersticial da comissura posterior (ICP) (Figura 7C) está ventromedial ao núcleo lentiforme talâmico *pars extensa*, e ventrolateral ao núcleo dorsal da comissura posterior.

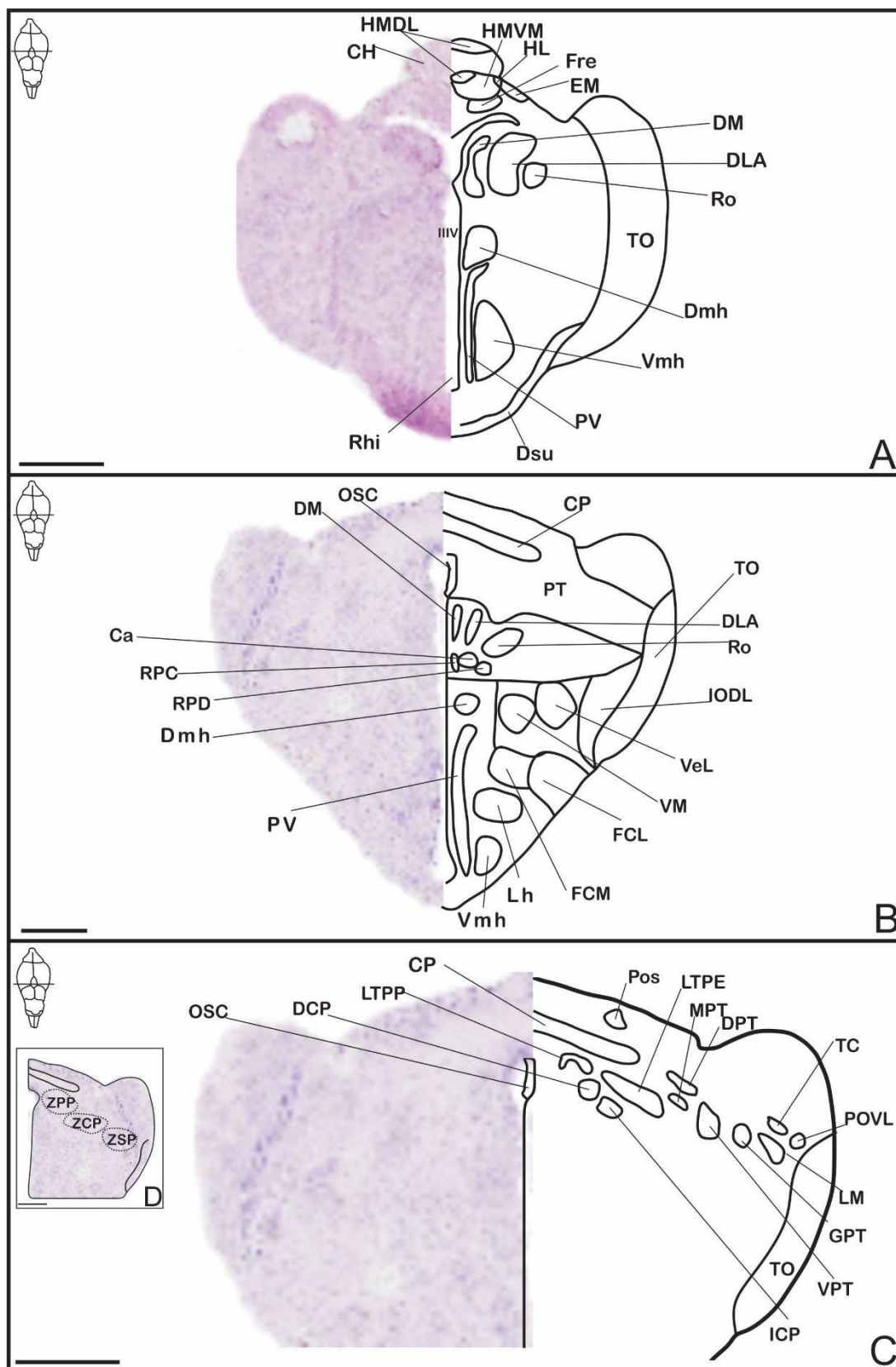


Figura 7 Fotomicrografias de luz de hemisseções transversais do diencefalo de embrião (estágio 25) de *P. expansa* e suas imagens esquemáticas espelhadas. (A-B) diencefalo (C) pretecto. Abreviaturas: Ca, núcleo caudal; CH, comissura habenular; CP, comissura posterior; DCP, núcleo dorsal da comissura posterior; DLA, núcleo dorsolateral anterior do tálamo dorsal; DM, núcleo dorsomedial do tálamo dorsal; Dmh, núcleo dorsomedial do hipotálamo; DPT, núcleo pretectal dorsal; Dsu, decussação supraóptica; EM, estria medular; FCL, feixe cerebral lateral; FCM, feixe cerebral medial; Fre, fascículo retroflexo; GPT, núcleo geniculado

pretectal; HL, núcleo habenular lateral; HMDL, núcleo habenular medial pars dorsolateral; HMVM, núcleo habenular medial pars ventromedial; ICP, núcleo intersticial da comissura posterior; IODL, núcleo intercalado e núcleo óptico dorsal lateral; Lh, núcleo hipotalâmico lateral; LM, núcleo lentiforme mesencefálico; LTPE, núcleo lentiforme talâmico pars extensa; LTPP, núcleo lentiforme talâmico pars plicata; MPT, núcleo pretectal medial; OSC, órgão subcomissural; Pos, núcleo posterior; POVL, núcleo óptico ventro lateral; PT, pretecto; PV, núcleo periventricular; Ro, núcleo *rotundus*; RPC, núcleo reuniens *pars compacta*; RPD, núcleo reuniens pars difusa; TC, núcleo tectal cinzento; TO, trato óptico; VeL, núcleo ventrolateral; VM, núcleo ventromedial; Vmh, núcleo ventromedial do hipotálamo; VPT, núcleo pretectal ventral; ZCP, zona central de pretecto; ZPP, zona periventricular do pretecto; ZSP, zona superficial do pretecto. Coloração: Eosina e Nissl. Barras: (A-B) 4 mm; (C) 6 mm, (D) 2 mm

Mesencéfalo (Encéfalo médio)

O mesencéfalo (Figuras 1BC, 8) consiste em um teto (teto óptico e torus semicircular), um assoalho (tegmento) e uma área de transição (istmo) que está localizado rostralmente ao cerebelo. A superfície dorsal apresenta um par bilateral de eminências esféricas notáveis, os lobos ópticos. Internamente, o ventrículo óptico localizado na luz do teto óptico, é a expansão de aqueduto cerebral.

O assoalho mesencefálico é contínuo com os núcleos do tegmento rombencéfalo (ponte), e não existe separação entre o tegmento mesencefálico e a ponte (tegmento rombencéfalo), ambos formam o tegmento.

O teto (Figuras 1AB, 8BC) é a região mais rostral do mesencéfalo, observada na superfície dorsal do encéfalo, formado pelo teto óptico e o torus semicircular.

O torus semicircular é o teto mesencefálico auditivo. Está coberto pelo teto óptico, localizado ventralmente ao ventrículo óptico, e é formado pelos núcleos laminar e central. O núcleo laminar do torus semicircular (LTS) (Figura 8B) está localizado dorsomedial ao núcleo central do torus semicircular e a formação reticular. O núcleo central do torus semicircular (CTS) (Figura 8BC) está ventrolateral ao núcleo laminar do torus semicircular, dorsomedial aos núcleos istmais e ventral a zona periventricular do teto óptico.

O teto óptico (TO) (Figura 1AB) é o teto mesencefálico visual. Localizado na superfície dorsal do encéfalo, é formado por dois lobos proeminentes em cada lado do encéfalo. Internamente, presença de ventrículo óptico conectado ao sistema ventricular do encéfalo. As camadas celulares do teto óptico podem ser divididas em zonas cinzentas superficial, central e periventricular.

A zona superficial (ZS) (Figuras 7ABC), localizada na região mais dorsal do teto óptico, é dividida em zona estrato (ZE), em estrato cinza superficial (ECS), e em

estrato óptico (EO). A zona central do teto óptico (ZC) (Figuras 8ABC), localizada entre as zonas superficiais e periventricular, é dividida em estrato cinza intermediário (ECI) e em estrato álbum intermediária (EAI). A zona periventricular do teto óptico (ZP) (Figuras 8ABC) é formada pelo estrato cinza profundo (ECP), pelo estrato álbum profundo (EAP), e pela parte dorsolateral do central cinzento (CCDL), é a zona mais profunda e está contornando a borda do ventrículo óptico.

O sistema óptico acessório é um conjunto de núcleos que atua em conjunto com o pretecto. O núcleo da raiz óptica basal (ROB) (Figura 8B) está presente na parte lateral do tegmento, dorsolateral ao núcleo rubro e ventral a formação reticular. O núcleo mesencefálico lentiforme (LM) (Figura 7C) é o segundo componente do sistema óptico acessório, localizado no pretecto, ventral ao núcleo tectal cinzento e ventromedial ao núcleo óptico ventrolateral.

O núcleo mesencefálico do nervo trigêmeo (Figura 8C, 9B) (Me V), se localiza na zona periventricular cinzenta do teto óptico, na linha mediana.

O istmo (IS) (Figura 1BC) uma área de transição (istmo) que está localizado rostralmente ao cerebelo. Existe a emergência do nervo craniano troclear (IV) (Figura 1BCDE, 8C), pois os núcleos do nervo se encontram no tegmento.

