

Atlas Fotográfico de Anatomia Comparada de Vertebrados

Sistemas Nervoso
e Sensorial

Volume V



2023

Julia Klaczko
Veronica Slobodian
Felipe Leal Caselato
Isabela Farias de Oliveira
Gabriel Dillenburg
Juliana Luzete Monteiro
Guilherme Gomes Carvalho
Guilherme Dantas Grigório
Antonio Sebben

Atlas Fotográfico de Anatomia Comparada de Vertebrados
Volume V - Sistemas Nervoso e Sensorial

Brasília-DF
Universidade de Brasília
2023

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
(Biblioteca Central da Universidade de Brasília - BCE/UNB)

A881 Atlas fotográfico de anatomia comparada de vertebrados [recurso eletrônico] / Julia Klaczko ... [et al.]. - Brasília : Universidade de Brasília, 2023.
v. : il.

Inclui bibliografia.

Modo de acesso: World Wide Web:

<http://lacv.unb.br/index.php?option=com_content&view=article&id=37&Itemid=697&lang=pt-br>.

Conteúdo: v. 5. Sistemas nervoso e sensorial.

ISBN 978-85-64593-29-9 (obra completa).

ISBN 978-65-85259-04-0 (v. 5).

1. Vertebrados - Anatomia - Atlas. I. Klaczko, Julia.

CDU 591.4

Heloiza Faustino dos Santos - CRB 1/1913

Autores

Julia Klaczko

Prof.a Adjunta - Universidade de Brasília – UnB - Laboratório de Anatomia Comparada de Vertebrados. Departamento de Ciências Fisiológicas. Instituto de Ciências Biológicas.

Department of Life Sciences, Natural History Museum, London SW7 5BD, UK

Organização, coordenação, produção de textos e editoração.

Veronica Slobodian

Prof.a Adjunta - Universidade de Brasília – UnB - Laboratório de Ictiologia Sistemática. Departamento de Zoologia. Instituto de Ciências Biológicas.

Organização, produção de textos e imagens.

Felipe Leal Caselato

Graduando em Arquitetura e Urbanismo - Universidade de Brasília - UnB.
Editoração, layout e edição de imagens.

Isabela Farias de Oliveira

Graduanda em Ciências Biológicas - Universidade de Brasília – UnB - Instituto de Ciências Biológicas.

Fotografia, edição de imagens.

Gabriel Dillenburg

Mestre em Zoologia - Universidade de Brasília – UnB - Laboratório de Anatomia Comparada de Vertebrados. Departamento de Ciências Fisiológicas. Instituto de Ciências Biológicas.

Doutorando - Department of Biological Sciences, University of Alberta, Edmonton, Alberta, Canada

Fotografia, preparação, produção de textos e imagens.

Juliana Luzete Monteiro

Mestre em Zoologia - Universidade de Brasília – UnB - Laboratório de Anatomia Comparada de Vertebrados. Departamento de Ciências Fisiológicas. Instituto de Ciências Biológicas.

Doutoranda – Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto – USP-RP.

Fotografia, preparação, produção de textos e imagens.

Guilherme Gomes Carvalho

Graduando em Ciências Biológicas - Universidade de Brasília – UnB - Instituto de Ciências Biológicas.

Fotografia, preparação, e produção de imagens.

Guilherme Dantas Grigório

Graduando em Ciências Biológicas - Universidade de Brasília – UnB - Instituto de Ciências Biológicas.

Fotografia, preparação, e produção de imagens.

Antonio Sebben

Prof. Titular aposentado - Universidade de Brasília – UnB - Laboratório de Anatomia Comparada de Vertebrados. Departamento de Ciências Fisiológicas. Instituto de Ciências Biológicas.

Concepção, preparação de material, fotografia e edição de imagens.

Agradecimentos

Uma obra deste porte não seria feita sem a contribuição de diversos colaboradores, e a eles estendemos nosso mais profundo agradecimento.

Aos professores Aline Pic-Taylor, Angele Martins, Fábio Caixeta, Ludmilla Aguiar e Rafael Maior por fornecerem materiais e auxiliarem na preparação e identificação de materiais e estruturas.

A Anderson Kenedy Soares de Lima, Douglas Bastos, Flávia Sibebe Foltran Fialho, Gabriela Guimarães Araújo, Guilherme Renzo Rocha Brito, Larissa de Assis Ferreira, Letícia Campos Guimarães, Matheus Almeida, Murilo Pastana, Nathalie Citeli, Noah Pezzarossa, Pedro Henrique Coelho Cordeiro, Sara Evelin Cesar de Oliveira, Victor Fernandes Gregori, Vitor Pimenta Abrahão pela preparação, fotografia e auxílio na identificação de materiais utilizados neste atlas.

A Anna Luiza Costa de Araújo, Leandro Ambrósio Campos, Luisa de Souza Aguiar Machado, Patrícia Souza Wanderley, Pedro Paulo de Queiroz Souza, Tainã Rapp Py-Daniel, Thaís Isabela Carvalho, Welington Coelho, e demais estudantes, colaboradores e estagiários que passaram pelo Laboratório de Anatomia Comparada de Vertebrados e auxiliaram na preparação e fotografia de diversos materiais utilizados nesta obra.

Nosso agradecimento especial pela preparação de materiais e fotografia:

Anderson Kennedy Soares de Lima: desenvolvimento de *Tropidurus torquatus*.

Douglas Bastos: órgão elétrico de *Electrophorus electricus*.

Lucélia Gonçalves Vieira: encéfalo e nervos cranianos de cascudo.

Murilo Pastana: linha lateral de *Electrophorus* sp., *Hoplias malabaricus*.

Vitor Pimenta Abrahão: encéfalo de *Conorhynchus conirostris* e *Electrophorus electricus*.

Sumário

Prefácio.....	7	Desenvolvimento ontogenético.....	25
Apresentação.....	8	Peixes cartilagosos	32
Sobre esse Atlas.....	8	Peixes ósseos.....	50
Metodologia.....	8	Anfíbios.....	78
Introdução.....	9	Répteis.....	107
Sistema nervoso.....	9	Aves.....	146
Sinapse.....	9	Mamíferos.....	163
Ontogenia e regiões do encéfalo.....	10	Referências bibliográficas.....	207
Variação nos grupos de Vertebrados.....	11		
Evolução do tamanho do encéfalo	15		
Sistema Sensorial	17		
Órgãos Sensoriais gerais.....	17		
Órgãos Sensoriais especializados.....	17		
Quimiorreceptores.....	17		
Fotorreceptores.....	18		
Mecanorreceptores.....	19		
Ecolocalização.....	22		
Eletrorreceptores.....	23		
Magnetorrecepção.....	24		

Uma das principais funções do sistema nervoso é situar o organismo no ambiente em que este está inserido. A qualquer momento, os seres vivos estão sob estimulação de inúmeras fontes externas que vão desde compostos químicos imersos na água ou no ar até radiações eletromagnéticas. É a partir desta miríade de informações ambientais que o sistema nervoso dos animais, por meio de sua divisão sensorial, é capaz de fazer senso do mundo ao ser redor, ou seja, criar uma realidade perceptual. Esta seria a maneira que cada organismo “entende” o mundo a sua volta. De forma geral, os animais estão constantemente utilizando seus sentidos para manter a percepção de espaço, distância, direção, temperatura, pressão, equilíbrio etc. Quanto mais modalidades sensoriais estimuladas (p. ex., visão, audição, tato) e mais detalhadas as informações por elas captadas, mais rica será a realidade perceptual formada pelo sistema nervoso. Porém, as diferentes espécies animais apresentam variadas especializações sensoriais e se valem de maneira heterogênea das diferentes modalidades sensoriais. Algumas espécies apresentam mais tipos de fotorreceptores, permitindo melhor distinção de comprimento de ondas. Outras espécies (p. ex., morcegos) apresentam a percepção por ecolocalização, permitindo toda uma outra modalidade sensorial para orientação espacial. É razoável, portanto, presumir que a realidade perceptual de cada espécie será diferente também.

Neste presente volume do Atlas Fotográfico de Anatomia Comparada de Vertebrados, os autores do LACV-UnB nos presenteiam com uma perspectiva ampla sobre a diversidade do sistema nervoso e órgãos sensoriais dos grupos existentes. O trabalho abarca o espectro de variação de estruturas nervosas desde peixes cartilaginosos até mamíferos. Evidencia-se aqui o *bauplan* nervoso, ou seja, os aspectos morfológicos básicos a todos os membros dos animais vertebrados. O registro fóssil é infelizmente pobre nas informações acerca de tecidos moles como o cérebro dos nossos ancestrais comuns. No entanto, a diversidade de espécies atual apresentada aqui nos fornece uma complexa perspectiva das inúmeras iterações deste um modelo ancestral submetido a pequenas, porém inumeráveis, variações ao longo de centenas de milhões de anos. Cada espécie no nosso passado filogenético foi submetida a diferentes pressões seletivas em seus respectivos nichos ambientais e sucessivamente se diferenciando em novos grupos. Ao nos debruçarmos sobre a morfologia do sistema nervoso das espécies atualmente existentes, estamos

contemplando as extremidades dos ramos finais desta árvore cujo tronco e ramos originais estão perdidos para a história. A perspectiva eminentemente comparativa do sistema nervoso que encontramos neste atlas nos permite assim projetar no passado um entendimento sobre nossos ancestrais comuns - um entendimento não somente sobre sua neuroanatomia mas também sobre sua realidade perceptual.

O presente volume presta-se a diferentes aspectos do conhecimento. De maneira mais conspícua, por meio de belas imagens, ele apresenta minuciosos detalhes estruturais para propiciar o aprendizado da Neuroanatomia. Com isso, subsidia-se também o entendimento de outras áreas necessariamente a ela associadas como a Neurofisiologia. Talvez mais substantivos, entretanto, sejam os frutos que decorrem da curiosidade espontânea até mesmo da leitura casual. O atlas propicia o encantamento com o esplendor na variedade de formas e adaptações encontrada nas espécies atuais. Mesmo um(a) leitor(a) casual que percorra ludicamente as páginas deste atlas será inevitavelmente confrontado(a) com a similaridade entre os modelos de sistema nervoso, vislumbrando dentro do âmbito da Neuroanatomia o parentesco universal dos seres vivos.

Todo este trabalho é o resultado de coletas, dissecações, preparos, fotografias, catalogação e curadoria ao longo de anos de trabalho. Isto representa a contribuição conjunta de inúmeros pesquisadores em diferentes gerações e fases de formação do Instituto de Ciências Biológicas da UnB. Destaca-se aqui a importância do trabalho em equipe e da colaboração para o avanço da ciência e do conhecimento em geral. De maneira mais incisiva, é fundamental sublinhar o resultado de contrapartida que a resolução do atlas proporcionou. No seu processo de elaboração, o atlas propiciou bases para a formação dos alunos de graduação e pós-graduação que contribuiram para o material aqui contido e todos os passos para sua realização. É uma sutil e recorrente lição acadêmica de que no caminho para se produzir um grande trabalho é que se engrandecem seus autores.

Rafael S. Maior

Sobre este Atlas

Os sistemas nervoso e sensorial são responsáveis por receber, processar e responder a estímulos internos e externos. Ambos os sistemas estão intrinsecamente interligados e, portanto, são apresentados conjuntamente neste atlas. Via de regra, aspectos de anatomia topológica do sistema nervoso central serão apresentados anteriormente ao sistema nervoso periférico e, por fim, sistema sensorial.

O objetivo dessa obra é contribuir para o conhecimento a respeito da estrutura morfofuncional dos vertebrados, permitindo ao público em geral compreender a complexidade de sua constituição, em uma abordagem comparativa por sistema orgânico. Cabe ressaltar que não foi nosso objetivo esgotar os assuntos em pauta, nem tampouco desenvolver revisão teórica sobre os temas abordados.

Essa publicação congrega uma coletânea de preparações e imagens produzidas ao longo de mais de duas décadas de pesquisa e produção de objetos educacionais no Laboratório de Anatomia Comparada de Vertebrados da Universidade de Brasília. A maior representação de grupos como peixes, anfíbios, lagartos, serpentes e mamíferos se justifica pela maior disponibilidade de material e aproveitamento de espécimes originários de projetos de pesquisa com esses grupos.

Optamos pela produção em formato de e-book por permitir agilidade, baixo custo e, principalmente, possibilitar a universalização do acesso, na medida em que é livre e gratuito. Queremos também preservar a liberdade de intervenção sobre nossa obra, de modo a que possamos, em qualquer tempo, ampliá-la e aprimorá-la, por meio de edições atualizadas. O formato apresentado permite boa visualização em diferentes mídias, possibilitando inclusive sua projeção direta em aulas.

Metodologia

Materiais

A presente obra é parte do Projeto Produção de material didático e livros digitais em Anatomia Comparativa de Vertebrados, coordenado pela professora Julia Klaczko. Esse projeto foi aprovado pela Comissão de Ética no Uso Animal da Universidade de Brasília – CEUA-UnB, (UnBDoc no. 143287/2015). Para eutanásia dos

animais foram seguidas as indicações constantes nas Diretrizes da Prática de Eutanásia do Conselho Nacional de Controle de Experimentação Animal – CONCEA, 2013, atualizadas em 2018. No que se refere ao uso de animais, o presente trabalho segue as diretrizes estabelecidas na Legislação Brasileira, em particular à Lei 11.794/2008.

Para este Atlas, foram utilizados espécimes mortos, oriundos de pesquisas realizadas na Universidade de Brasília, e estruturas e órgãos de cadáveres e animais necropsiados, cedidos pela Fundação Jardim Zoológico de Brasília, e pelo Grupo de Controle de Aves do Aeroporto Internacional de Brasília. Também foram utilizados exemplares oriundos de abatedouros comerciais regulamentados (para bovinos, suínos e caprinos). Ademais, algumas imagens foram doadas por pesquisadores, indicados nos agradecimentos.

Preparações

Com exceção dos animais já obtidos mortos, os demais foram eutanasiados com sobredose de anestésico adequado, capaz de induzir morte sem dor ou estresse, segundo preconizado no Manual de Eutanásia do CONCEA. Em todos os casos, as doses utilizadas foram suficientes para causar perda de consciência e parada cardiorrespiratória irreversível.

Parte dos espécimes aqui apresentados passaram pelo processo de dupla coloração e diafanização (Taylor & Van Dyke, 1986), que possibilita a observação de ossos e cartilagens, bem como de canais laterossensoriais. A técnica de microdissecação fisiológica (a fresco) desenvolvida por Sebben (2007), se mostrou altamente eficiente no estudo comparativo da morfologia dos sistemas dos vertebrados, incluindo em imagens de estudos ontogenéticos.

Nomenclatura anatômica

Nesta obra, adotamos, sempre que possível, a Nomina Anatômica Veterinária, adaptada para a língua portuguesa. Na falta de nomenclatura anatômica consolidada para peixes, anfíbios e répteis, empregamos termos e designações propostas por diversos autores, cujas obras se encontram listadas nas Referências Bibliográficas.

1. Sistema Nervoso

O sistema nervoso é responsável por ler, processar e responder aos estímulos do ambiente por meio de contrações musculares e secreções glandulares. Além disso, tem a habilidade de armazenar informações sobre cada resposta dada pelo organismo e as consequências de cada ação. Isso tem impacto em como o animal responderá aos futuros estímulos recebidos. Associado ao sistema nervoso, um conjunto diverso de receptores especializados forma o sistema sensorial, que é responsável pela detecção dos diferentes tipos de estímulos do ambiente, sejam estes químicos ou físicos, como por exemplo, cheiros, variação na luz e temperatura. Esses estímulos são traduzidos para sinais elétricos, os quais são transmitidos pelo restante do sistema nervoso.

O sistema nervoso é dividido em **sistema nervoso central** (SNC) e **sistema nervoso periférico** (SNP). O SNC é encontrado dentro do esqueleto axial (isto é, dentro do crânio e da coluna vertebral) e inclui o **encéfalo** e a **medula espinhal**. O SNP consiste em nervos e gânglios nervosos que conectam o sistema nervoso central aos órgãos e sistemas do corpo. Os nervos que se conectam ao encéfalo são chamados de **nervos cranianos**, e aqueles que se conectam à medula são chamados de **nervos espinhais**.

O sistema nervoso é composto por células especializadas de dois tipos: os **neurônios** e as células da **glia**. Os neurônios têm a função de receber, processar, e enviar informações. Já as células da glia são elementos de suporte, ocupam os espaços entre os neurônios e têm função de proteção, revestimento e nutrição. Além disso, o sistema nervoso é permeado por muitos vasos sanguíneos com a função de trazer oxigênio e nutrientes para as células e remover produtos residuais.

O neurônio é formado pelo **corpo celular**, **dendritos** e **axônio**. O corpo celular (ou soma) de um neurônio contém núcleo, retículo endoplasmático rugoso e liso, aparelho de Golgi e mitocôndrias. A forma e o tamanho são extremamente variáveis, conforme o tipo de neurônio. O corpo celular é um local de recepção de estímulos através de contatos sinápticos. Associado aos corpos celulares são encontrados prolongamentos ramificados de contorno irregular, chamados de dendritos. Os dendritos são especializados em receber estímulos, traduzindo-os em alterações do potencial de repouso da membrana celular. A grande maioria dos neurônios possui

um axônio, que é um prolongamento longo e fino que se origina do corpo celular ou do dendrito principal. Os axônios podem variar muito dependendo do tipo de neurônio, podendo ter desde poucos micrômetros a até mais de um metro. O axônio é especializado em gerar e conduzir o potencial de ação. A porção final do axônio é chamada de terminação axonal, ou botão terminal, e é o local onde o axônio entra em contato e passa as informações para outros neurônios (ou outros tipos de células). Esse ponto de contato é chamado de **sinapse**.

Existem vários tipos de células da glia, entre elas as mais comuns no encéfalo são os **astrócitos**, células que preenchem os espaços entre os neurônios e tem papel essencial na regulação do conteúdo químico desse espaço extracelular. Os **oligodendrócitos** e as **células de Schwann** formam e envolvem os axônios com camadas de membrana chamada de **bainha de mielina**. A bainha de mielina, ou mielina, tem a função de acelerar a propagação dos impulsos nervosos ao longo do axônio.

Feixes de neurônios que se cruzam conectando os hemisférios e outras regiões das metades esquerda e direita do encéfalo são chamados de **comissuras**. O corpo caloso é a maior das comissuras e conecta os hemisférios cerebrais esquerdo e direito sendo encontrado apenas nos mamíferos eutérios. Já feixes de neurônios fora do encéfalo são chamados de **nervos**.

No sistema nervoso central podemos diferenciar duas áreas bem distintas macroscopicamente, a **substância branca**, que contém basicamente fibras nervosas mielínicas e células da glia, e a **substância cinzenta**, área também chamada de **córtex cerebral**, onde se concentram os corpos celulares dos neurônios e fibras amielínicas.

1.2 Sinapse

A sinapse é um pequeno espaço extracelular que tem cerca de 20–30nm de diâmetro entre um axônio e um dendrito (ou corpo celular) de outro neurônio. Descrevemos a sinapse com dois lados: o lado pré-sináptico e o pós-sináptico. O lado pré-sináptico é uma terminação axonal onde se encontram vesículas sinápticas que contêm substâncias químicas, chamadas de neurotransmissores. A informação que viaja no axônio na forma de impulsos elétricos (potencial de ação) é convertida em um sinal químico, liberando os neurotransmissores, que atravessam a fenda sináptica.

Na membrana pós-sináptica esse sinal químico é novamente convertido em sinal elétrico. A transferência de informação de um neurônio para outro através da sinapse é chamada de transmissão sináptica.

1.3 Ontogenia e regiões do encéfalo

O sistema nervoso surge a partir do ectoderma, o folheto embrionário mais externo que reveste todo o embrião. O processo de surgimento do sistema nervoso é conhecido como neurulação, e ocorre de maneira similar em todos os vertebrados. A neurulação se inicia quando a notocorda induz as células do ectoderma a se tornarem alongadas e espessas, formando a placa neural. Ao longo do desenvolvimento, a indução da notocorda torna aquelas células próximas à estrutura mais compactas que as células mais distantes, formando, então, um sulco no meio da placa neural, o chamado sulco neural, que culmina na formação do tubo neural (Figura 1).

A porção anterior do tubo neural (a partir do quarto par de somitos) se diferencia em três vesículas primárias: o prosencéfalo, na porção mais anterior do tubo, o mesencéfalo, na porção mediana, e o rombencéfalo, na porção posterior. Estas três vesículas darão origem ao Sistema Nervoso Central (SNC). Já a porção caudal do tubo neural dará origem a medula espinhal e aos nervos espinhais (Figura 2).

As vesículas primárias se diferenciam em vesículas secundárias: o prosencéfalo se divide, originando o telencéfalo e o diencéfalo; o mesencéfalo pouco se diferencia e não se divide, mantendo o mesmo nome; e, por fim, o rombencéfalo se diferencia em metencéfalo e mielencéfalo. Essas novas vesículas dão o nome das regiões do encéfalo.

A porção dorsal do telencéfalo dá origem ao palio, que posteriormente dará origem ao córtex cerebral. Da porção ventral do telencéfalo se desenvolve o subpalio que, eventualmente, originará os núcleos da base e estruturas homólogas. Estas estruturas compõe os hemisférios do encéfalo, que são a principal região de processamento dos impulsos nervosos. Os hemisférios apresentam uma grande variedade de formas e tamanhos nos vertebrados, podendo apresentar flexões, sulcos e dobras sobre si mesmo. Nos actinopterígeos o telencéfalo se desenvolve por um processo de eversão (o palio fica externo ao subpalio), enquanto nos outros vertebrados o telencéfalo se

desenvolve por inversão (o palio fica dorsal ao subpalio).

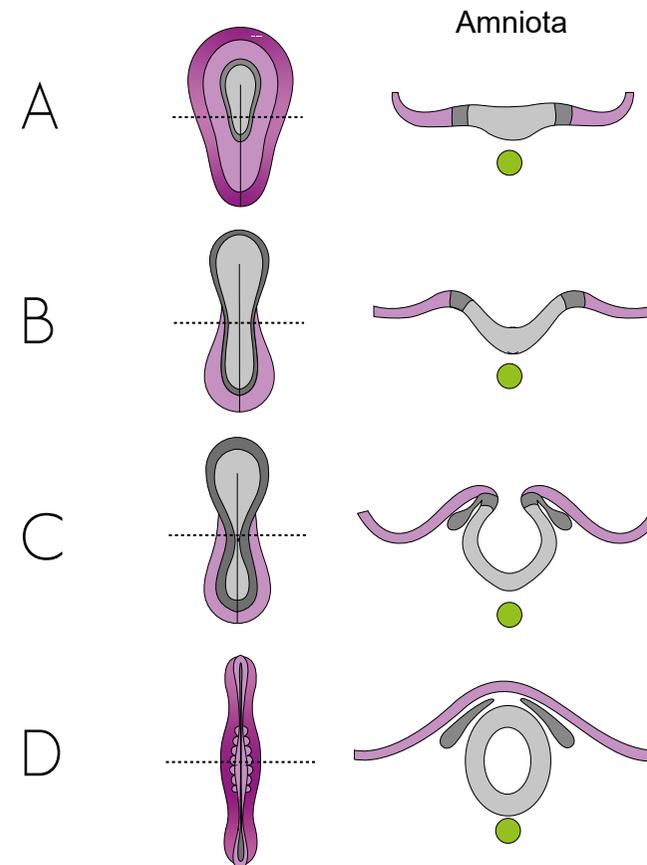


Figura 1: Ilustração esquemática do processo de neurulação em um representante de Amniota. Esquerda: embrião em vista dorsal. Direita: corte sagital como demonstrado. A: Formação da placa neural; B: Formação do sulco neural; cinza claro: dobra neural; C: acentuação do sulco neural, com diferenciação das células da borda da placa neural; D: formação do tubo neural. Roxo: ectoderme; cinza escuro: borda da placa neural; cinza claro: placa neural; verde: notocorda. Modificado a partir de Cummings. 2004.

O diencefalo, por sua vez, dará origem aos tálamos. De maneira geral, são identificados o tálamo propriamente dito, o epitálamo, o subtálamo e o hipotálamo. O conjunto de estruturas tem como função principal o direcionamento dos impulsos nervosos, em especial os sensitivos, para as partes apropriadas do córtex cerebral. O hipotálamo, em específico, tem como função principal o controle da homeostase corpórea, ou seja, promove a estabilidade do corpo controlando temperatura, balanço iônico e pressão arterial, por exemplo. Os tálamos ainda têm relação com a glândula pineal, responsável pela síntese da melatonina, e da porção neural da hipófise.

O mesencéfalo pouco varia ao longo do desenvolvimento de maneira geral, apresentando como principais estruturas o teto e o tegumento mesencefálicos, que tem função relacionada a fotorrecepção. O mesencéfalo apresenta imensa variação dentro e entre grupos quanto à forma e capacidade de processamento, reflexo dos hábitos do animal.

O metencéfalo dá origem a estrutura conhecida como cerebelo. O cerebelo possui a função primordial de garantir o equilíbrio e a noção espacial. Assim como os lobos ópticos, o cerebelo apresenta uma variação morfológica que está diretamente ligada ao grau de uso pelo animal. Animais que voam ou que vivem em mergulho constante, por exemplo, apresentam cerebelos maiores que aqueles animais que rastejam ou têm hábitos fossoriais. Em mamíferos, o metencéfalo dá origem, também, a ponte, que tem função de conexão.

Por fim, o mielencéfalo dá origem à medula oblongata (bulbo). É nesta estrutura que se encontram os núcleos responsáveis pelo controle do batimento cardíaco e do controle involuntário do diafragma, sendo, portanto, o centro vital do organismo. É também a conexão entre as estruturas cerebrais e a medula espinhal, permitindo que as informações sensoriais do corpo sejam encaminhadas ao córtex, e as informações motoras sejam encaminhadas para o corpo.

1.4 Variação nos grupos de Vertebrados

Os vertebrados possuem uma coluna vertebral com um só cordão dorsal que termina no encéfalo. Enquanto o cordão, chamado medula espinhal, permanece quase sem alterações nos grupos, a morfologia do encéfalo varia consideravelmente, como

podemos ver na Figura 3.

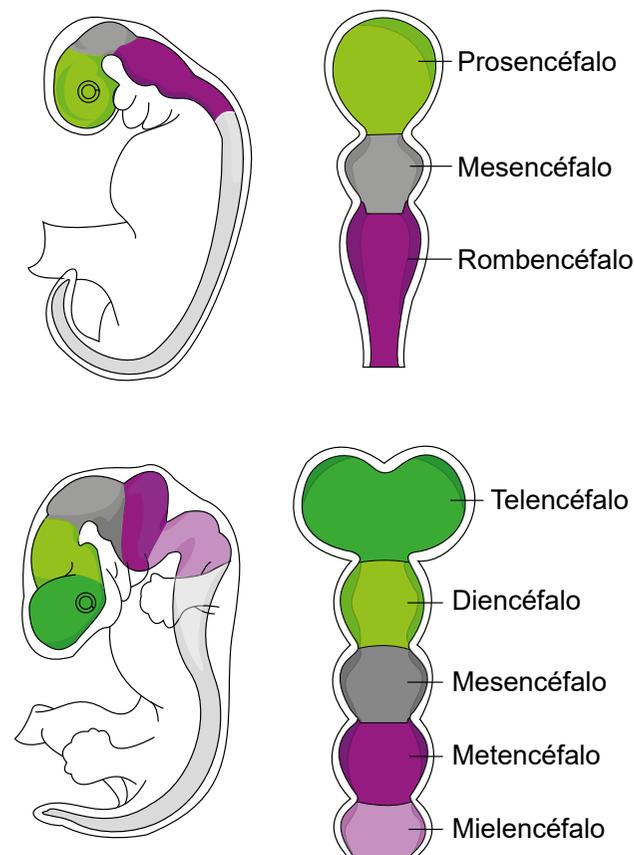


Figura 2: Ilustração esquemática da formação das vesículas encefálicas de um amniota. Acima: primeiro estágio, com três vesículas; Abaixo: segundo estágio, com cinco vesículas. Modificado a partir de: Betts, et al, 2013.

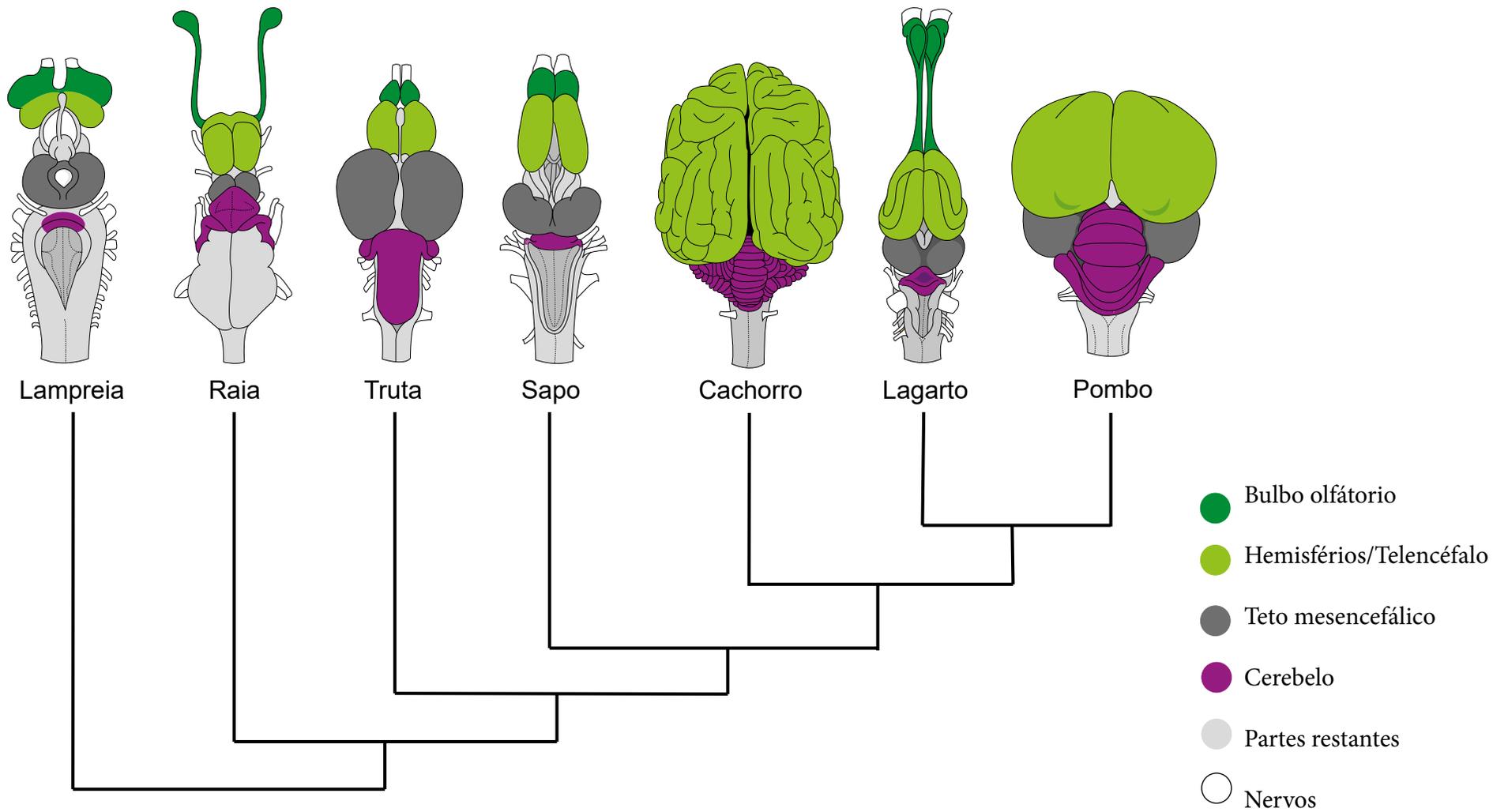


Figura 3: Encéfalos de representantes dos grupos de vertebrados. *Modificado a partir de Farias, 2011*

As diferentes regiões do encéfalo (especialmente o telencéfalo, o teto mesencefálico, e o cerebelo) tendem a se expandir nos diversos grupos de vertebrados, de maneira que a variação de forma do encéfalo e suas regiões guarda relação com processos evolutivos e ecomorfológicos. Por exemplo: a expansão do telencéfalo pode guardar relação com um aumento da importância da informação olfatória em diversos grupos de peixes. Por outro lado, a expansão do telencéfalo em amniotas geralmente guarda relação com o controle da postura e movimentação.

Dada a diversidade de vertebrados, o estabelecimento de grandes padrões encefálicos leva a generalizações que não correspondem à realidade. Portanto, é importante levar em consideração que as informações apresentadas a seguir são redutivas da diversidade de formas encontradas. Outra questão importante na compreensão da evolução de grandes estruturas do sistema nervoso é o estabelecimento de homologias. Muitos dos primeiros estudos do sistema nervoso foram centrados em mamíferos (especialmente humanos), incorrendo na proliferação de nomes. Entretanto, principalmente em anos recentes, há diversos esforços para a reinterpretação dessas terminologias à luz da evolução, de forma a rever a terminologia usada em neuroanatomia.

Os Cyclostomi vivos (lampreias e peixes-bruxa) são peixes agnatos remanescentes de um clado que divergiu há muito tempo do restante dos vertebrados, apresentando diversas características autapomórficas. Entretanto, aparentemente as primeiras linhagens de vertebrados (como diversos “Ostracodermes”, além dos Cyclostomi) apresentavam o encéfalo alongado, com telencéfalo (com bulbo olfatório proeminente) e mesencéfalo razoavelmente desenvolvidos, mas com o cerebelo muito reduzido ou ausente.

Por mais que os Chondrichthyes sejam frequentemente retratados como um modelo para a retenção das características plesiomórficas do encéfalo de vertebrados, esse retrato não corresponde à realidade. Os Chondrichthyes vivem em ambientes aquáticos (majoritariamente marinhos) e, portanto, apresentam alguns órgãos sensoriais mais proeminentes que outros, os quais permitem a navegação nesses ambientes. Assim, a quimiorrecepção, a mecanorrecepção e a eletorrecepção são os sentidos mais proeminentes, e as regiões do encéfalo que processam tais informações tendem a ser mais expandidas, principalmente o telencéfalo (em especial o lobo

olfatório) e o cerebelo (recebendo informações da linha lateral, além de ser também um local de processamento de diversas informações sensoriais e refinamento da ação motora), este último podendo, inclusive, apresentar dobras e sulcos. Entretanto, de uma maneira geral, o encéfalo dos Chondrichthyes tende a ser mais alongado, com poucos dobramentos sobre si próprio, permitindo a identificação das estruturas derivadas das vesículas secundárias (Figura 3).

Em Actinopterygii, duas estruturas do encéfalo são geralmente bastante proeminentes: o teto mesencefálico e o cerebelo. O teto mesencefálico compreende majoritariamente o lobo óptico, sendo bastante proeminentes em peixes que se guiam pela visão (portanto, muitas vezes é chamado de teto óptico). Tal qual nos condrictes, o cerebelo de actinopterygii recebe informações provenientes da linha lateral, de estímulos elétricos e é um local de processamento de informações sensoriais diversas, além de permitir a navegação em um meio complexo tridimensionalmente. Os lobos vagais também tendem a ser bem desenvolvidos, relacionados com o processamento de informação quimiorreceptora. Outro aspecto interessante dos Actinopterygii é que seu telencéfalo se expande por um mecanismo chamado eversão, no qual o palio cresce distalmente. Este mecanismo contrasta com todos os outros gnatostomados, nos quais a expansão do telencéfalo se dá pela evaginação das paredes dos hemisférios e inversão, com o septo e o subpalio rotacionando em direção mesial (Figura 4).

Apesar da redução da mecanorrecepção por meio da linha lateral e da eletorrecepção, o cerebelo permanece proeminente nos tetrápodes por participar no refinamento da ação motora e propriocepção derivadas do uso de membros na locomoção no ambiente terrestre. Entretanto, quando comparamos os encéfalos de anfíbios com a maior parte dos peixes, o cerebelo de anfíbios tende a ser proporcionalmente menor. Neste grupo, o mesencéfalo tende a ser a parte mais proeminente, composto principalmente do teto mesencefálico.

Em organismos totalmente terrestres, os nervos cranianos relacionados à linha lateral, presentes nos anamniotas, são completamente perdidos. Outra característica de amniotas é a expansão de uma segunda via pela qual as informações visuais chegam ao telencéfalo, passando pelo tálamo (complementar à via que passa pelo teto mesencefálico para o telencéfalo, proeminente nos anamniotas). Entretanto, a maior mudança nos amniotas é referente ao telencéfalo que se expande notavelmente

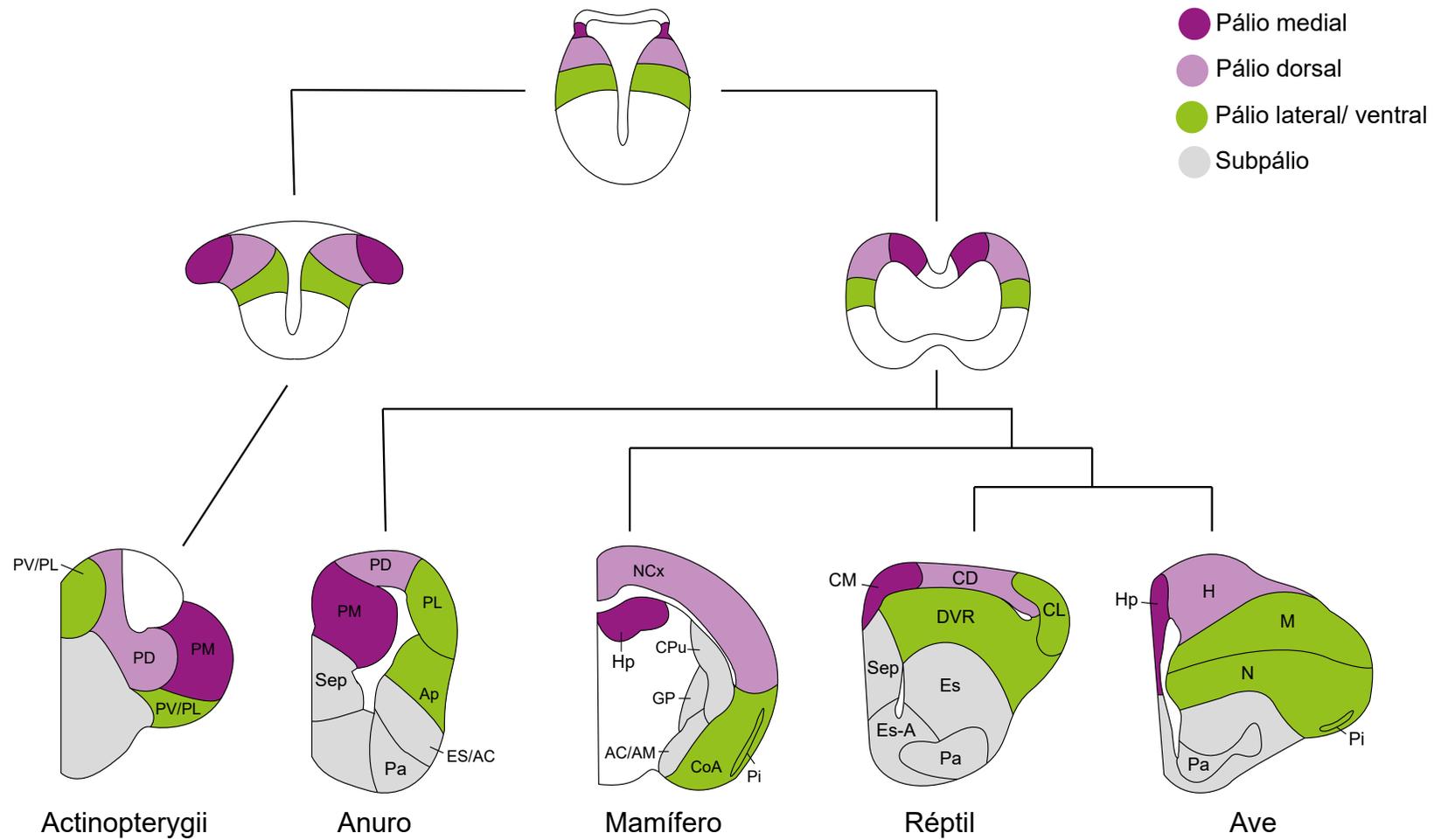


Figura 4: Evolução e desenvolvimento do pálio. AC, amígdala central; AM, amígdala medial; Ap, amígdala palial; CD, córtex dorsal; CL, córtex lateral; CM, córtex medial; CoA, complexo amigdalóide; CPu, caudado putâmen; DVR, crista ventricular dorsal; Es, estriado; Es-A, área de transição estriado-amígdala; GP, globo pálido; H, hiperpálio; Hp, hipocampo; M, mesopálio; N, nidopálio; NCx, neocórtex; Pa, pálido; PD, pálio dorsal; Pi, núcleo piriforme; PL, pálio lateral; PM, pálio medial; PV, pálio ventral; Sep, septo.