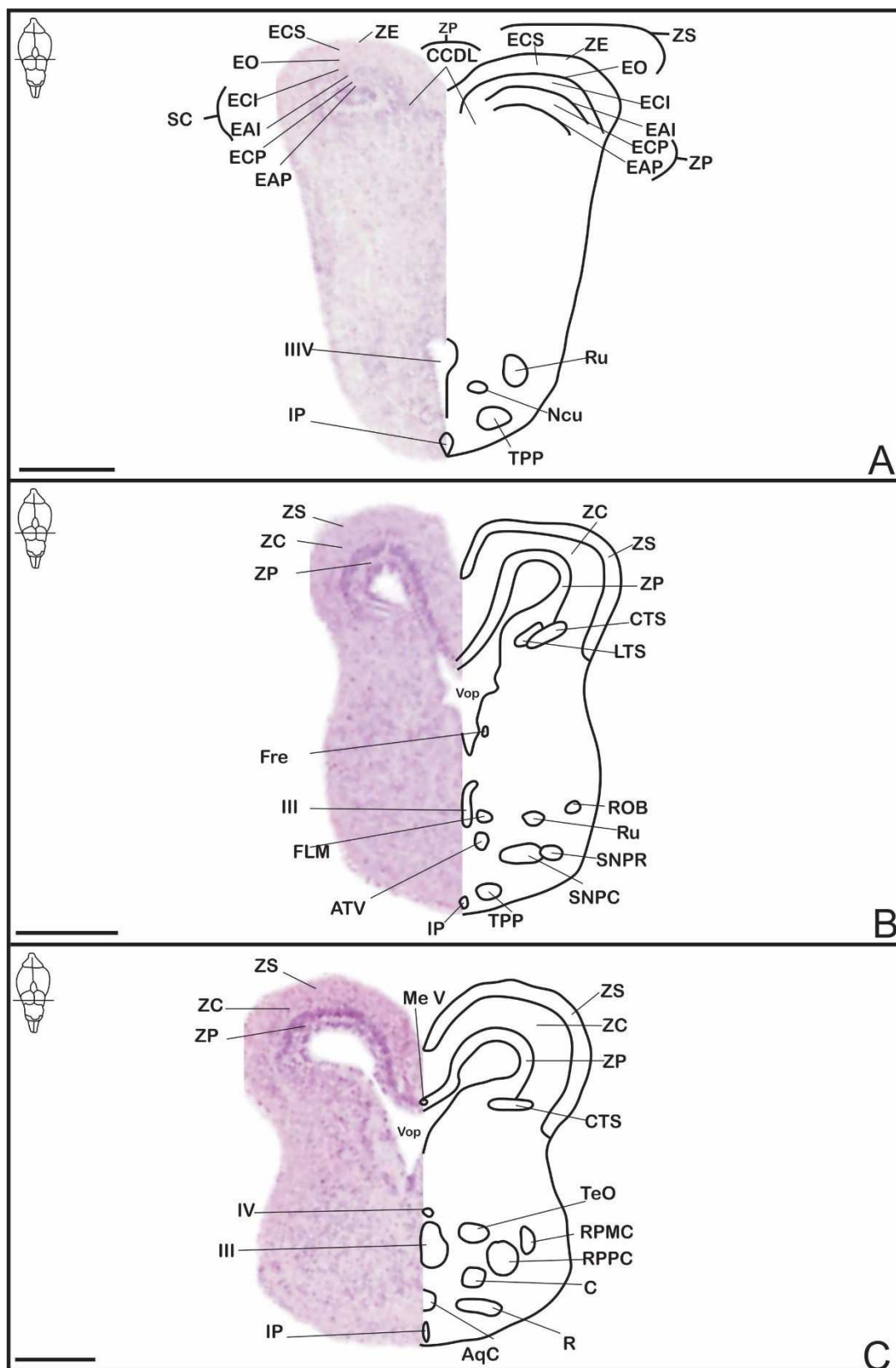


Figura 8 Fotomicrografias de luz de hemisseções transversais do mesencéfalo de embrião (estágio 25) de *P. expansa* e suas imagens esquemáticas espelhadas. (A-C) tectum, istmo e teto óptico. Abreviaturas: IIIIV, terceiro ventrículo; III, núcleo nervo oculomotor III; IV, núcleo do nervo troclear IV; AqC, aqueduto cerebral; ATV, área tegmental ventral; C, cerúleo; CCDL, parte dorsolateral do central cinzento; CTS, núcleo central do torus semicircular; EAI, estrato alúmen intermediária; EAP, estrato alúmen profundo; ECP, estrato cinza profundo; ECS, estrato cinza superficial; ECI, estrato cinza intermediário; EO, estrato óptico; FLM, fascículo

longitudinal medial; Fre, fascículo retroflexo; IP, núcleo interpenducular; Ncu, núcleo cuneiforme; TeO, núcleo tegmental óptico; RPMC, núcleo reticular *pars magnocelulares*; RPPC, núcleo reticular *pars parvocelulares*; LTS, núcleo laminar do torus semicircular; Me V, núcleo mesencefálico do nervo trigêmeo V; R, núcleo da rafe; SNPC, substância negra *pars compacta*; SNPR, substância negra *pars reticulata*; TPP, núcleo tegmental pedúnculo pontino; ROB, núcleo da raiz óptica basal; Ru, núcleo rubro; Vop, ventrículo óptico; ZE, zona estrato; ZC, zona central do teto óptico; ZP, zona periventricular do teto óptico; ZS, zona superficial do teto óptico. Coloração: Eosina e Nissl. Barras: (A) 3,5 mm; (B) 3,5 mm; (C) 3,5mm

Rombencéfalo (Encéfalo caudal)

Tegmento

O tegmento rombencéfálico (ponte) é contínuo com o tegmento do mesencefalo. Não existe separação entre estas estruturas, ambos formam o tegmento (Figura 1BC, 8, 10A). Funde-se dorsalmente com o bulbo.

É formada por núcleos tegmentais (substância negra, área tegmental ventral, fascículo longitudinal medial, núcleo rubro, núcleo tegmental óptico, região mesencefálica locomotora, núcleos tegmentais pedúnculo pontinos, núcleo interpenducular e núcleos pontinos), e pelos núcleos da formação reticular (núcleos reticulares, cerúleo, núcleo da rafe)

O par de nervo oculomotor (III) (Figura 1BC, 8BC), possui núcleos e emergência no tegmento, se localiza em uma posição medial na parte dorsal do tegmento, dá origem ao nervo oculomotor, que se dirige ventralmente, para emergir na superfície externa do encéfalo.

O nervo troclear (IV) (Figura 1B, 8C) possui núcleo no tegmento e emergência no istmo mesencefálico (Figura 1B); localizado dorsalmente ao núcleo do nervo oculomotor (III), e ventrolateral ao ventrículo óptico

O nervo abducente (VI) (Figura 1BC, 10A) possuem núcleos e emergência no tegmento, localizado dorsal aos núcleos pontinos, ventralmente ao quarto ventrículo.

A substância negra apresenta duas divisões, *pars compacta* (SNPC) e *pars reticulata* (SNPR) (Figuras 2A, 8B). A substância negra *pars compacta* (SNPC) está localizada ventromedial ao núcleo rubro e dorsolateral ao núcleo interpenducular. A substância negra *pars reticulata* (SNPR) está lateral a substância negra *pars compacta* e ao núcleo tegmental pedúnculo pontino e ventrolateral ao núcleo rubro.

A área tegmental ventral (ATV) (Figuras 8B) se localiza ventral ao nervo oculomotor (III) e ao fascículo longitudinal medial, dorsomedial a substância negra *pars reticulata*.

O fascículo longitudinal medial (FLM) (Figura 8B, 10A) se localiza ventrolateral ao núcleo oculomotor III e possuem interconexões com os núcleos oculomotor III, troclear IV e abducente VI e vestibular VIII.

O núcleo rubro (Ru) (Figuras 2B, 8AB) se localiza na região ventrolateral do tegmento, dorsal à substância negra, lateral a área tegmental ventral e ventrolateral ao nervo oculomotor III. O núcleo tegmental óptico (TeO) (Figuras 8C) está presente na parte dorsomedial da região do tegmento, dorsal aos núcleos reticulares, lateral ao núcleo do nervo troclear IV. A região mesencefálica locomotora se localiza na parte ventral do tegmento, formado pela a parte caudal do núcleo cuneiforme e o núcleo tegmental pedúnculo pontino.

Os núcleos tegmentais pedúnculo pontinos (TPP) (Figuras 8AB) estão localizados na região ventromedial do tegmento, lateral ao núcleo interpenducular, e ventral a substância negra. O núcleo cuneiforme (Ncu) (Figuras 8A) está localizado ventromedial ao núcleo rubro e lateral ao terceiro ventrículo.

O núcleo interpenducular (IP) (Figuras 2B, 8ABC) se localiza na parte ventromedial do tegmento, medial ao núcleo tegmental pedúnculo pontino e ventral ao aqueduto cerebral. O trato entre a habênula e o núcleo interpenducular é o fascículo retroflexo (Figuras 7A, 8B), localizado na borda do ventrículo óptico e dorsal ao núcleo oculomotor III.

Os pequenos grupos de células intermeado entre os grupos de axônios, os núcleos pontinos (Po) (Figura 10A), localizados na parte ventral do bulbo, ventrais ao núcleo motor do nervo trigêmeo V e ao núcleo principal sensorial V.

O núcleo da rafe (R) (Figuras 2B, 8C, 10A) se localiza no plano sagital mediano, ventromedial ao cerúleo, ventral ao núcleo reticular *pars parvocellulares*, dorsal ao núcleo cuneiforme.

O cerúleo (C) (Figuras 2B, 8C, 10A) se localiza na borda lateral da região rostral do quarto ventrículo, na região do tegmento; ventral ao núcleo tegmental óptico, ventrolateral ao núcleo troclear IV e ao núcleo do nervo oculomotor III.

Os núcleos reticulares estão localizados na região dorsolateral do tegmento. Possuem duas divisões, o núcleo reticular *pars magnocellulares* e o núcleo reticular *pars parvocellulares*. O núcleo reticular *pars magnocellulares* (RPMC) (Figuras 8C) está lateral ao núcleo reticular *pars parvocellulares* e ventrolateral ao núcleo tegmental óptico. O núcleo reticular *pars parvocellulares* (RPPC) (Figuras 8C) está dorsal ao cerúleo, e lateral ao núcleo nervo oculomotor III.