Modificado a partir de: Aboitiz & Montiel, 2019.

quando comparado com a maior parte dos peixes e anfíbios (apesar de haver exceções).

Nos répteis (incluindo aves), portanto, o telencéfalo acaba por ser geralmente a porção mais proeminente do encéfalo. Na porção mais central dos hemisférios cerebrais há uma região hipertrofiada denominada crista ventricular dorsal, derivada do palio lateral (Figura 4). Outra característica notável nesse grupo é a presença de um grande núcleo basal derivado do subpalio, o corpo estriado, que recebe informações da crista ventricular dorsal e as transmite ao tronco cerebral e ao teto óptico. Dentre os organismos tradicionalmente atribuídos aos répteis, os Crocodylia apresentam um cerebelo proeminente, enquanto os Squamata apresentam cerebelo bastante reduzido (principalmente em Serpentes).

Em comparação com o restante dos répteis, as aves apresentam um encéfalo mais curto, com o telencéfalo e o cerebelo muito expandidos (o último apresentando diversos dobramentos). Neste grupo, a crista ventricular dorsal é hipertrofiada numa região chamada Wulst. Também em aves o teto mesencefálico é geralmente bastante proeminente, e por vezes denominado de lobo visual.

Nos mamíferos o telencéfalo também é a região mais proeminente do encéfalo. Entretanto, a expansão do telencéfalo dos mamíferos se deu por um mecanismo ligeiramente diferente daquele dos répteis (incluindo aves), com a expansão principalmente do palio dorsal (Figura 4). Neste processo é formado o córtex cerebral, que pode apresentar dobramentos que possibilitam o aumento de volume, com diversos giros e sulcos, em muitos grupos de mamíferos. Os giros e sulcos são geralmente encontrados em maior quantidade em organismos de maior tamanho. Além disso, a via de informações visuais que passa pelo tálamo acaba por se tornar mais proeminente nos mamíferos.

1.4 Evolução do tamanho do encéfalo

A variação evolutiva no tamanho do corpo, ou de partes dele, possui papel importante na diversificação das espécies. O tamanho do encéfalo, assim como outras partes do corpo, está relacionado ao tamanho corporal, e esta relação se mantém pela integração desses módulos durante o desenvolvimento. Assim, mudanças no tamanho corporal

geram mudanças passivas no tamanho do encéfalo. No entanto, a seleção natural pode agir no desenvolvimento de apenas um desses módulos, relaxando as restrições ontogenéticas. Com isso, o encéfalo pode crescer independentemente do corpo, gerando uma porção de tecido neural adicional que permite a evolução de novas funções.

Uma maneira de avaliar o tamanho proporcional de uma estrutura é pelo uso de Alometria. A alometria consiste em variações de proporção relacionadas a mudanças no tamanho do organismo, e é observada pela regressão (i.e. relação linear) entre as duas variáveis (Figura 5). Neste caso, a reta da regressão representa o tamanho esperado do encéfalo para um determinado tamanho corporal e a inclinação – chamada coeficiente alométrico ou escala alométrica – o quanto o tamanho relativo do encéfalo (i.e. proporção) varia de acordo com o tamanho do corpo. A escala alométrica entre a massa do encéfalo e a massa corporal é semelhante entre grandes grupos de vertebrados, sendo entre 0,4 e 0,6 (Tsuboi et al., 2018).

A alometria pode ser também usada para analisar como uma estrutura do encéfalo varia em relação ao tamanho total do encéfalo. Por exemplo, em muitos vertebrados o telencéfalo possui valores de escala maiores do que as demais regiões. Essa diferença de escala entre estruturas reflete variações gerais na forma do encéfalo.

O aumento do tamanho relativo do encéfalo ocorre pela expansão diferencial de alguns componentes em resposta às demandas do ambiente. Em muitos grupos, este aumento está relacionado à expansão do telencéfalo, que atinge valores elevados em alguns elasmobrânquios, aves e mamíferos. Em elasmobrânquios, a expansão do telencéfalo ocorreu em espécies que habitam recifes de corais, com estratégias de predação ativa ou maior socialidade. Nessas espécies, é observado um aumento do núcleo central do pálio dorsal, que está associado à capacidade cognitiva, comportamentos sociais complexos e inteligência social.

Na transição de répteis para aves houve um processo de aumento do encéfalo, provavelmente associado à evolução do vôo, no qual houve o desenvolvimento de várias estruturas. Em linhagens atuais, esse processo está relacionado em sua maior parte à expansão do telencéfalo. Em alguns passeriformes, como corvos e papagaios, o telencéfalo chega a ocupar 74% do volume do encéfalo.

Apesar do hiperpálio – ligado principalmente ao processamento visual – ser uma estrutura relativamente grande, as estruturas mais representativas em tamanho são o mesopálio e o nidopálio. Nessas regiões encontram-se centros específicos e vias do canto, e seu tamanho está relacionado com taxas de inovação e frequência do uso de ferramentas. Corvos e papagaios destacam-se por altas capacidades cognitivas e intelectuais.

Assim como em aves, no início da evolução dos mamíferos também houve uma expansão do encéfalo. Este processo parece estar associado ao aumento da capacidade olfatória, melhoramento da coordenação neuromuscular e sensibilidade tátil. Em algumas linhagens de mamíferos viventes também houve a evolução de elevados coeficientes de encefalização pelo aumento do telencéfalo. Dentre essas linhagens, Primatas são o grupo mais estudado quanto à neuroanatomia e no qual o processo evolutivo é mais conhecido. Nestes, o aumento do telencéfalo está relacionado principalmente à melhora da visão e uso especializado das mãos, relacionados ao aumento do córtex visual primário, córtex motor primário e córtex parietal posterior, responsável pela cognição espacial e funções de alcançar e agarrar. Em alguns mamíferos o telencéfalo apresenta dobramentos do córtex cerebral, assim aumentando consideravelmente seu volume, sem aumentar a área total.

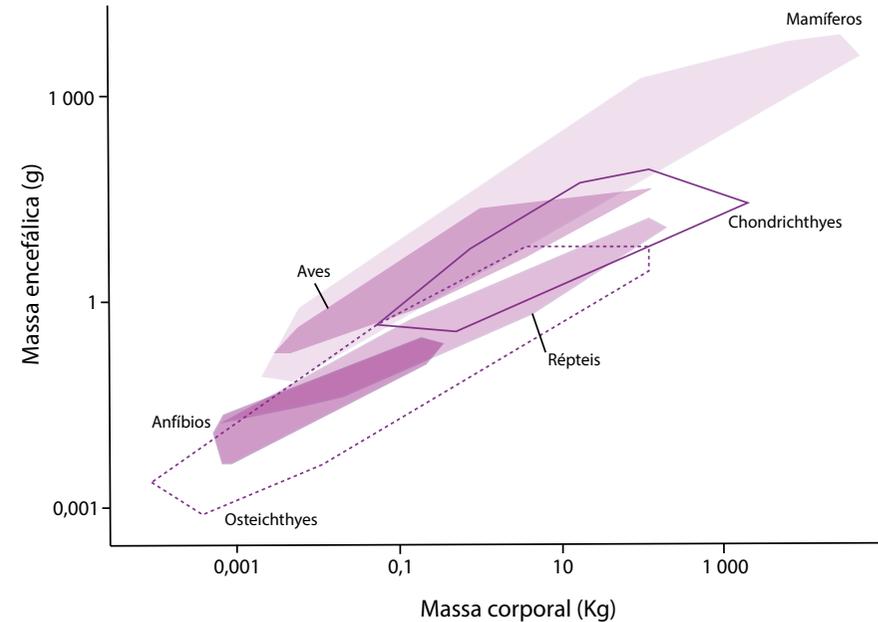


Figura 5: Massa do encéfalo em relação à massa corporal em grandes grupos de vertebrados. *Modificado a partir de van Dongen, 1998.*

2. Sistema Sensorial

O sistema sensorial é formado por uma ampla gama de órgãos especializados na recepção do estímulo sensorial, tradução do estímulo em sinais nervosos, e recepção destes sinais pelo Sistema Nervoso Central, onde há a percepção da informação sensorial.

Para tal, os receptores sensoriais podem se apresentar tanto como terminações nervosas livres, quanto neurônios associados a tecidos especializados, que amplificam o estímulo recebido, aumentando a sensibilidade do receptor. Um nervo sensorial e seus tecidos associados compõem o órgão sensorial.

Órgãos sensoriais podem ser classificados em diversas categorias, aqui iremos separá-los em: (a) órgãos sensoriais gerais, que são aqueles amplamente distribuídos, relacionados à percepção de temperatura, tato e propriocepção; e os (b) órgãos sensoriais especializados: localizados em pontos específicos do corpo tem função especializada (quimiorrecepção, fotorrecepção, mecanorrecepção, eletrorrecepção e magnetorrecepção).

2.1 Órgãos Sensoriais gerais

Os órgãos sensoriais gerais podem ser receptores livres, sem tecidos especializados. Além de percepções relacionadas à dor e temperatura, sensações táteis são geralmente percebidas por receptores livres. Essas sensações táteis são percebidas pela pele, o maior órgão do corpo, que apresenta uma interface com o ambiente externo e atua como uma barreira de proteção. Se essas terminações são associadas a uma estrutura especializada, temos os receptores encapsulados, que geralmente percebem pressão. Esses órgãos sensoriais gerais, quando percebem informações de fora do corpo, são chamados de exteroceptores.

Os vertebrados apresentam também uma série de interoceptores, isso é, células sensoriais que percebem as sensações internas do corpo, dos órgãos internos, e da musculatura. Destes, os proprioceptores detectam a posição corporal dos vertebrados,

recebe jsensações de musculatura estriada, tendões e articulações. São muito numerosos em tetrápodes, que ajustam continuamente a taxa e grau de contração muscular para manter a postura. Os receptores viscerais respondem a estímulos dos órgãos presentes na cavidade torácica e geral.

2.2 Órgãos Sensoriais especializados

2.2.1 Quimiorreceptores

Nos vertebrados existem dois sistemas quimiosensoriais que são dedicados à olfação: o sistema olfatório e o sistema vomeronasal. Os quimiorreceptores envolvidos no sistema olfatório geralmente estão localizados nas passagens nasais. Na maioria dos peixes, receptores sensoriais olfativos estão em depressões pareadas de fundo cego, chamadas de sacos olfatórios ou sacos nasais, enquanto nos tetrápodes são encontrados no nariz ou focinho, associados ao sistema respiratório.

A via olfativa apresenta três componentes: o epitélio olfativo, o bulbo olfativo e o trato olfativo. O epitélio olfativo consiste em uma porção especializada de epitélio que coleta substâncias químicas do ambiente. Cada célula olfativa apresenta um tufo de cílios sensoriais em sua extremidade apical, e um axônio na sua extremidade basal, que se direciona para o bulbo principal. No bulbo os axônios das células sensoriais olfativas fazem sinapse neurônios receptores olfatórios (células mitrales), que em conjunto enviam seus axônios longos para o encéfalo. Este conjunto de fibras é denominado trato olfativo.

Já o órgão vomeronasal foi descrito para vários (anfíbios, alguns répteis e mamíferos), mas não todos os vertebrados terrestres (aves e crocodilos não possuem receptores e nem órgão vomeronasal). É um órgão olfativo acessório, sensível a substâncias químicas importantes no comportamento social ou reprodutivo, como feromônios. Por fim, a via neural do sistema vomeronasal segue separada e paralela ao sistema olfativo principal, e apresenta conexões por nervo com o hipotálamo e o tálamo. Nos Squamata (cobras e lagartos) o órgão vomeronasal é um par separado de depressões para onde a língua transporta substâncias químicas coletadas no ambiente.

A quimiorrecepção feita na cavidade oral e estruturas associadas é denominada

de paladar, e os quimiorreceptores dessa cavidade são chamados de papilas gustativas. Nos peixes, as papilas gustativas se encontram distribuídas na cavidade orobrânquial. Nos anfíbios, nos répteis não-avianos e nas aves, as papilas gustativas estão localizadas na boca e na faringe. Já as dos mamíferos tendem a se distribuir pela língua. As papilas gustativas percebem estímulos químicos e transmitem os impulsos elétricos por meio dos nervos cranianos até o sistema nervoso central. As substâncias doces, azedas, salgadas, amargas e umami (saborosas) são detectadas por receptores particulares e emitem diferentes padrões de informação para o SNC. Durante muito tempo acreditou-se que esses receptores particulares fossem restritos a regiões específicas da língua; no entanto, sabemos hoje que sensações do paladar provêm de todas as regiões da língua.

2.2.2 Fotorreceptores

A luz é uma forma de onda eletromagnética e é um elemento constante na evolução dos vertebrados. Composta por diversos espectros, uns visíveis para certas espécies, essenciais para outras, ou até mesmo variando dentro da mesma espécie, é um fator de pressão seletiva que moldou aspectos fisiológicos e comportamentais. A fotorrecepção permite a transdução de sinal luminoso em impulso eletroquímico a partir dos fotorreceptores. Estes são estruturas sensoriais especializadas em captar estímulos de luz que podem propiciar a regulação de ciclos, orientação de deslocamentos, formação de imagens, além de outras atividades indispensáveis para as interações entre os animais e o planeta. Diferenças de intensidade luminosa são traduzidas pelos fotorreceptores como contrastes, enquanto diferenças de comprimento de onda dentro do espectro visível são traduzidas como diferentes cores.

Dentre os animais, as células fotorreceptoras podem se apresentar desde células isoladas até estruturas mais complexas e associadas a muitas outras estruturas, como o olho. A formulação de imagens e regulação do ciclo circadiano são as contribuições mais importantes da fotorrecepção, bem como a termorregulação em répteis e anfíbios. Assim, as principais estruturas fotorreceptoras dos vertebrados são o olho, o complexo pineal e a percepção da radiação infravermelha.

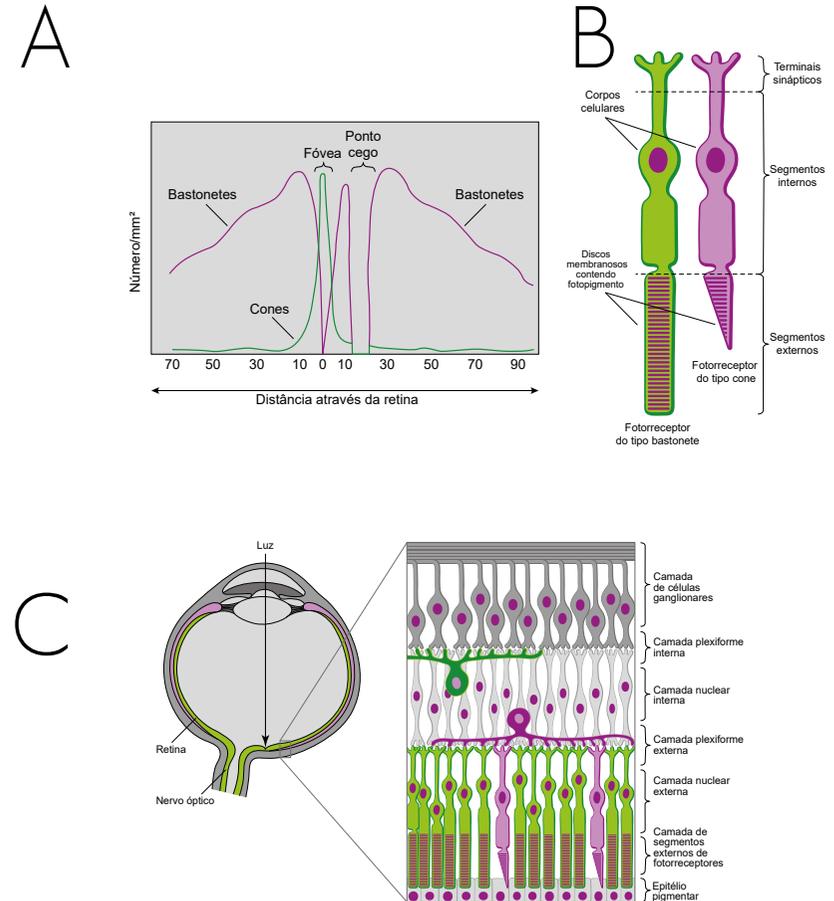


Figura 6: A - Distribuição de cones e bastonetes pela retina, à partir da distância da fóvea; B - diferença morfológica entre fotorreceptores; C - esquema do olho de amniota com aproximação da organização da laminar da retina. *Modificado a partir de: Bear et al, 2017.*

O olho da maioria dos vertebrados é um órgão sensorial complexo com células especializadas e estruturas auxiliares, desenvolvido a partir do ectoderma, como evaginações do diencéfalo em desenvolvimento. Os olhos dos vertebrados são estruturas que fazem a acomodação visual, a qual pode ser feita pela deformação do olho como um todo (em lampreias, por exemplo), movimentação da lente (em condrictes, actinopterígeos e anfíbios), ou deformação da lente (em amniotas, com exceção das serpentes). O tecido receptivo que traduz as informações luminosas é a retina, que pode apresentar diferentes células receptoras, os cones e bastonetes, que apresentam pigmentos visuais, denominados opsinas, que absorvem luz (Figura 6).

Os bastonetes são sensíveis a baixos níveis de luminosidade e não percebem variação de cor, proporcionando uma visão por contraste. Já os cones são responsáveis pela visão em cores. Apesar de todos os vertebrados apresentarem bastonetes, a presença e proporção de cones varia consideravelmente em diferentes animais. Enquanto animais noturnos ou de águas profundas tem geralmente a retina composta apenas de bastonetes, animais diurnos tem a tendência a terem ambos os tipos de célula, e cones com até quatro tipos de pigmentos visuais. Essa visão tetracromática está presente em diversos grupos de peixes, répteis não-aves e aves. Anfíbios são geralmente tricromatas, ou não apresentam visão em cores. A maioria dos mamíferos é dicromata, apesar dos seres humanos serem tricromatas. Por fim, a percepção de raios Ultravioleta pela retina é conhecida para alguns grupos de peixes, répteis não-aves e aves. (para mais detalhes, veja: Lamb et al., 2007; Howland et al., 2004)

O complexo pineal é um sistema fotoneuroendócrino formado por diversas estruturas derivadas de evaginações do diencéfalo. Ele é a parte do sistema nervoso responsável por controlar o ciclo de circadiano, captando luz e temperatura do ambiente e transformando-os em estímulo. Dentre as estruturas do complexo pineal temos o órgão ou glândula pineal, cuja função endócrina participa da síntese dos hormônios reguladores dos ciclos circadianos. A Melatonina é um dos principais hormônios reguladores desse ciclo e é conservada em todos os vertebrados. Também temos o órgão parietal, um fotorreceptor mediano.

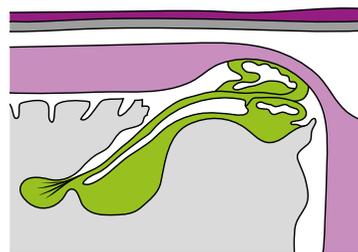
A localização e a estrutura do complexo pineal são bastante variáveis dentro dos vertebrados (Figura 7). Ciclostomados (como as lampreias) apresentam tanto a glândula pineal quanto o órgão parietal. Já em elasmobrânquios e actinopterígeos,

apesar da glândula pineal ser proeminente, o órgão parietal é rudimentar ou ausente. Anfíbios geralmente apresentam tanto a glândula pineal quanto o órgão parietal, apesar deste último ser ausente em salamandras. Em diversos répteis não-avianos ambas as estruturas estão presentes, e o órgão parietal pode ser tão desenvolvido ao ponto de ser chamado de terceiro olho, e estar externo ao crânio. Por fim, aves e mamíferos não apresentam órgão parietal, e o órgão pineal apresenta função exclusivamente endócrina, sendo responsável pela síntese de melatonina.

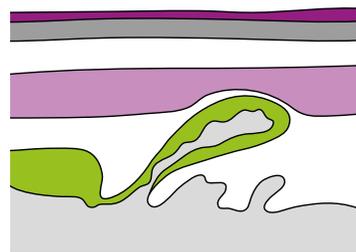
Por fim, alguns vertebrados possuem órgãos sensoriais que respondem à radiação infravermelha, que é um tipo de radiação que emana diretamente a partir da superfície de objetos, seja de dia ou de noite. A radiação infravermelha é percebida por receptores de infravermelho (também chamados de termorreceptores), presentes em algumas espécies vertebrados (serpentes e morcegos). Em alguns morcegos vampiros, a folha nasal é composta por inúmeros receptores sensíveis a mudanças de temperatura (para mais detalhes sobre morcegos, veja: Kürten et al., 1984; Gracheva et al., 2011). Já nas serpentes, as fossetas loreal e labial são de órgãos especializados na captura de radiações infravermelhas. A fosseta loreal se localiza entre os olhos e as narinas das serpentes da subfamília Crotalinae (família Viperidae), sendo um orifício disposto em cada lado da cabeça. Já as fossetas labiais estão presentes nas escamas supralabiais de algumas serpentes da família Boidae. Ambas são estruturas termorreceptoras, cobertas de membranas capazes de detectar variações da temperatura e radiação infravermelha (para mais detalhes sobre termorreceptores biológicos, veja: Campbell et al., 2002).

2.2.3 Mecanorreceptores

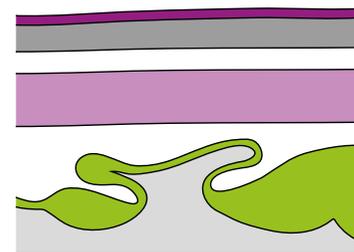
Mecanorreceptores são células responsáveis por detectar pequenas variações na força mecânica do ambiente, participando na percepção do ambiente, manutenção do equilíbrio, e audição. Um mecanorreceptor básico é uma célula ciliada, que consiste em uma célula com microfilamentos (cílios) que respondem a estímulos mecânicos e os traduzem em sinais elétricos.



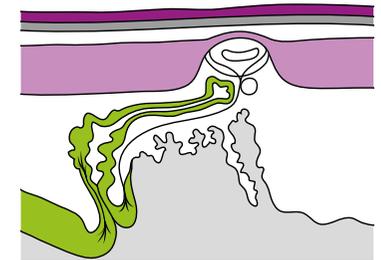
A Lampreia



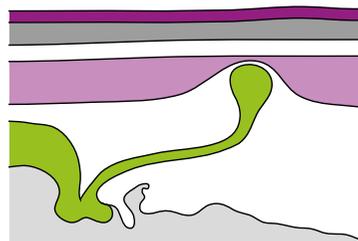
B Teleosteo



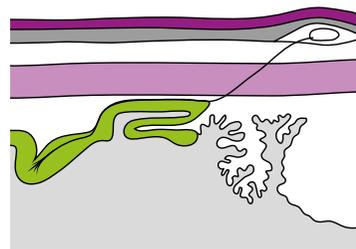
E Necturus



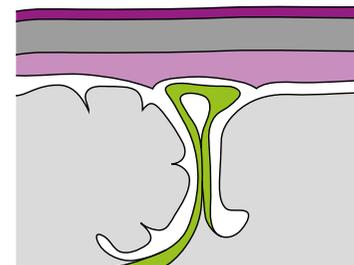
F Lagarto



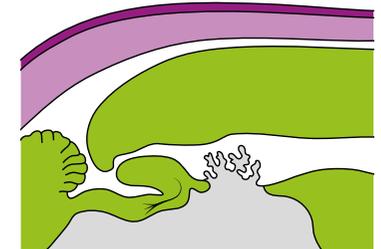
C Tubarão



D Rã



G Ave



H Mamífero

Figura 7: Modificações do complexo pineal entre os diferentes grupos de Vertebrados. Roxo escuro: epiderme; cinza escuro: derme; roxo claro: crânio; verde: estruturas integrantes do complexo pineal; cinza claro: partes restantes do encéfalo. Modificado a partir de: Kardong, 2016

O estímulo mecânico no feixe ciliar desencadeia alterações iônicas na célula ciliada, e a direção do movimento dos cílios pode alterar a frequência dos potenciais de ação. Assim as células podem detectar não só movimentos, como também a direção deles.

Um aglomerado de células ciliadas, associadas com células de suporte e fibras nervosas sensoriais constitui o órgão neuromasto (Figura 8). Os feixes ciliares que se projetam das células ciliadas estão inseridos na cúpula, um revestimento gelatinoso que acentua a estimulação mecânica nas células ciliadas, aumentando sua sensibilidade ao movimento feito pelos cílios. Os neuromastos são encontrados em uma variedade de configurações e posições entre os vertebrados, podendo estar isolados na superfície do corpo (neuromastos superficiais) ou constituindo o componente fundamental dos três tipos de sistemas mecanorreceptores: o sistema de linha lateral, o aparelho vestibular, e o sistema auditivo.

O sistema de linha lateral é encontrado na pele dos peixes e anfíbios aquáticos, sendo formado por um conjunto de canais, (que podem ou não estar incorporados a ossos ou ossificados) e poros que se abrem na superfície, estando distribuídos pela cabeça e ao longo das laterais do tronco e da cauda. Espalhados pelos canais os órgãos neuromastos juntamente com os nervos sensoriais que inervam a linha lateral detectam correntes e pequenas mudanças de pressão, estímulos gerados pelo fluxo de água sobre obstáculos ambientais, presas, predadores, e sinais comunicativos. Há evidências que neuromastos da linha lateral podem perceber também sons de baixa frequência.

O aparelho vestibular da orelha interna (labirinto membranoso) detecta movimentos ou mudanças na posição do corpo em relação à gravidade, sendo um órgão de equilíbrio. Nos vertebrados, o aparelho vestibular é preenchido por um líquido (endolinfa) e formado por ductos semicirculares que conectam uma região dilatada em uma das extremidades, a ampola, e ao menos duas estruturas em forma de saco, chamadas utrículo e sáculo. Uma terceira estrutura em forma de saco, a lagena, pode estar presente em peixes, répteis não-aves, aves e mamíferos. A lagena é a parte do aparelho vestibular que apresenta uma faixa neuromastos especializados receptores de som, chamada de órgão de Corti, conectados ao sistema nervoso central por meio do nervo auditivo, fazendo parte do sistema auditivo, localizado na orelha

interna. Dado que o sistema auditivo fica dentro do crânio, há uma série de estruturas que fazem parte da orelha média e orelha externa, que conectam o ambiente externo ao local de percepção de ondas sonoras na orelha interna, mas que são diferentes nos grupos de vertebrados (Figura 9).

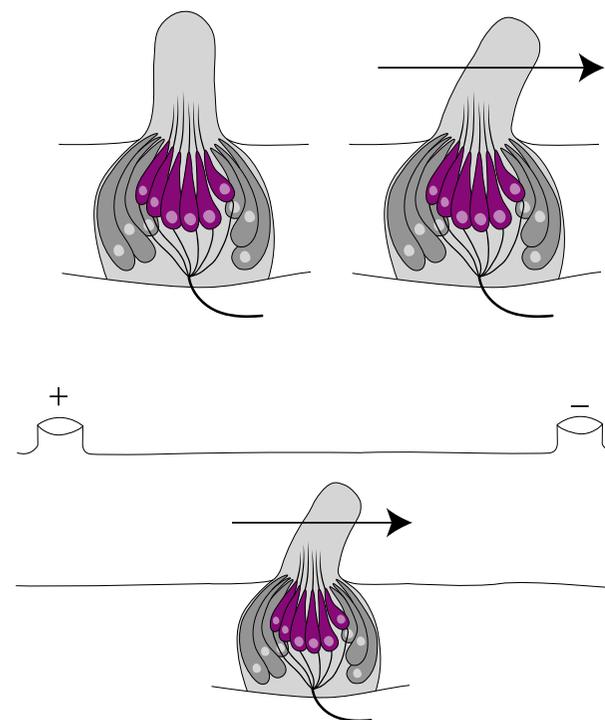
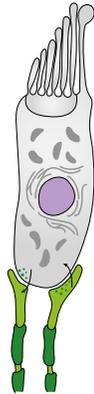


Figura 8: Representação dos neuromastos, mostrando a estimulação mecânica em neuromastos de superfície (acima), e em neuromastos de canal (abaixo). Modificado a partir de: Braun, 2017

A



B

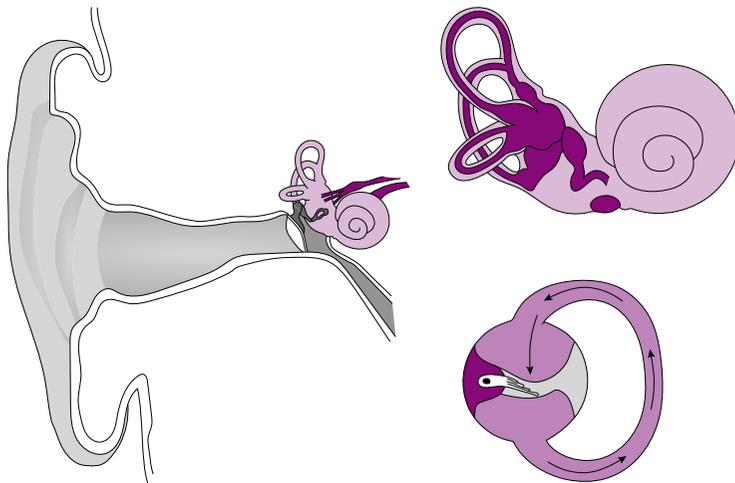


Figura 9: A- Célula ciliada, B - ouvido interno de mamífero. Modificado a partir de: Hill et al. 2012

A orelha externa está ausente nos peixes e nos anfíbios. Nos répteis, ela é um curto tubo denteado, o canal acústico externo, que se abre na superfície por meio do orifício externo. Nas aves e nos mamíferos, o canal acústico externo é alongado. Na maioria dos mamíferos, ao redor do orifício externo está presente uma dobra cartilaginosa nomeada pavilhão auricular (popularmente chamado de orelha). Em grupos de peixes, o som chega à orelha interna geralmente passando pelos tecidos do organismo, e é percebido no sáculo e lagena. No caso dos actinoptérigeos Ostariophysa, as vibrações são transmitidas à orelha interna pelo aparato Weberiano, que compreende um conjunto de modificações na bexiga natatória, vértebras anteriores e orelha interna. Em tetrápodes, as estruturas da orelha média ajudam a lidar com questões da diferença de impedância entre os meios aquoso (internos à orelha) e aéreo (do ambiente) para a propagação de ondas.

A orelha média de tetrápodes é formada por estruturas que captam e concentram as ondas sonoras provenientes do meio externo, que chegam à orelha interna. Ela é composta por três partes: o tímpano, uma membrana fina que vibra com o som, um canal acústico médio, e de um a três ossículos. O estribo, ou columela, é o primeiro osso a se diferenciar nos tetrápodes, sendo derivado do osso hiomandibular dos peixes. Em alguns anfíbios, nos répteis não-avianos e nas aves, o estribo apresenta uma extensão cartilaginosa em sua extremidade, a extra-columela. Nos mamíferos, existem três ossículos da audição: estribo, bigorna (derivada do osso quadrado dos peixes) e martelo (derivado do articular dos peixes). Esses ossos formam uma cadeia articulada, que se estende pela cavidade da orelha média, ligando o tímpano à orelha interna.

2.2.4 Ecolocalização

Morcegos e baleias dentadas desenvolveram um mecanismo para localizar objetos ou presas, chamado ecolocalização ou biosonar (Figura 10), que consiste na produção de sons e recaptura do seu eco, produzindo, assim, uma imagem dos arredores que possibilita se localizar no ambiente. Apesar do nome ser o mesmo, o processo ocorre de maneira bem diferente nos dois grupos, já que o som se comporta diferente na água e no ar.

A maioria dos morcegos produz som pela laringe e o emitem, podendo ser direcionado pela folha nasal ou pela boca, dependendo da espécie. O som de alta frequência produzido percorre rapidamente o ambiente e, ao colidir em algum objeto, retorna para o animal como eco. Então, esse eco é capturado pela pina (orelha externa) e redirecionado para uma área do cérebro com neurônios que traduzem essa informação sonora para ser processada pelo aparelho auditivo.

Em baleias odontocetes o som é produzido pela região do nariz, redirecionado ao melão (um tecido lipídico na região frontal do crânio) e emitido em forma de cliques por uma estrutura que fica dentro da narina chamada “monkey lips”. Cada espécie possui um padrão de cliques diferente, sendo possível identificá-las utilizando um espectrograma. O som então viaja pela água e retorna em forma de eco que é captado pela mandíbula. Nesta estrutura, outro tecido lipídico recebe a informação e redireciona para a área de processamento auditivo, onde pode ser interpretada.

2.2.5 Eletorreceptores

A eletorrecepção é a percepção de campos elétricos, os quais podem ser gerados pelo próprio animal (eletorrecepção ativa), ou por outros organismos próximos (eletorrecepção passiva). A eletorrecepção está distribuída em vertebrados que habitam ambientes aquáticos, tendo provavelmente surgido no início da evolução dos vertebrados e presente como um sistema sensorial proeminente em grupos de peixes, estando ausente na maioria dos tetrápodes (com exceção de alguns anfíbios e monotremados). Os órgãos eletorreceptores são órgãos do neuromasto modificados, que podem ser de dois tipos. Os receptores de ampola, amplamente distribuídos nos grupos de peixes, participam da eletorrecepção passiva ao perceber campos elétricos produzidos pela contração muscular de outros organismos. Os condrictes apresentam um tipo de receptor de ampola único para o grupo, as ampolas eletorreceptoras. Já os receptores tuberosos percebem o campo elétrico produzido pelo próprio organismo sendo, portanto, restritos a grupos de peixes que produzem corrente elétrica pela contração de células musculares modificadas, formando órgãos elétricos. A informação eletrossensorial é processada majoritariamente no cerebelo. No caso de peixes elétricos, os padrões de descargas elétricas podem ser usados na comunicação e reconhecimento específico.

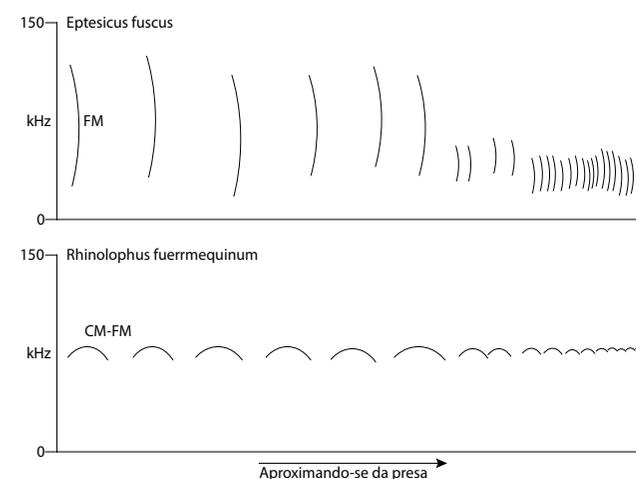


Figura 10: Espectrograma ecolocalização morcego e golfinho. Modificado a partir de: Moss, & Sinha, 2003.

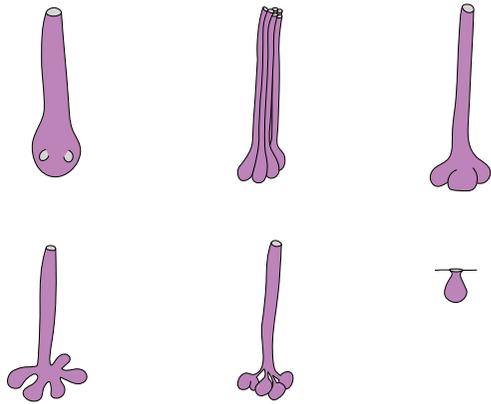


Figura 11: Órgãos ampulares. *Modificado a partir de Jorgensen, 2005*

2.2.6 Magnetorrecepção

Outra possibilidade sensorial, ainda pouco conhecida pelos cientistas, é a capacidade de detecção de campos magnéticos, chamada de magnetorrecepção. Essa capacidade está presente em alguns animais como aves, tubarões, tartarugas marinhas e outros. Isso permite a orientação em deslocamentos e migrações, funcionando como uma bússola. A localização das estruturas capazes de receber estímulos magnéticos é variada entre os grupos, com localização no nervo oftálmico das aves e no focinho de tubarões (para mais detalhes, veja: Wiltschko & Wiltschko, 2005).

DESENVOLVIMENTO ONTOGENÉTICO



Embrião em vista dorsal

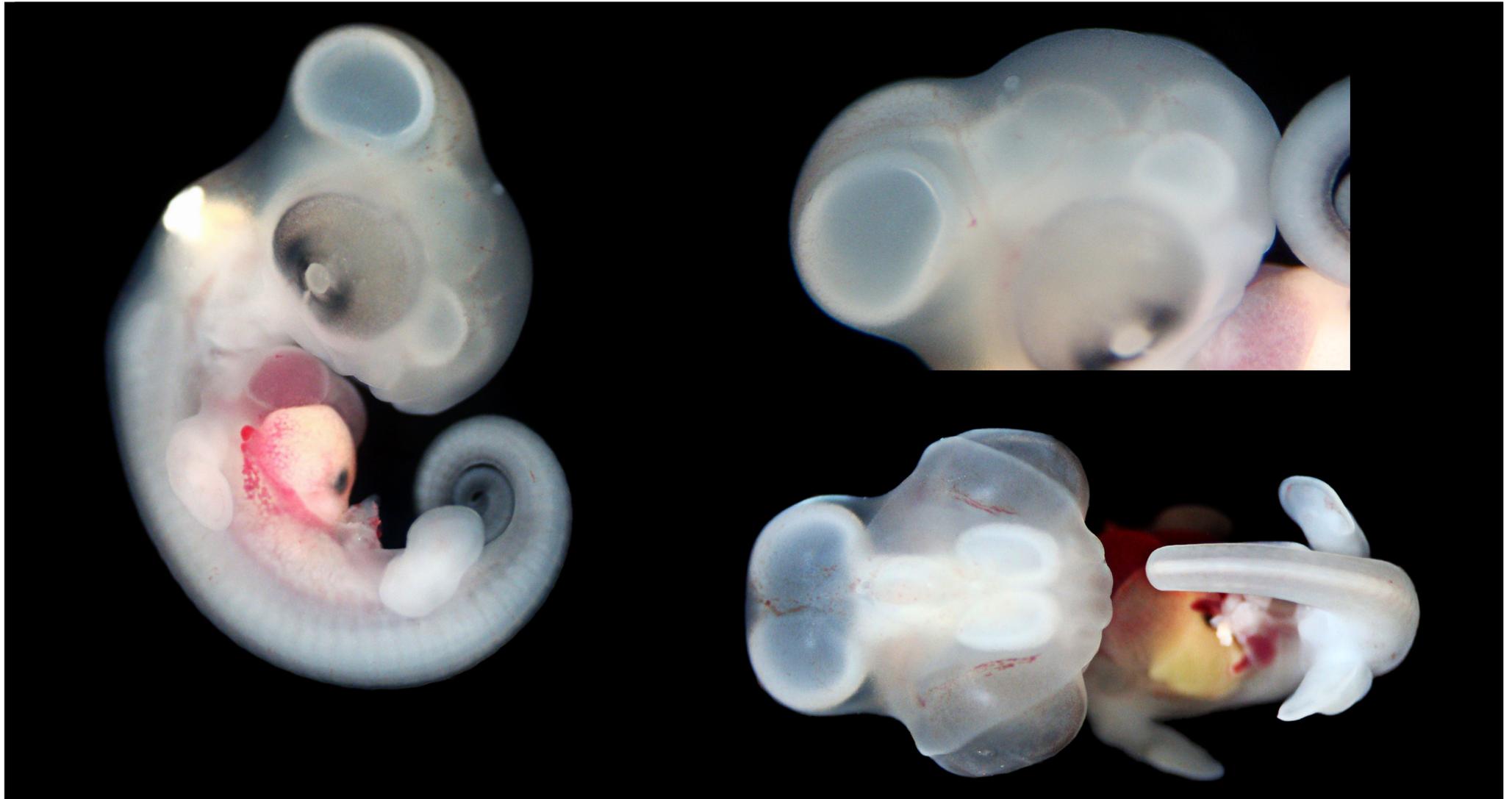


Pro —
Me —
Rom —



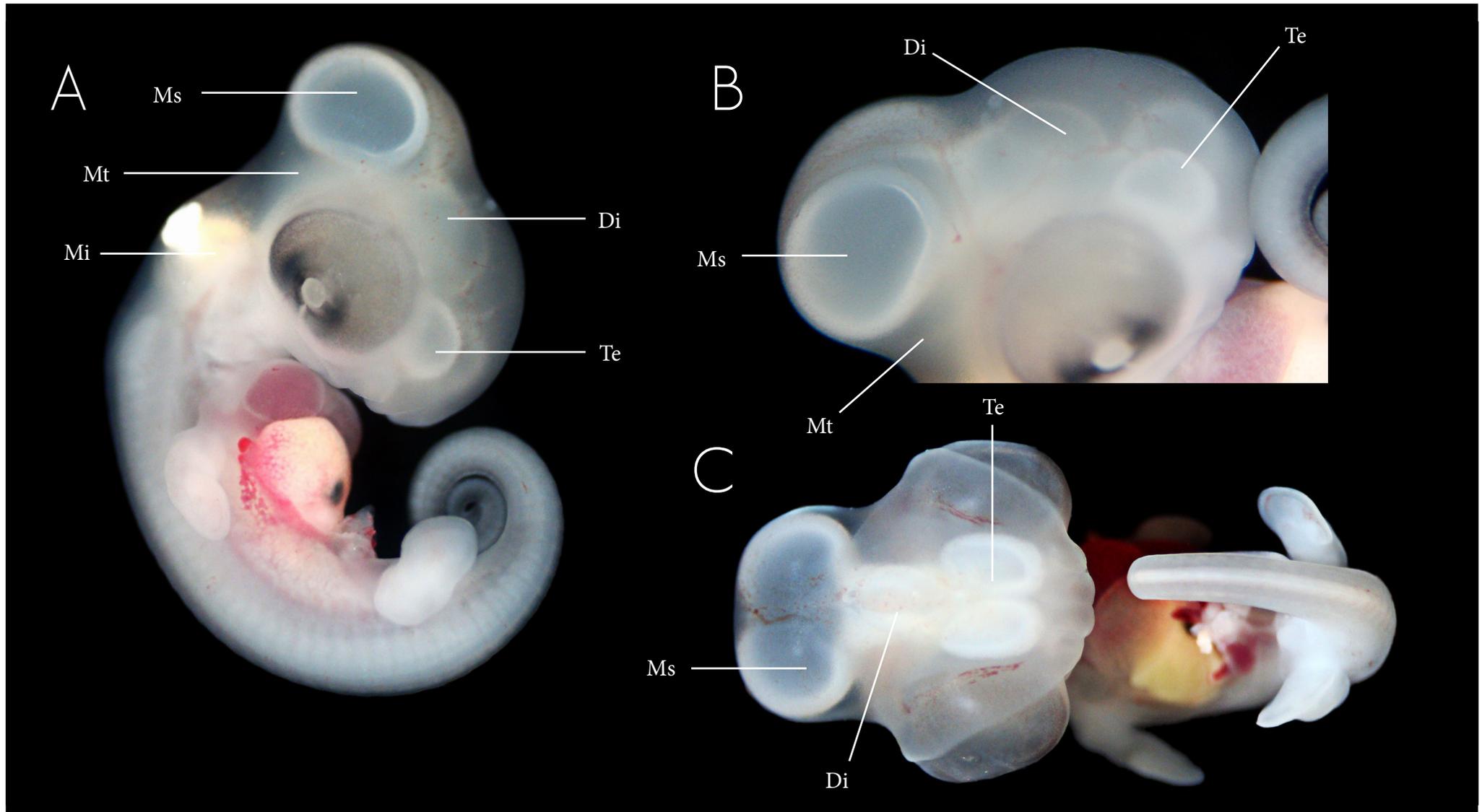
Pro Prosencéfalo
Me Mesencéfalo
Rom Rombencéfalo





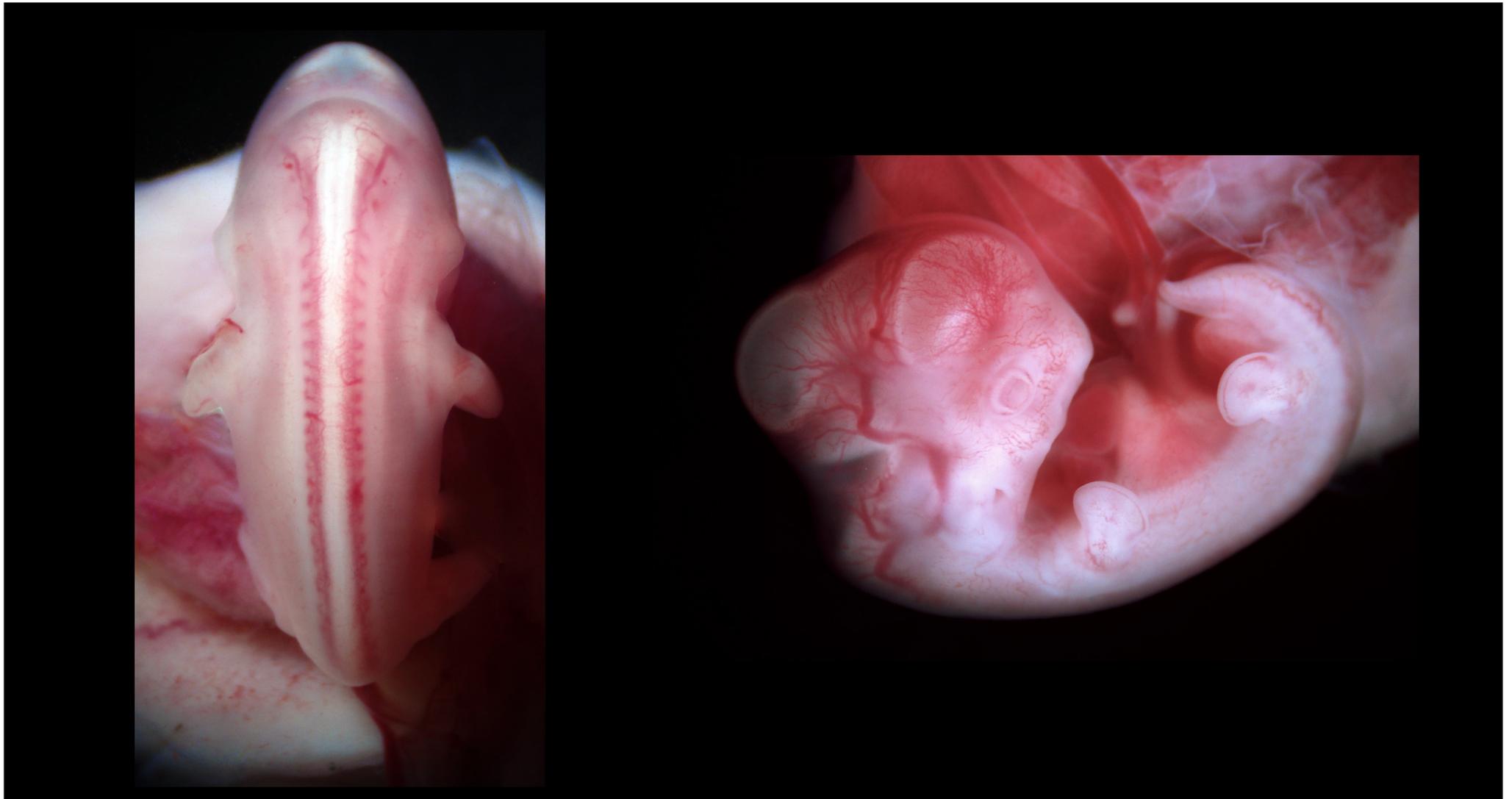
A - Embrião em vista lateral
B - Detalhe da cabeça em vista lateral
C - Detalhe da cabeça vista dorsal

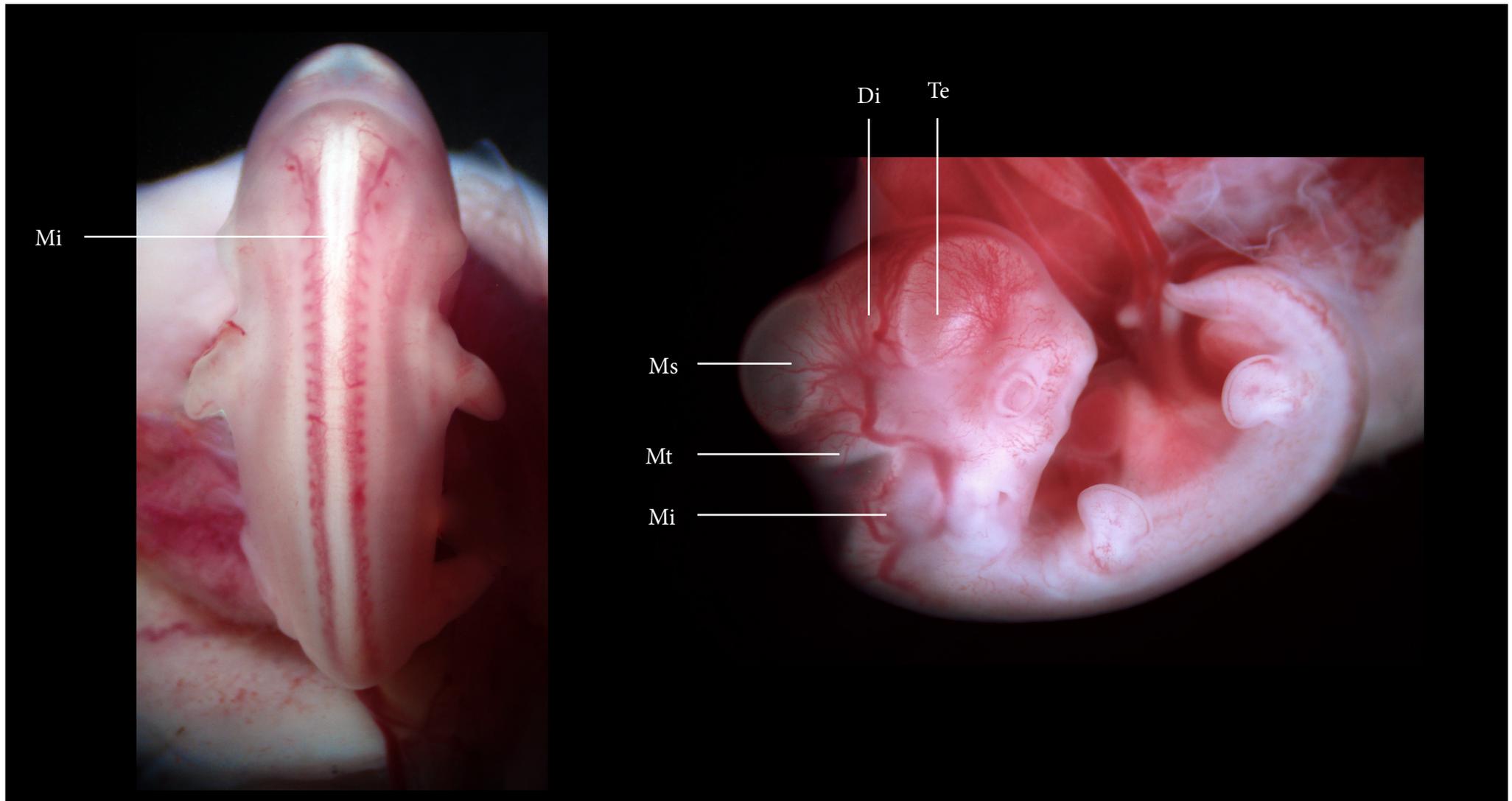




Di	Diencephalo	Ms	Mesencephalo
Te	Telencephalo	Mt	Metencephalo
Mi	Mielencephalo		

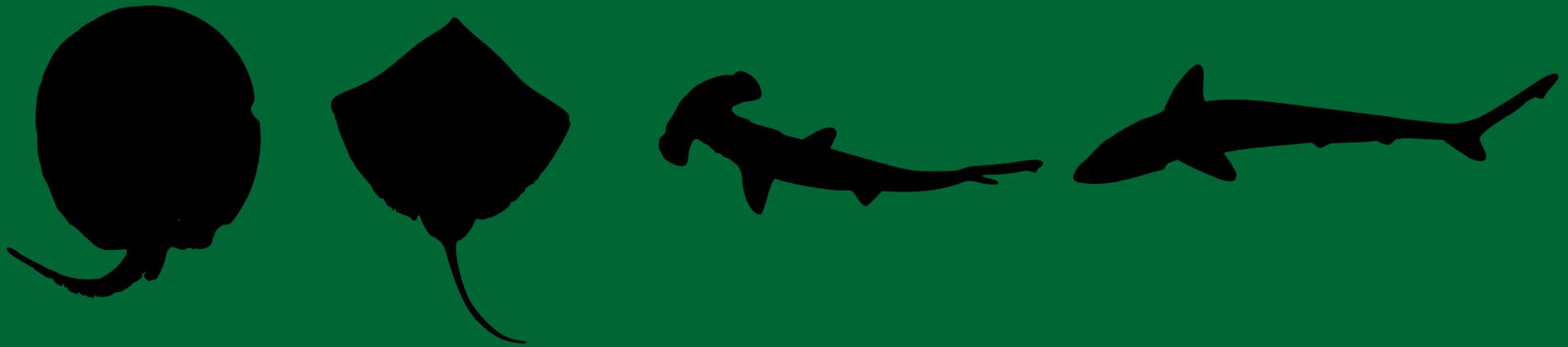




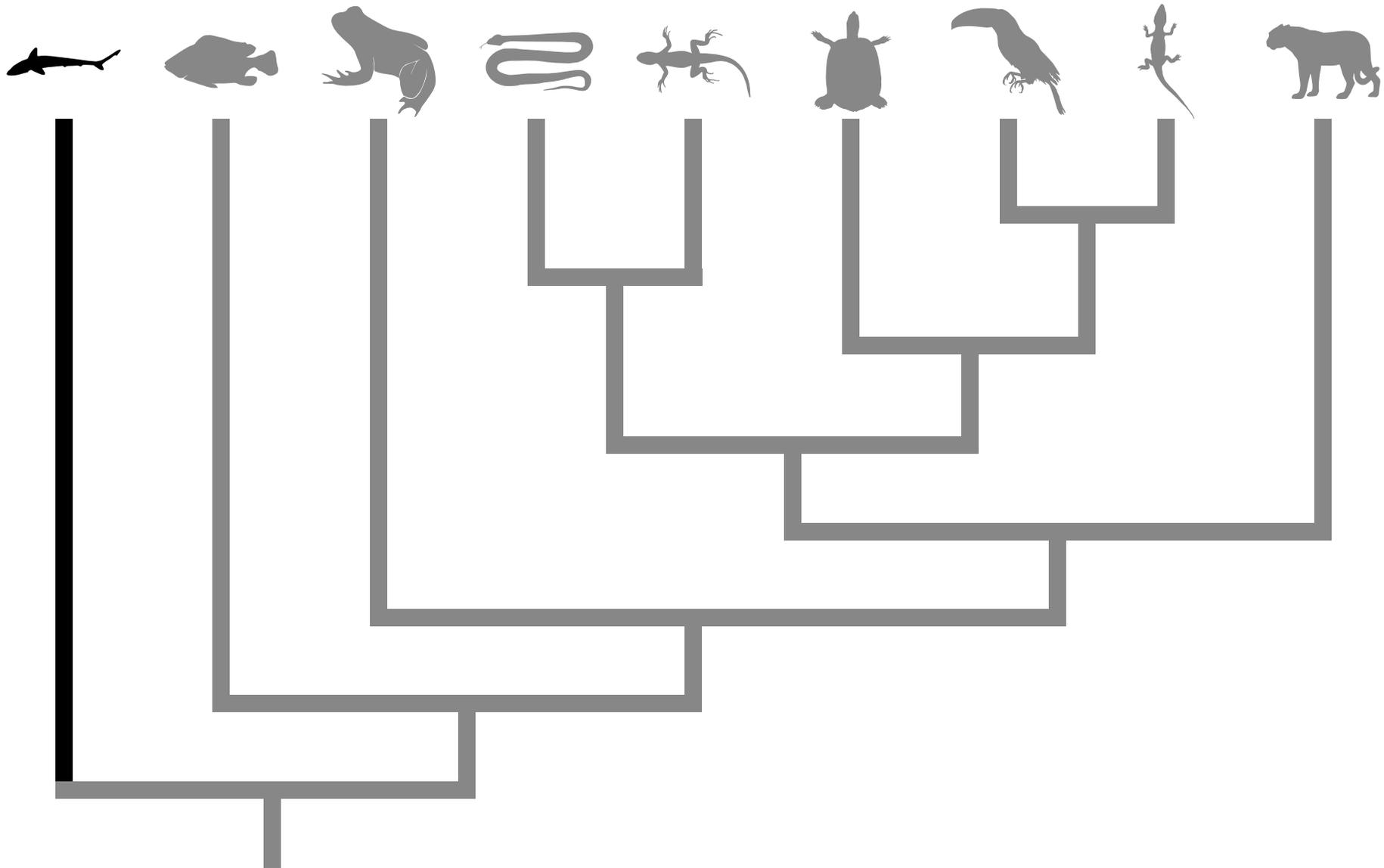


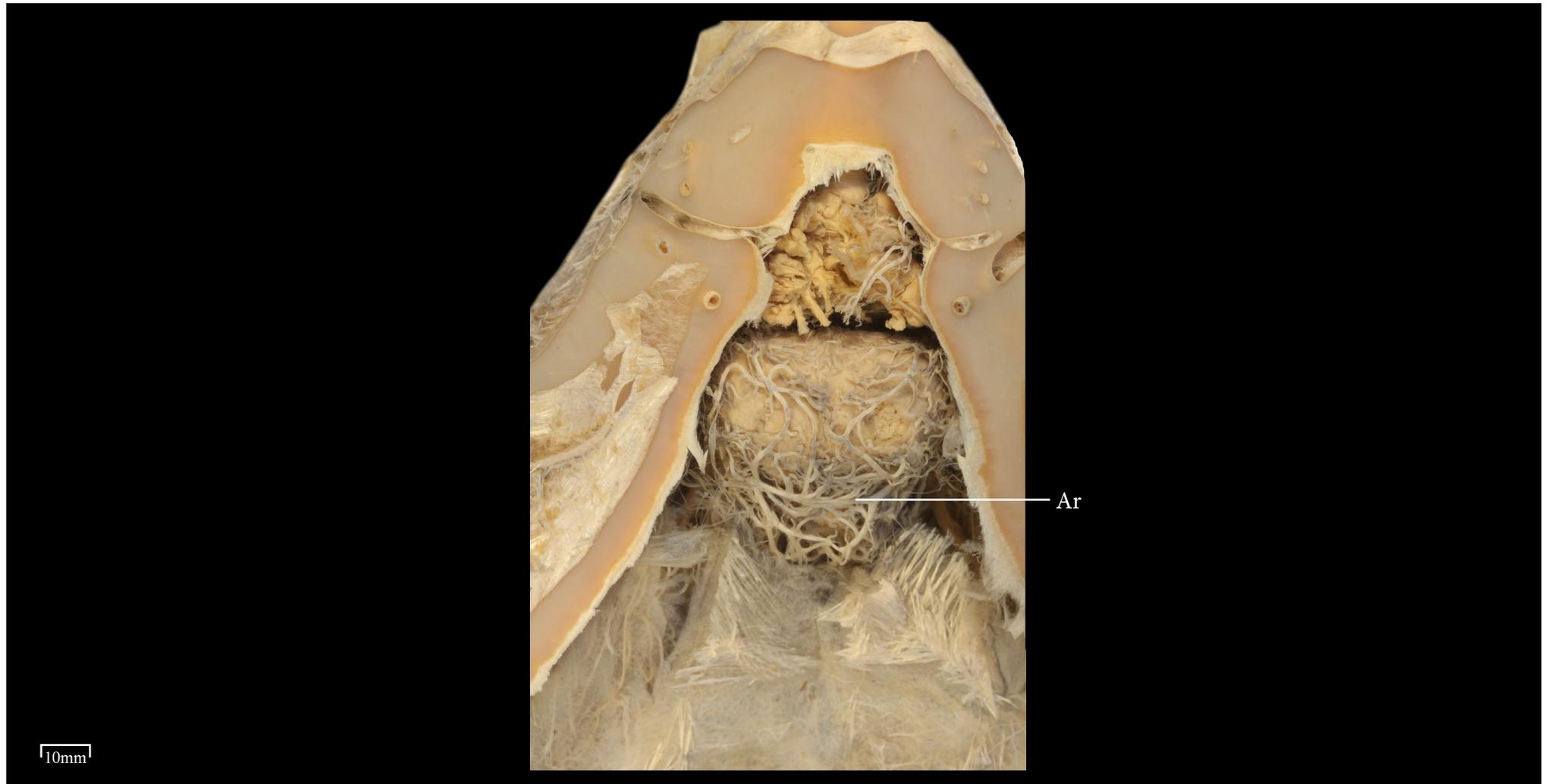
Di	Diencefalo	Ms	Mesencefalo
Te	Telencefalo	Mt	Metencefalo
Mi	Mielencefalo		





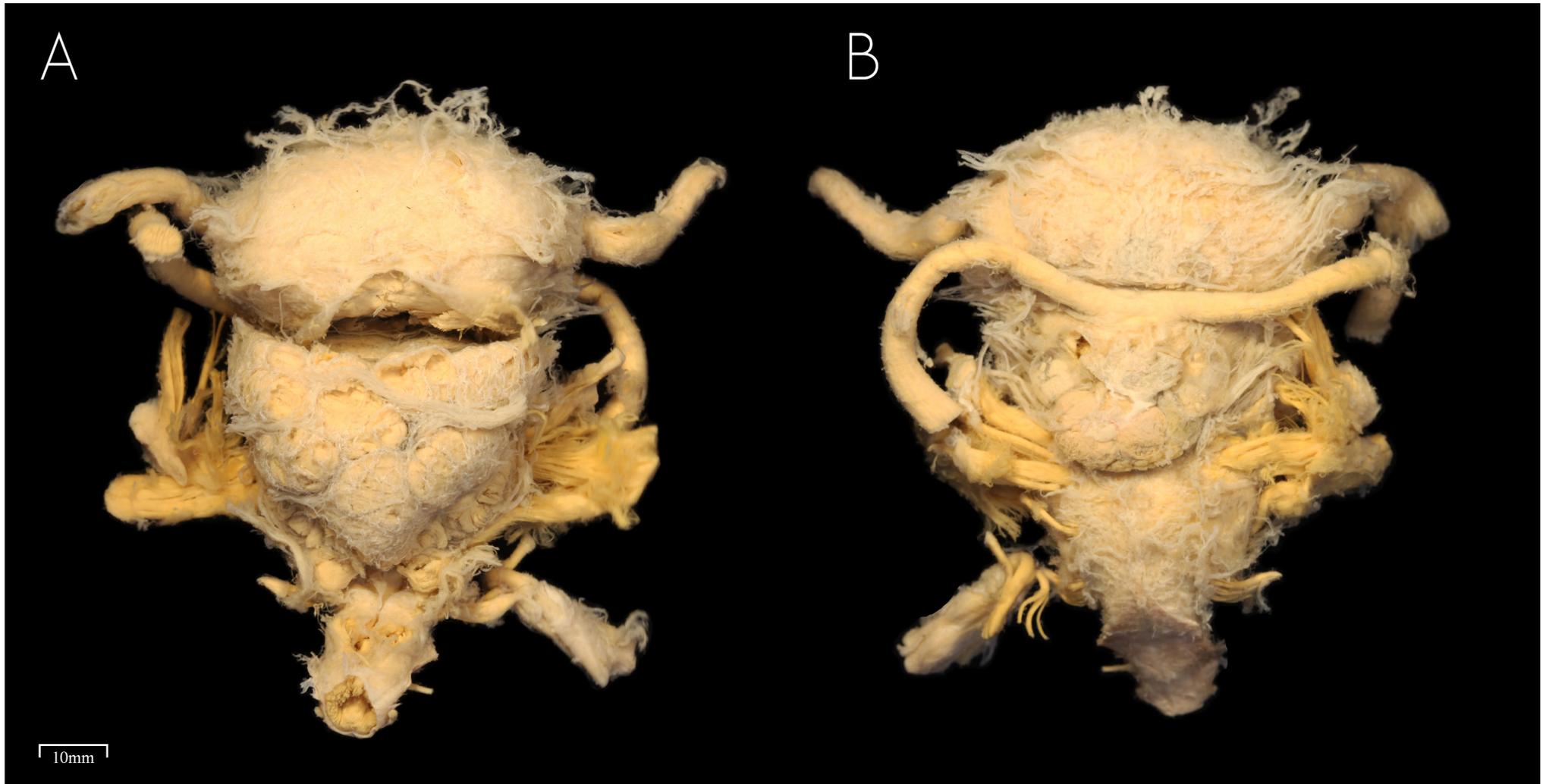
PEIXES
CARTILAGINOSOS





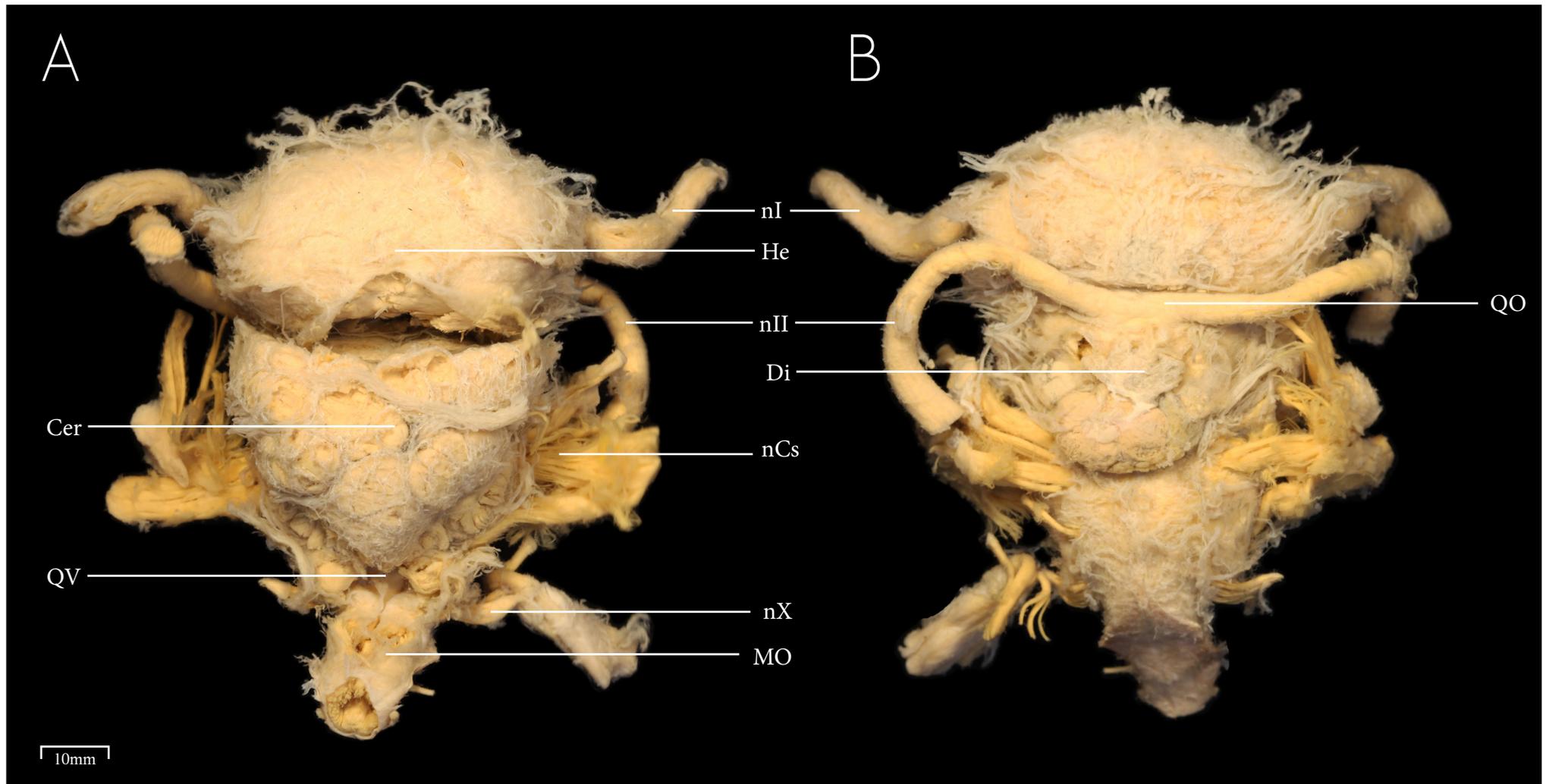
Ar Aracnoide





A - Vista dorsal do encéfalo
B - Vista ventral do encéfalo





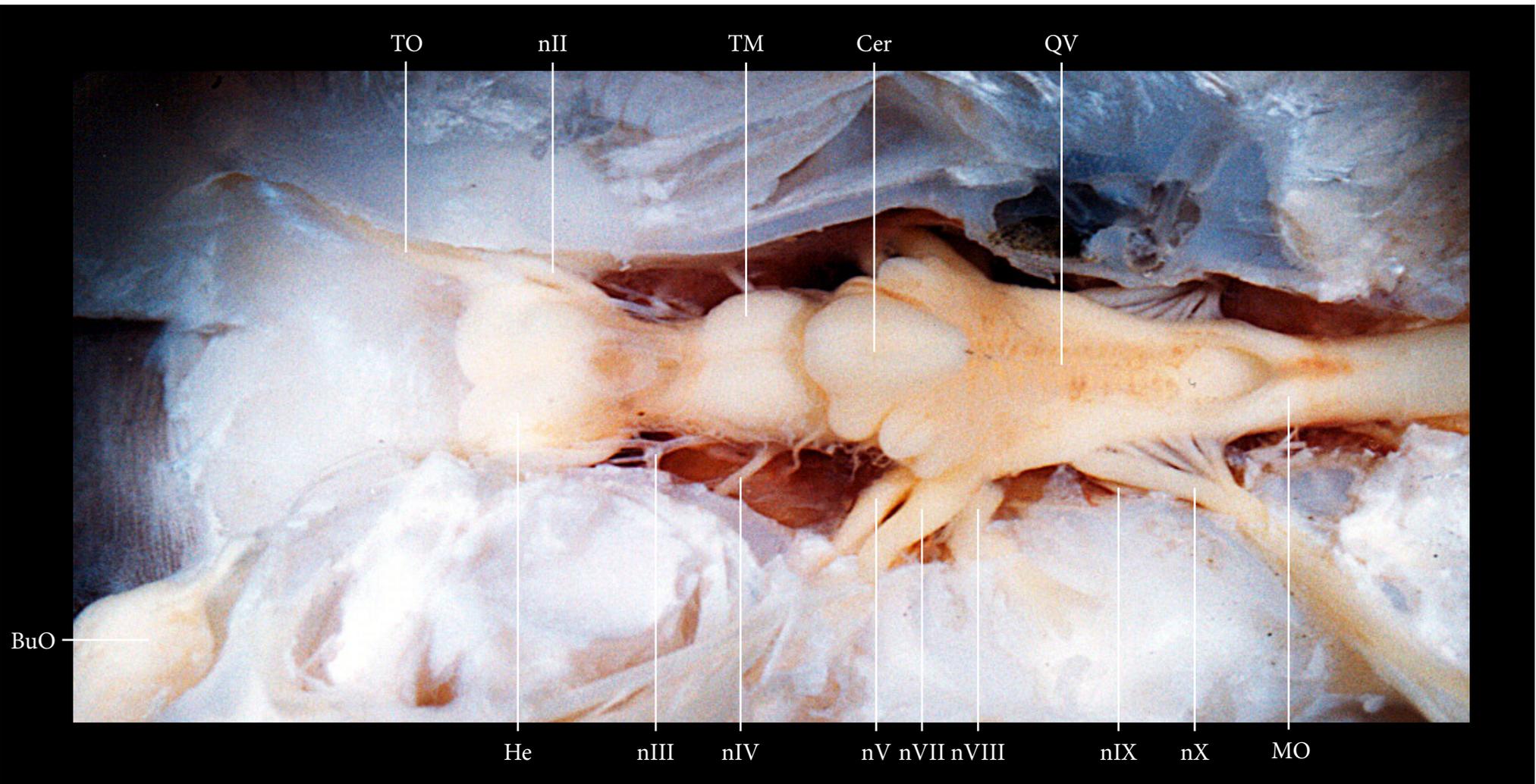
Cer	Cerebelo	nX	Nervo cranial X (Vago)
Di	Diencéfalo	QO	Quiasma óptico
He	Hemisférios	QV	4° ventrículo
nCs	Nervo craniais		
nI	Nervo cranial I (Olfatório)		





Vista dorsal do encéfalo após retirada de pele e musculatura da cabeça





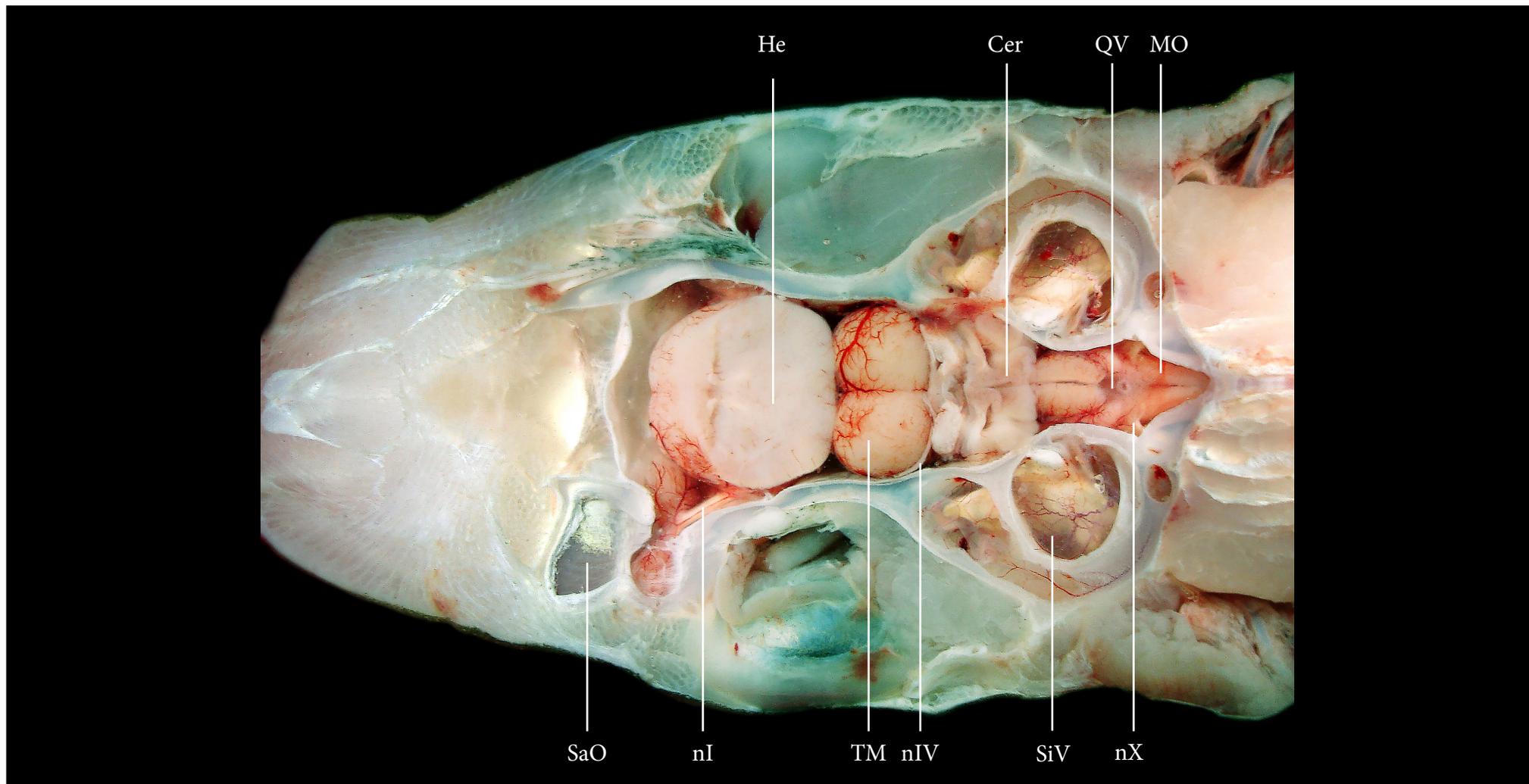
BuO	Bulbo olfatório	nIII	Nervo cranial III (Oculomotor)	nIX	Nervo cranial IX (Glossofaríngeo)
Cer	Cerebelo	nIV	Nervo cranial IV (Troclear)	nX	Nervo cranial X (Vago)
He	Hemisférios	nV	Nervo cranial V (Trigêmeo)	QV	4º ventrículo
MO	Medula oblongata	nVII	Nervo cranial VII (Facial)	TM	Teto mesencefálico
nII	Nervo cranial II (Óptico)	nVIII	Nervo cranial VIII (Auditivo)	TO	Trato olfatório