Cerebelo

O cerebelo (CE) é uma estrutura cortical localizada na superfície dorsal do encéfalo, rostralmente à fossa romboide. O corpo cerebelar é liso, proeminente, e em formato triangular, semelhante a uma pera invertida com a base posicionada rostralmente; as aurículas são sutis e laterais ao corpo. O cerebelo evidencia o limite rostral do quarto ventrículo, e internamente, possui um distinto ventrículo cerebelar (Figuras 1AB, 2AB).

Microscopicamente, o cerebelo é formado por uma camada externa, por um córtex cerebelar (CoC) e por uma camada distinta de matriz branca (SB). As camadas de córtex são uma espessa camada molecular (Mo) na superfície dorsal do encéfalo; uma fina camada intermediária formada por células de Purkinje (P), situada entre as camadas de células moleculares e a granular; e uma densa e espessa camada interna granular (Gr), que está localizada dorsal a camada de substância branca (Figuras 9, 10A).

O *brachium conjunctivum* (BC) (Figura 2B, 10A), estrutura que conecta o cerebelo ao mesencéfalo, está ventrolateral ao núcleo mesencefálico do nervo trigêmeo V.

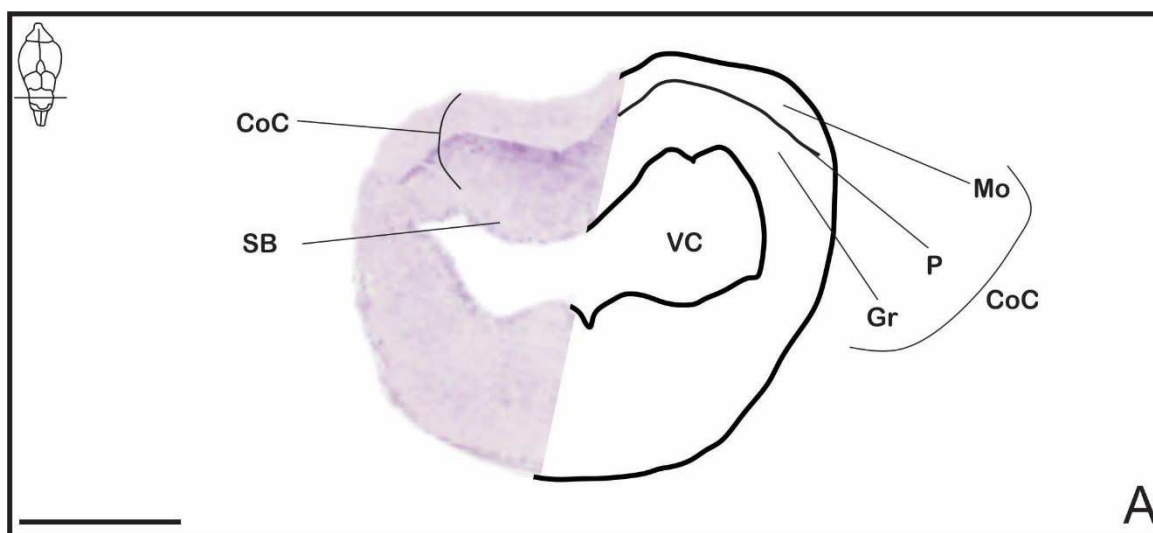


Figura 9 Fotomicrografia de luz de hemisseção transversa do cerebelo (A) de embrião (estágio 25) de *P. expansa* e suas imagens esquemáticas espelhadas. Abreviaturas: CoC, córtex cerebelar; Gr, camada granular do cerebelo; Mo, camada molecular do cerebelo; P, camada de células Purkinje do cerebelo; SB, camada de matriz branca; VC, ventrículo cerebelar. Coloração: Eosina e Nissl. Barras: (A) 1 mm.

Bulbo

O bulbo (BU) é uma região de transição entre o encéfalo e a medula espinhal, se funde ventralmente com o tegmento, e contém os núcleos dos nervos cranianos V

a XII, trigêmeo (V), abducente (VI), facial (VII), vestibulo coclear (VIII), glossofaríngeo (IX), vago (X), acessório (XI), hipoglosso (XII). O ventrículo cerebral mais caudal do encéfalo, o quarto ventrículo é o espaço medial único no bulbo, exposto na face dorsal, e na luz do ventrículo observa-se o plexo coriódio do quarto ventrículo (PC) (Figura 1ABC).

O nervo trigêmeo (V) possui emergência no bulbo. A região terminal deste nervo é o núcleo principal trigêmeo sensorial (PS V), dorsal aos núcleos pontinos (Figura 10A).

O componente motor visceral adicional ao nervo trigêmeo é sua divisão mesencefálica, o núcleo mesencefálico do nervo trigêmeo V (Me V) (Figura 8C), na zona periventricular cinzenta do teto óptico, na linha mediana. Presença do núcleo motor visceral do nervo trigêmeo (M V), localizado no bulbo, ventrolateralmente ao núcleo cinza central e medialmente ao núcleo principal trigêmeo sensorial (Figura 10A).

O nervo facial (VII) (Figura 1BC) possui emergência no bulbo, e internamente foi observado o núcleo solitário (SO) (Figura 10A), localizado medialmente ao *brachium conjunctivum*.

O nervo cranial vestibulo coclear (VIII) (Figura 1BC) possui emergência no bulbo. O ramo coclear do nervo vestibulo coclear (VIII) é formado de núcleos, um localizado lateralmente ao núcleo vestibular descendente VIII, o núcleo angular (A); e um medialmente ao núcleo vestibular ventromedial VIII, o núcleo magnocellular (MC); e entre estes núcleos está o núcleo laminar (L). (Figura 10B).

O ramo vestibular do nervo vestibulo coclear (RV VIII) é formado por núcleos na região ventral, os núcleos dorsolateral (VDL), ventrolateral (VVL), ventromedial (VVM) e descendente (VD) (Figura 10b).

O nervo glossofaríngeo (IX) (Figura 1BC, 10B) possui emergência no bulbo, seus núcleos estão localizados lateralmente no bulbo; o nervo vago (X) (Figura 1BC, 10B) tem emergência no bulbo, seus núcleos estão localizados ventral aos núcleos glossofaríngeo (IX) e acessório (XI); o nervo acessório (XI) (Figura 1BC, 10B) tem emergência no bulbo, seus núcleos estão localizados ventralmente no bulbo; o nervo hipoglosso (XII) (Figura 1BC, 10B) tem emergência no bulbo, seus núcleos estão localizados dorsalmente ao nervo vago (X).