Vista medial do encéfalo após secção do telencéfalo e cerebello





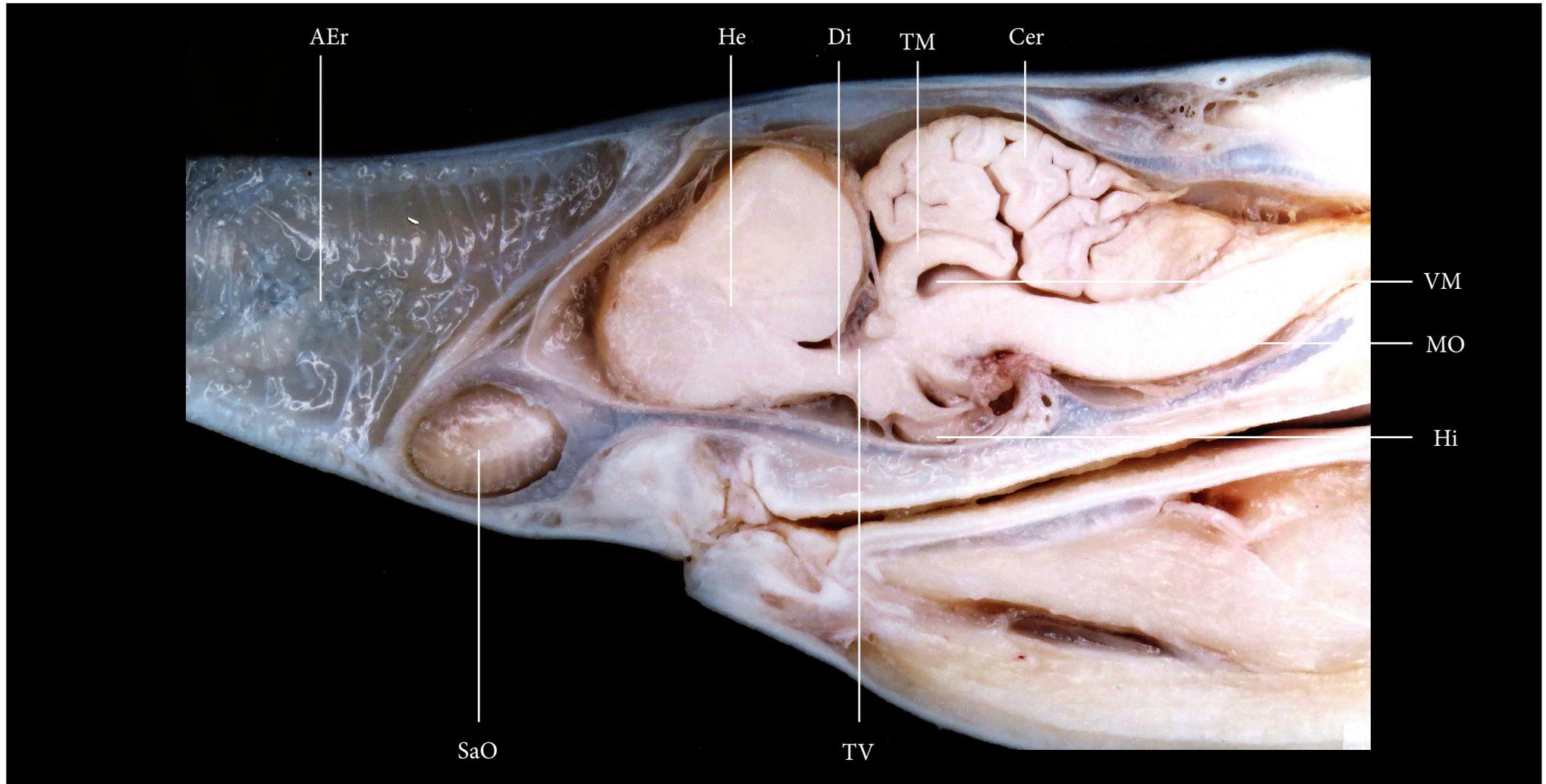
Cer	Cerebelo	nX	Nervo cranial X (Vago)
He	Hemisférios	QV	4º ventrículo
MO	Medula oblongata	SaO	Saco olfatório
nI	Nervo cranial I (Olfatório)	SiV	Sistema vestibular
nIV	Nervo cranial IV (Trocelar)	TM	Teto mesencefálico





Corte sagital da cabeça





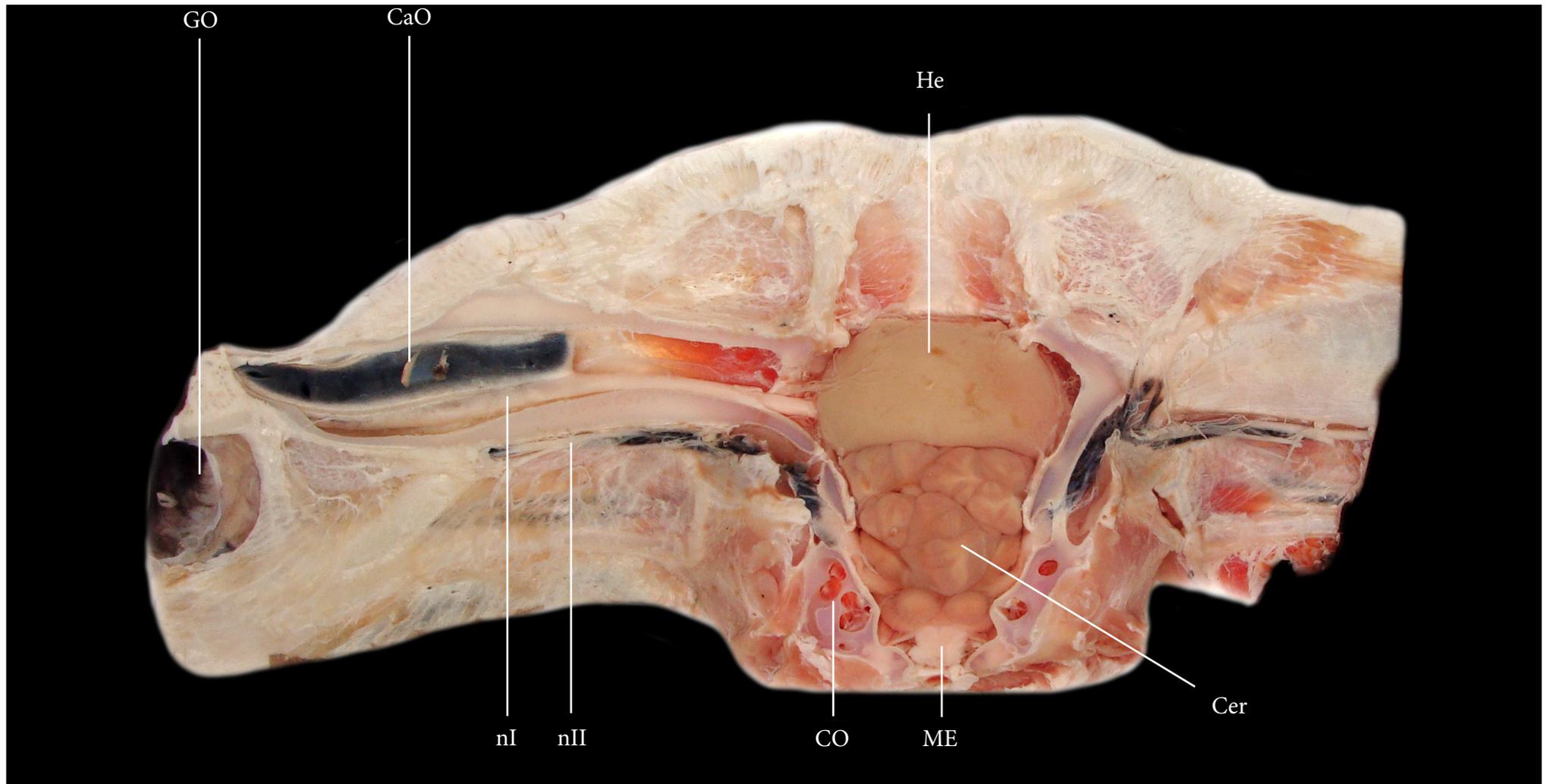
AEr	Ampolas eletorreceptoras	MO	Medula oblongata
Cer	Cerebello	SaO	Saco olfatório
Di	Diencefalo	TM	Teto mesencefálico
He	Hemisférios	TV	Terceiro ventrículo
Hi	Hipófise	VM	Ventrículo mesencefálico





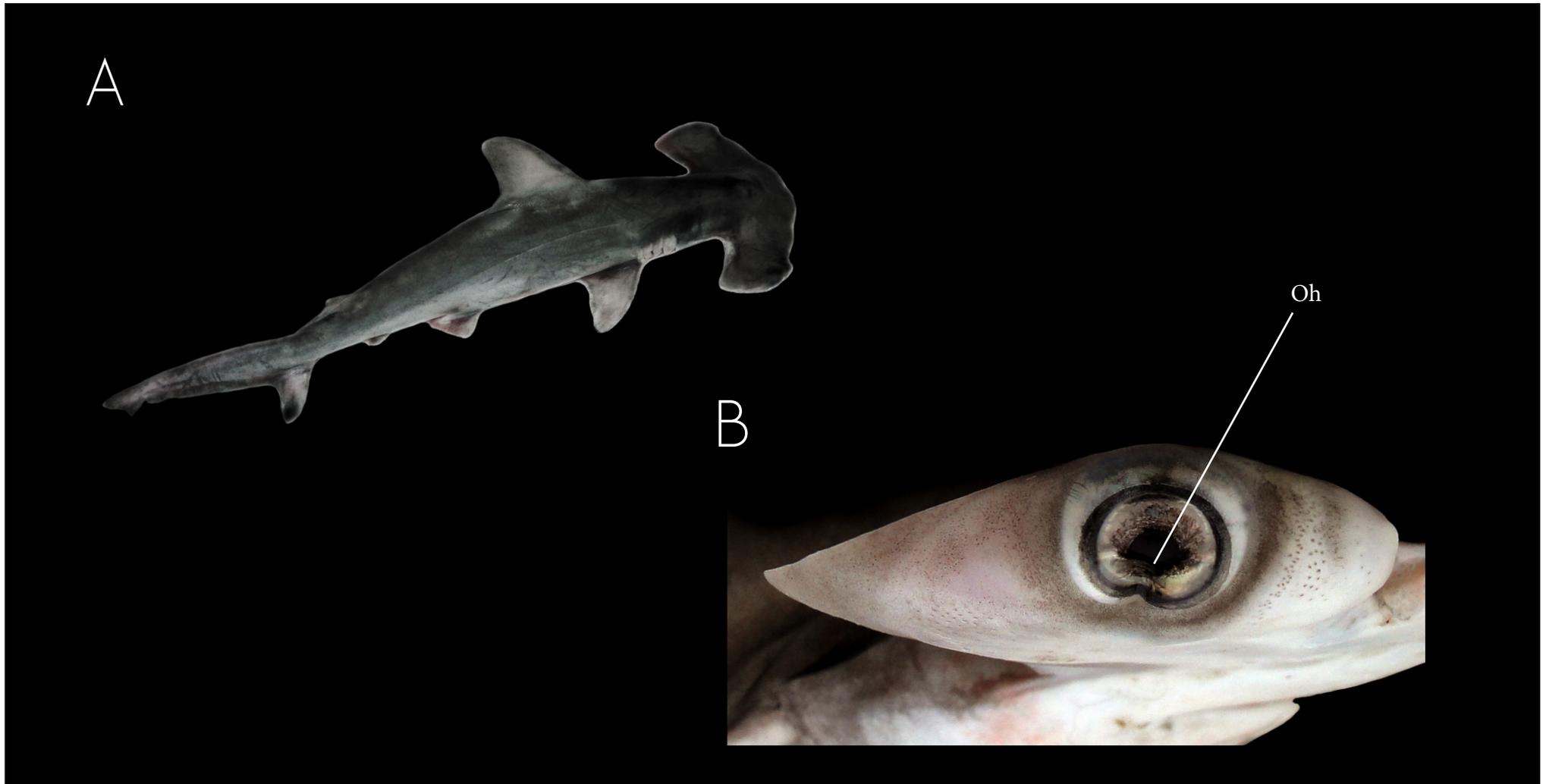
Vista dorsal do encéfalo após retirada de pele e musculatura da cabeça





CaO	Câmara olfatória	nI	Nervo cranial I (Olfatório)
Cer	Cerebelo	nII	Nervo cranial II (Óptico)
CO	Cápsula ótica		
GO	Globo ocular		
He	Hemisférios		
ME	Medula espinhal		



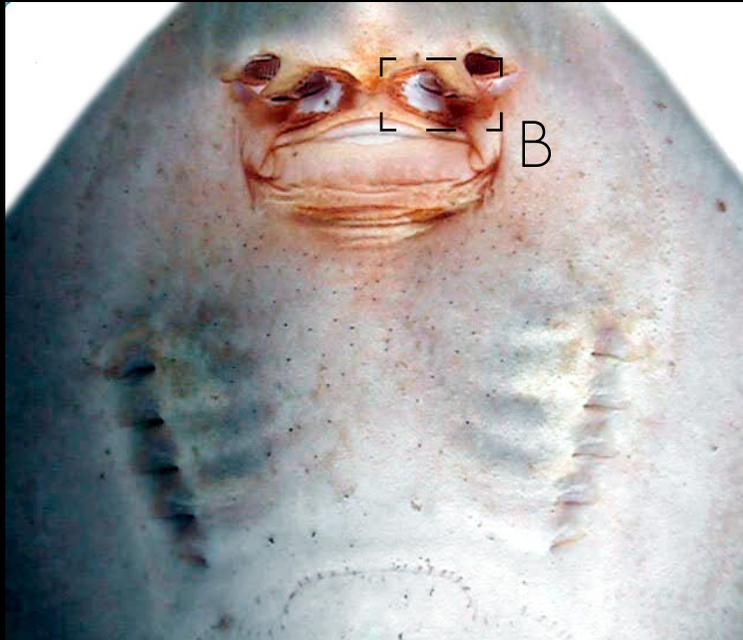


A - Vista dorso-lateral

B - Detalhe do olho. Oh - Olho



A



B



La

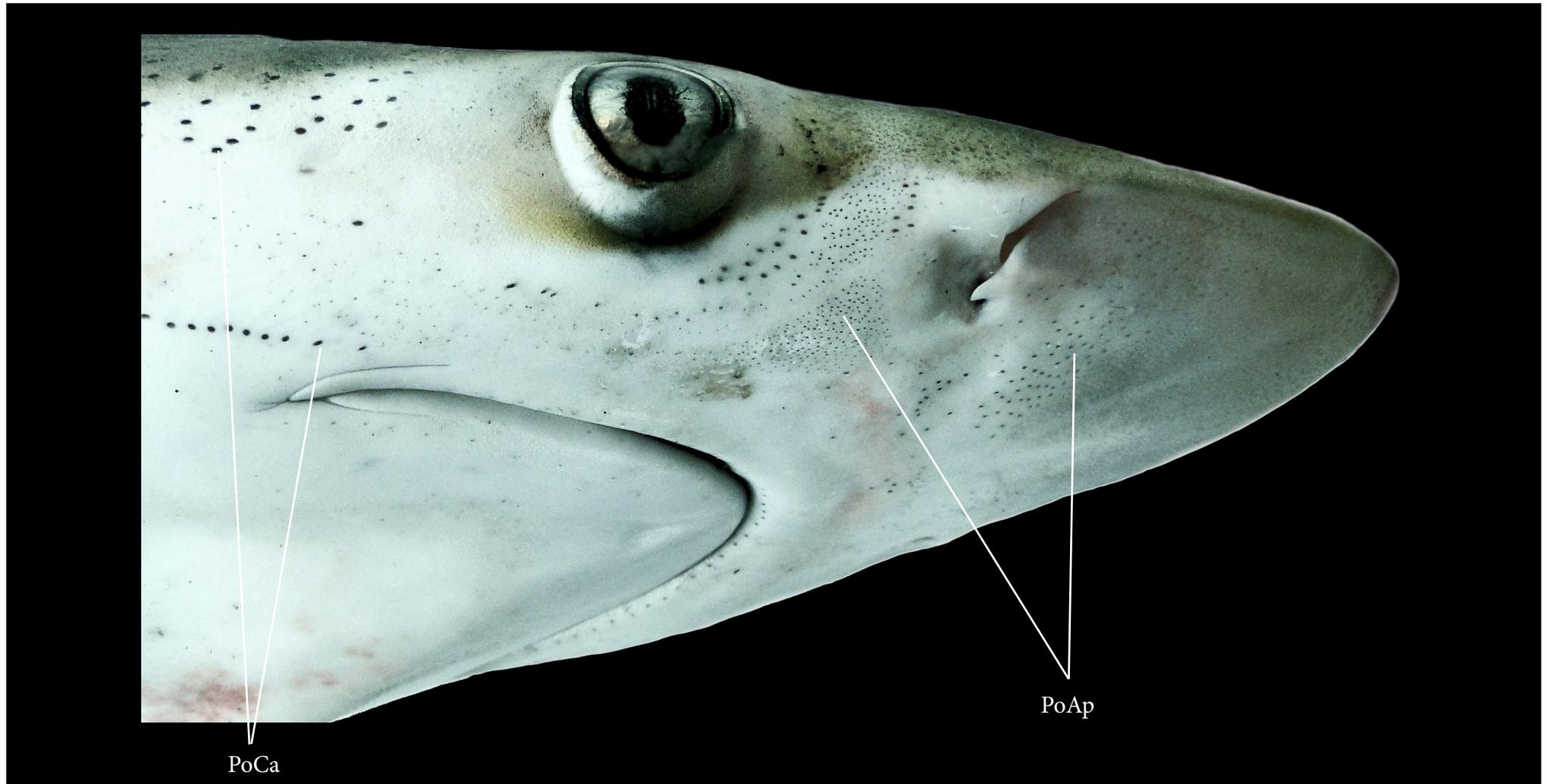
A - Vista ventral da cabeça.
B - Detalhe da foto A. La - lamelas





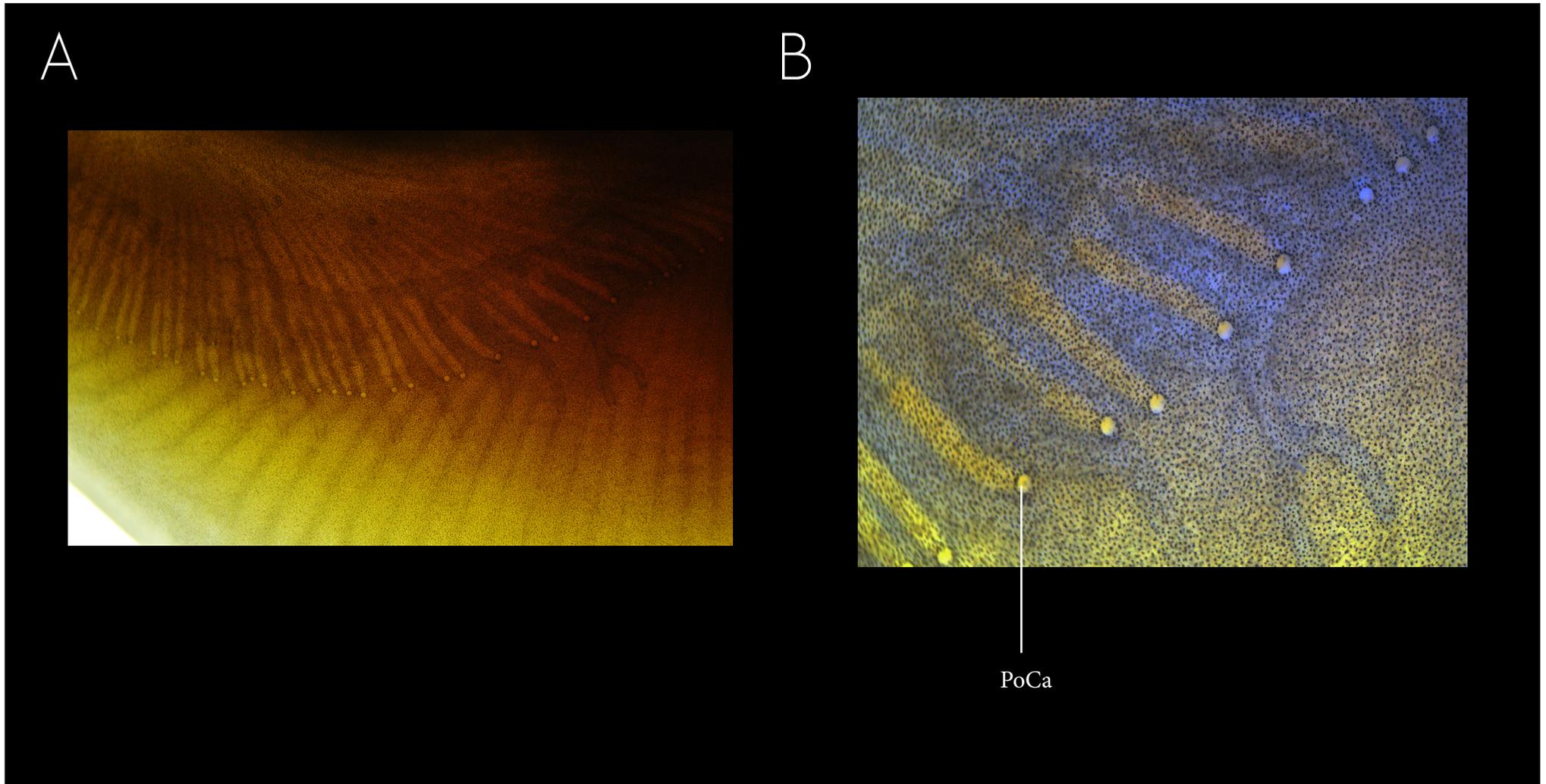
Vista lateral da cabeça





PoCa Poros do canal da linha lateral
PoAp Poros das ampolas eletrorreceptoras

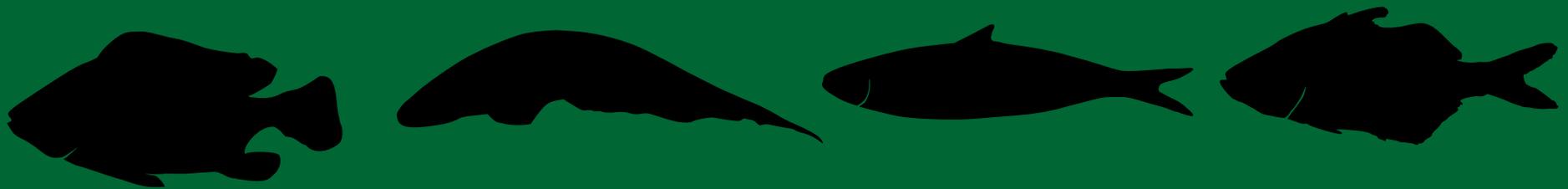




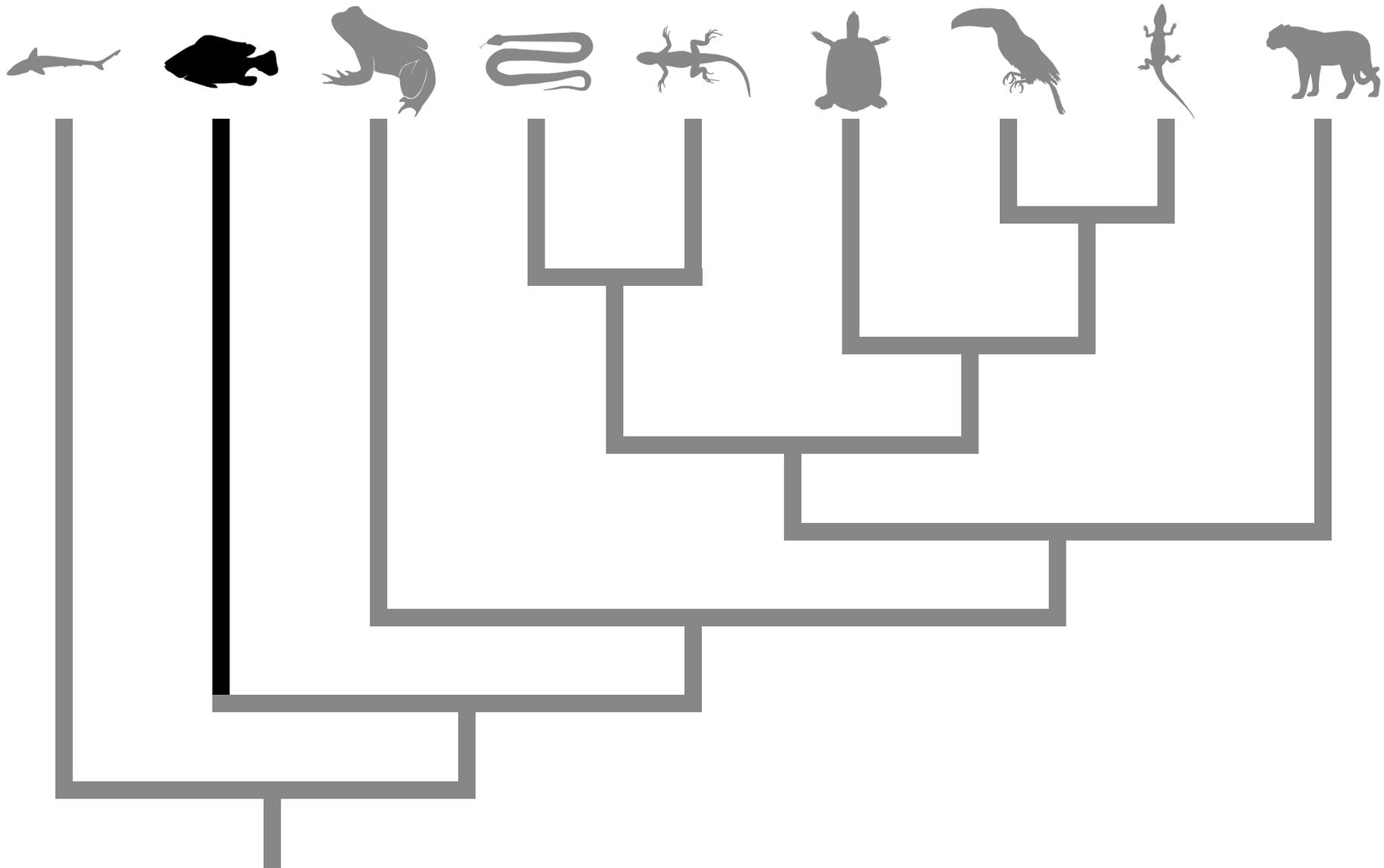
A - Linha lateral.

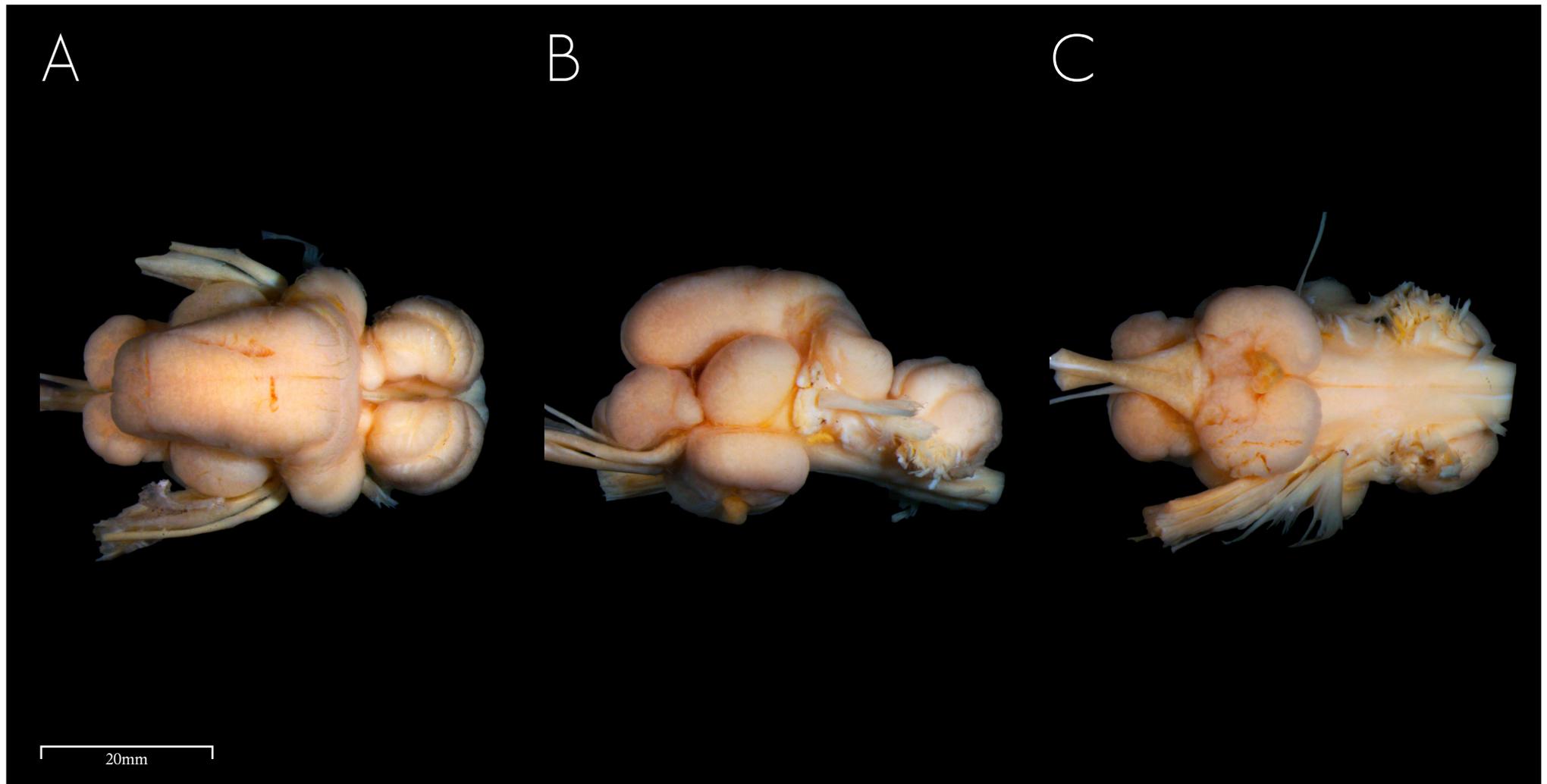
B - Detalhe da foto A, PoCa poro do canal da linha lateral





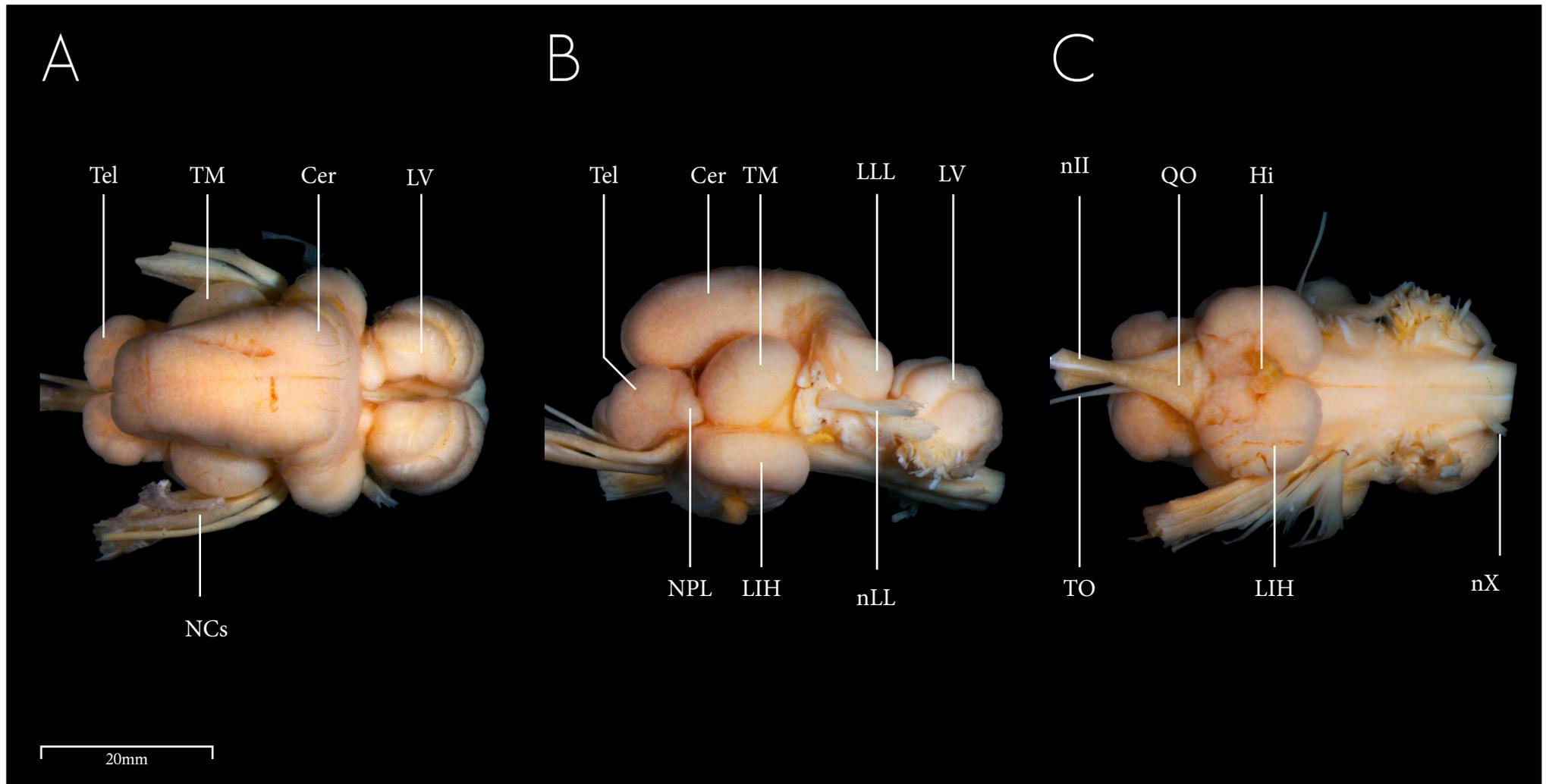
PEIXES
ÓSSEOS





A - Vista dorsal do encéfalo
B - Vista lateral do encéfalo
C - Vista ventral do encéfalo





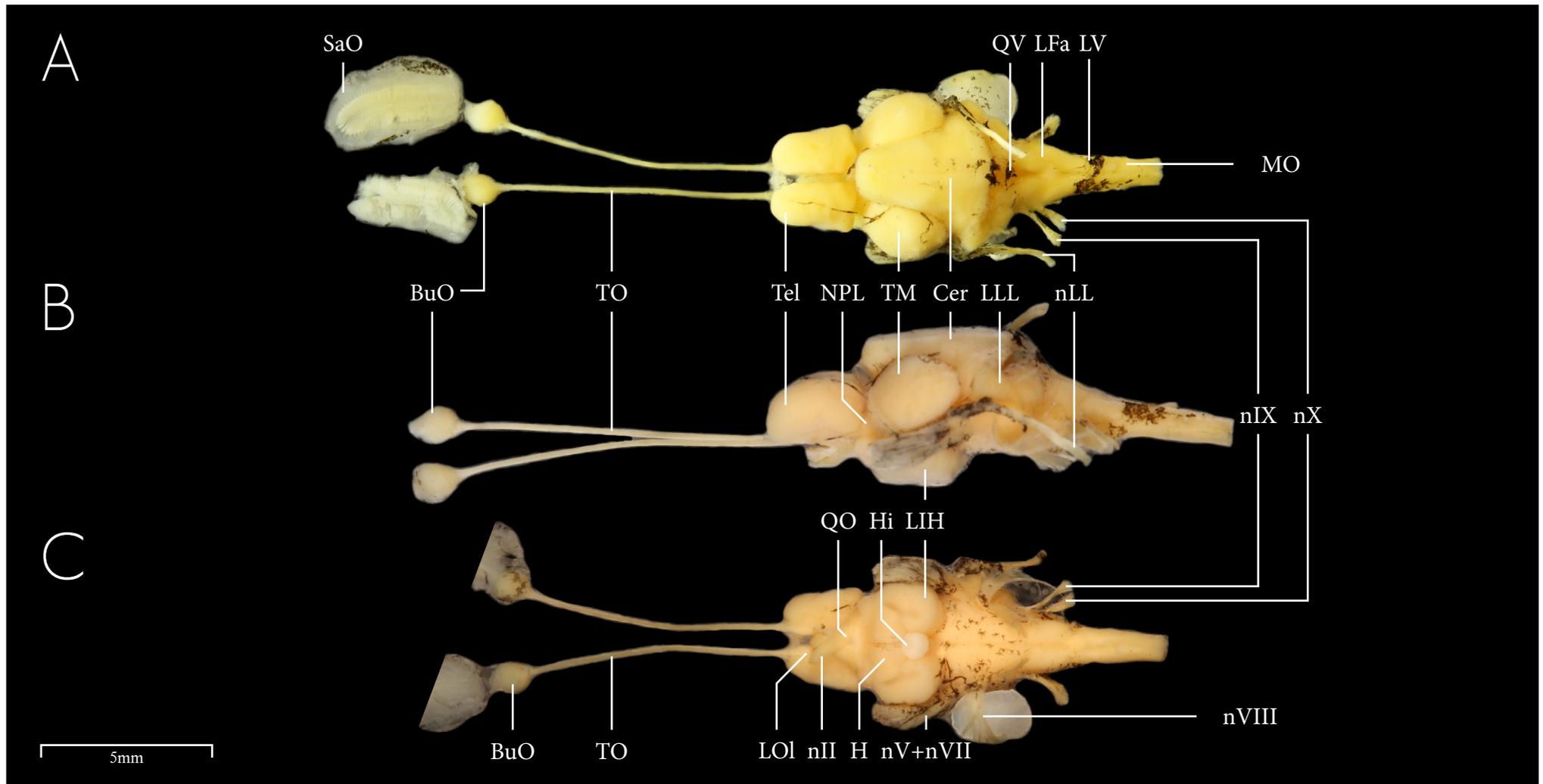
Cer	Cerebelo	NCs	Nervos craniais	QO	Quiasma óptico
Hi	Hipófise	nII	Nervo cranial II (Óptico)	Tel	Telencéfalo
LIH	Lobo Inferior Hipotalâmico	nLL	Nervo da linha lateral	TM	Teto mesencefálico
LLL	Lobo da Linha Lateral	NPL	Núcleo Preglomerular Lateral	TO	Trato olfatório
LV	Lobo Vagal	nX	Nervo cranial X (Vago)		