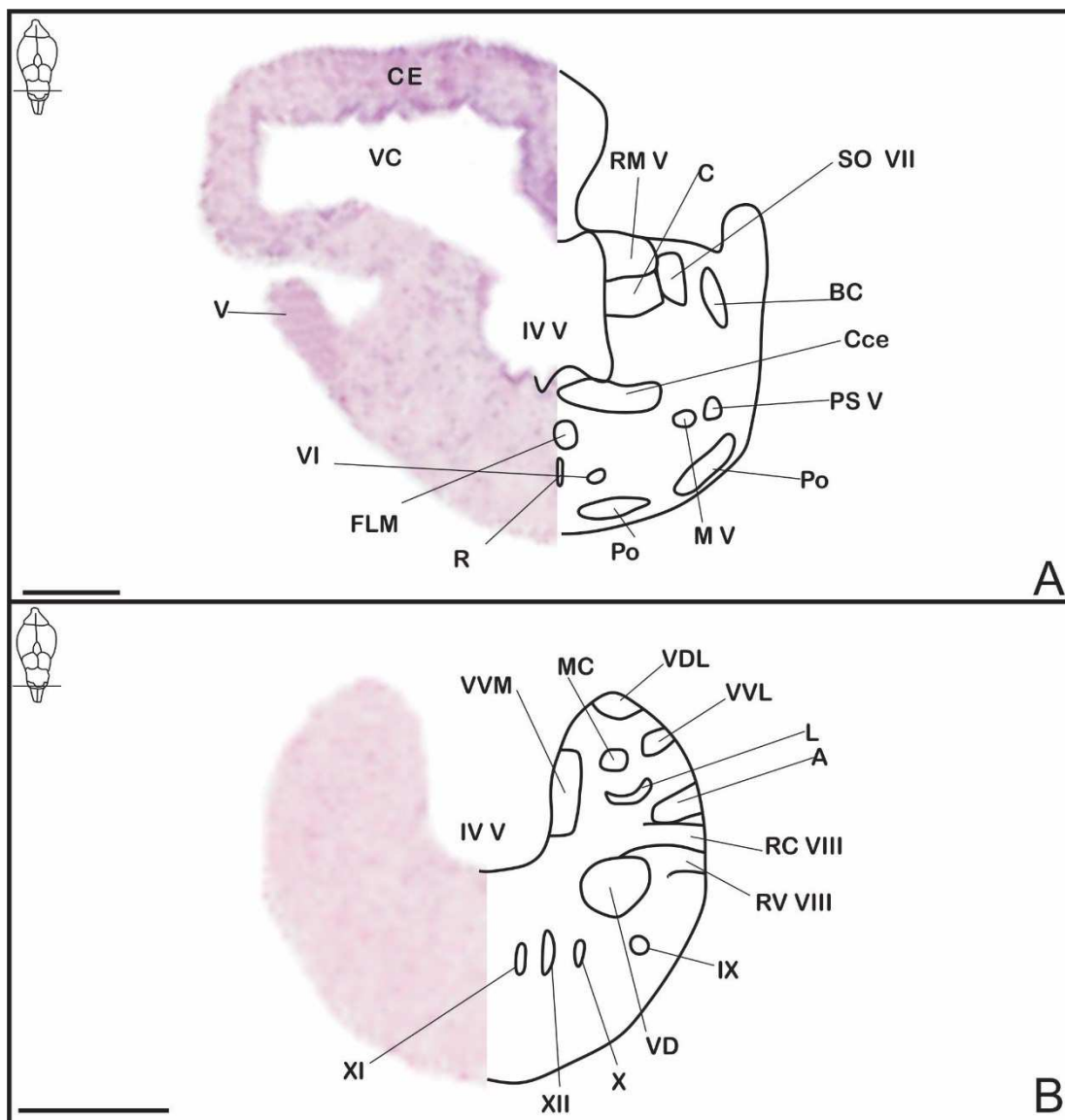


Figura 10 Fotomicrografias de luz de hemisseções transversais do rombencéfalo do embrião (estágio 25) de *P. expansa* e suas imagens esquemáticas espelhadas. (A) cerebelo, bulbo e tegmento; (B), bulbo. Abreviaturas: IVV, quarto ventrículo; IX, glossofaríngeo; X, nervo vago; XI, nervo acessório; XII, nervo hipoglosso; VI, nervo abducente; V, nervo trigêmeo; A, núcleo angular; BC, *brachium conjunctivum*; C, cerúleo; CE, cerebelo; Cce, cinza central; FLM, fascículo longitudinal medial; FR, formação reticular; L, núcleos laminares; MC, núcleo magnocelular; M V, núcleo motor do nervo trigêmeo V; Po, núcleos pontinos; PS V, núcleo principal sensorial V; R, núcleo da rafe; RC VIII, ramo coclear do nervo VIII; RM V, raiz mesencefálica do nervo V; RV VIII, ramo vestibular do nervo VIII; SO VII, núcleo solitário; VC, ventrículo cerebelar; VD, núcleo vestibular descendente VIII; VDL, núcleo vestibular dorsolateral VIII; VVL, núcleo vestibular ventrolateral VIII; VVM, núcleo vestibular ventromedial VIII. Coloração: Eosina e Nissl. Barras: (A) 3,5 mm; (B) 5 mm.

Discussão

Encéfalo

A anatomia externa do encéfalo do embrião de *P. expansa* é semelhante ao encontrado por Wyneken (2001) em tartarugas marinhas e por Cordery e Molna (1999) em *T. scripta*.

A presença de 12 nervos cranianos em *P. expansa*, concordando com Orr (1986) e Senn (1979) ao afirmar nos répteis, foram observados dois pares de nervos cranianos a mais dos encontrados em peixes e em anfíbios.

Tufos vasculares juntos com a tela corióidea formam os plexos corioides. De acordo com Di Dio (2002) e Machado e Haertel (2014), nos mamíferos, os ventrículos se localizam internamente e os plexos corioides se estendem dentro destes ventrículos, mas nos anamniotas e neste estudo, o plexo do quarto ventrículo se projeta para o espaço externo ao redor do encéfalo. Nos vertebrados, o líquido cerebrospinal flui em direção ao quarto ventrículo, como resultado da pressão da secreção quanto da ação dos cílios das células endoteliais.

Bulbos olfatórios

O olfato é o sentido que durante a história de vida dos vertebrados, sempre foi o canal pelo qual as informações do ambiente foram recebidas (Romer e Parsons, 1985), confirmando a importância dos bulbos olfatórios encontrados em *P. expansa*. Os bulbos olfatórios são pares e estão na região mais rostral do telencéfalo, na base de cada hemisfério cerebral, e de acordo com Hildebrand e Goslow (2006) são menores que dos peixes.

Martinez-Garcia et al. (1991) em *Podarcis hispanica*, dizem que os bulbos olfatórios possuem conexões para o córtex lateral, para o núcleo amigdalóide ventral anterior e para o septo. Pode dizer que em *P. expansa* pode ocorrer as mesmas projeções, pois foram observados todos estes núcleos.

Hemisférios cerebrais

Para Hildebrand e Goslow (2006) e Kardong (2010) o telencéfalo se desenvolvem da extremidade rostral do tubo neural. Nos vertebrados, exceto nos peixes actinoptérgios, os hemisférios cerebrais evaginam-se, formando um par de protuberâncias, cada uma contendo um par de ventrículos laterais, como o observado em *P. expansa*.

A neurogênese do telencéfalo de *T. scripta* pode persistir até a vida adulta, como também ocorre nos squamatas *T. mauritanica*, *P. hispânica*, e *T. hispidus*. A neurogênese continua no período pós-natal, ocorrendo, principalmente, nos bulbos olfatórios, no complexo estriado e no pálio medial (Lopez-Garcia et al., 1988; Pérez-Cañellas e García-Verdugo, 1996; Pérez-Cañellas et al., 1997; Marchioro et al., 2005). Estas três regiões foram encontradas na fase embrionária de *P. expansa*.

A substância cinzenta dos hemisférios cerebrais de *P. expansa*, assim como de *T. mauritanica* (Pérez-Cañellas e García-Verdugo, 1996) estão divididos em uma região dorsal, chamada pálio, e uma região ventral, o subpálio, formada pelo complexo estriado, ventrolateralmente, e pelo septo, ventromedialmente.

Para Jarvis (2009) a organização do pálio dos répteis consiste em um córtex dorsal, uma crista ventricular dorsal, um córtex lateral, um córtex medial e uma região da amígdala, e os achados deste estudo concordam com o autor.

Existem várias hipóteses sobre a evolução do neocórtex dos répteis. Duas regiões importantes são a citoarquitetura contínua do córtex medial/dorsomedial e do córtex dorsal; e a presença da crista ventricular dorsal, observadas no estudo. Uma hipótese, é que a crista ventricular dorsal, a região piriforme e a amígdala, ou seja, o neocórtex temporal dos mamíferos, possui a mesma origem (Reiner, 1993; Butler, 1994; Renier, 2000; Puelles, 2017). Segunda hipótese, é que o neocórtex temporal não teve nenhum antecedente nos amniotas, e surgiu novamente na linhagem dos mamíferos modernos (Bruce e Neary, 1995a). E na terceira hipótese, o pálio lateral nos hemisférios laterais, surgiu da crista ventricular dorsal (Aboitiz, 2010).

Pálio medial

Para La Iglesia e Lopez-Garcia (1997), Cordery e Molna (1999), e Aboitiz et al. (2002) o pálio medial dos répteis, é comparável à formação do hipocampo dos mamíferos (arquicórtex), é a principal parte do sistema límbico. Outras partes telencefálicas do sistema límbico são os núcleos no septo e a amígdala, que é uma região interna do pálio lateral e do estriado, além de partes do hipotálamo e habênula (Liem et al., 2013). Para Hildebrand e Goslow (2006) o complexo estriado pode ser o neocórtex.

La Iglesia e Lopez-Garcia (1997) em pesquisas em *P. hispânica*, descrevem que o córtex dorsomedial é interconectado somente com o córtex medial. O córtex lateral, o córtex dorsal e o córtex dorsomedial, se projetam para o córtex medial, este

se projeta de volta, e se conecta com o septo. Todas estas regiões foram encontradas em *P. expansa*.

O arquicórtex, observado em *P. expansa*, é empurrado pelo neocórtex até o topo do encéfalo, próximo à linha mediana. Com o seu deslocamento, forma uma longa faixa arqueada que invade os ventrículos laterais, o córtex medial (Hildebrand e Goslow, 2006).

O hipocampo foi estudado pela primeira vez em iguanas, pelo autor Spitzka (1880). A evidência neuroanatômica indica que o córtex medial dos répteis, como a *P. expansa*, pode ser homólogo ao hipocampo de mamíferos e aves. Estudo com os efeitos das lesões no córtex medial de *T. scripta*, mostraram que as lesões prejudicaram seletivamente as representações de memória do espaço ambiental (López et al., 2003).

Para Romer e Parsons (1985) ao contrário dos amniotas, a maioria das informações sensoriais ascendentes nos anamniotas é direcionada para o pálio medial, a integração de algumas informações sensoriais ocorre no pálio dorsal, e os sinais eferentes são projetados pelo estriado até o rombencéfalo. Em *P. expansa* também pode ocorrer estas projeções, pois apresenta todas estas regiões.

Pálio Lateral

O pálio lateral é o centro olfatório primário, que recebe fibras diretamente dos bulbos olfatórios, pode ser retransmitida para o tálamo dorsal e para outras áreas paliais. As conexões do córtex lateral de *P. hispânica* foram rastreadas e neurônios marcados, e foram observadas conexões em ambos os bulbos olfativos e núcleo da banda diagonal de Broca, no lado oposto ao córtex lateral e no mesmo lado do núcleo amigdalóide ventral. Estas conexões suportam a hipótese de que o córtex lateral dos répteis é comparável ao córtex piriforme de mamíferos (Martinez-Garcia et al., 1986). E estas regiões foram observadas nesta pesquisa.

Pálio Dorsal

O pálio dorsal torna-se um centro importante de integração de informações sensoriais. O aumento do pálio dorsal, observada nos répteis e em *P. expansa*, está relacionado com a expansão do tálamo dorsal, que transmite impulsos somatossensoriais, ópticos e auditivos às partes do pálio dorsal (Kappers et al., 1936). Baseado na hipótese de Butler e Hodos (1996), o pálio dorsal formado pelo colopálio

(crista ventricular dorsal) e pelo lemnopálio (córtex dorsal), corroborando com os achados neste estudo.

Para Medina e Abellan (2009) e para Nomura et al. (2015), o pálio dorsal, localizado entre os outros dois córtices, e a crista ventricular dorsal, observados em *P. expansa*, são homólogos ao neocórtex, por suas numerosas conexões. Karten (2013) e Liem et al. (2013) dizem que o maior desenvolvimento do pálio dorsal dos amniotas, ocorreu a partir do recebimento das entradas somatossensoriais, ópticas, visuais, auditivas, e outras vindas do tálamo dorsal, e não de projeções diretas dos bulbos olfatórios. Não se sabe se área palial relativamente pequena dos peixes e de outros anamniotas, identificada preliminarmente como pálio dorsal, é homologa ao pálio dorsal dos amniotas. A hipótese de homologia é apoiada pelo fato de que o pálio dorsal recebe algumas projeções visuais e auditivas vindas do tálamo dorsal, e recebe uma entrada olfatória, quando presente, não muito ampla.

Sinais eferentes do pálio dorsal dos répteis passam pelo estriado e seguem para os núcleos da formação reticular antes de ir para os centros motores, ao invés de seguir direto para os centros motores do tronco cerebral (bulbo, mesencéfalo e tegmento) ou medula espinhal (Liem et al., 2013). Acredita-se que *P. expansa* pode receber as mesmas projeções, pois apresenta todos estes núcleos.

A evolução do tálamo dorsal e do pálio dorsal em diferentes grupos de amniotas é controversa. Baseado na hipótese de Butler (1994) e Butler e Hodos (1996), reconhece-se a existência de dois grupos de núcleos distintos no tálamo dorsal e duas regiões receptoras de sinais no pálio dorsal: um colotálamo, que recebe informações visuais, auditivas e somatossensoriais do teto óptico mesencefálico e as envia para um colopálio (crista ventricular dorsal); e um lemnotálamo que recebe fibras visuais diretamente dos centros sensoriais primários, carregadas pelo lemnisco lateral e por parte do trato óptico, e não passam pelo teto mesencefálico. E retransmite essa informação para o lemnopálio (córtex dorsal).

Crista ventricular dorsal

Para Ulinski (1983) e Pérez-Cañellas e García-Verdugo (1996), uma massa nuclear única dos sauropsídeos, que em aves é chamada de hiperestriado, e crista ventricular dorsal nos répteis e em *P. expansa*, estão localizadas entre os córtex. Discordando com o encontrado por Senn (1979), que diz que a crista ventricular dorsal apresenta uma estrutura laminar em tartarugas e *Sphenodon*; e uma característica de

massa nuclear em crocodilianos e nos lagartos (Agamidae, Iguanidae, Teiidae, Varanidae).

Kappers et al. (1936) dizem que a crista hipopalial do *Sphenodon* é comparável com a crista ventricular dorsal das tartarugas, como *P. expansa*.

A crista ventricular dorsal, pela primeira vez descrita em tartarugas, por Smith (1919), interage com o teto óptico. A maior parte das fibras do nervo óptico chega ao teto óptico, e destes os impulsos são retransmitidos, através do colotálamo, para a crista ventricular dorsal (Parent, 1997). Nas tartarugas e em *P. expansa*, observa-se desenvolvimento de uma crista ventricular dorsal, Butler e Hodos (2005) acreditam que ela representa um colopálio expandido, mas para Grisham e Powers (1990) esta surgiu do pálio lateral.

Na linhagem evolutiva das tartarugas, diápsidas e aves, observa-se o desenvolvimento de uma crista ventricular dorsal localizada dorsal ao estriado e empurrando a ventrículo lateral, nos répteis e em *P. expansa*, essa crista nas aves é frequentemente chamada de hiperestriado, neseestriado e ectoestriado, pela crença de que fazia parte do estriado, mas sabe-se que a crista se originou do pálio, ela representa um colopálio expandido. Nas aves, o lemnopálio, forma uma protuberância dorsal conspícua no lado medial do hemisfério cerebral, chamada de Wulst (do alemão, corcova, protuberância) (Butler e Hodos, 2005).

Conforme Butler (1994) em estudos embriológicos, a crista ventricular dorsal, parte do pálio dorsal, surge por um espessamento da borda lateral do pálio, cresce por que se projeta para dentro dos ventrículos laterais, como observado na *P. expansa*. Para *Alligator mississippiensis*, a crista ventricular dorsal é formada por uma área dorsolateral, uma área intermédia lateral e pelo núcleo do trato olfatório lateral (Crosby, 1917).

Subpálio

O núcleo accumbens de *Gekko gecko* recebe projeções do núcleo da banda diagonal de Broca, do pálio ventral, do núcleo preóptico, da área tegmental ventral e do tálamo dorsal (Gonzalez et al., 1990), e pode-se inferir que *P. expansa* pode receber as mesmas projeções, pois apresenta todos estes núcleos.

O córtex lateral, o córtex dorsal e a porção superficial da parte lateral do córtex dorsal, foram observadas em *P. expansa*, e pode-se acreditar que as projeções do

estriado dorsal, se originam nestas regiões, conforme o encontrado em *S. merianae* (Lohman e Woerden-Verkley, 1976).

Em embriões de *P. expansa*, o estriado se localiza ventrolateralmente na região do subpálio, e o tálamo, nas regiões laterais ao terceiro ventrículo. Em estudos com embriões de *T. scripta* (Cordery e Molna, 1999), verificaram as conexões do desenvolvimento inicial do tálamo, e testificaram que as células da cápsula interna dos mamíferos, são homólogas as fibras talâmicas e ao estriado dos répteis. A presença destas regiões nesta pesquisa corrobora com os resultados encontrados em *T. scripta*.

Para Srivastava et al. (2009) em *H. flaviviridis*, a porção medial do subpálio é ocupada pelo septo e a porção lateral do subpálio é ocupada pela crista ventricular dorsal e o estriado. Para *P. expansa*, a crista ventricular dorsal pertence ao córtex dorsal.

Para Siemen e Künzle (1994) o subpálio possui funções motoras e é observado ventralmente ao pálio em *P. expansa*, e está conectado com a região bulbomedular e apresenta projeções eferentes do complexo do nervo trigêmeo e da substância cinzenta da medula espinhal.

De acordo com Font et al. (1997), os núcleos septais lateral e medial, observados ventromedialmente ao complexo estriado em *P. expansa*, em *P. hispânica* recebem projeções do hipotálamo, da área preóptica, do núcleo dorsomedial do tálamo dorsal e mesencéfalo.

Diencefalo

Epitálamo

Para Di Dio (2002) o epitálamo tem a função de regular os comportamentos cíclicos diurnos e sazonais. Quay (1979) e Engbretson et al. (1981) dizem que os lagartos e tuatara (*Sphenodon*) apresentam olho parietal. As tartarugas, como a *P. expansa*, e as serpentes possuem apenas órgão pineal. Os crocodilos perdem o órgão pineal na fase adulta.

O epitálamo no período de desenvolvimento inicial consiste em uma camada de células matriz densa contínua, ventralmente com o tálamo dorsal. Desenvolve o órgão pineal em todos os répteis, e o saco dorsal e a paráfise nos lagartos; e todas estas estruturas se assemelham aos plexos corioides, localizados no sistema ventricular do encéfalo, corroborando com o encontrado por Senn (1979).

Hipotálamo

O hipotálamo, observado em *P. expansa*, apresenta um papel importante no controle dos sistemas simpático e parassimpático, que suprem os órgãos internos, glândulas e vasos sanguíneos, regula os períodos de repouso e atividade e interage com o sistema límbico. É a maior divisão do diencéfalo em peixes cartilaginosos e ósseos (Kierman, 2003), porém nesta pesquisa, o tálamo dorsal é a região mais desenvolvida do diencéfalo.

O núcleo ventromedial hipotalâmico de *G. gecko* é innervado pelo núcleo da rafe e pelo núcleo reticular *pars parvocelulares* (Bruce e Neary, 1995b). Pela presença destes núcleos, acredita-se que esta inervação ocorra em *P. expansa*.

Para Kappers et al. (1936) e Senn (1979), no período embriológico dos répteis, durante a evaginação dos hemisférios cerebrais, a matriz de células da área preóptica do hipotálamo, se descola dorsolateral e rostralmente. Posteriormente, esta matriz celular envolve os ventrículos laterais para se diferenciar nas regiões estriadas e paliais, através de proliferação e migração adicional de células. Em *P. expansa* observou-se estas regiões estriadas e paliais diferenciadas.

Tálamo

O tálamo, observado em *P. expansa*, forma o centro do encéfalo, consiste em vários núcleos e recebem informações de sistemas sensitivos e projetam-se para áreas sensitivas do córtex cerebral, e sua evolução está intimamente relacionada à do telencéfalo. E o tálamo ventral é a menor parte do diencéfalo dos vertebrados, e está associada ao centro motor cerebral, o complexo estriado (Kierman, 2003).

Conforme Pritz (2014) em *Caiman crocodilus*, os núcleos que relacionam o tálamo dorsal e se projetam para o pálio, são o núcleo dorsolateral anterior, o núcleo da banda diagonal de Broca, e o núcleo geniculado dorsal lateral; os que projetam para a crista ventricular dorsal são o núcleo *rotundus*, o núcleo reuniens *pars compacta*, o núcleo reuniens *pars difusa*, e o núcleo ventrolateral. E o núcleo que se projeta para o pálio e para a crista é o núcleo dorsomedial. Estes núcleos foram encontrados na *P. expansa*. Exceto o núcleo esférico, ventralmente a crista ventricular dorsal, encontrado em *C. crocodilus* e em *T. hispidus* (Pimentel et al., 2011).

O núcleo *rotundus* e o núcleo dorsomedial do tálamo dorsal, observados em *P. expansa*, recebem projeções do córtex lateral, em *Lacerta viridis* (Powell e Kruger, 1960) e em *C. crocodilus* (Pritz, 2016).

Guirado e Dávila (2002) dizem que o tálamo dorsal de *Psammmodromus algirus* realiza a inervação dos córtex telencefálicos. O córtex medial, o dorsomedial, a parte medial do córtex dorsal receberam projeções bilaterais do tálamo dorsal; a parte lateral do córtex dorsal e parte dorsal do córtex lateral receberam projeção em unilateral. No córtex dorsal, observaram-se projeções descendentes que alcançaram o estriado, o diencéfalo e o tegmento mesencefálico, sugerindo ser um córtex motor e sensorial. Acredita-se que *P. expansa* possa receber estas projeções, pois apresentou todas estas regiões.