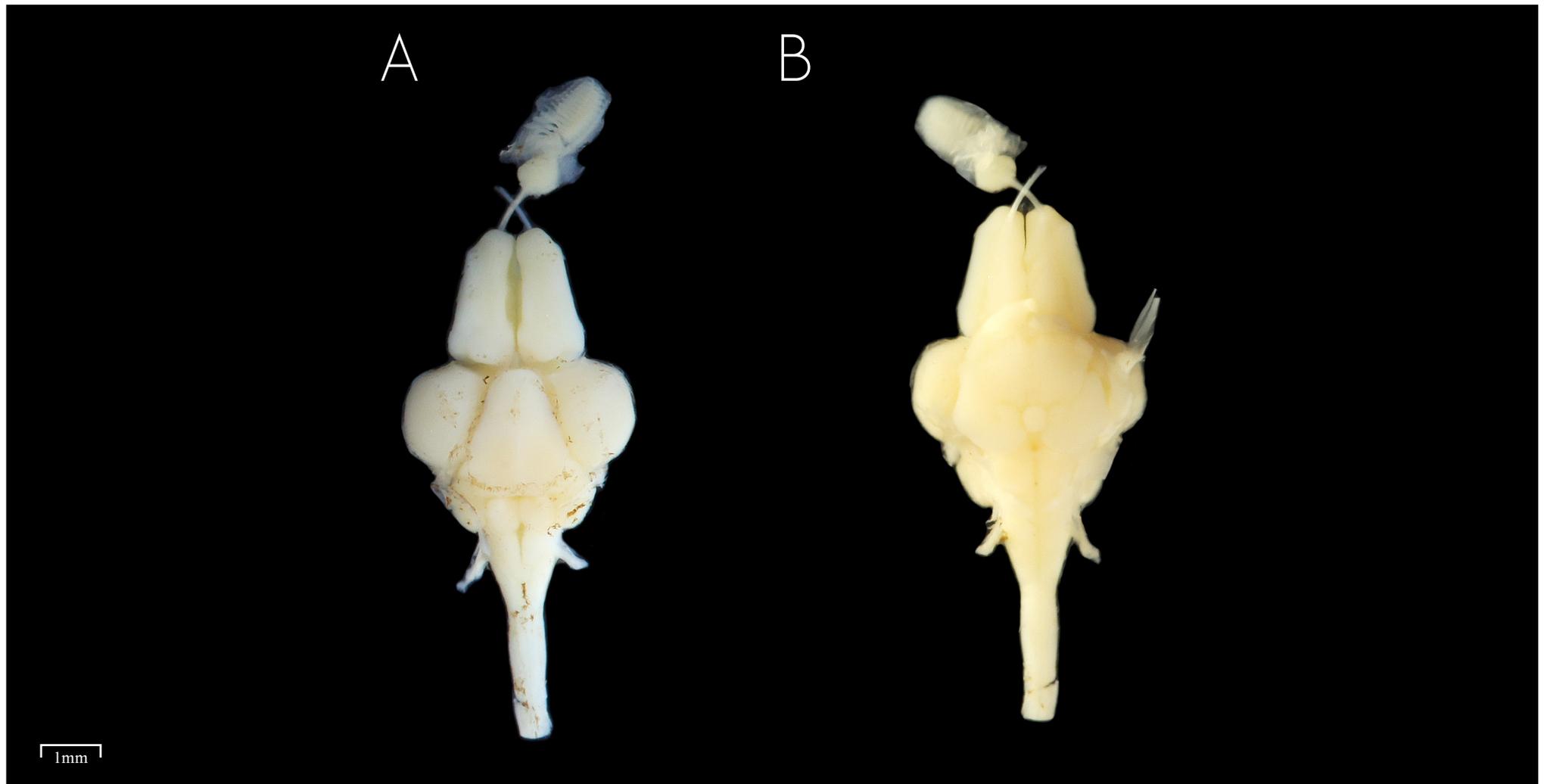
A - Vista dorsal do encéfalo
B - Vista lateral do encéfalo
C - Vista ventral do encéfalo





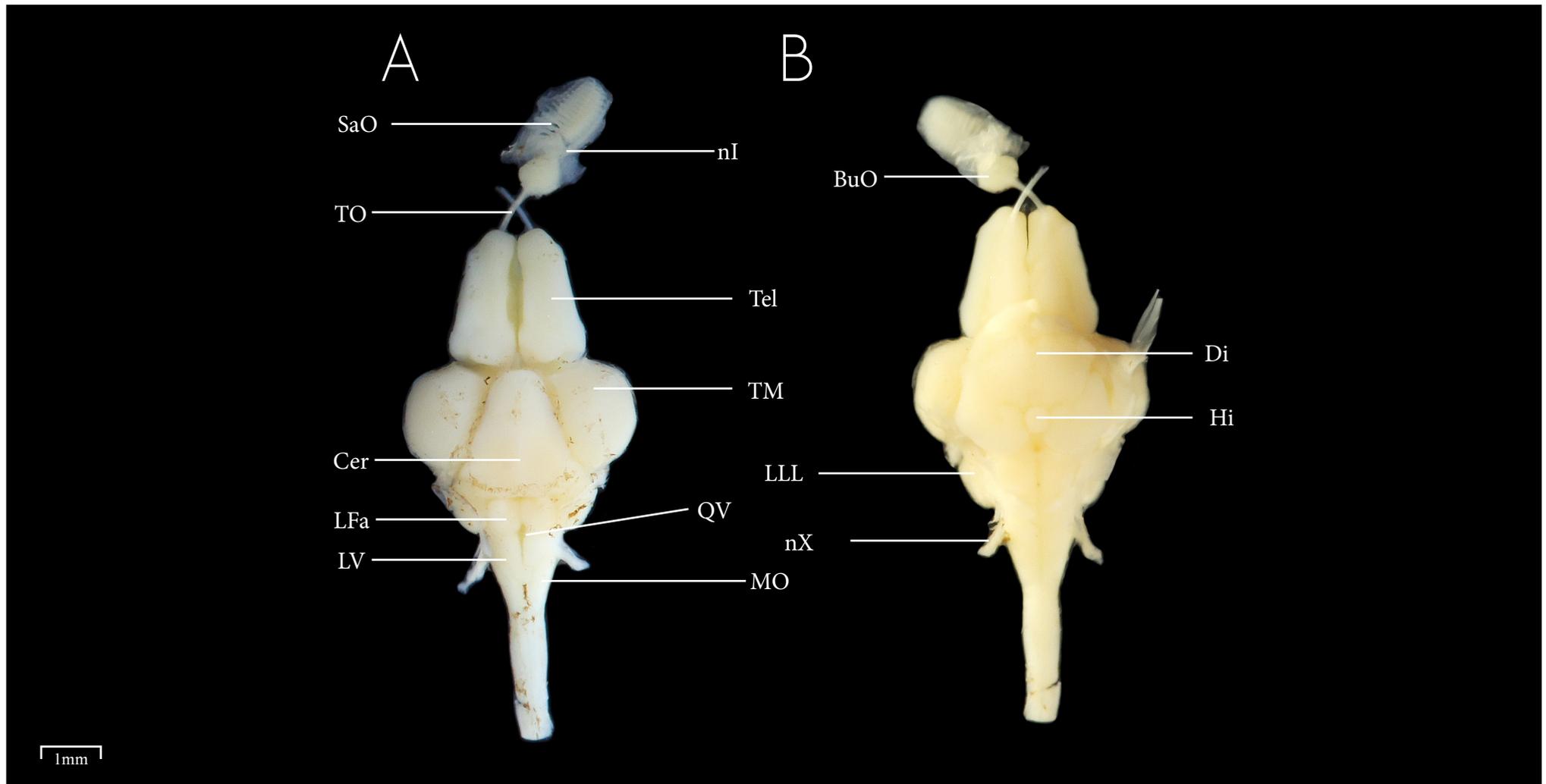
BuO	Bulbo olfatório	LLL	Lobo da Linha Lateral	nIX	Nervo cranial IX (Glossofaríngeo)	QO	Quiasma óptico
Cer	Cerebelo	LOI	Lobo olfatório	NLL	Nervo da Linha lateral	QV	Quarto ventrículo
H	Hipotálamo	LV	Lobo Vagal	NPL	Núcleo Preglomerular Lateral	SaO	Saco olfatório
Hi	Hipófise	MO	Medula oblongata	nVII	Nervo cranial VII	Tel	Telencéfalo
LFa	Lobo facial	nI	Nervo cranial I (Olfatório)	nVIII	Nervo cranial VIII (Auditivo)	TM	Teto mesencefálico
LIH	Lobo Inferior Hipotalâmico	nII	Nervo cranial II (Óptico)	nX	Nervo cranial X (Vago)	TO	Trato olfatório





A - Vista dorsal do encéfalo
B - Vista ventral do encéfalo





BuO Bulbo olfatório
 Cer Cerebelo
 Di Diencéfalo
 Hi Hipófise
 LFa Lobo facial

LLL Lobo da Linha Lateral
 LV Lobo Vago
 MO Medula oblongata
 nI Nervo cranial I (olfatório)
 nX Nervo cranial X (Vago)

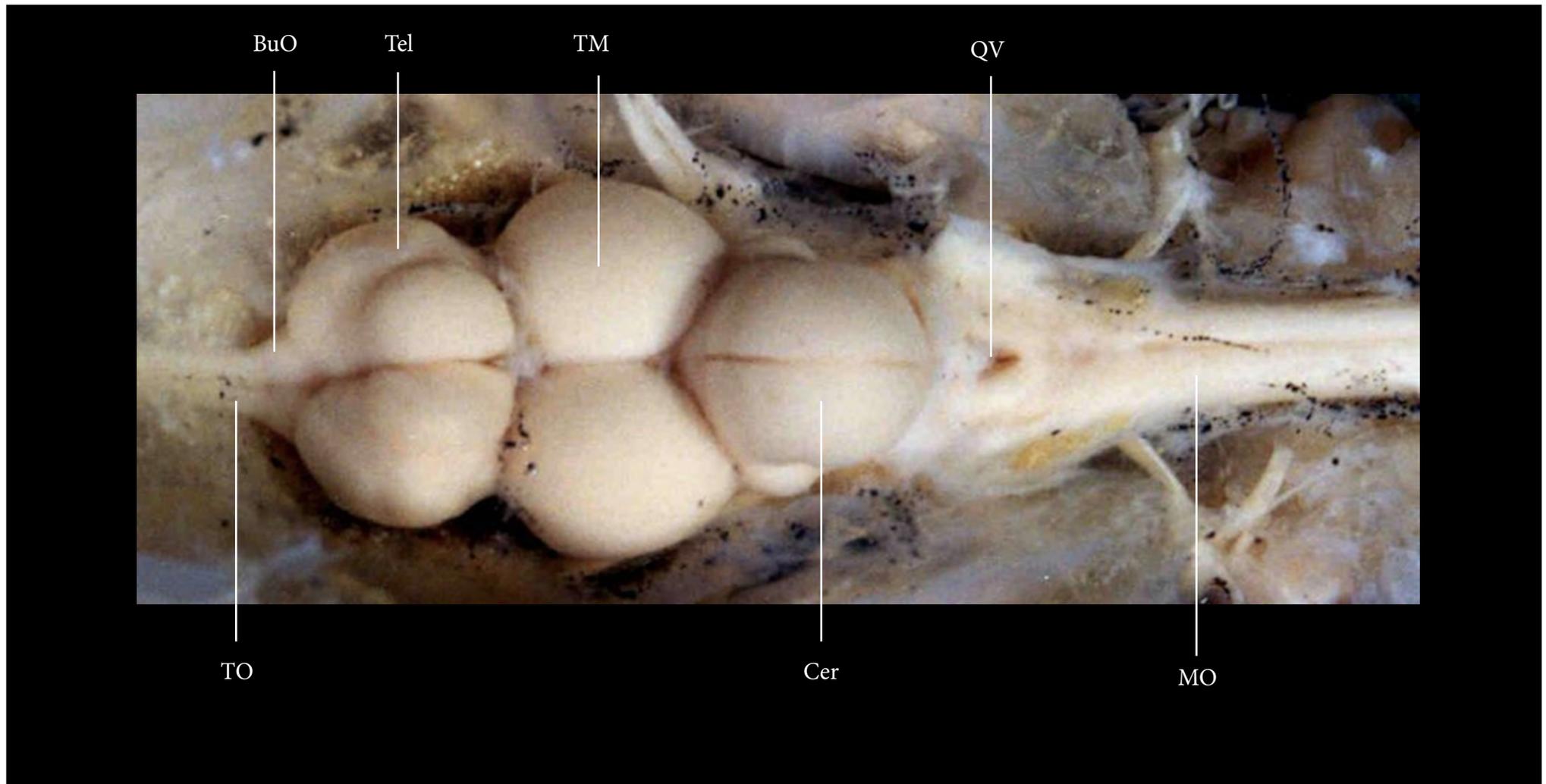
QV 4º ventrículo
 SaO Saco olfatório
 Tel Telencéfalo
 TM Teto mesencefálico
 TO Trato olfatório





Vista dorsal do encéfalo

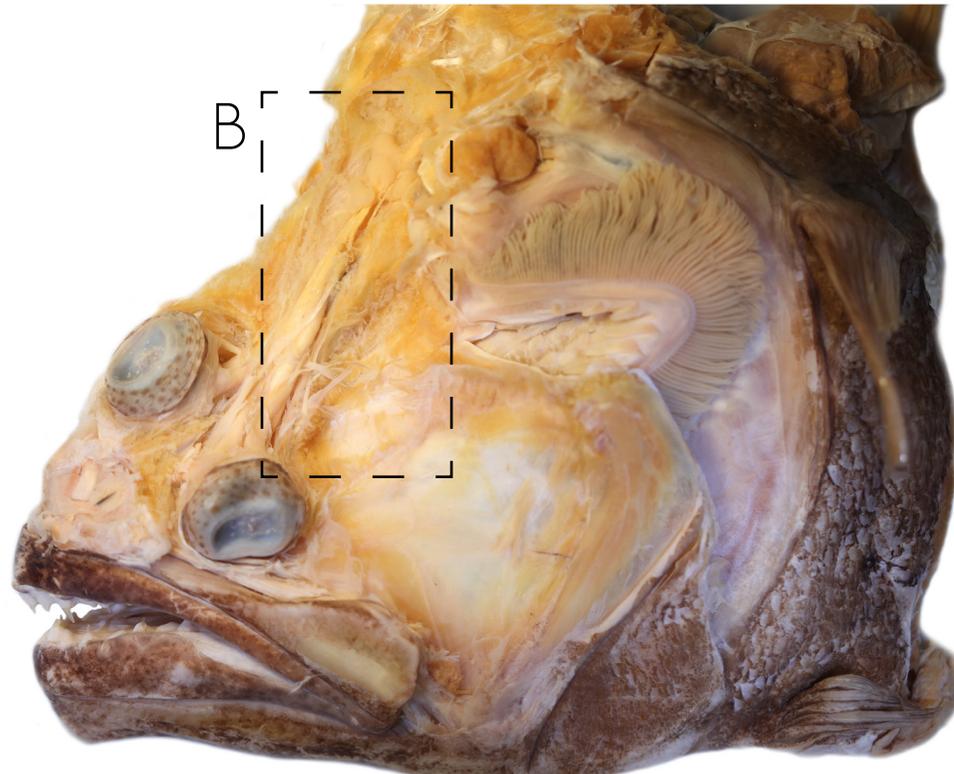




BuO	Bulbo olfatório	QV	Quarto ventrículo
Cer	Cerebelo	TM	Teto mesencefálico
He	Hemisférios	TO	Trato olfatório
MO	Medula oblongata		



A



B



10mm

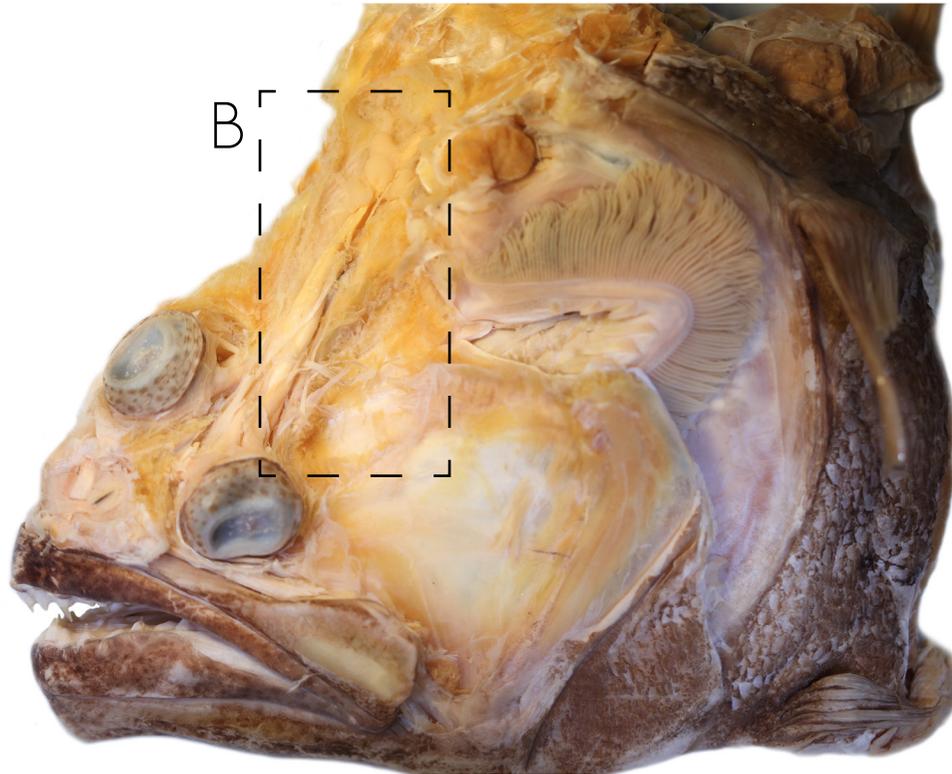
5mm

A - Vista dorsal do encéfalo após retirada de pele e musculatura da cabeça

B - Detalhe

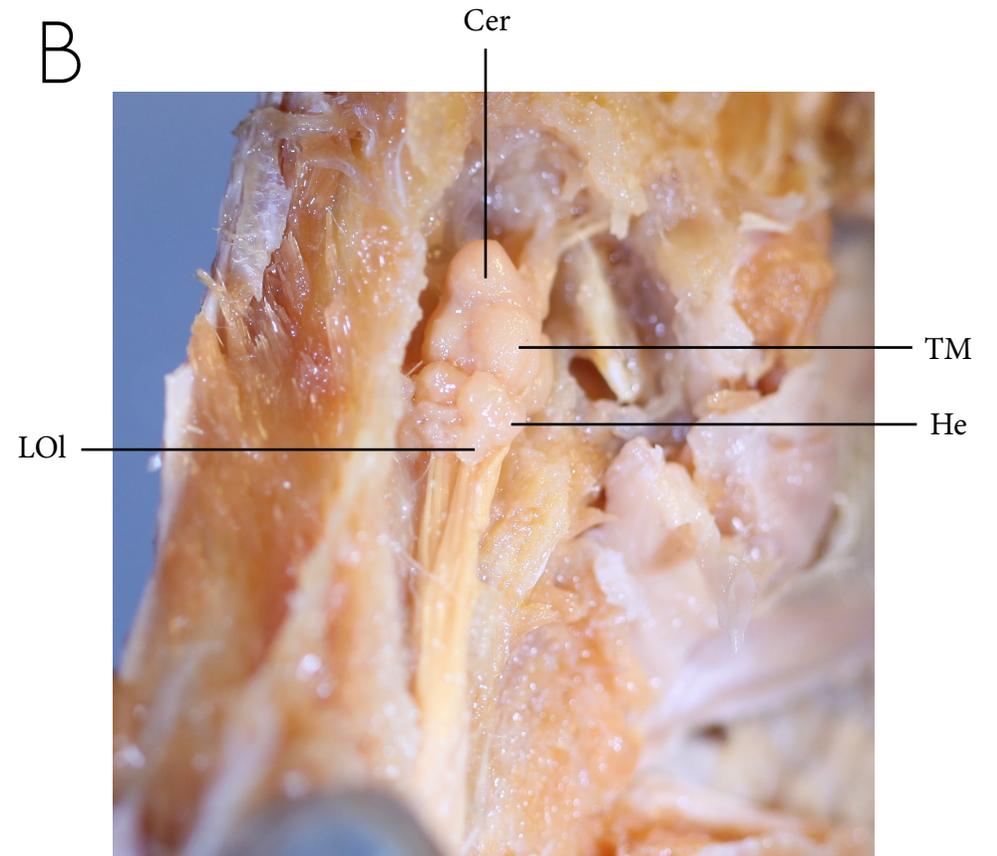


A



10mm

B



5mm

- Cer Cerebelo
- He Hemisfério
- LOI Lobo olfatório
- TM Teto mesencefálico

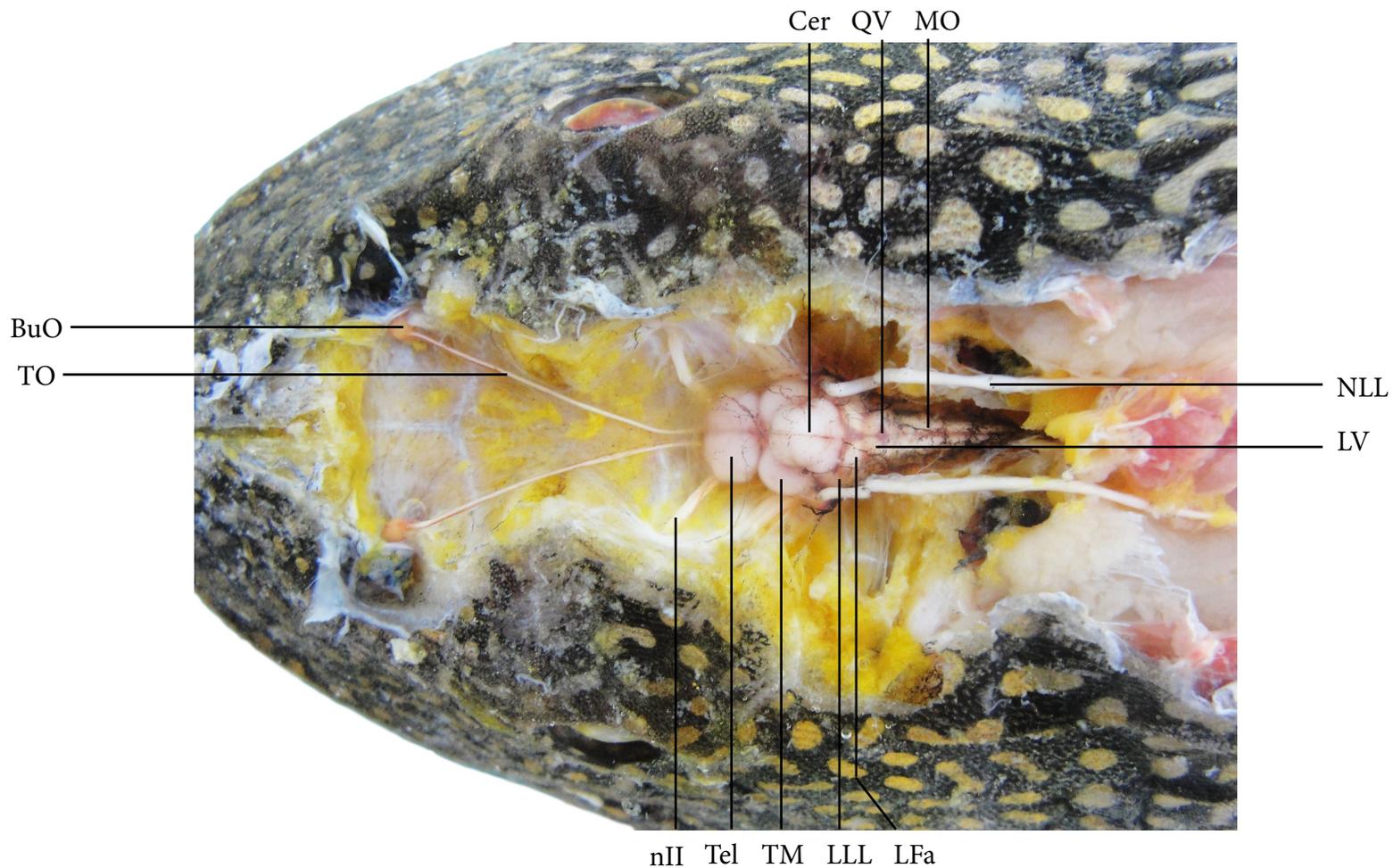




1cm

Vista dorsal do encéfalo após retirada de pele e musculatura da cabeça





BuO Bulbo olfatório
 Cer Cerebelo
 LFa Lobo facial
 LLL Lobo da Linha Lateral

LV Lobo Vago
 MO Medula oblongata
 nII Nervo cranial II (Óptico)
 NLL Nervo da linha lateral anterior

QV 4º ventrículo
 Tel Telencéfalo
 TM Teto mesencefálico
 TO Trato olfatório

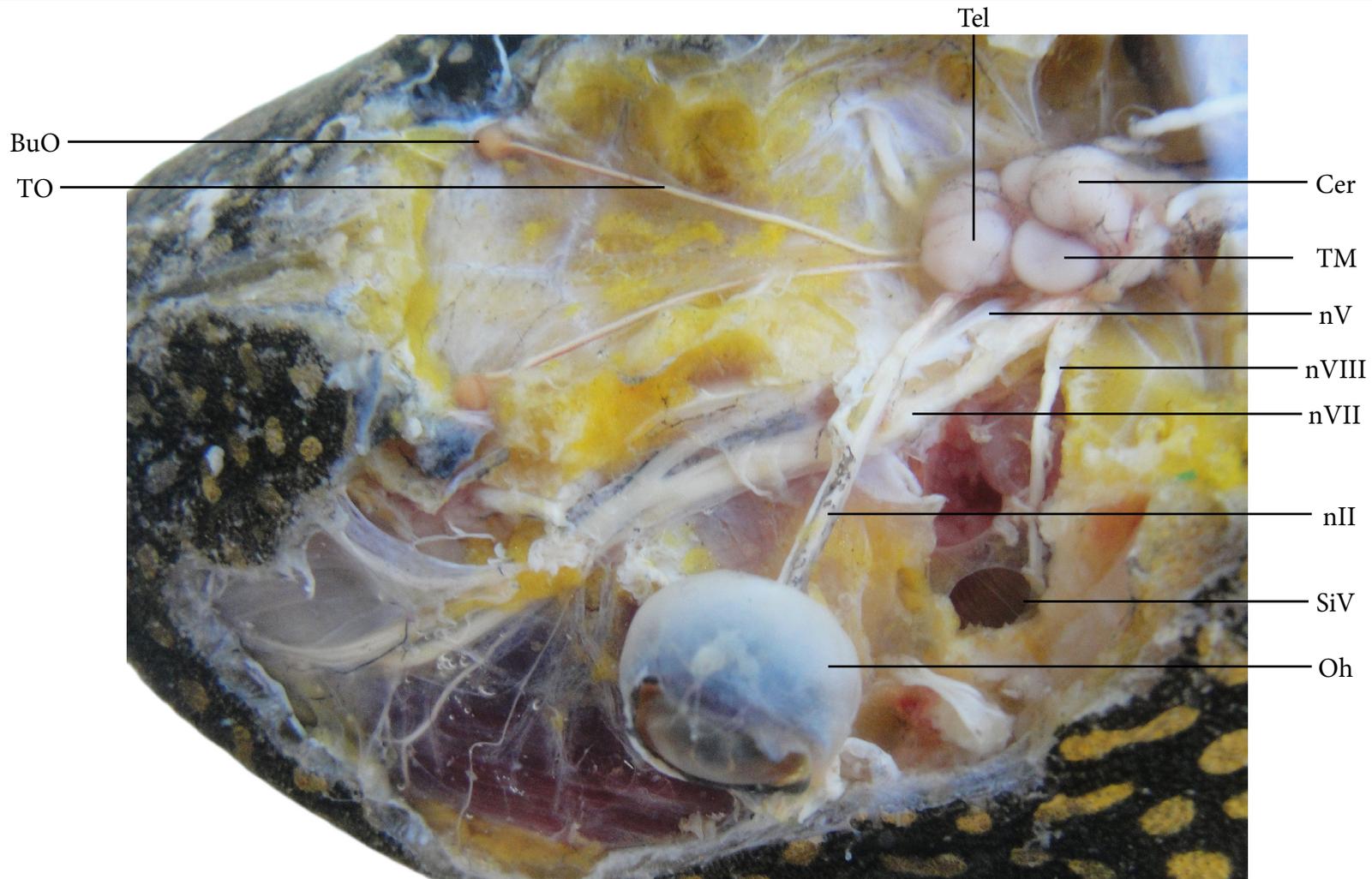




1cm

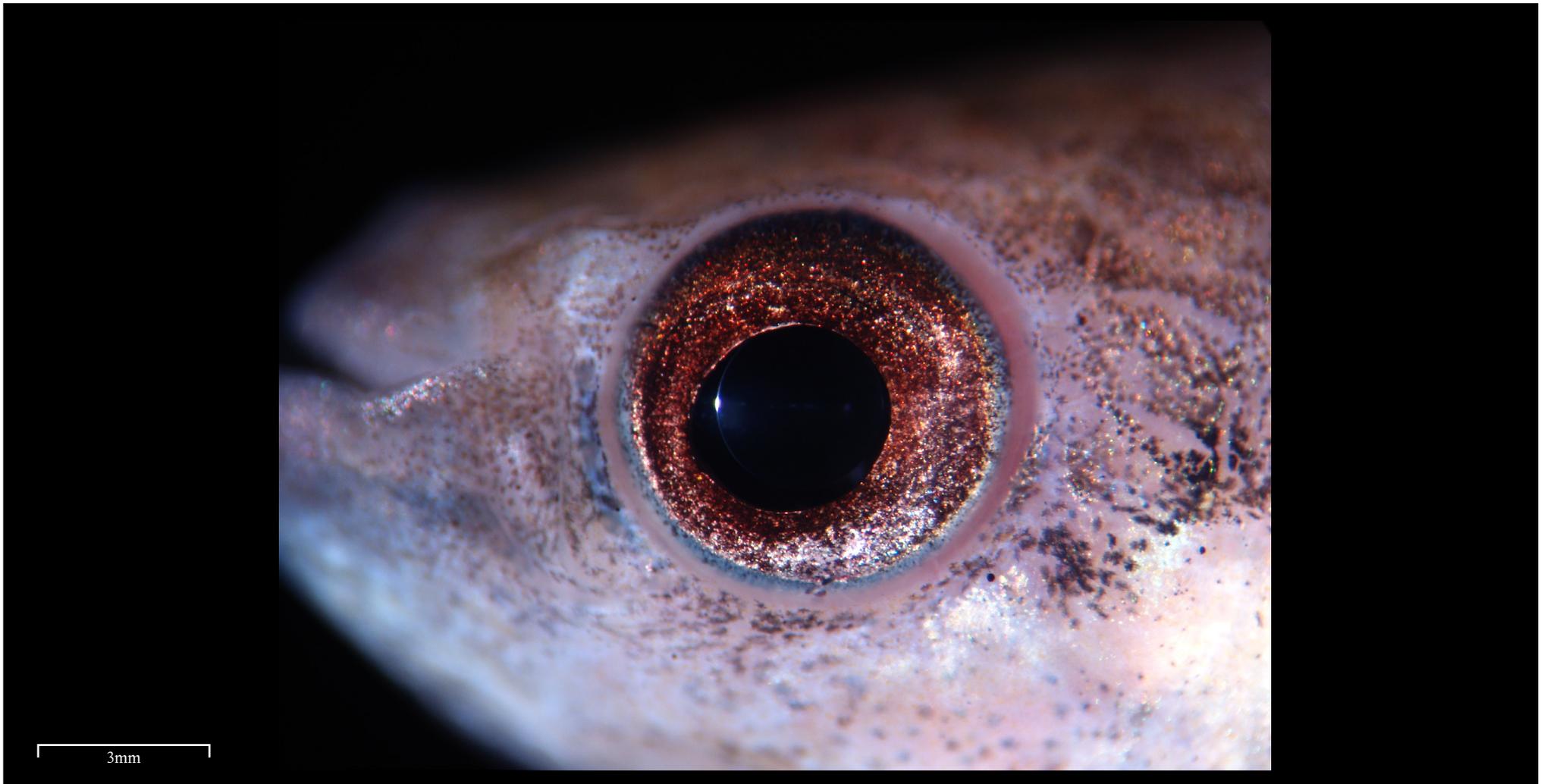
Vista dorsal do encéfalo após retirada de pele e musculatura da cabeça, com detalhe do olho e trato optico





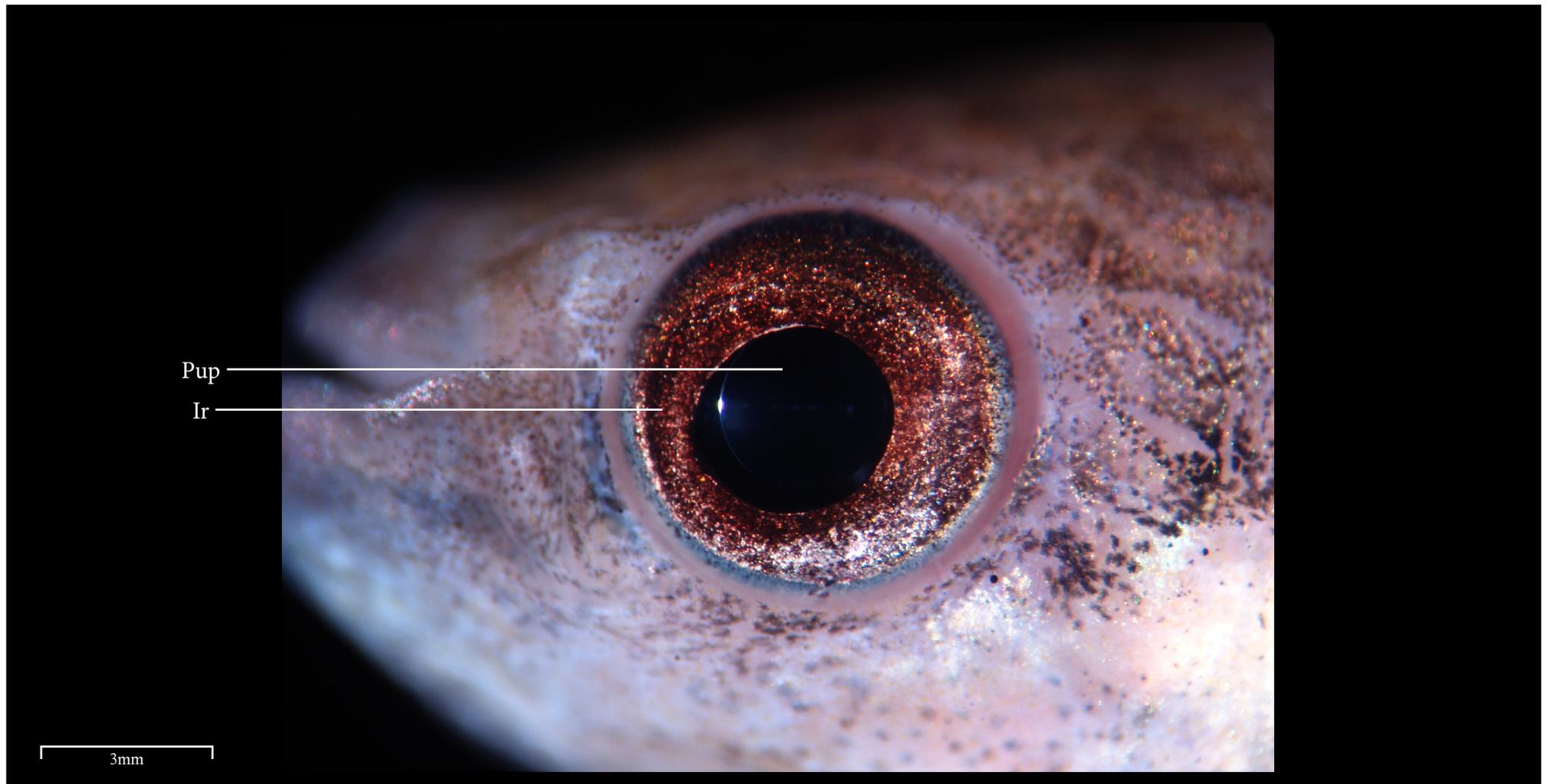
BuO	Bulbo olfatório	nVIII	Nervo cranial VIII (Auditivo)	TO	Trato olfatório
Cer	Cerebelo	Oh	Olho		
nII	Nervo cranial II (Óptico)	SiV	Sistema vestibular		
nV	Nervo cranial V (Trigêmeo)	Tel	Telencéfalo		
nVII	Nervo cranial VII (Facial)	TM	Teto mesencefálico		





Vista do olho esquerdo





Pup Pupila
Ir Íris





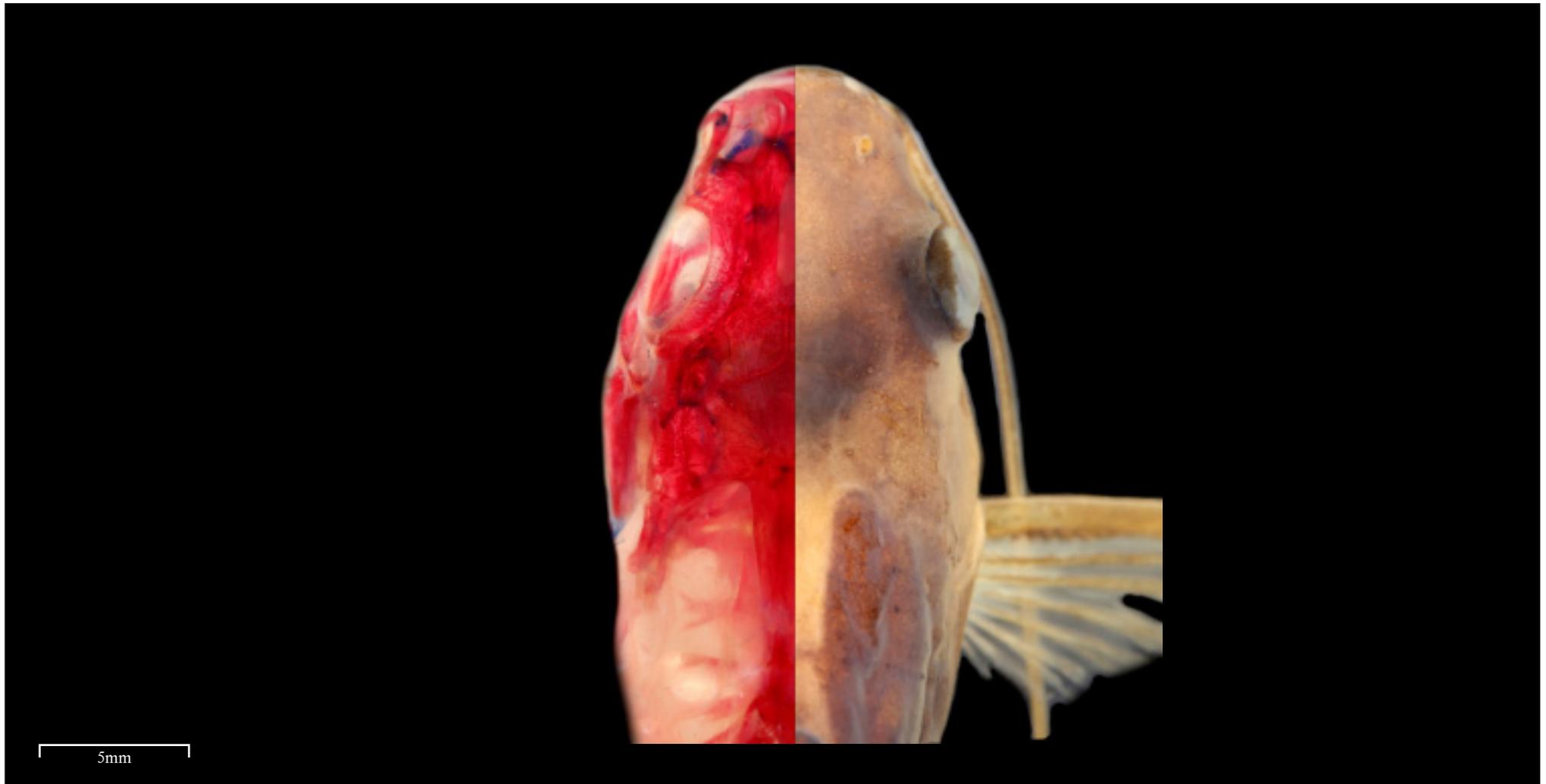
Vista lateral esquerda do corpo





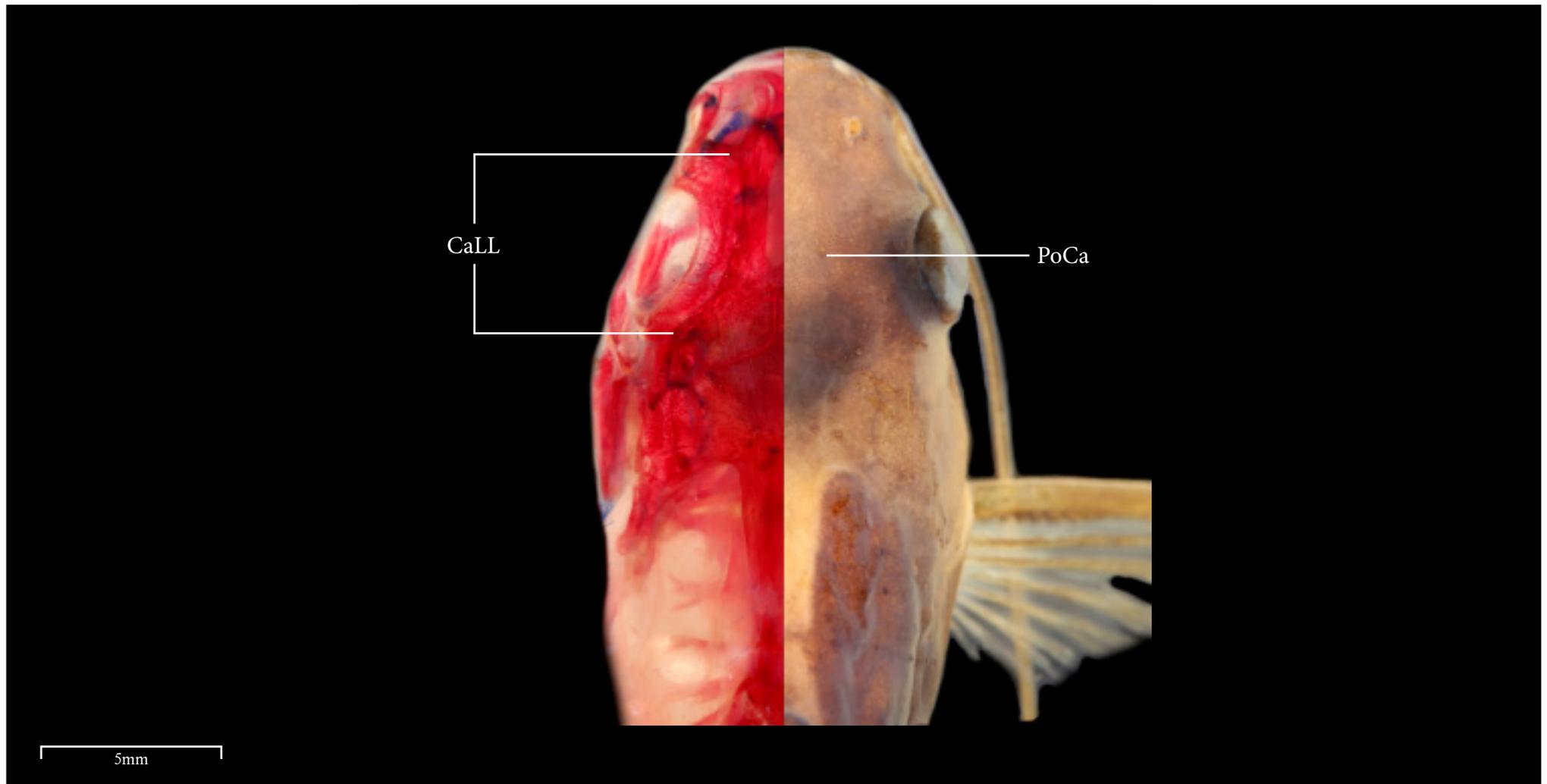
CaLL Canal
PoCa Poro do canal da linha lateral





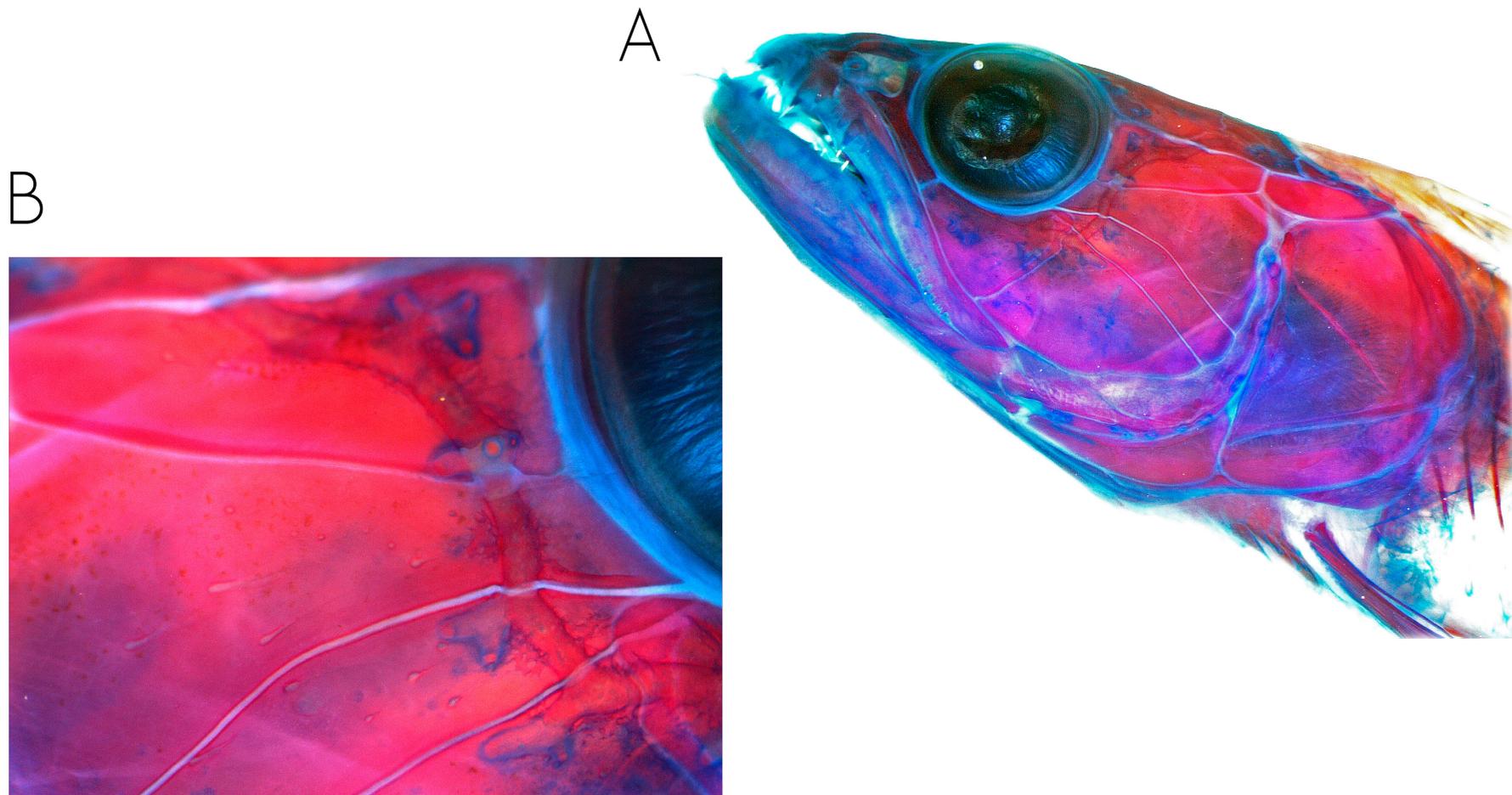
Vista dorsal do corpo diafanizado à esquerda e morfologia externa à direita





CaLL Canal
PoCa Poro do canal da linha lateral

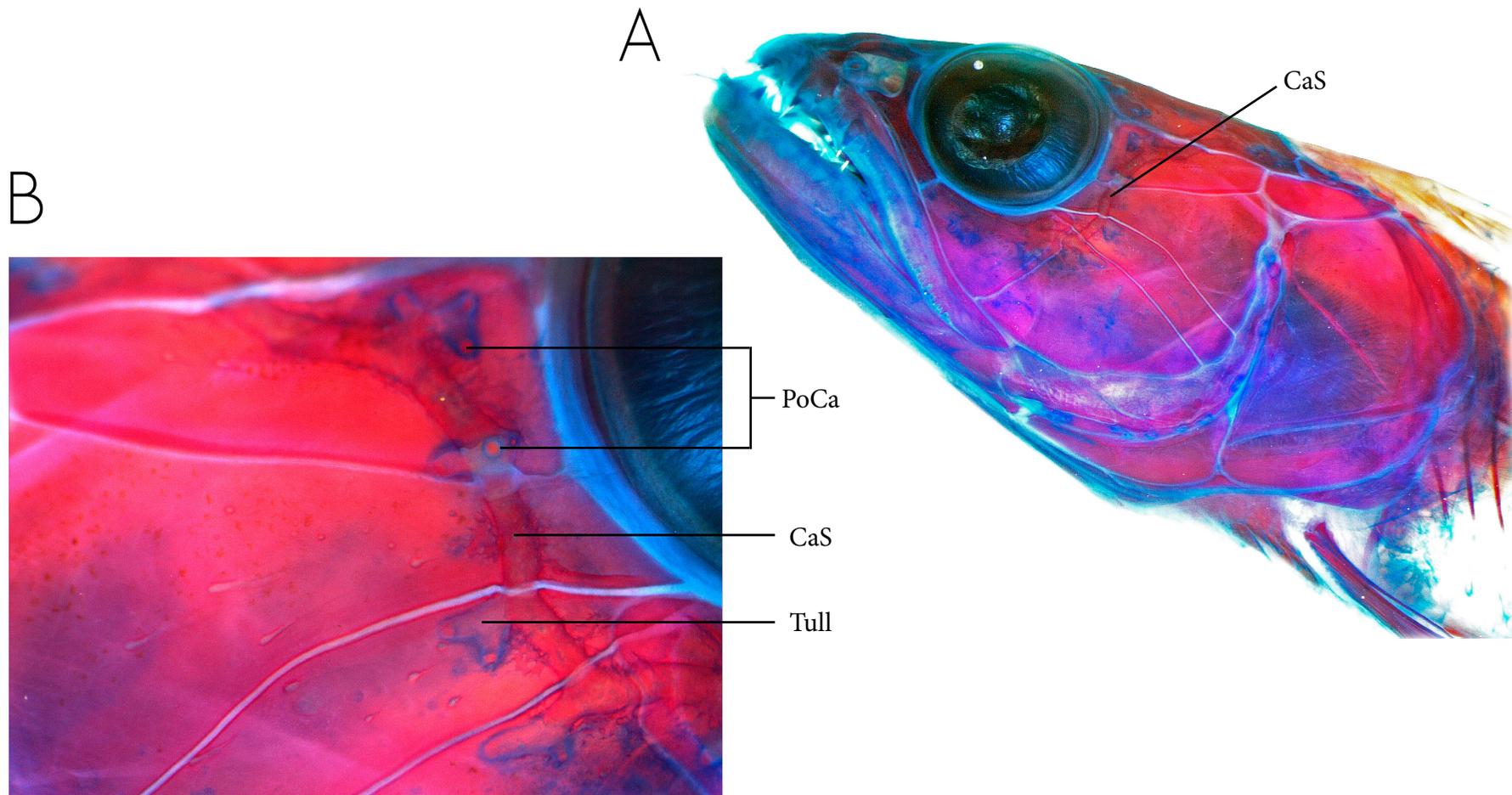




2mm

A - Vista lateral esquerda da cabeça diafanizada.
B - Detalhe da foto A evidenciando os canais e poros da Linha lateral.



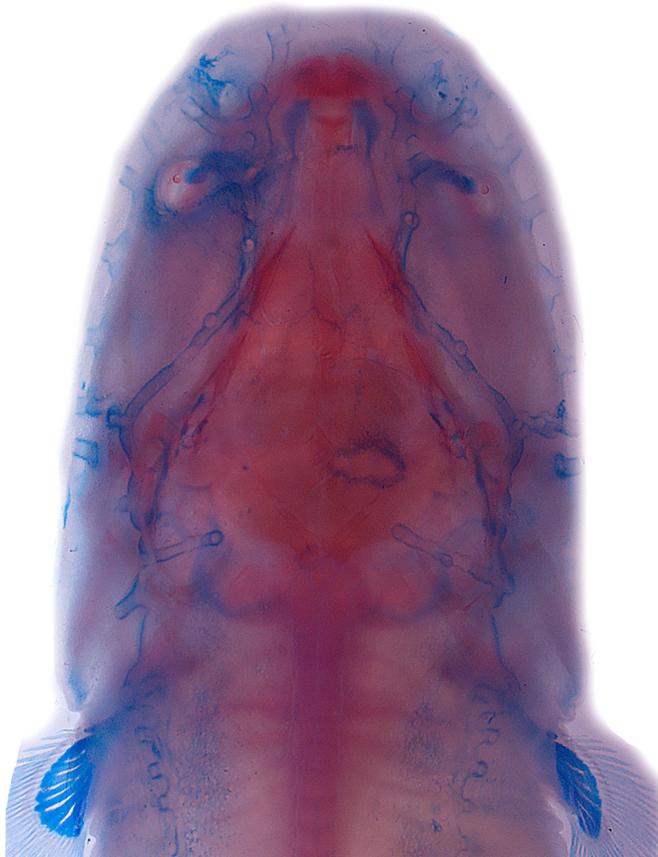


2mm

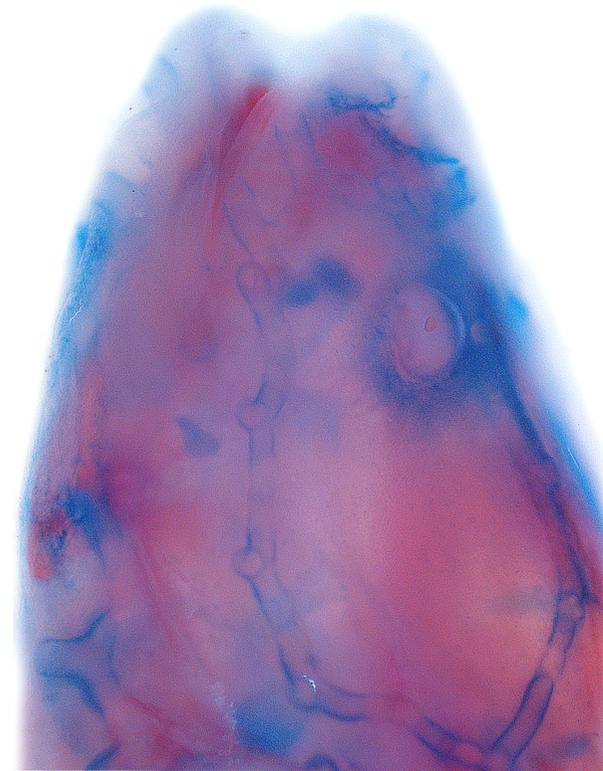
- CaS Canal do sistema látero-sensorial
- PoCa Poro do canal da linha lateral
- Tull Túbulos do canal látero-sensorial



A



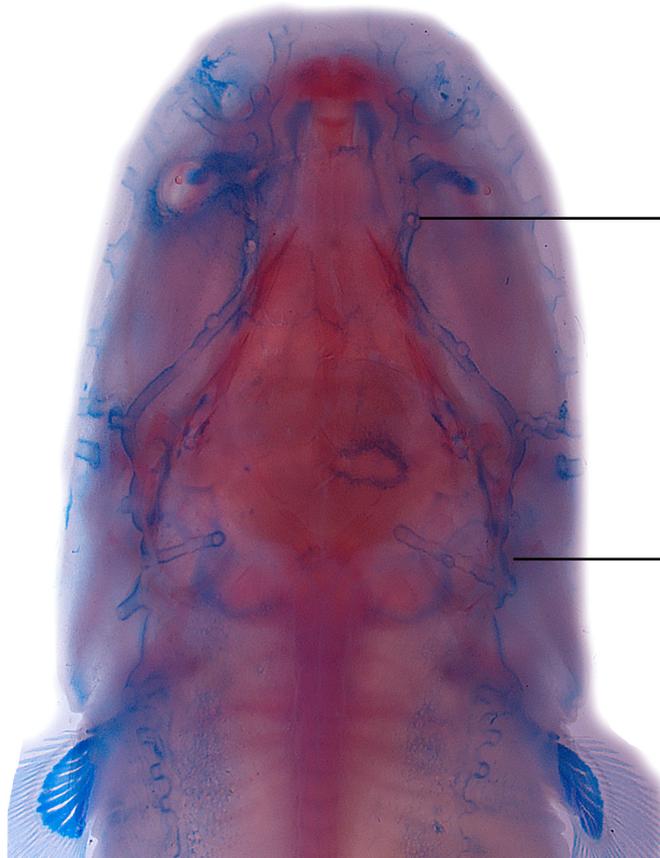
B



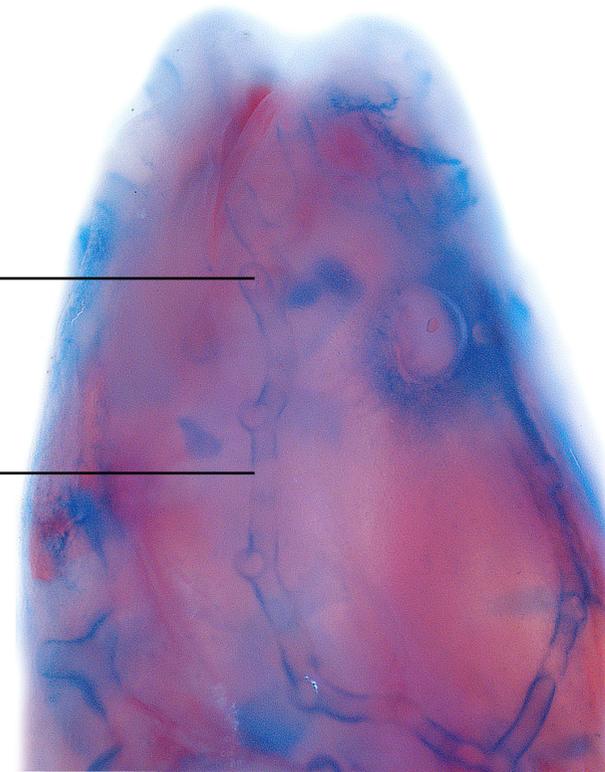
2mm

A - Vista dorsal da cabeça diafanizada
B - Vista lateral da cabeça diafanizada

A



B



PoCa

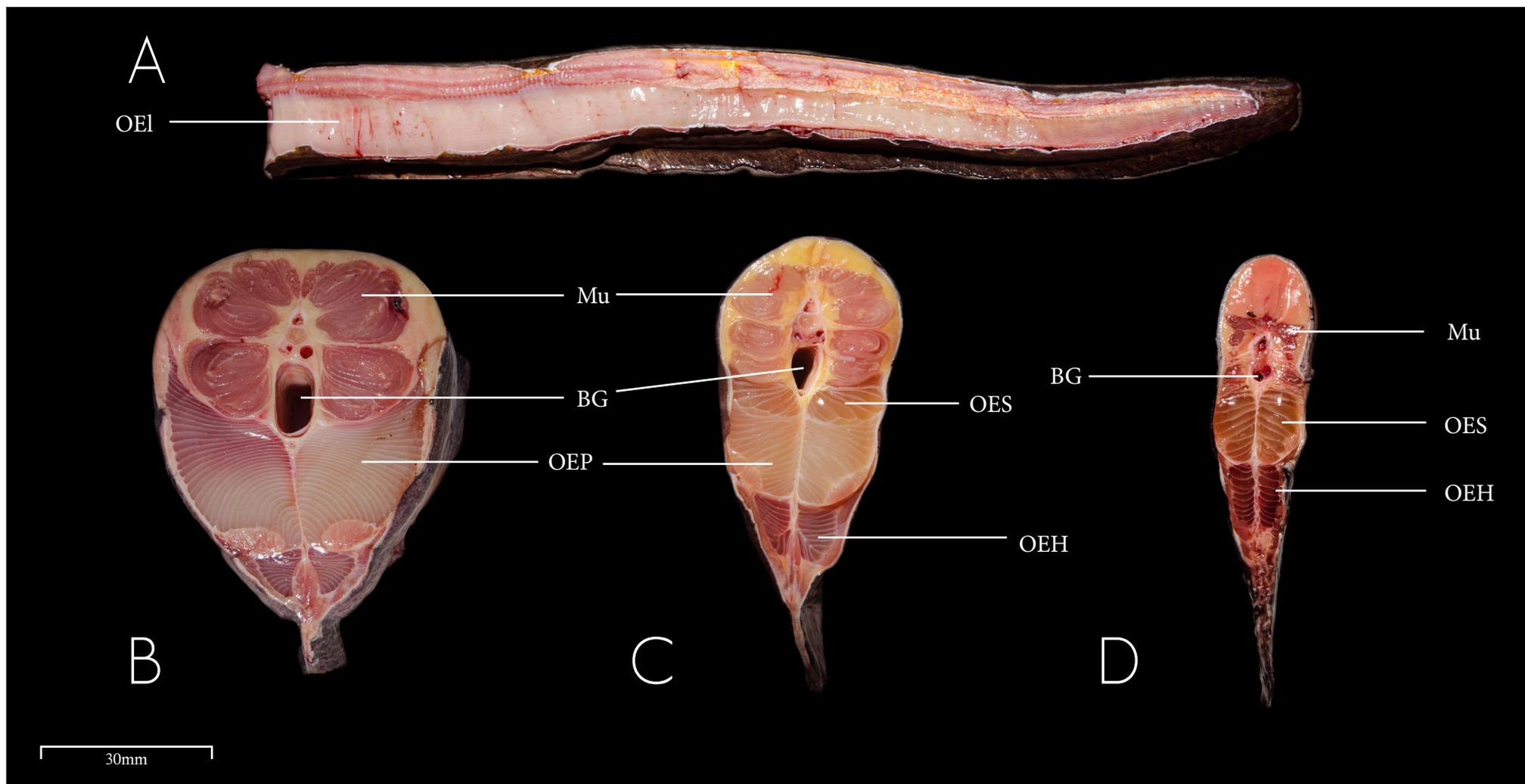
CaLL

2mm

CaLL Canal da linha lateral
PoCa Poro do canal da linha lateral

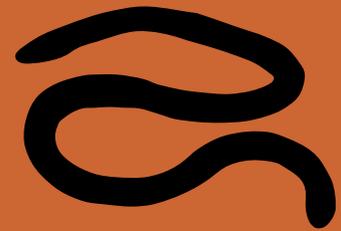


- A - Vista lateral do órgão elétrico.
- B - Corte transversal anterior do órgão elétrico.
- C - Corte transversal no meio do órgão elétrico.
- D - Corte transversal posterior do órgão elétrico.

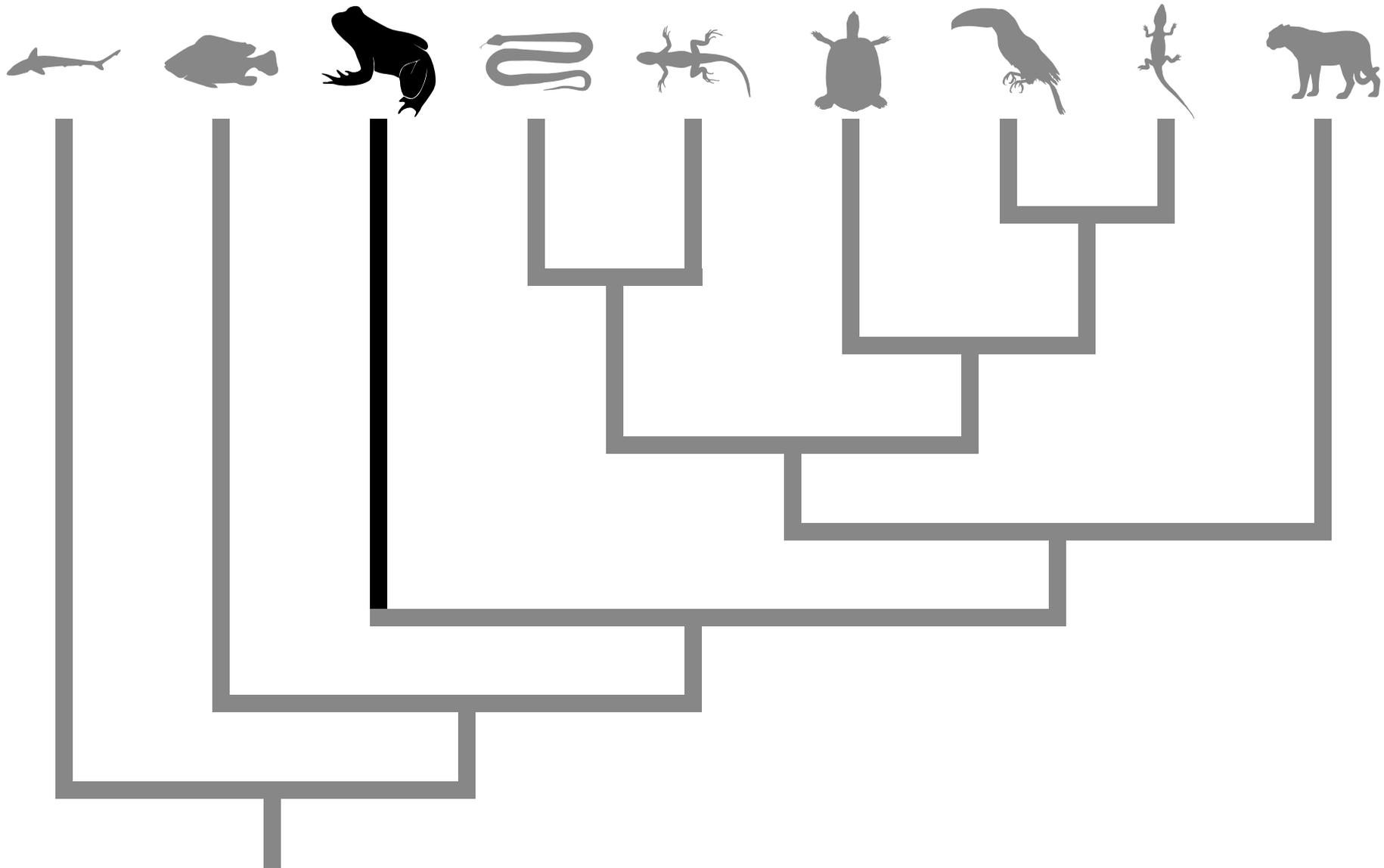


BG Bexiga de gás
 Mu Músculo
 OEH Órgão elétrico de Hunter
 OEI Órgão elétrico

OEP Órgão elétrico principal
 OES Órgão elétrico de Sachs



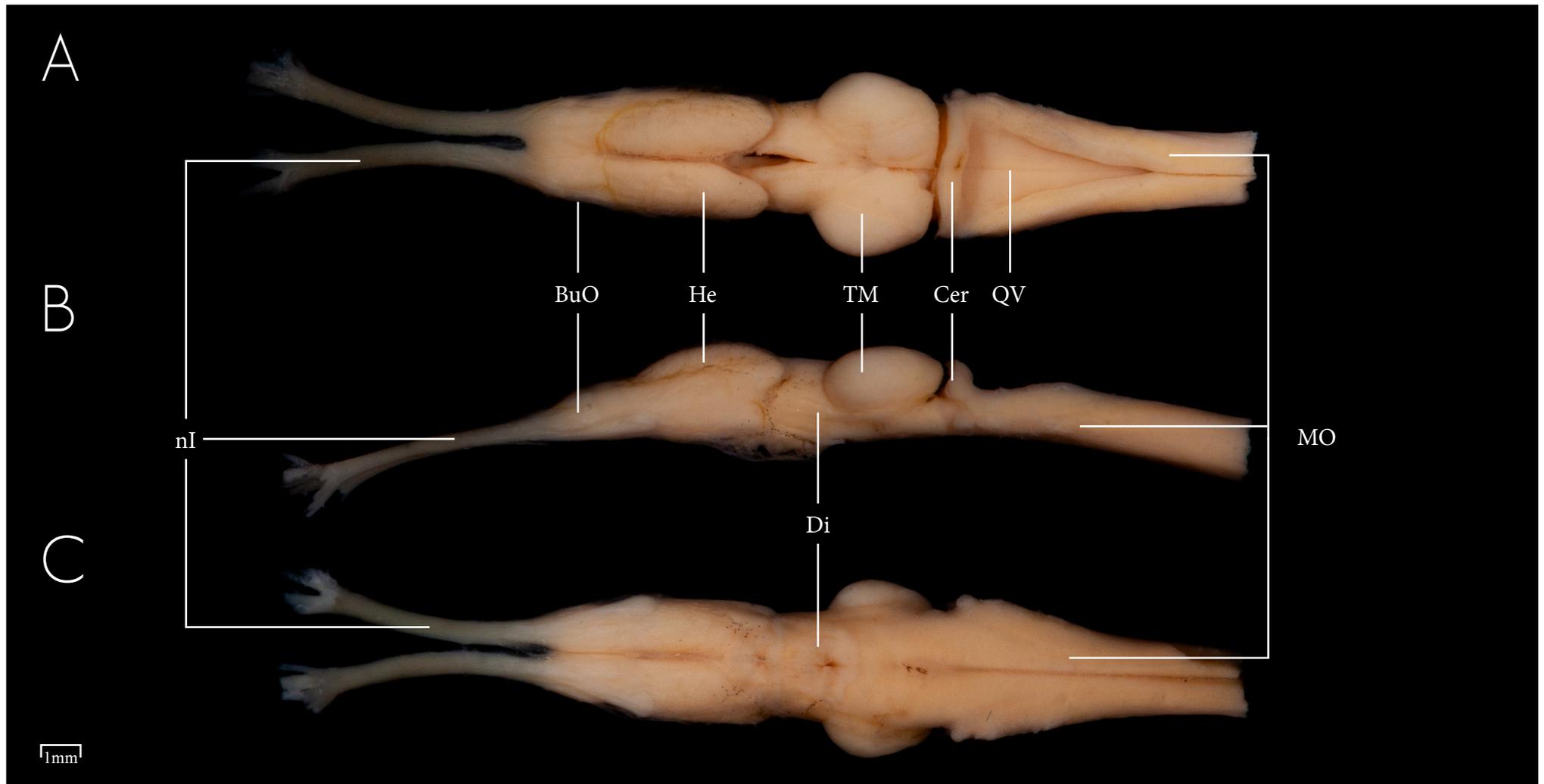
ANFÍBIOS





A - Vista dorsal do encéfalo
B - Vista lateral do encéfalo
C - Vista ventral do encéfalo





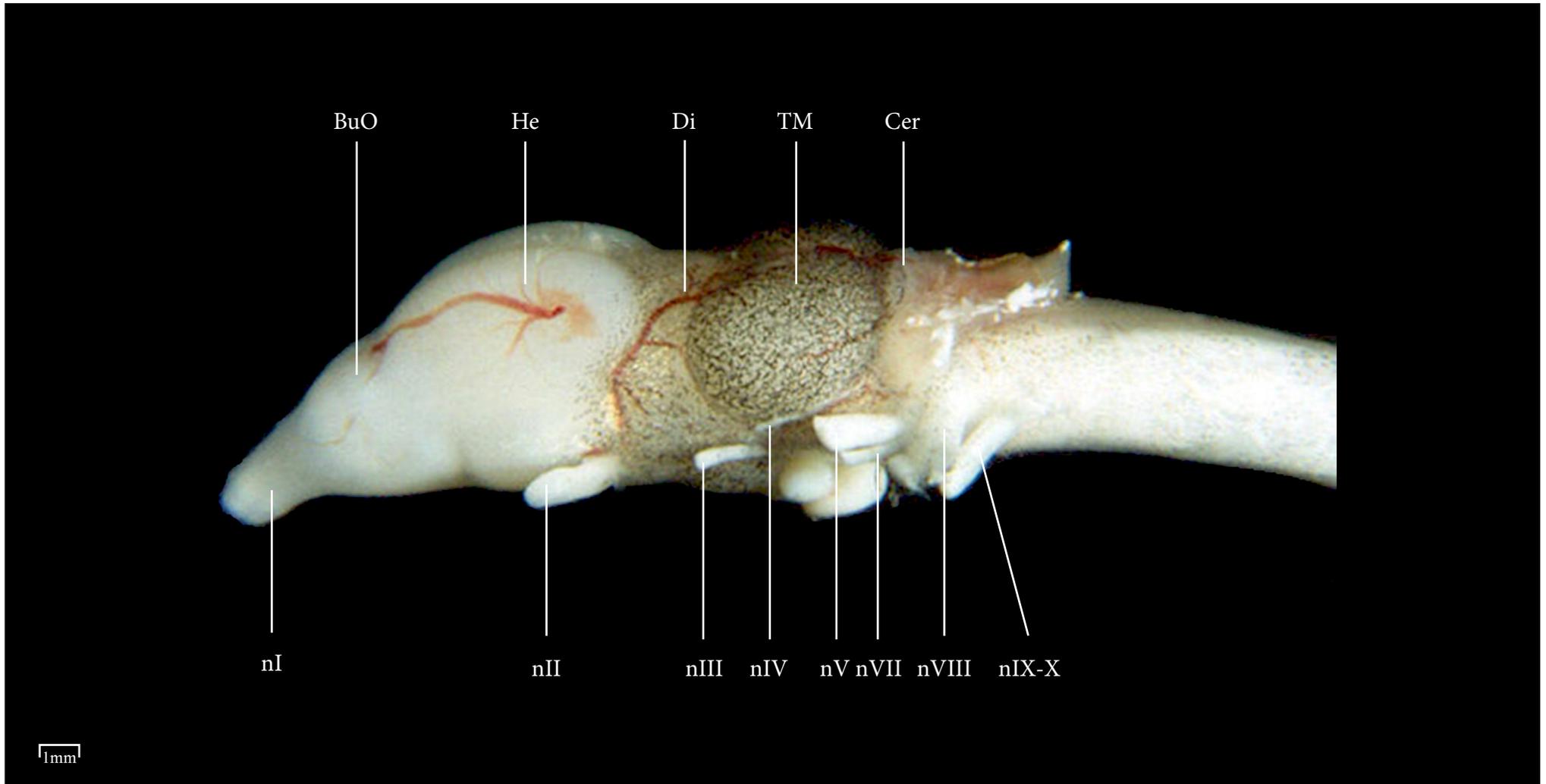
nI	Nervo cranial I (Olfatório)	TM	Teto mesencefálico
BuO	Bulbo olfatório	MO	Medula oblongata
Cer	Cerebelo	QV	4° ventrículo
Di	Diencéfalo		
He	Hemisférios		





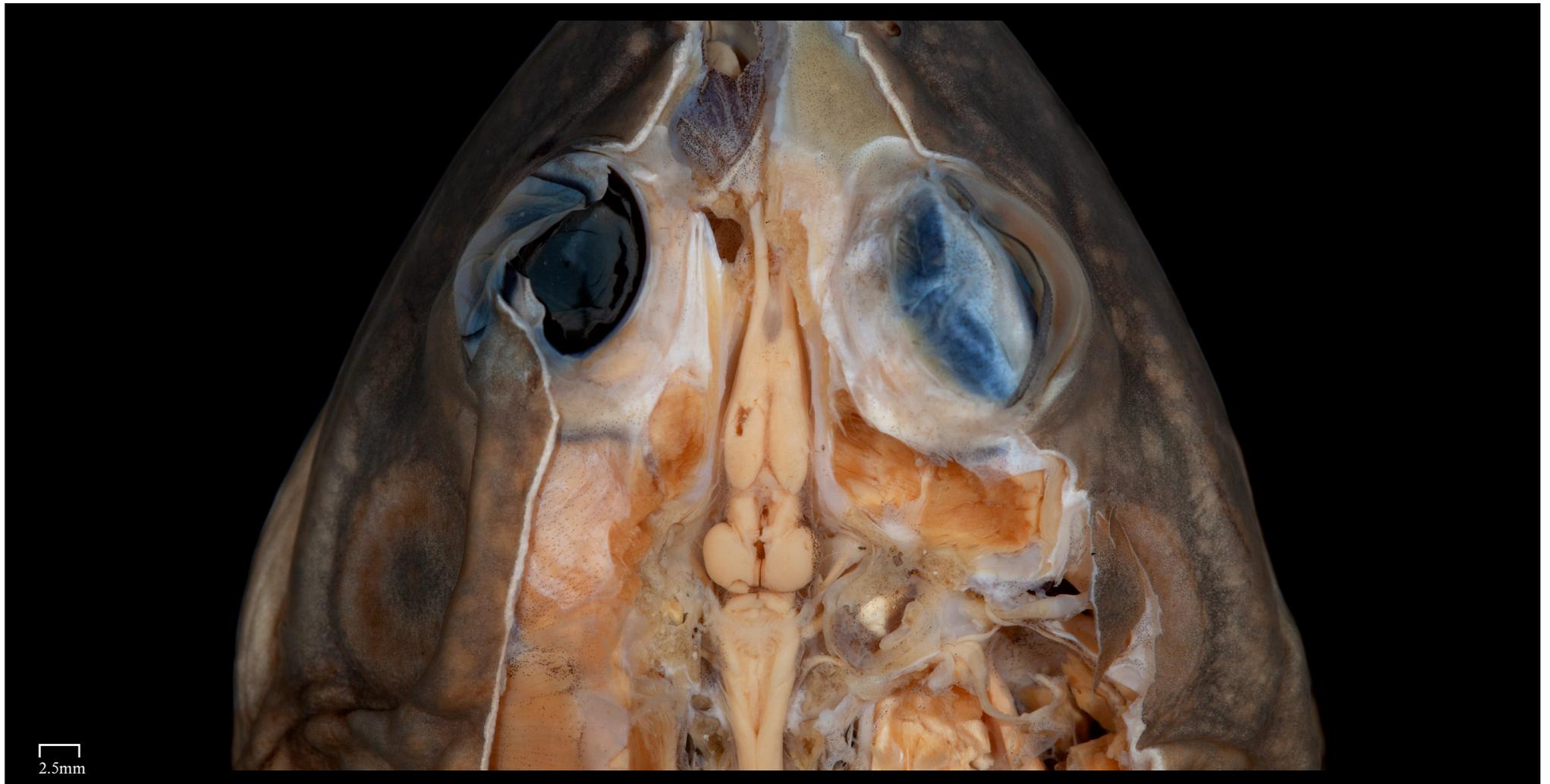
Vista lateral do encéfalo





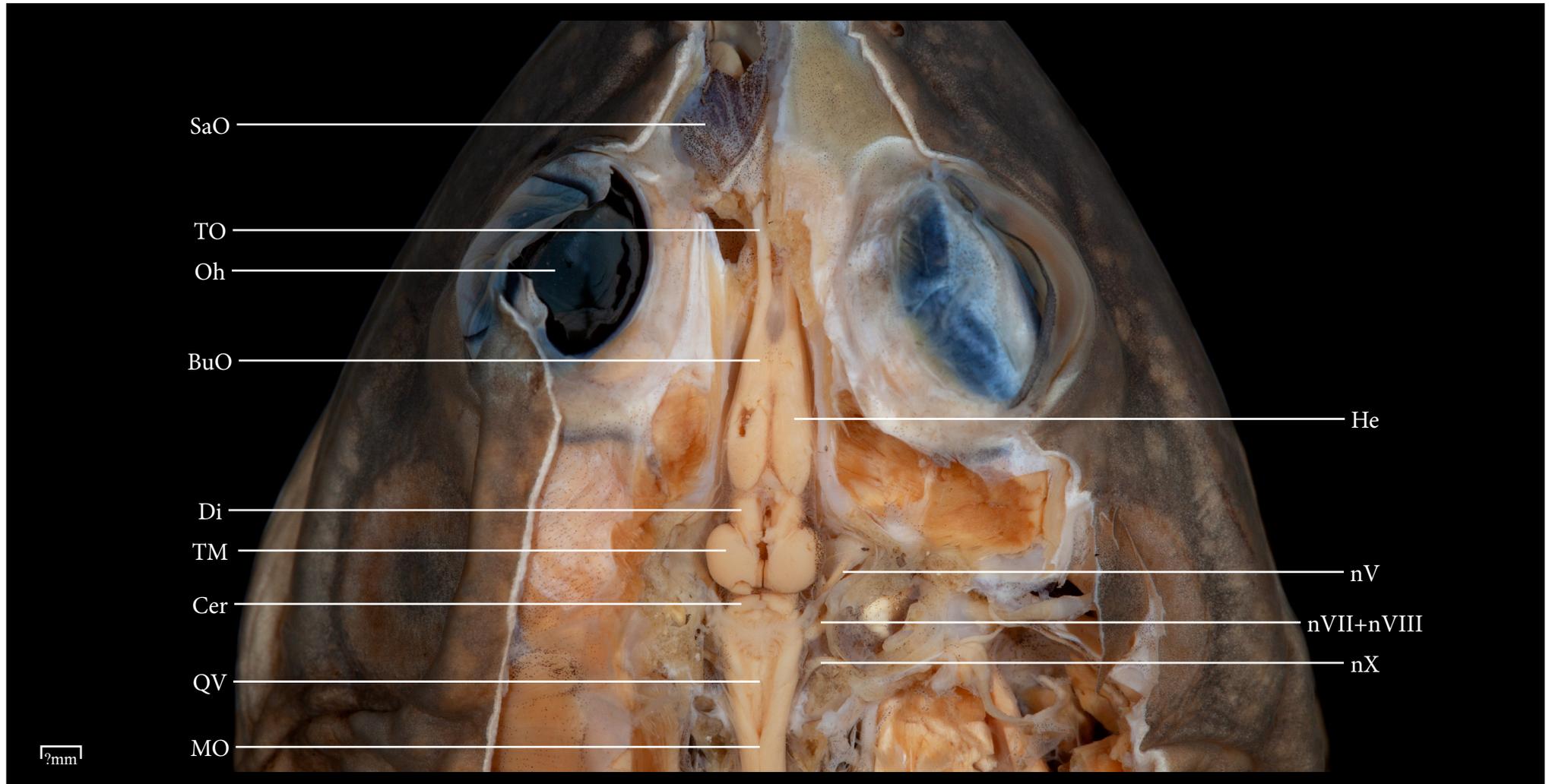
BuO	Bulbo olfatório	nIII	Nervo cranial III (Oculomotor)	nIX	Nervo cranial IX (Glossofaríngeo)
Cer	Cerebelo	nIV	Nervo cranial IV (Troclear)	nX	Nervo cranial X (Vago)
Di	Diencefalo	nV	Nervo cranial V (Trigêmeo)	TM	Teto mesencefálico
He	Hemisférios	nVII	Nervo cranial VII (Facial)		
nI	Nervo cranial I (Olfatório)	nVIII	Nervo cranial VIII (Acustico-vestibular)		
nII	Nervo cranial II (Óptico)				