Em juvenis de *P. unifilis*, o núcleo reuniens *pars compacta* do tálamo dorsal, continua crescendo e se funde com o núcleo dorsomedial, e ambos foram encontrados nesta pesquisa, e o mesmo acontece com o núcleo intermédio nos jacarés (KAPPERS, HUBER; CROSBY, 1936).

Para Kenigfest et al. (2005) e Hildebrand e Goslow (2006) a presença dos núcleos do tálamo ventral em mamíferos, em *Testudo horsfieldi* e em *P. expansa*, comprovam a organização comum do tálamo nos amniotas.

Para *P. expansa*, a região pretectal está localizada na região caudal do diencéfalo, entre o tálamo dorsal e o teto, posição semelhante à encontrada em *C. crocodilus* e em *Varanus salvadorii* (Pritz e Stritzel, 1992).

Mesencéfalo

O teto mesencefálico está relacionado com os sistemas visual e auditivo, é um importante centro de integração nos peixes, semelhante ao encéfalo nos amniotas (Kierman, 2003). Xi et al. (2011) em pesquisa com a região auditiva do mesencéfalo de *P. sinensis*, apresentou células progenitoras dos núcleos central e laminar do torus semicircular, e foram geradas em diferentes locais da zona ventricular. E estes núcleos foram observados em *P. expansa*, pode admitir-se que foram geradas nas mesmas regiões que em *P. sinensis*.

O sistema visual de *Emy sordicularis*, de *T. horsfieldii* (Belekhova, 1985) e de *P. algirus* (Guirado e Dávila, 2002), apresentam um canal talâmico que se projeta para o córtex dorsal. Um canal tectal, é transmitido pelo núcleo *rotundus* e se projeta para a crista ventricular dorsal; e um outro canal retino-teto-geniculado, transmitido, pelo

núcleo geniculado ventral lateral. Confia-se que *P. expansa* possa receber as mesmas projeções, pois apresenta todos estes núcleos.

Em estudos com répteis, feitos por Senn (1979), o mesencéfalo consiste em um teto (teto óptico e torus semicircular) e um assoalho (tegmento), e ambos apresentam diferentes desenvolvimentos embrionários e diferentes citoarquitetura no adulto. O tegmento mesencefálico é o primeiro a ser reconhecido como uma área embrionária única, depois as células migraram para núcleos distintos. Já o teto óptico se desenvolveu de células não migradas, e assim é reconhecida como uma vesícula distinta, nos estágios embrionários iniciais. Acredita-se que em *P. expansa* possa ocorrer estes mecanismos de desenvolvimento, pois apresentou no mesencéfalo do embrião, estas distintas as regiões.

De acordo com Di Dio (2002) e Machado e Haertel (2014) os nervos ópticos (II), observados em *P. expansa*, são feixes de fibras nervosas originadas na região da retina que penetram no crânio através do canal óptico, os nervos ópticos unem-se no quiasma óptico, onde há um parcial cruzamento de suas fibras, que continuam no trato óptico até o cérebro. Porém, para Liem et al. (2013), a retina se desenvolve como parte do encéfalo, então o nervo óptico (II) é considerado um trato cerebral e não um nervo, pois seus axônios são interneurônios que recebem impulsos dos neurônios da retina.

Baseado na hipótese de Butler (1994), os impulsos auditivos relacionados aos reflexos auditivos são mediados no torus semicircular. A maior parte dos impulsos auditivos é retransmitida ao colotálamo (torus semicircular) e à parte auditiva do colopálio (crista ventricular dorsal, córtex auditivo primário). Admite-se que em *P. expansa* ocorra estas mesmas mediações, pois foi observado estes núcleos.

Tegmento

As observações sobre o tegmento em *P. expansa* corroboram com o que Senn (1979) encontrou em *C. serpentina*, que o tegmento rombencefálico (ponte) e o tegmento mesencefálico estão unidos, está fundido ventralmente com o bulbo, localizado na região conhecida como assoalho do mesencéfalo, e que é constituída de núcleos reticulares e seus derivados, formam extensas conexões com a medula espinhal e os centros do cérebro.

Para Kierman (2003) a ponte nos mamíferos, contribui para a máxima eficiência das atividades motoras, é a região que se conecta, macroscopicamente, o cerebelo

ao encéfalo rostral, através dos axônios descendentes, que passam através da região ventral do rombencéfalo, principalmente do cerebelo, porém em *P. expansa*, isto não foi observado.

Conforme Butler e Hodos (2005) em répteis e nos anamniotas, os núcleos pontinos podem estar ausentes, diferente do encontrado neste estudo. Os núcleos são formados por pequenos grupos de células na parte ventral do bulbo que recebem projeções do complexo estriado, do teto e da medula espinhal. Os crocodilianos apresentam o núcleo circular, que se localiza na região medial do pretecto e projeta para o cerebelo.

Para Kappers et al. (1936) entre os amniotas, o núcleo tegmental óptico foi encontrado em tartarugas e em crocodilos, e não possui conexões com o teto óptico. Em *P. expansa*, está presente na parte dorsomedial do tegmento.

Para Machado e Haertel (2014), a substância negra nos mamíferos, está localizada entre o tegmento mesencefálico e a base do pedúnculo cerebral, e seus neurônios são dopaminérgicos, e possuem conexões com o estriado. Em *P. expansa*, a substância negra foi observada no tegmento, apresentando duas divisões, a *pars compacta* e a *pars reticulata*, corroborando com o Cruce et al. (1988), que dizem que a substância negra foi encontrada pela primeira vez nos répteis.

Para Crosby (1917) os núcleos reticulares estão localizados ventralmente ao torus semicircular, lateral ao núcleo do nervo troclear IV que em *P. expansa* são maiores que em *A. mississippiensis*.

Em *P. hispânica* o núcleo rubro recebe projeções do tálamo dorsal e ventral, da comissura posterior, do núcleo geniculado ventral lateral e do núcleo geniculado pretectal. Estudos com o teto óptico mostraram que, o núcleo geniculado ventral lateral, recebe projeções aferentes do teto (Martínez-Marcos et al., 1999). Estes núcleos foram encontrados em *P. expansa*.

Para Senn (1979) em *L. sicala*, o fascículo longitudinal medial é contornado dorsal, medial, ventralmente pelo núcleo oculomotor (III), como observou-se no estudo.

Cerebelo

No cerebelo de *C. crocodilus* (Dow, 1942; Pritz, 2011) diferente da *P. expansa*, foi observado externamente, fissuras cerebelares rostral e caudal. Para Senn (1979), nos lagartos, a curvatura do cerebelo está direcionada rostralmente, com isso, a

camada de células granulares é superficial, ao contrário do que é observado em *P. expansa*.

O cerebelo está relacionado com o equilíbrio, locomoção e à postura (Kierman, 2003). Conforme Bangma e Donkelaar (1982) o cerebelo de *T. scripta*, de *Testudo hermanni*, de *V. exanthematicus*, e de *Python regius*, recebem projeções dos núcleos do complexo do nervo vestibular VIII, núcleo do nervo trigêmeo V, núcleo solitário, e dos núcleos da formação reticular. Confia-se que o cerebelo de *P. expansa* pode receber as mesmas projeções, pois apresenta os mesmos núcleos.

Para Hildebrand e Goslow (2006) o cerebelo é grande em função da expansão do complexo estriado e do neocórtex. Para Machado e Haertel (2014) a substância cinzenta do córtex cerebelar dos mamíferos, apresenta organização estrutural simples e uniforme, com três camadas, uma camada molecular, células de Purkinje e uma camada granular, como encontrado em *P. expansa*.

Para Voogd e Baarsen (2014) o *brachium conjunctivum* nos mamíferos, conhecido como pedúnculo cerebelar superior, é uma estrutura que conecta o cerebelo ao mesencéfalo, como em *P. expansa*.

Bulbo

Para Senn (1979) e Liem et al. (2013) o maior número de mudanças evolutivas nos vertebrados ocorreu nas estruturas que são inervadas pelos nervos cranianos dorsais. Os nervos abducente (VI), oculomotor (III) e troclear (IV) não sofreram muitas mudanças nos amniotas, com exceção da inervação dos músculos oculares extrínsecos e palpebrais. Como observado em *P. expansa*, nos vertebrados, os axônios dos neurônios oculomotores crescem ventrolateralmente e saem do encéfalo como nervo oculomotor (III), a maioria destes axônios seguem ipsilaterais, mas alguns cruzam o tegmento. Os axônios dos nervos trocleares (IV) crescem dorsalmente e cruzam o istmo, como uma decussação troclear.

Pars Foster e Hall (1978) em *Iguana iguana*, e para Barbas-Henry e Lohman (1988) em *V. exanthematicus*, o nervo vestibulococlear (VIII) se projeta para a região do bulbo, do núcleo angular, do magnocellular medial e do núcleo laminar do torus semicircular. As fibras deixam o núcleo angular e segue pela superfície ventral do bulbo e cruza a linha mediana, chega ao mesencéfalo e o destino final é o núcleo central do torus semicircular. Em *P. expansa* foi observado o nervo VIII e os núcleos.

A mudança da vida aquática para a terrestre reflete na organização dos nervos cranianos. O sistema de linha lateral e os nervos cranianos que o servem, foram completamente perdidos. Os nervos espinhais acessórios (XI) e o hipoglosso (XII) aumentam e surgem como nervos cranianos separados, ambos encontrados neste estudo. O nervo hipoglosso inerva a língua e o aparato hióideo, que se torna conspícuo à medida que se amplia o papel destas estruturas na alimentação terrestre e na manipulação do alimento na boca (Liem et al., 2013; Michael, 2015).

Alguns répteis, como a *P. expansa*, as aves e os mamíferos apresentam uma cóclea bem desenvolvida, assim o nervo VIII, é denominado nervo vestibulococlear, nos anamniotas é conhecido como estadoacústico, pois não apresentam cóclea (Hildebrand e Goslow 2006; Liem et al., 2013).