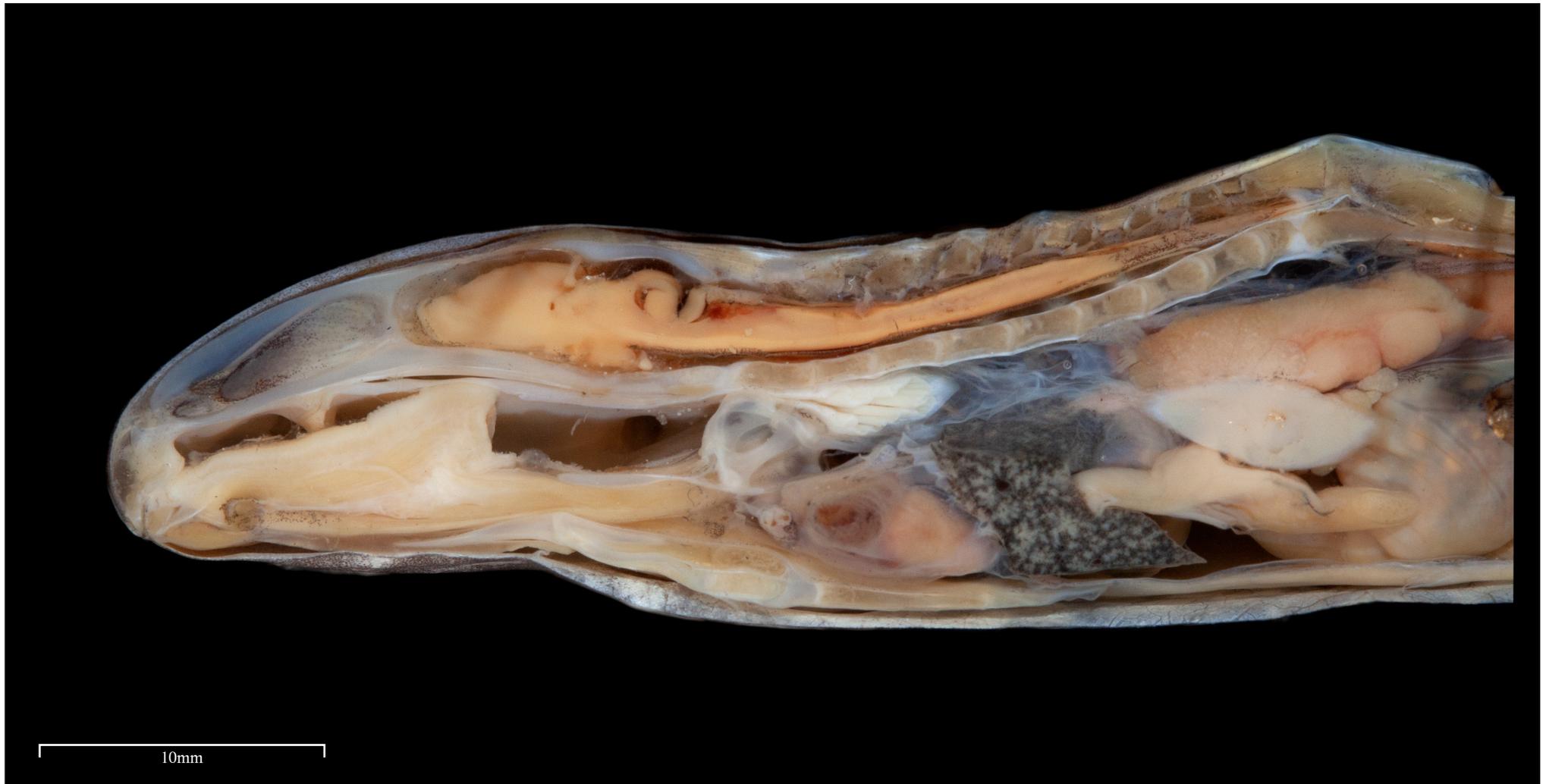
Vista dorsal do encéfalo após retirada de pele e musculatura da cabeça





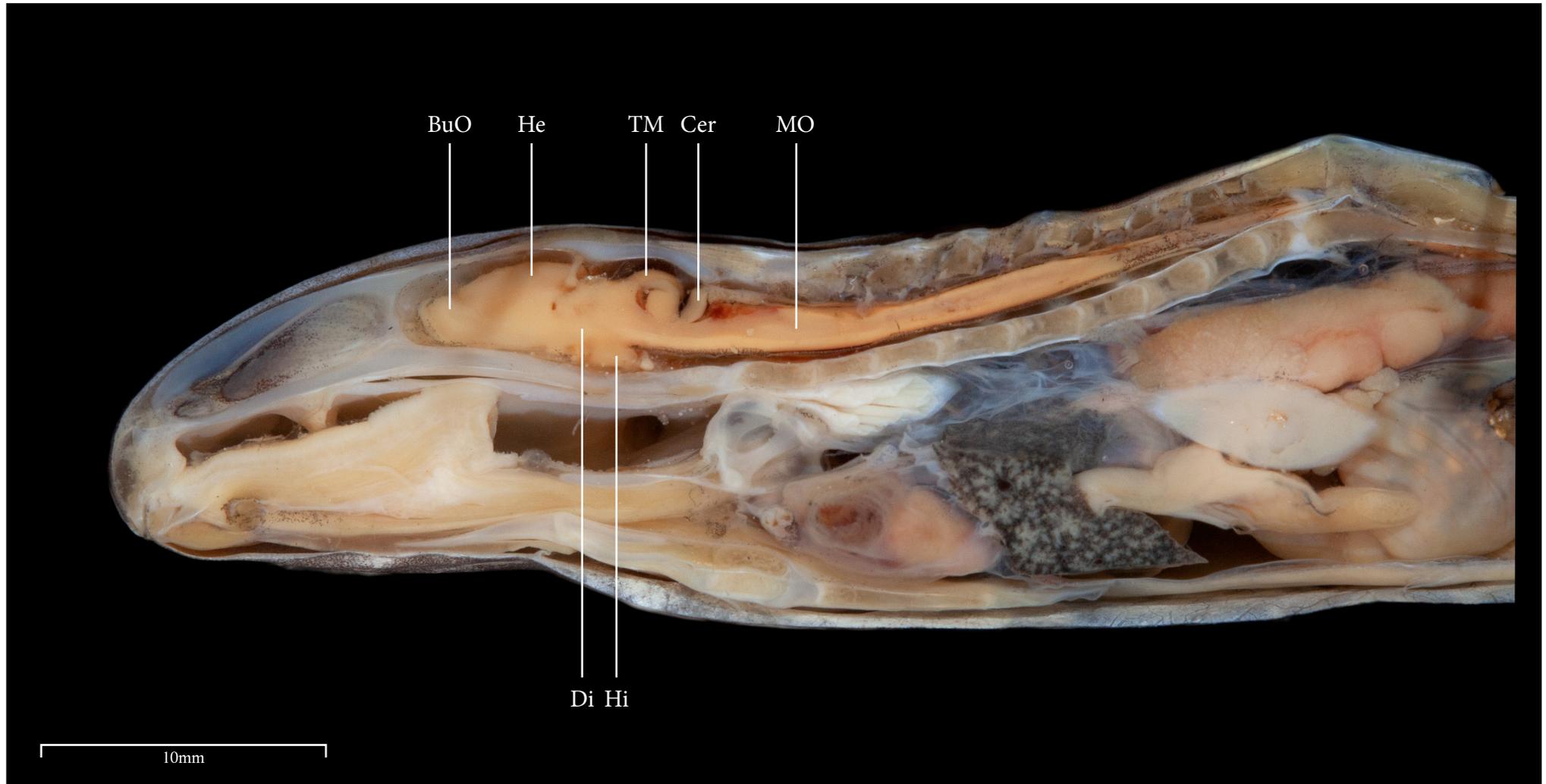
BuO	Bulbo Olfatório	nV	Nervo cranial V (Trigêmeo)	QV	4º ventrículo
Cer	Cerebelo	nVII	Nervo cranial VII (Facial)	SaO	Saco olfatório
Di	Diencéfalo	nVIII	Nervo cranial VIII (Auditivo)	TM	Teto mesencefálico
He	Hemisfério	nX	Nervo cranial X (Vago)	TO	Trato olfatório
MO	Medula oblongata	Oh	Olho		





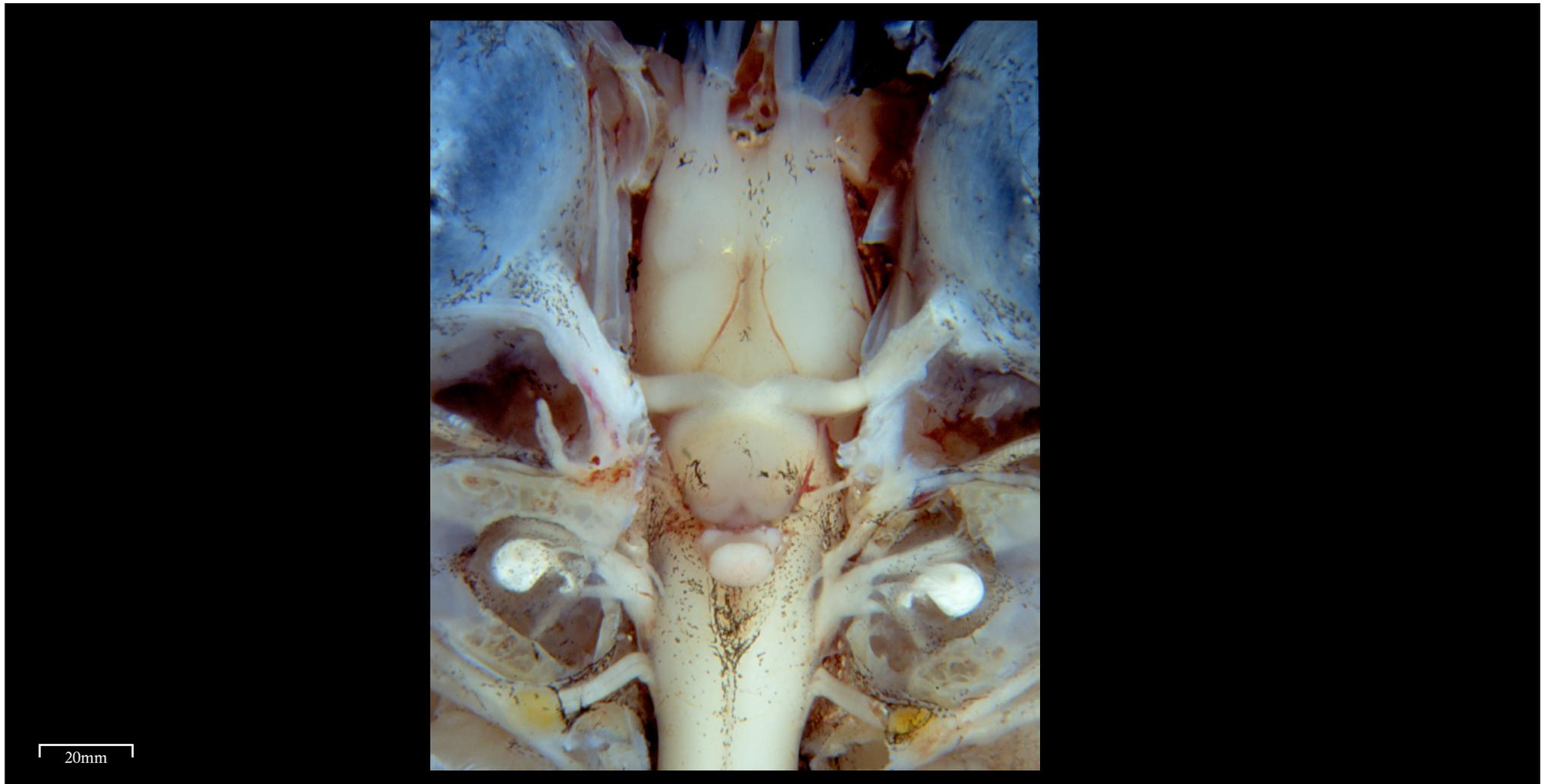
Corte sagital da cabeça





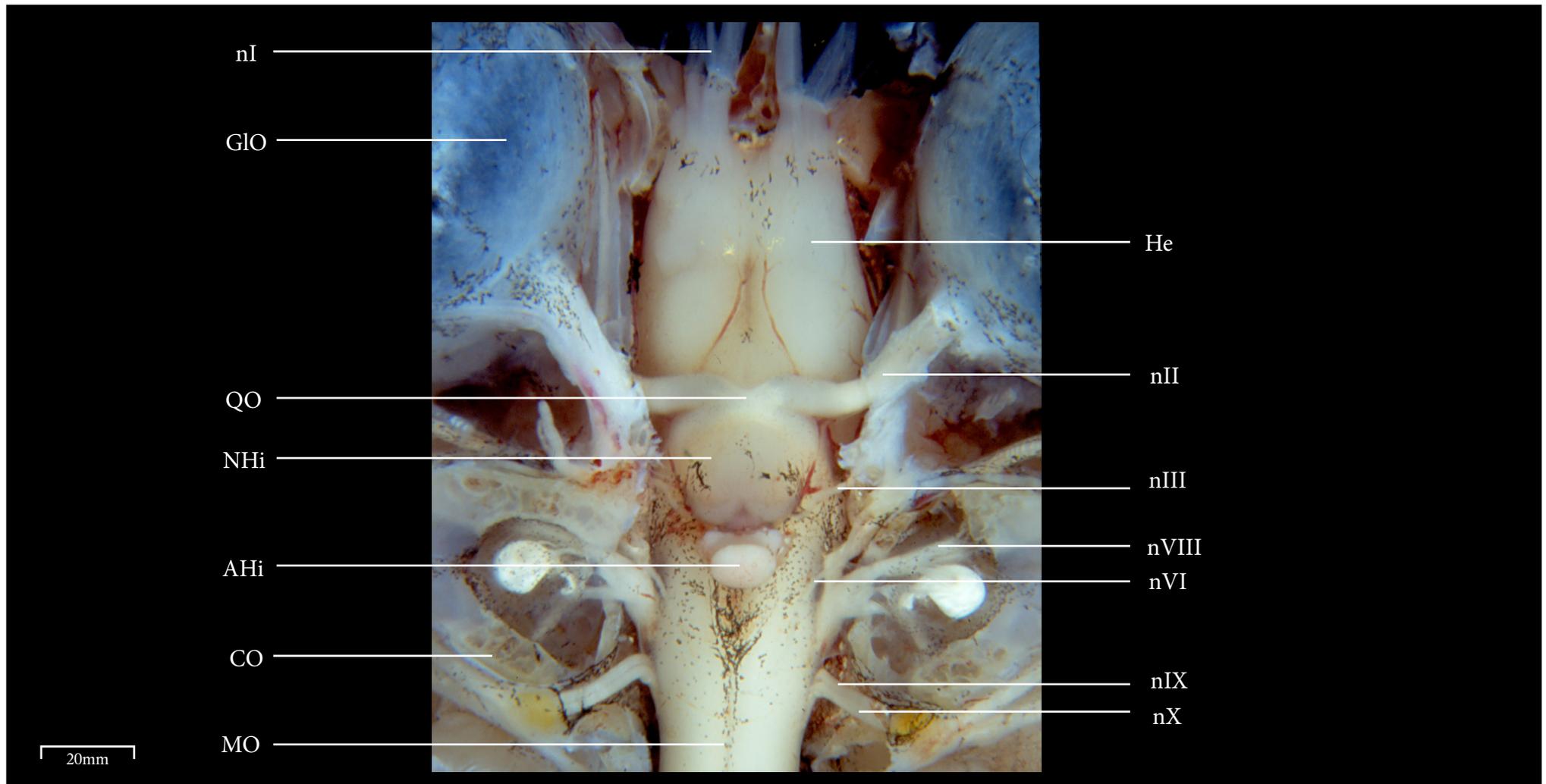
BuO	Bulbo olfatório	TM	Teto mesencefálico
Cer	Cerebelo	MO	Medula oblongata
Di	Diencefalo		
He	Hemisférios		
Hi	Hipófise		





Vista ventral do Sistema nervoso central e cápsulas óticas





AHi	Adenohípofise	nII	Nervo cranial II (Óptico)	NHi	Neurohipófise
CO	Cápsula óptica	nIII	Nervo cranial III (Oculomotor)	QO	Quiasma óptico
GLO	Globo óptico	nVII	Nervo cranial VI (Abducente)		
He	Hemisfério	nVIII	Nervo cranial VIII (Estatoacustico)		
MO	Medula oblongata	nIX	Nervo cranial (Glossofaríngeo)		
nI	Nervo cranial I (Olfatório)	nX	Nervo cranial (Vago)		

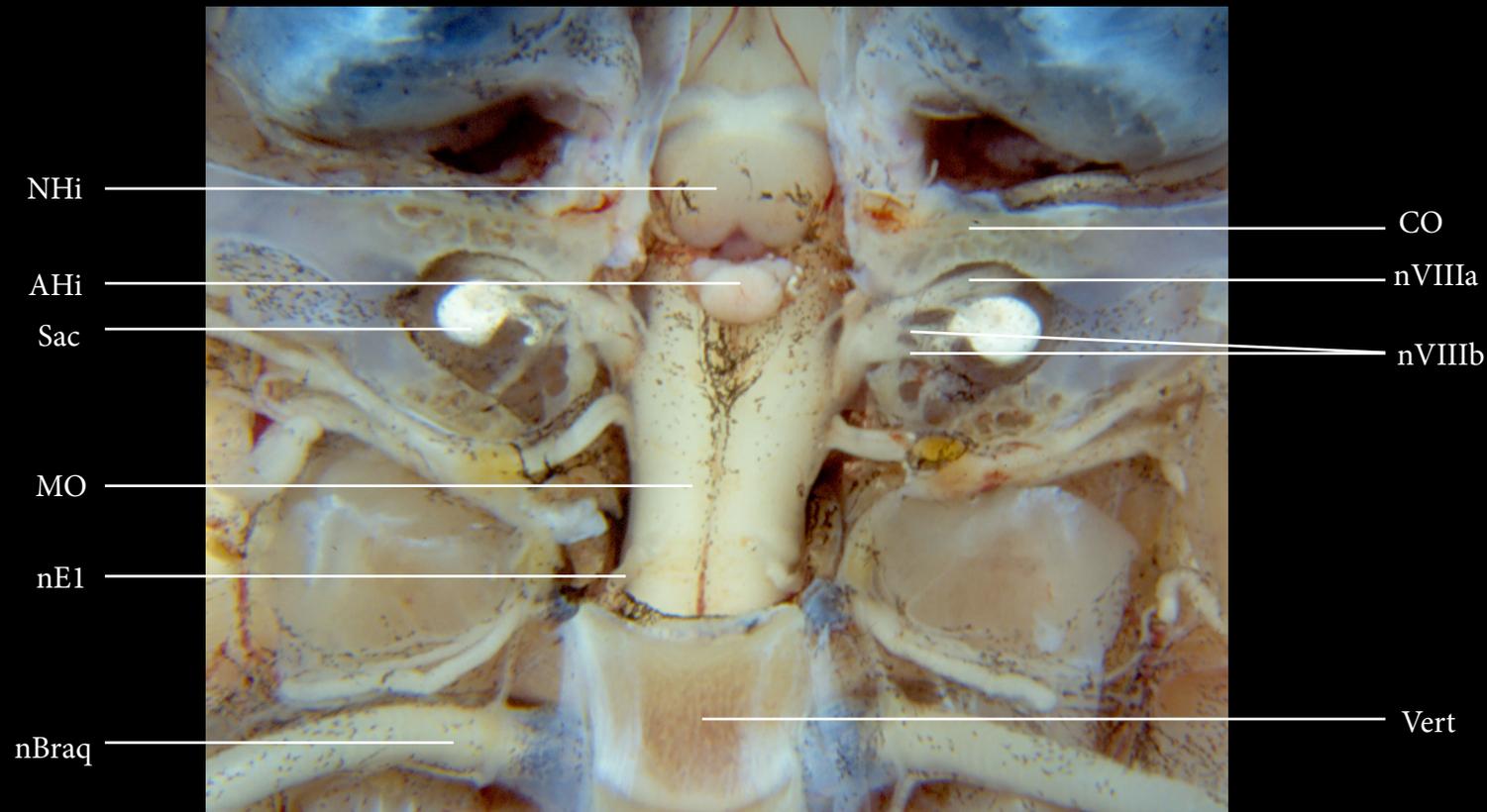




20mm

Vista ventral do Sistema nervoso central e cápsulas óticas





AHi Adenohipófise
 CO Cápsula óptica
 He Hemisfério
 MO Medula oblongata
 nVIIIa Ramo vestibular do nervo estatoacústico
 nVIIIb Ramo acústico do nervo estatoacústico

nBraç Nervo braquial
 nE1 Nervo espinhas 1
 NHi Neurohipófise
 Sac Sáculo
 Vert Vértebra

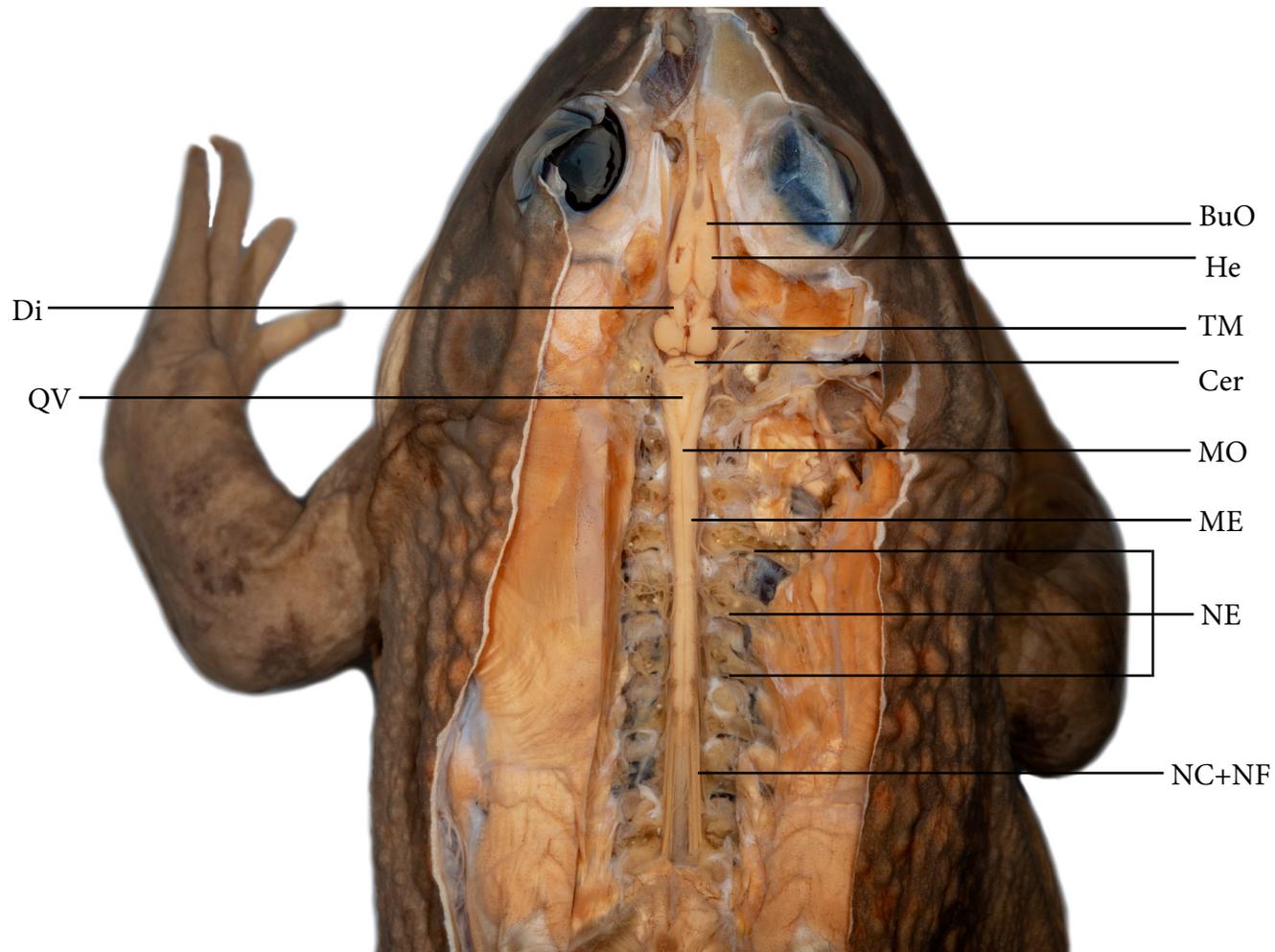




10mm

Vista dorsal do sistema nervoso (encéfalo e medula) após retirada de pele e musculatura





BuO Bulbo Olfatório
 Cer Cerebelo
 Di Diencefalo
 He Hemisférios
 ME Medula espinal

MO Medula oblongata
 NC Nervo ciático
 NE Nervos espinais
 NF Nervo femoral
 QV Quarto ventrículo

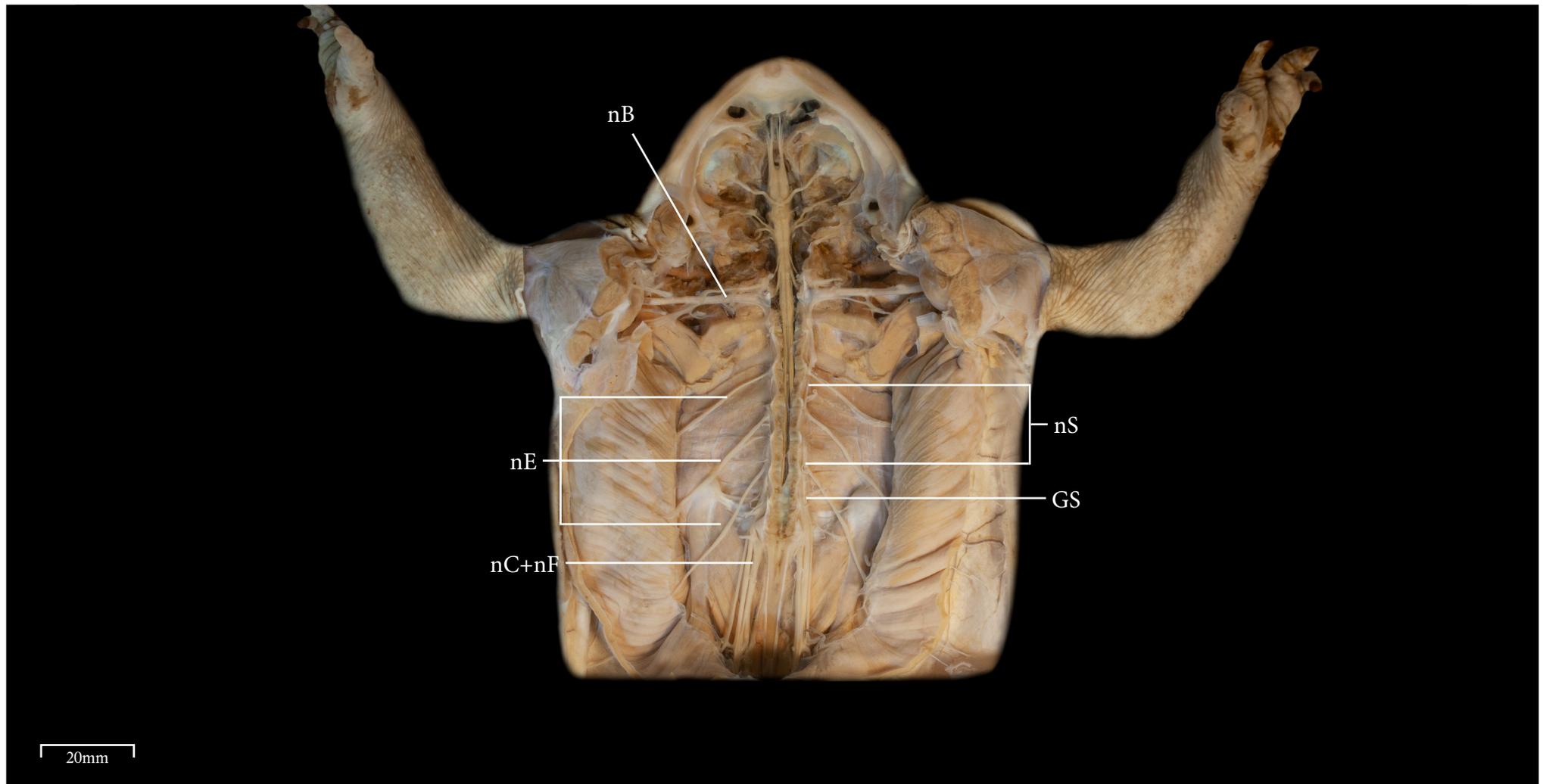
TM Teto mesencefálico





Vista ventral do corpo após retirada de pele e musculatura





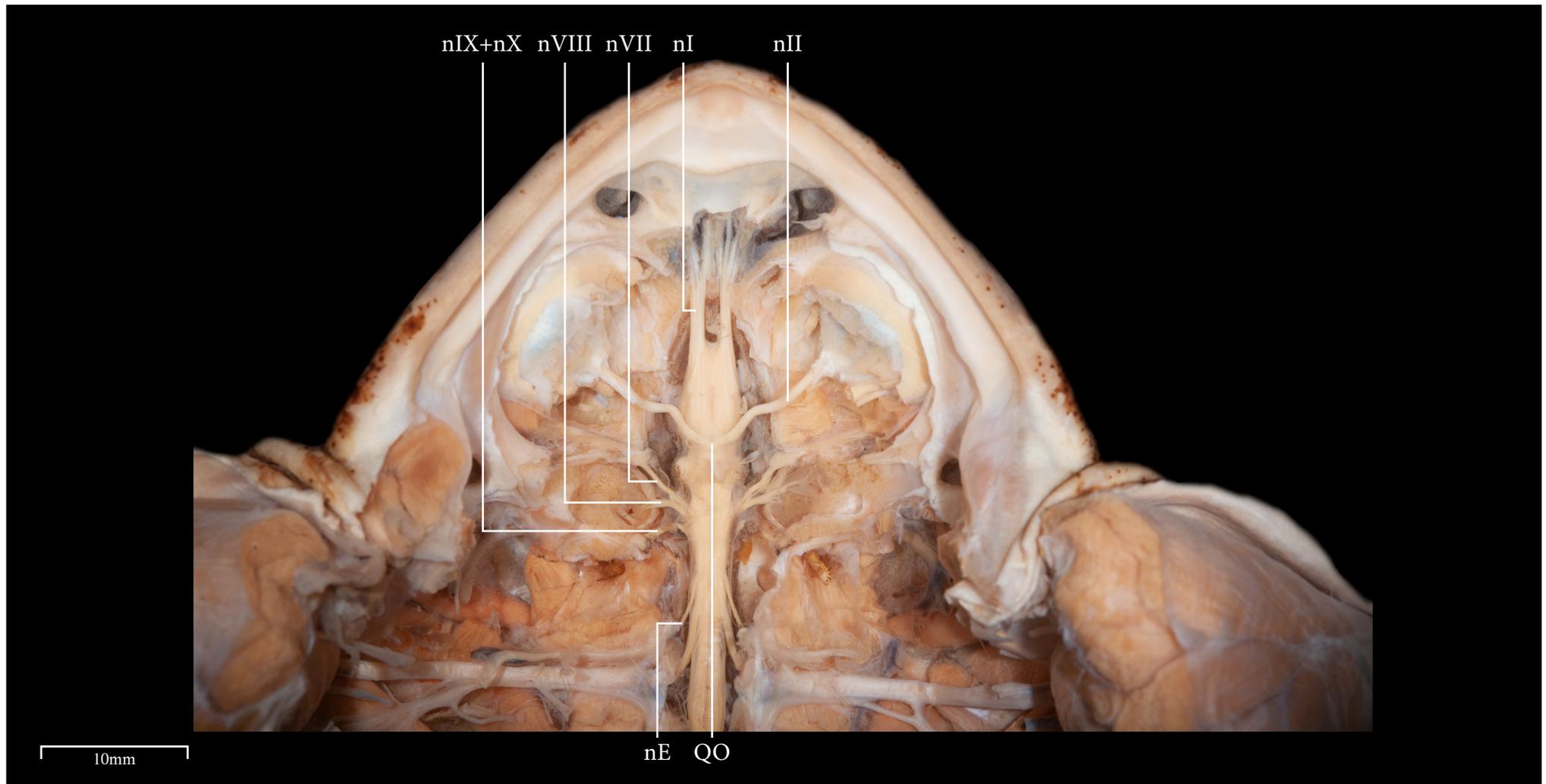
- GS Gânglio simpático
- nB Nervo branquial
- nC Nervo ciático
- nE Nervos espinais
- nF Nervo femoral
- nS Nervo simpático





Vista ventral da cabeça após retirada de pele e musculatura





nE	Nervos espinhais	nVIII	Nervo cranial VIII (Auditivo)
nI	Nervo cranial I (Olfatório)	nX	Nervo cranial X (Vago)
nII	Nervo cranial II (Óptico)	QO	Quiasma óptico
nIX	Nervo cranial IX (Glossofaríngeo)		
nVII	Nervo cranial VII (Abducente)		