Conclusões

O encéfalo de embriões de *Podocnemis expansa* é composto por bulbos olfatórios, hemisférios cerebrais, diencéfalo, mesencéfalo, cerebelo, ponte e bulbo. O pálio telencefálico é formado pelo pálio lateral, dorsal, medial, e região da amígdala. Esta espécie apresenta de uma proeminente crista ventricular dorsal, e núcleos do tegmento na região ventral do bulbo.

Referências

- Aboitiz F (2010) A developmental approach to homology and brain Evolution. Un enfoque embriológico a la homología y la evolución cerebral. Revista Chilena de Historia Natural 83: 469-477
<https://doi.org/10.4067/S0716-078X2010000400002>
- Aboitiz F, Montiel J, Morales D, Concha M (2002) Evolutionary divergence of the reptilian and the mammalian brains: considerations on connectivity and development. Brain Research Reviews 39: 141–153
[https://doi.org/10.1016/S0165-0173\(02\)00180-7](https://doi.org/10.1016/S0165-0173(02)00180-7)
- Bangma G C, Donkelaar H J (1982) Afferent connections of the cerebellum in various types of reptiles. Journal of Comparative Neurology 207(3): 255-273
<https://doi.org/10.1002/cne.902070306>
- Barbas-Henry H A, Lohman A H (1988) Primary projections and efferent cells of the VIIIth cranial nerve in the monitor lizard, *Varanus exanthematicus*. Journal of Comparative Neurology 277(2): 234-249
<https://doi.org/10.1002/cne.902770206>

Behmer O A, Tolosa E M C, Freitas Neto A G F (1976) Manual de Técnicas para Histologia normal e Patológica. Edart, Ed. da Universidade de São Paulo, São Paulo

Belekhova M G (1985) An underestimated visual pathway in reptiles. *Neuroscience letters* 58(1): 111-116

[https://doi.org/10.1016/0304-3940\(85\)90338-6](https://doi.org/10.1016/0304-3940(85)90338-6)

Butler A B (1994) The evolution of the dorsal pallium in the telencephalon of amniotes: cladistic analysis and a new hypothesis. *Brain Research Reviews* 19: 66–101

[https://doi.org/10.1016/0165-0173\(94\)90004-3](https://doi.org/10.1016/0165-0173(94)90004-3)

Butler A B, Hodos W (2005) Comparative vertebrate neuroanatomy: Evolution and adaptation. 2nd ed. John Wiley & Sons New Jersey

Bruce L L, Neary, T J (1995a) Afferent projections to the ventromedial hypothalamic nucleus in a lizard, *Gekko gekko*. *Brain, behavior and evolution* 46(1): 14-29

<https://doi.org/10.1159/000113255>

Bruce L L, Neary T J (1995b) The limbic system of tetrapods: a comparative analysis of cortical and amygdalar populations. *Brain, Behavior and Evolution* 46(4-5): 224-234

<https://doi.org/10.1159/000113276>

Cordery P, Molna Z (1999) Embryonic development of connections in turtle pallium. *Journal of Comparative Neurology* 413(1): 26-54

[https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1096-9861\(19991011\)413:1<26::AID-CNE2>3.0.CO;2-N](https://doi.org/10.1002/(SICI)1096-9861(19991011)413:1<26::AID-CNE2>3.0.CO;2-N)

Crosby E C (1917) The forebrain of *Alligator mississippiensis*. *The Journal of comparative neurology* 27:325–402

<https://doi.org/10.1002/cne.900270304>

Cruce W L, Stuesse S L, Newman D B (1987) Evolution of the reticular formation. *Acta biologica Hungarica* 39(2-3): 327-333.

Danni T M, Dardenne M A, Nascimento S M (1990) Estudo morfológico do desenvolvimento embrionário da tartaruga-da-amazônia, *Podocnemis expansa*, Pelomedusidae. *Revista Brasileira de Biologia* 50(3): 619-25

Di Dio L J A (2002) Tratado de anatomia sistêmica aplicada, vol 2. 2nd ed. Editora Atheneu, São Paulo

Dow R S (1942). The evolution and anatomy of the cerebellum. *Biological Reviews* 17(3): 179-220

<https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1942.tb00437.x>

Engbretson G A, Reiner A, Brecha N (1981) Habenular asymmetry and the central connections of the parietal eye of the lizard. *Journal of Comparative Neurology* 198(1): 155-165.

<https://doi.org/10.1002/cne.901980113>

Font C, Martínez-Marcos A, Lanuza E, Hoogland P V, Martínez-García F (1997) Septal complex of the telencephalon of the lizard *Podarcis hispanica*. II. Afferent connections. *Journal of Comparative Neurology* 383(4): 489-511

[https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1096-9861\(19970714\)383:4<489::AID-CNE7>3.0.CO;2-Z](https://doi.org/10.1002/(SICI)1096-9861(19970714)383:4<489::AID-CNE7>3.0.CO;2-Z)

Foster R E, Hall W C (1978) The organization of central auditory pathways in a reptile, *Iguana iguana*. *Journal of Comparative Neurology* 178(4): 783-831

<https://doi.org/10.1002/cne.901780412>

Fournier J, Müller C M, Laurent G. (2015) Looking for the roots of cortical sensory computation in three-layered cortices. *Current opinion in neurobiology* 31: 119-126

<https://doi.org/10.1016/j.conb.2014.09.006>

Gonzalez A, Russchen, F T, Lohman A H M (1990) Afferent Connections of the Striatum and the Nucleus accumbens in the Lizard *Gekko gecko* (Part 1 of 2). *Brain, Behavior and Evolution* 36(1): 39-48

<https://doi.org/10.1159/000115296>

Grisham W, Powers A S (1990) Effects of dorsal and medial cortex lesions on reversals in turtles. *Physiology & behavior* 47(1): 43-49

[https://doi.org/10.1016/0031-9384\(90\)90040-B](https://doi.org/10.1016/0031-9384(90)90040-B)

Guirado S, Davila J C (2002) Thalamo-telencephalic connections: New insights on the cortical organization in reptiles. *Brain research bulletin*, 57(3): 451-454

[https://doi.org/10.1016/S0361-9230\(01\)00677-3](https://doi.org/10.1016/S0361-9230(01)00677-3)

Hildebrand M, Goslow G E (2006) *Análise da estrutura dos vertebrados*. 2nd ed. Atheneu, São Paulo

Jarvis E D (2009) Evolution of the pallium in birds and reptiles. In: *Encyclopedia of neuroscience*. Springer, Berlin, pp. 1390-1400

https://doi.org/10.1007/978-3-540-29678-2_3165

Kappers C U A, Huber G C, Crosby E C (1936) *The Comparative Anatomy of the nervous system of vertebrates, including man*. vol. 1, 2. The Macmillan Company, New York

Kardong K V (2016) *Vertebrados: Anatomia Comparada, função e evolução*. 7ed. Roca, São Paulo

Karten H J (1997) Evolutionary developmental biology meets the brain: the origins of mammalian cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 94(7): 2800-2804

<https://doi.org/10.1073/pnas.94.7.2800>

Kenigfest N, Belekova M, Repérant J, Rio J P, Ward R, Vesselkin N (2005) The turtle thalamic anterior entopeduncular nucleus shares connectional and neurochemical characteristics with the mammalian thalamic reticular nucleus. *Journal of chemical neuroanatomy* 30(2): 129-143

<https://doi.org/10.1016/j.jchemneu.2005.07.001>

Kierman J A (2003) Neuroanatomia humana de Barr. 7 ed. Manole, São Paulo

Kitt C A, Brauth S E (1986) Telencephalic projections from midbrain and isthmal cell groups in the pigeon. I. Locus coeruleus and subcoeruleus. *Journal of Comparative Neurology* 247(1): 69-91

<https://doi.org/10.1002/cne.902470105>

La Iglesia L A, Lopez-Garcia J A L (1997) Golgi Study of The Principal Projection Neurons of The Medial Cortex of The Lizard *Podarcis hispanica*. *The Journal Of Comparative Neurology* 000:528–564

[https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1096-9861\(19970908\)385:4<528::AID-CNE4>3.0.CO;2-5](https://doi.org/10.1002/(SICI)1096-9861(19970908)385:4<528::AID-CNE4>3.0.CO;2-5)

Laurent G, Fournier J, Hemberger M, Müller C, Naumann R, Ondracek J M, Yamawaki T (2016) Cortical Evolution: Introduction to the Reptilian Cortex. In: Micro-, Meso-and Macro-Dynamics of the Brain. Springer International Publishing. pp. 23-33

https://doi.org/10.1007/978-3-319-28802-4_2

Lohman A H M, Woerden-Verkley, V I (1976) Further studies on the cortical connections of the Tegu lizard. *Brain research* 103(1): 9-28

[https://doi.org/10.1016/0006-8993\(76\)90683-1](https://doi.org/10.1016/0006-8993(76)90683-1)

Liem K F, Bemis, W E, Walker Jr, W F, Grande L (2013) Anatomia Funcional dos Vertebrados: Uma Perspectiva Evolutiva. [Cengage Learning](#), Boston

López J C, Vargas J P, Gómez Y, Salas C (2003) Spatial and non-spatial learning in turtles: the role of medial cortex. *Behavioural brain research* 143(2): 109-120

[https://doi.org/10.1016/S0166-4328\(03\)00030-5](https://doi.org/10.1016/S0166-4328(03)00030-5)

Lopez-Garcia C, Molowny A, Garcia-Verdugo J M, Ferrer I (1988) Delayed postnatal neurogenesis in the cerebral cortex of lizards. *Developmental Brain Research* 43(2):167-174

[https://doi.org/10.1016/0165-3806\(88\)90096-X](https://doi.org/10.1016/0165-3806(88)90096-X)

Machado A B M; Haertel L M (2014) Neuroanatomia funcional. 3rd ed. Editora Atheneu, São Paulo

Marchioro M, Nunes J M D A M, Ramalho A R, Molowny A, Perez-Martinez E, Ponsoda X, Lopez-Garcia C (2005) Postnatal neurogenesis in the medial cortex of the tropical lizard *Tropidurus hispidus*. *Neuroscience* 134(2): 407-413

<https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2005.04.014>

Martinez-Garcia F, Amiguet M, Olucha F, Lopez-Garcia C (1986) Connections of the lateral cortex in the lizard *Podarcis hispanica*. *Neuroscience letters* 63(1): 39-44

[https://doi.org/10.1016/0304-3940\(86\)90009-1](https://doi.org/10.1016/0304-3940(86)90009-1)

Martinez-Garcia F, Olucha F E, Teruel V, Lorente M J, Schwerdtfeger W K (1991) Afferent and efferent connections of the olfactory bulbs in the lizard *Podarcis hispanica*. Journal of comparative neurology 305(2): 337-347
<https://doi.org/10.1002/cne.903050214>

Martínez-Marcos A, Lanuza E, Font C, Martínez-García F (1999) Afferents to the red nucleus in the lizard *Podarcis hispanica*: Putative pathways for visuomotor integration. Journal of Comparative Neurology 411(1): 35-55
[https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1096-9861\(19990816\)411:1<35::AID-CNE4>3.0.CO;2-B](https://doi.org/10.1002/(SICI)1096-9861(19990816)411:1<35::AID-CNE4>3.0.CO;2-B)

Medina L, Abellán A (2009) Development and devolution of the pallium. Seminars in Cell & Developmental Biology 20:698-711
<https://doi.org/10.1016/j.semcdb.2009.04.008>

Michael B P (2015) Crocodilian Forebrain: Evolution and Development. Integrative and Comparative Biology 55(6):949–961
<https://doi.org/10.1093/icb/icv003>

Montiel J F, Vasistha N A, Garcia-Moreno F, Molnár Z (2016) From sauropsids to mammals and back: new approaches to comparative cortical development. Journal of Comparative Neurology 524(3): 630-645
<https://doi.org/10.1002/cne.23871>

Naumann R K, Ondracek J M, Reiter S, Shein-Idelson M, Tosches M A, Yamawaki T M, Laurent G (2015) The reptilian brain. Current Biology 25(8): 317
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.02.049>

Neville K R, Haberly L B (2004) Olfactory cortex. In: Shepherd GM. The synaptic organization of the brain. Oxford University Press, New York, pp. 415–454
<https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780195159561.003.0010>

Nomura T, Yamashita W, Gotoh H, Ono K (2015) Genetic manipulation of reptilian embryos: toward an understanding of cortical development and evolution. Frontiers in neuroscience, p.9
<https://doi.org/10.3389/fnins.2015.00045>

Northcutt R G (1981) Evolution of the telencephalon in nonmammals. Annual review of neuroscience 4(1): 301-350
<https://doi.org/10.1146/annurev.ne.04.030181.001505>

Orr R T (1986) Biologia dos vertebrados. 5 ed.:Roca, São Paulo

Parent A (1997) The brain in evolution and involution. Biochemistry and cell biology 75(6): 651-667
<https://doi.org/10.1139/o97-094>

Pérez-Cañellas M M, García-Verdugo J (1996) Adult neurogenesis in the telencephalon of a lizard: a [3 H] thymidine autoradiographic and bromodeoxyuridine immunocytochemical study. Developmental brain research 93(1): 49-61
[https://doi.org/10.1016/0165-3806\(96\)00014-4](https://doi.org/10.1016/0165-3806(96)00014-4)

Pérez-Cañellas M M, Font E, García-Verdugo J M (1997) Postnatal neurogenesis in the telencephalon of turtles: evidence for nonradial migration of new neurons from distant proliferative ventricular zones to the olfactory bulbs. *Developmental brain research* 101(1): 125-137

[https://doi.org/10.1016/S0165-3806\(97\)00058-8](https://doi.org/10.1016/S0165-3806(97)00058-8)

Pimentel H C, Dos Santos J R, Macêdo-Lima M, Almeida F T C, Santos M L, Molowny A, Marchioro M (2011) Structural organization of the cerebral cortex of the neotropical lizard *Tropidurus hispidus*. *Cell and tissue research* 343(2): 319-330

<https://doi.org/10.1007/s00441-010-1097-y>

Powell T P S, Kruger L (1960) The thalamic projection upon the telencephalon in *Lacerta viridis*. *Journal of anatomy* 94(4): 528

Pritz M B (2011) Interconnections between the dorsal column nucleus and the cerebellum in a reptile. *Neuroscience letters* 495(3): 183-186

<https://doi.org/10.1016/j.neulet.2011.03.047>

Pritz M B (2014) Dorsal thalamic nuclei in Caiman crocodilus. *Neuroscience letters* 581: 57-62

<https://doi.org/10.1016/j.neulet.2014.08.002>

Pritz M B (2016) Thalamic reticular nucleus in Caiman crocodilus: forebrain connections. *Neuroscience letters* 627: 65-70

<https://doi.org/10.1016/j.neulet.2016.05.046>

Pritz M B, Stritzel M E (1992) Interconnections between the pretectum and visual thalamus in reptiles, *Caiman crocodilus*. *Neuroscience letters* 143(1): 205-209

[https://doi.org/10.1016/0304-3940\(92\)90266-A](https://doi.org/10.1016/0304-3940(92)90266-A)

Puelles L, Sandoval J E, Ayad A, Corral R, Alonso A, Ferran J L, Martínez-de-la-Torre M (2017) The pallium in reptiles and birds in the light of the updated tetrapartite pallium model. *The Evolution of Nervous Systems* 2: 519-555

<https://doi.org/10.1016/B978-0-12-804042-3.00014-2>

Quay W B (1979) The parietal Eye-Pineal Complex. In: Gans, C. *Biology of the Reptilia*. vol 9. Academic Press. New York, p.245-406

Reiner A (1993) Neurotransmitter organization and connections of turtle cortex: implications for the evolution of mammalian isocortex. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology* 104(4): 735-748

[https://doi.org/10.1016/0300-9629\(93\)90149-X](https://doi.org/10.1016/0300-9629(93)90149-X)

Reiner A J (2000) A hypothesis as to the organization of cerebral cortex in the common amniote ancestor of modern reptiles and mammals. In: *Novartis Foundation Symposium Chichester*, John Wiley, New York, p. 83-113

<https://doi.org/10.1002/0470846631.ch7>

Ribas G C (2006) Considerações sobre a evolução filogenética do sistema nervoso, o comportamento e a emergência da consciência Considerations about the nervous system phylogenetic evolution, behavior, and the emergence of. *Revista Brasileira de Psiquiatria* 28(4): 326-38

<https://doi.org/10.1590/S1516-44462006000400015>

Romer A S, Parsons T (1985) *Anatomia Comparada dos Vertebrados*. Atheneu, São Paulo

Senn DG (1979) Embryonic development of the central nervous system. In: Gans, C. *Biology of the Reptilia*. vol 9. Academic Press. New York. p.173-244

Siemen M, Künzle H (1994) Connections of the basal telencephalic areas c and d in the turtle brain. *Anatomy and embryology* 189(4): 339-359

<https://doi.org/10.1007/BF00190590>

Smith G E (1919) A preliminary note on the morphology of the corpus striatum and the origin of the neopallium. *Journal of anatomy* 53(4): 271

Spitzka E C (1880) Contributions to encephalic anatomy. Part VIII. The brain of Iguana. *The Journal of nervous and mental disease* 7(3): 461-464

<https://doi.org/10.1097/00005053-188007000-00009>

Srivastava U C, Maurya R C, Chand P (2009) Cyto-architecture and neuronal types of the dorsomedial cerebral cortex of the common Indian wallizard, *Hemidactylus flaviviridis*. *Rivista degli archivi italiani di biologia* 147: 21-35

Tosa Y, Hirao A, Matsubara I, Kawaguchi M, Fukui M, Kuratani S, Murakami Y (2015) Development of the thalamo-dorsal ventricular ridge tract in the Chinese soft-shelled turtle, *Pelodiscus sinensis*. *Development, growth & differentiation* 57(1): 40-57

<https://doi.org/10.1111/dgd.12186>

Ulinski P S (1983) *Dorsal ventricular ridge: a treatise on forebrain organization in reptiles and birds*. J Wiley & Sons. New York

Verdade L M, Michelotti F, Rangel M C, Cullen Jr L, Ernandes M M, Lavorenti A (1992) Manejo dos ovos de jacaré-de-papo-amarelo (*Caiman latirostris*) No Cizbas/Esalq/Usf. In: Workshop Sobre Conservação e Manejo do Jacaré-De-Papo-Amarelo, p. 92-99

Voogd J, Baarsen V K (2014) The horseshoe-shaped commissure of Wernekinck or the decussation of the brachium conjunctivum methodological changes in the 1840s. *The Cerebellum* 13(1):113-120

<https://doi.org/10.1007/s12311-013-0520-9>

Wyneken J, Witherington D (2001) *The anatomy of sea turtles*. National Marine Fisheries Service 470:172

Xi C, Chen Q, Zeng S J, Lin Y T, Huang Y F, Liu Y, Zuo M X (2011) Sites of origin and developmental dynamics of the neurons in the core and shell regions of torus

semicircularis in the chinese softshell turtle (*Pelodiscus sinensis*). Journal of Comparative Neurology 519(13): 2677-2696
<https://doi.org/10.1002/cne.22646>

Yntema C L (1968) A series of stages in the embryonic development of *Chelydra serpentina*. Journal of morphology 125:219–252
<https://doi.org/10.1002/jmor.1051250207>

■ **ANEXO A – Instruções aos autores do periódico “Zoological Science”,
referente ao artigo do Capítulo 02**

■ **ANEXO B - Instruções aos autores do periódico “Anatomia, Histologia,
Embryologia”, referente ao artigo do Capítulo 03**