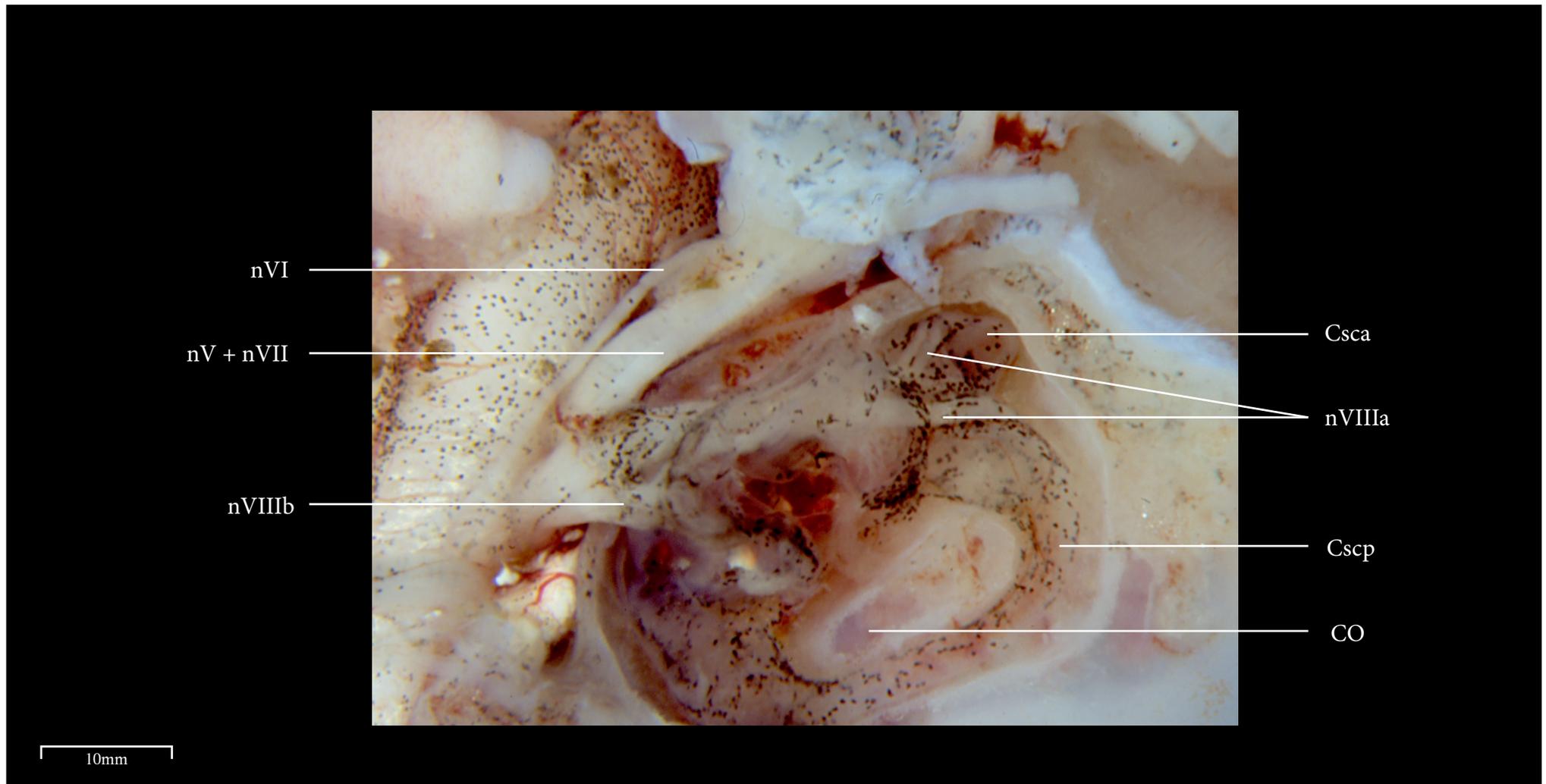




10mm

Vista ventral da cápsula ótica, após remoção do sáculo

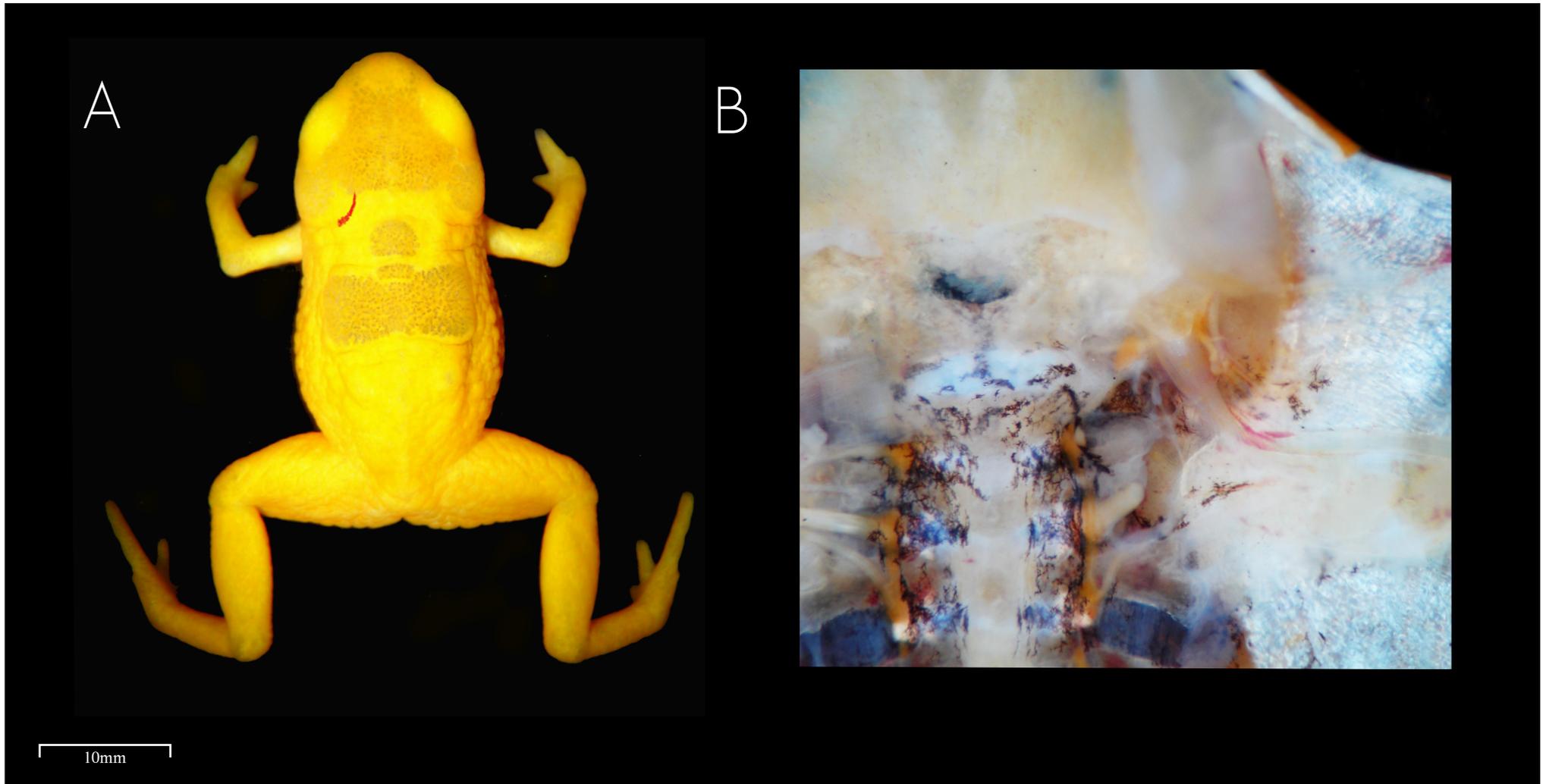




CO Cápsula ótica
Csca Canal semicircular anterior
Cscp Canal semicircular posterior
nV Nervo cranial V (Trigêmeio)
nVI Nervo cranial VI Abducente

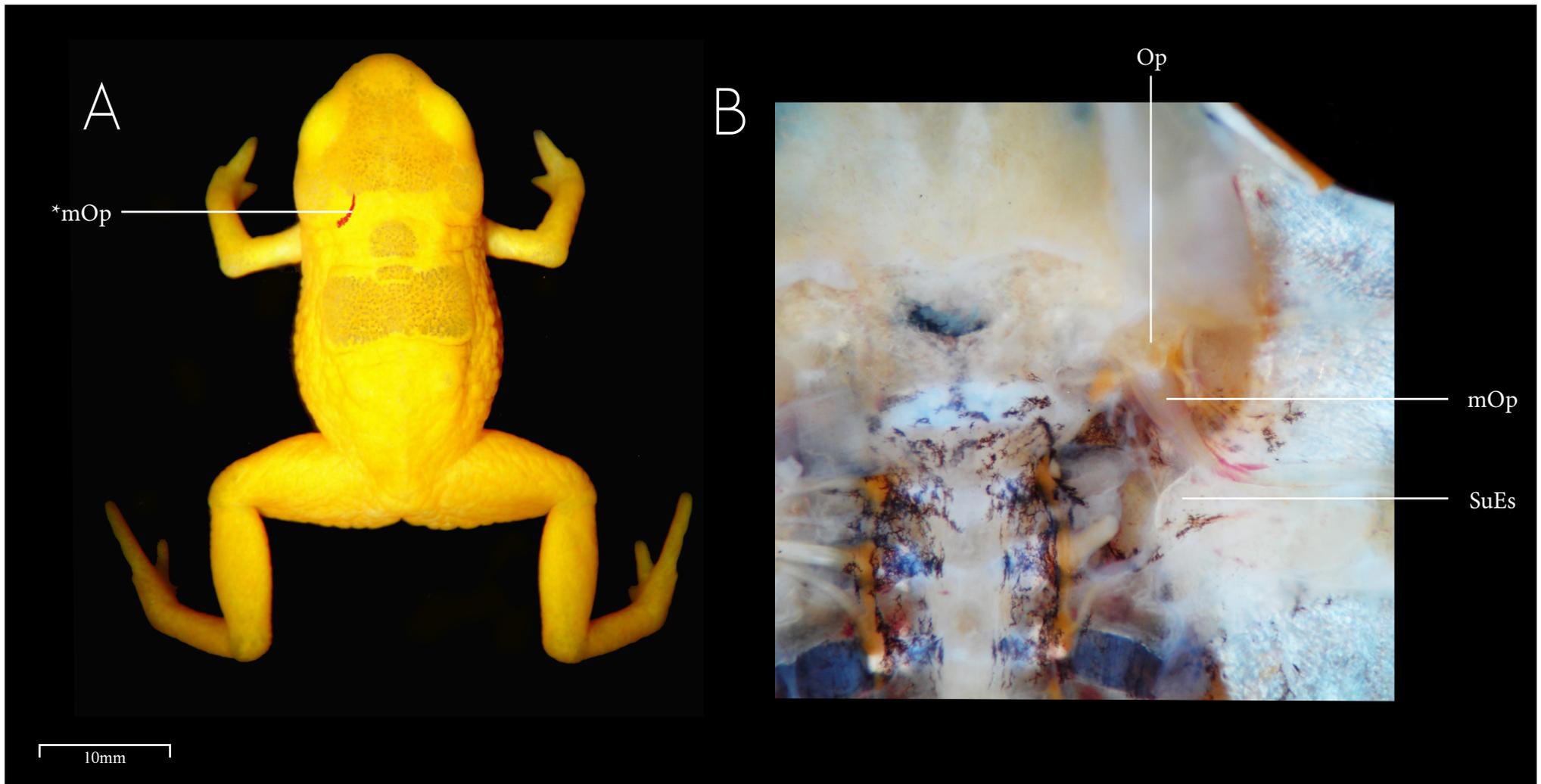
nVII Nervo cranial VII Facial
nVIIIa Ramo vestibular do nervo estatoacústico
nVIIIb Ramo acústico do nervo estatoacústico





A - Vista dorsal *Brachycephalus rotenbergae*
B - Vista do musculo opercular dissecado





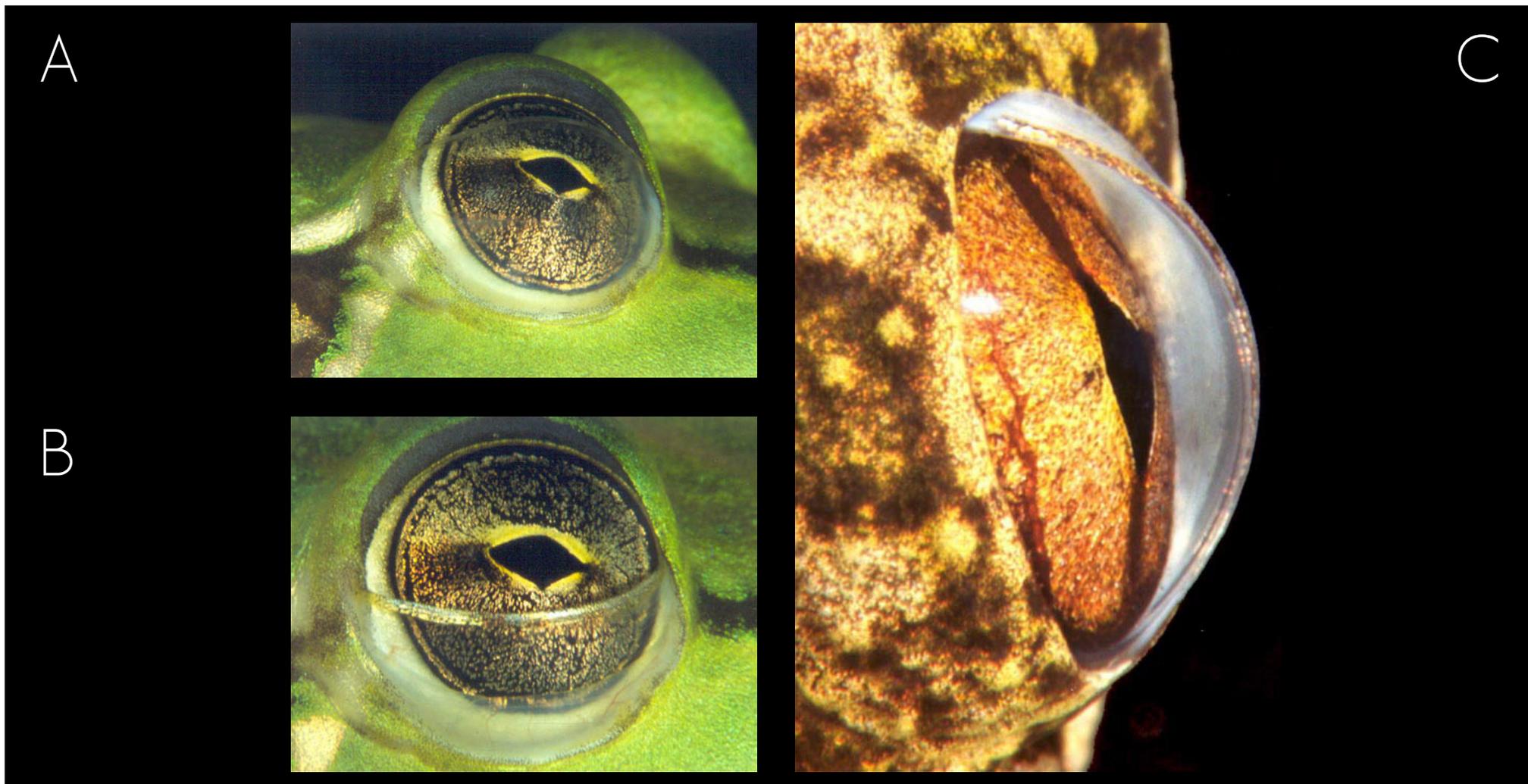
- *mOP Posição relativa do músculo opercular
- mOP Músculo opercular
- Op Opérculo
- SuEs Supraescápula





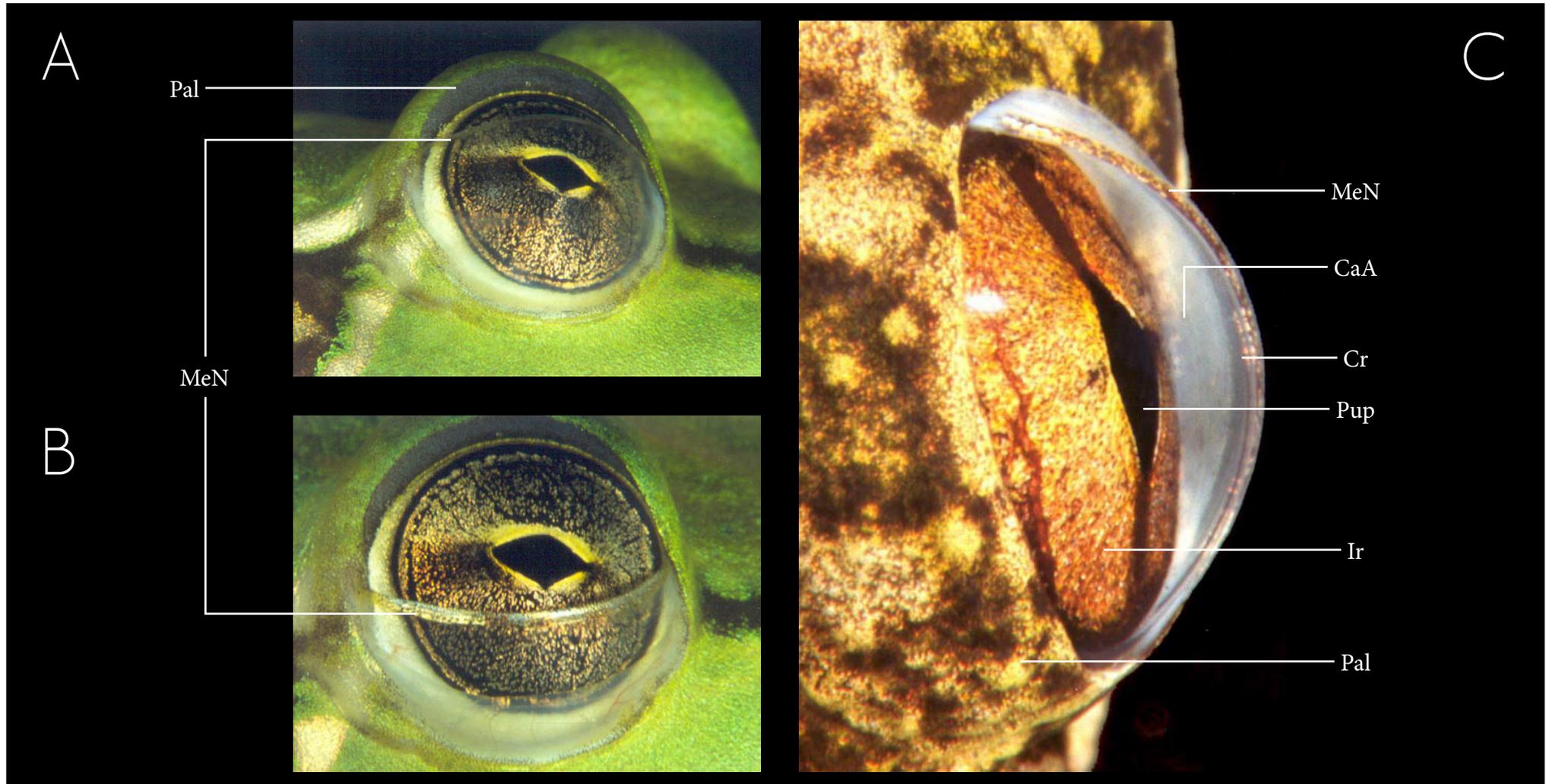
Vista lateral da cabeça mostrando olhos reduzidos e recobertos com pele





A, B - *Lysapsus* sp.
C - *Scinax* sp





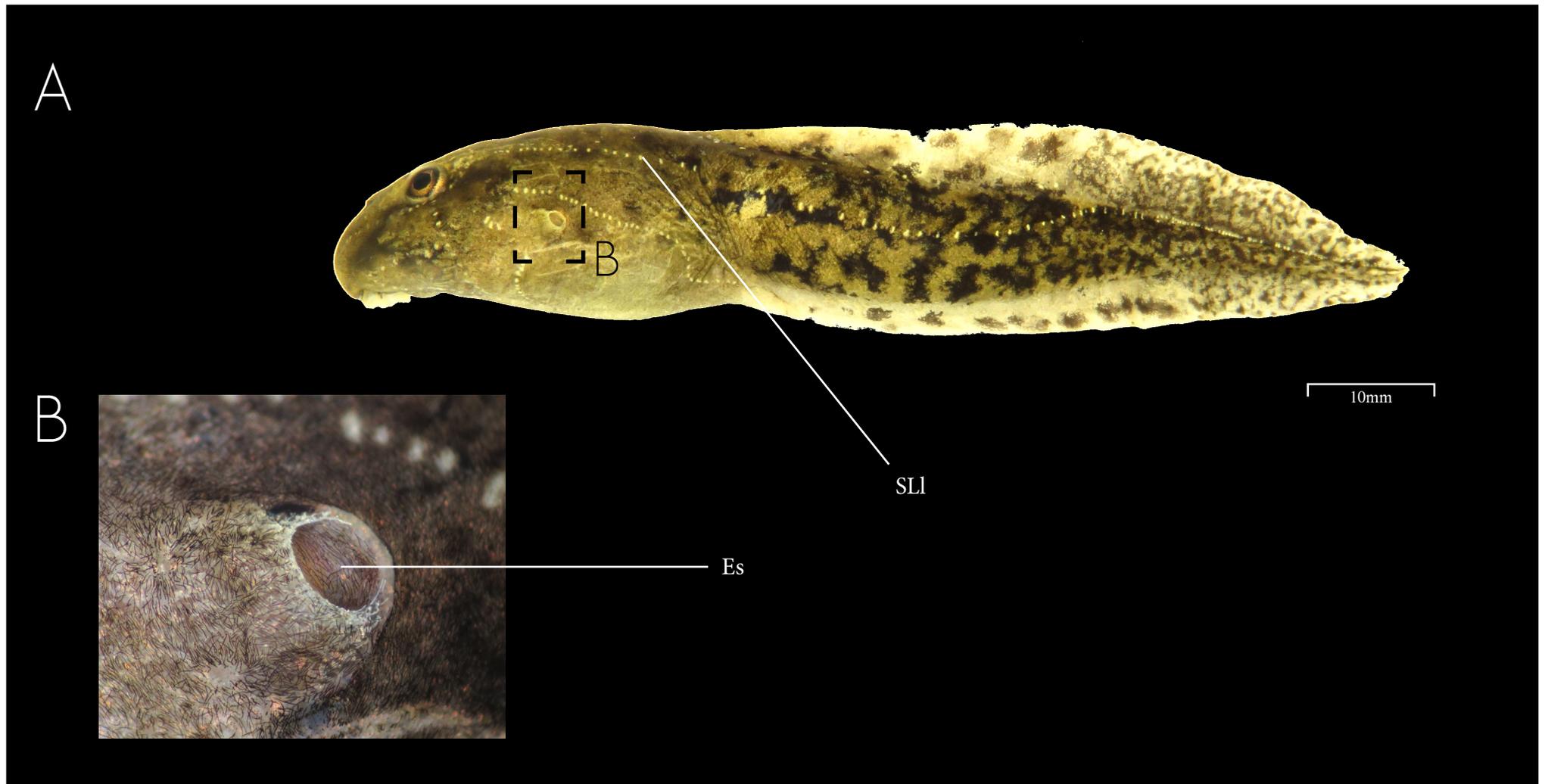
- CaA Câmara anterior (humor aquoso)
- Cr Córnea
- Ir Íris
- MeN Membrana nictitante
- Pal Palpebra
- Pup Pupila





A - Vista lateral do corpo
B - Detalhe do espiráculo



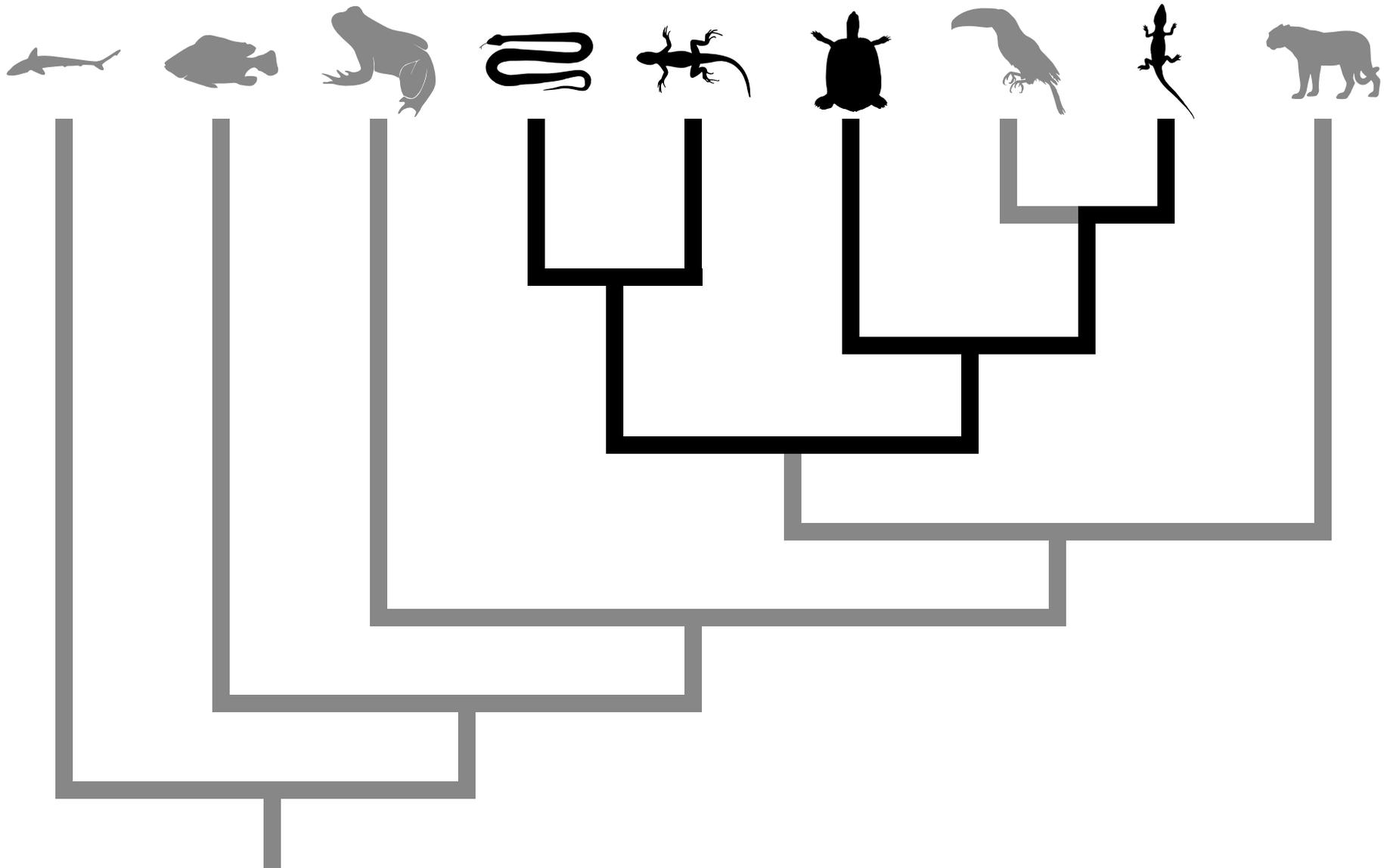


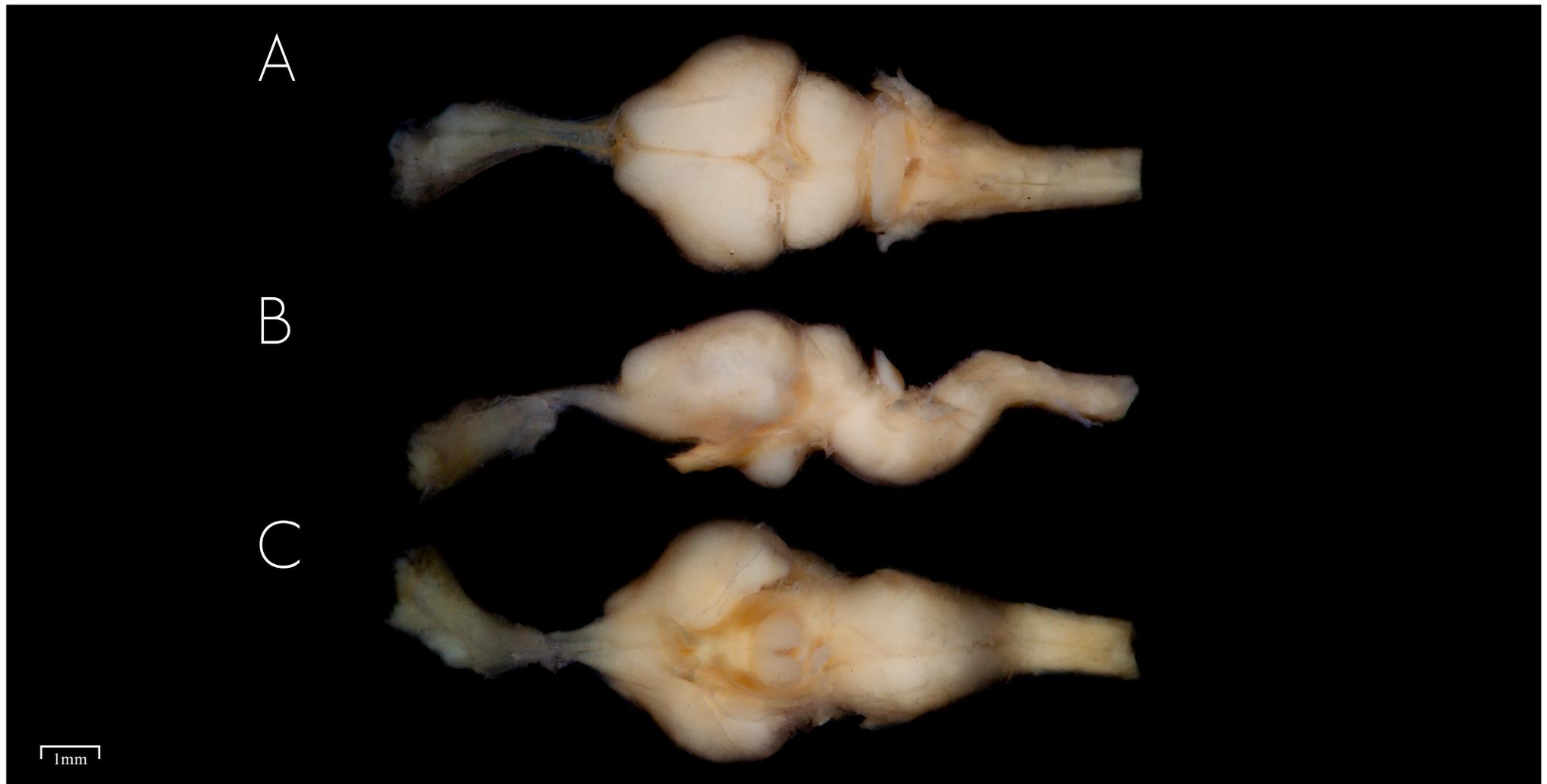
SLI Sistema da Linha Lateral
Es Espiráculo



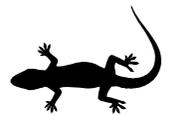


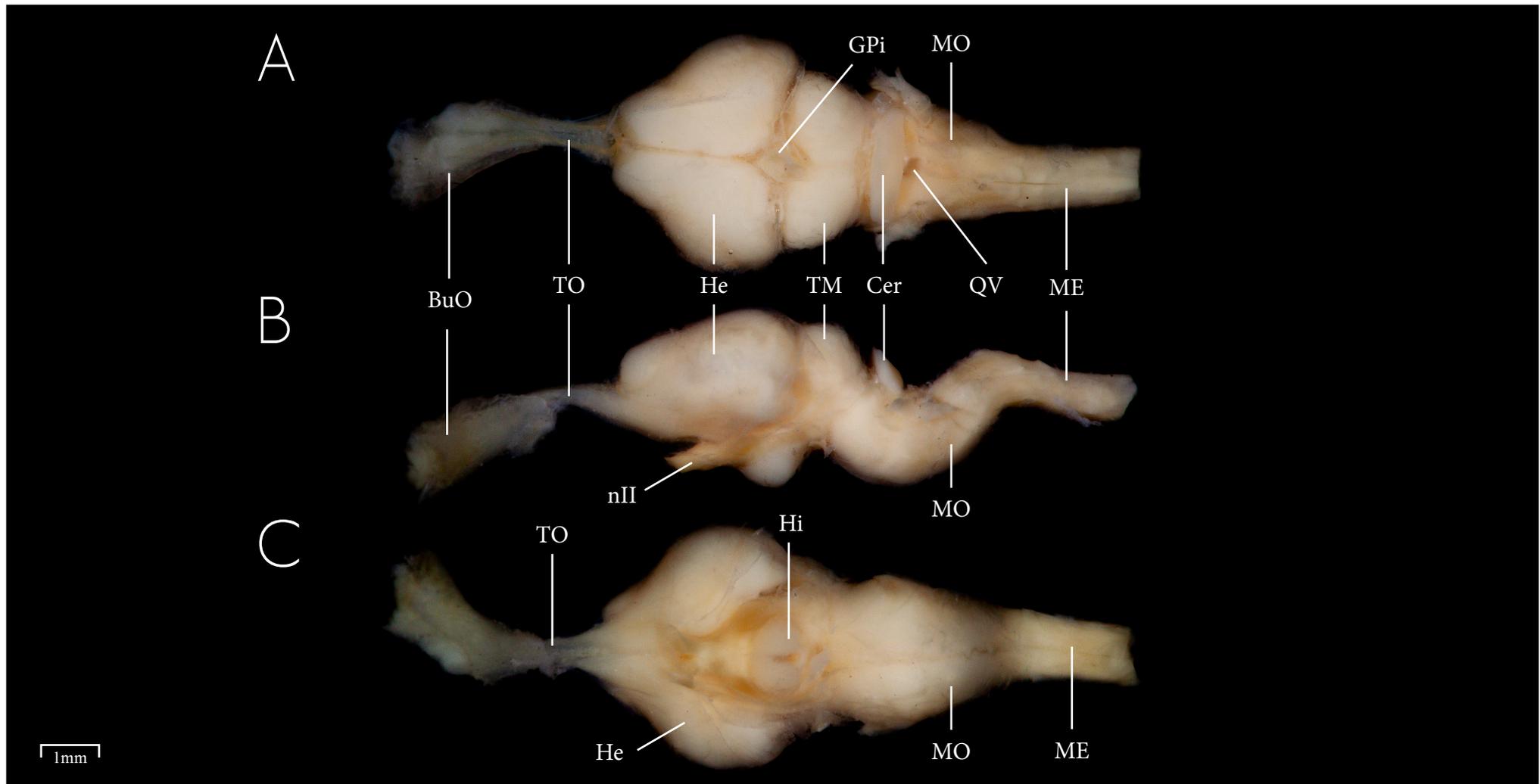
RÉPTEIS





A - Vista dorsal do encéfalo
B - Vista lateral do encéfalo
C - Vista ventral do encéfalo





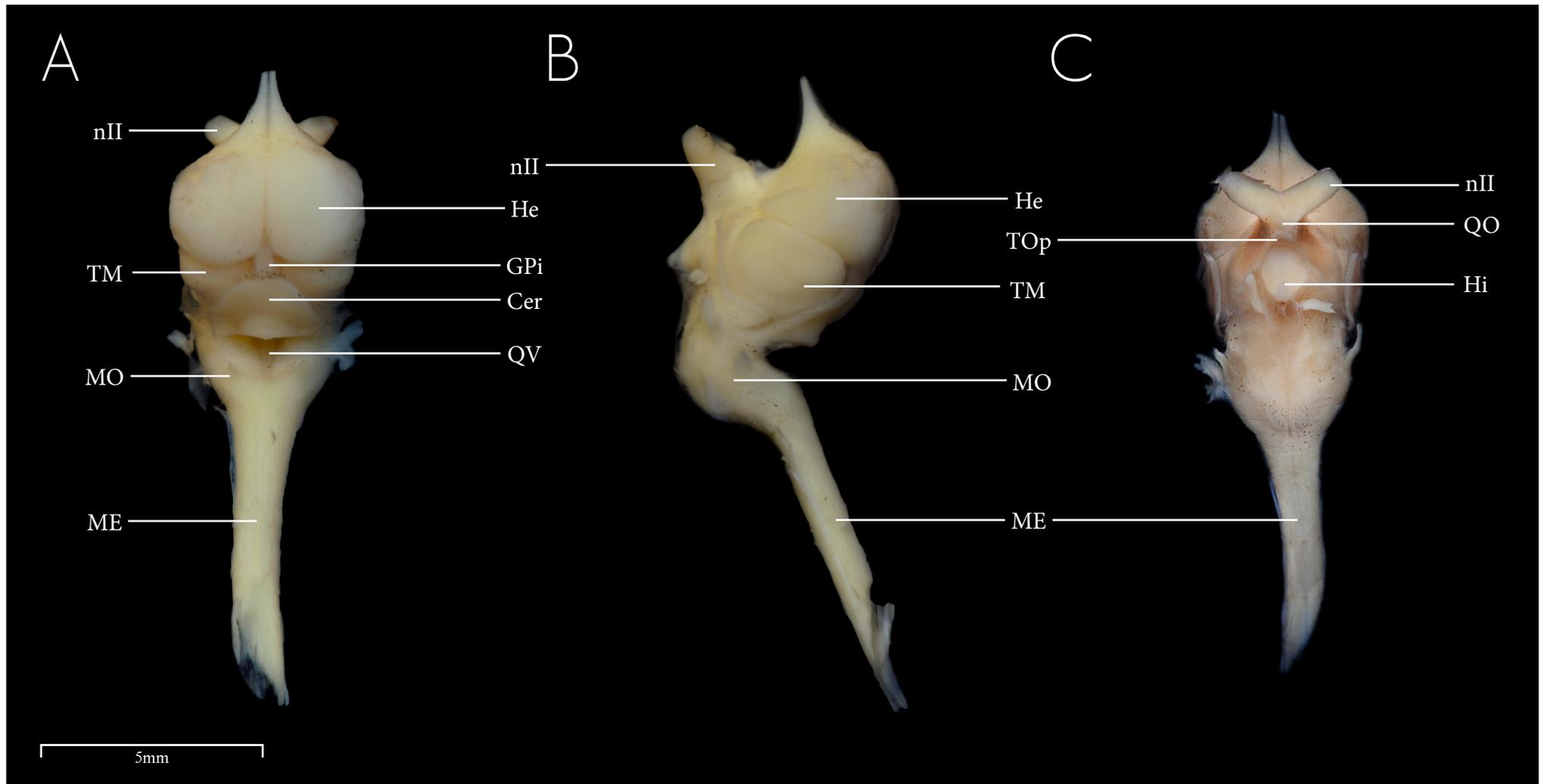
BuO	Bulbo olfatório	LOI	Lobo olfatório	QV	Quarto ventrículo
Cer	Cerebelo	ME	Medula espinal	TM	Teto mesencefálico
GPi	Glandula Pineal	MO	Medula oblongata	TO	Trato olfatório
He	Hemisférios	nII	Nervo cranial II (Óptico)		
Hi	Hipófise				



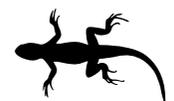


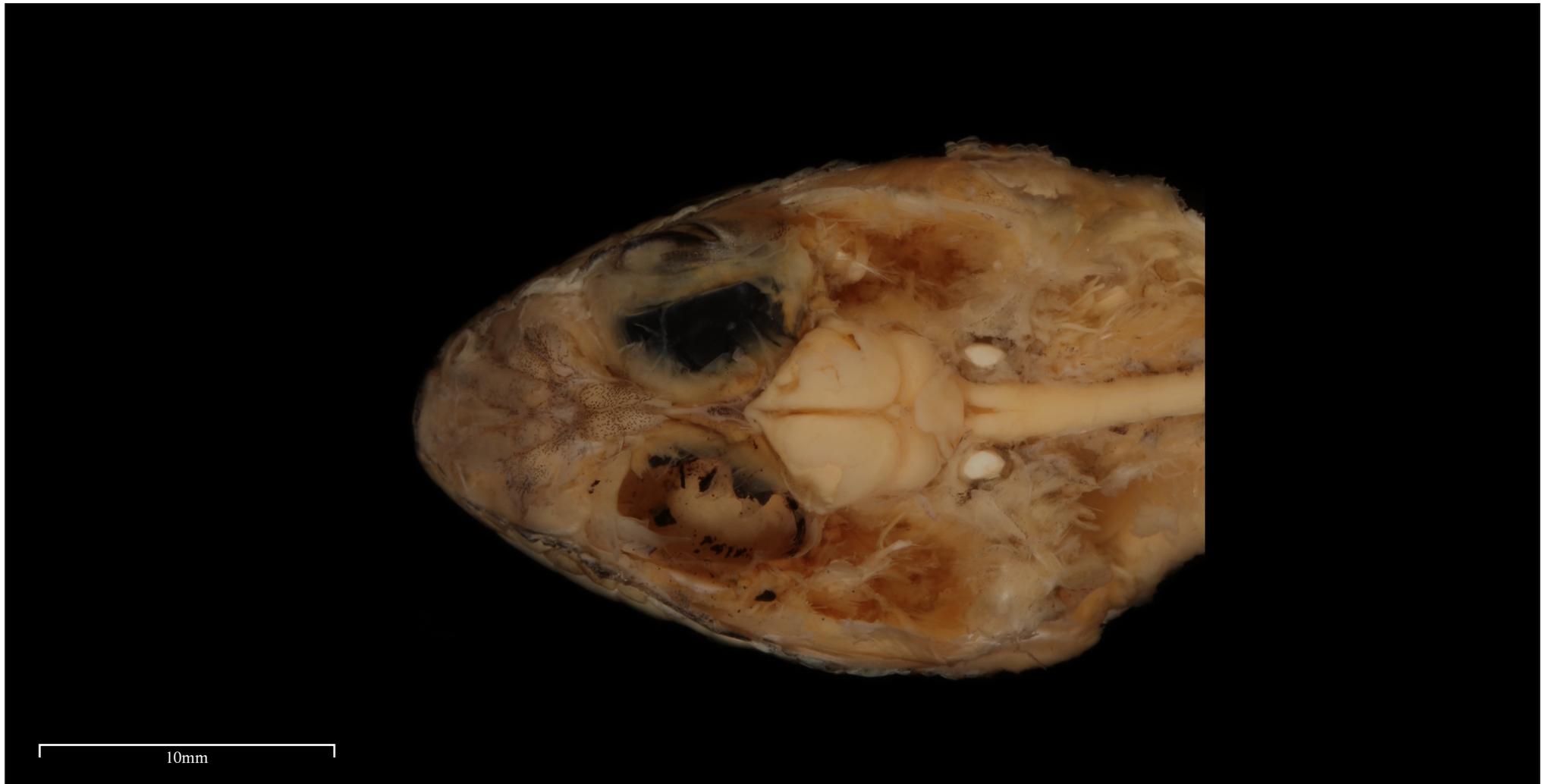
A - Vista dorsal do encéfalo
B - Vista lateral do encéfalo
C - Vista ventral do encéfalo



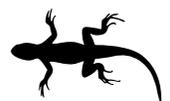


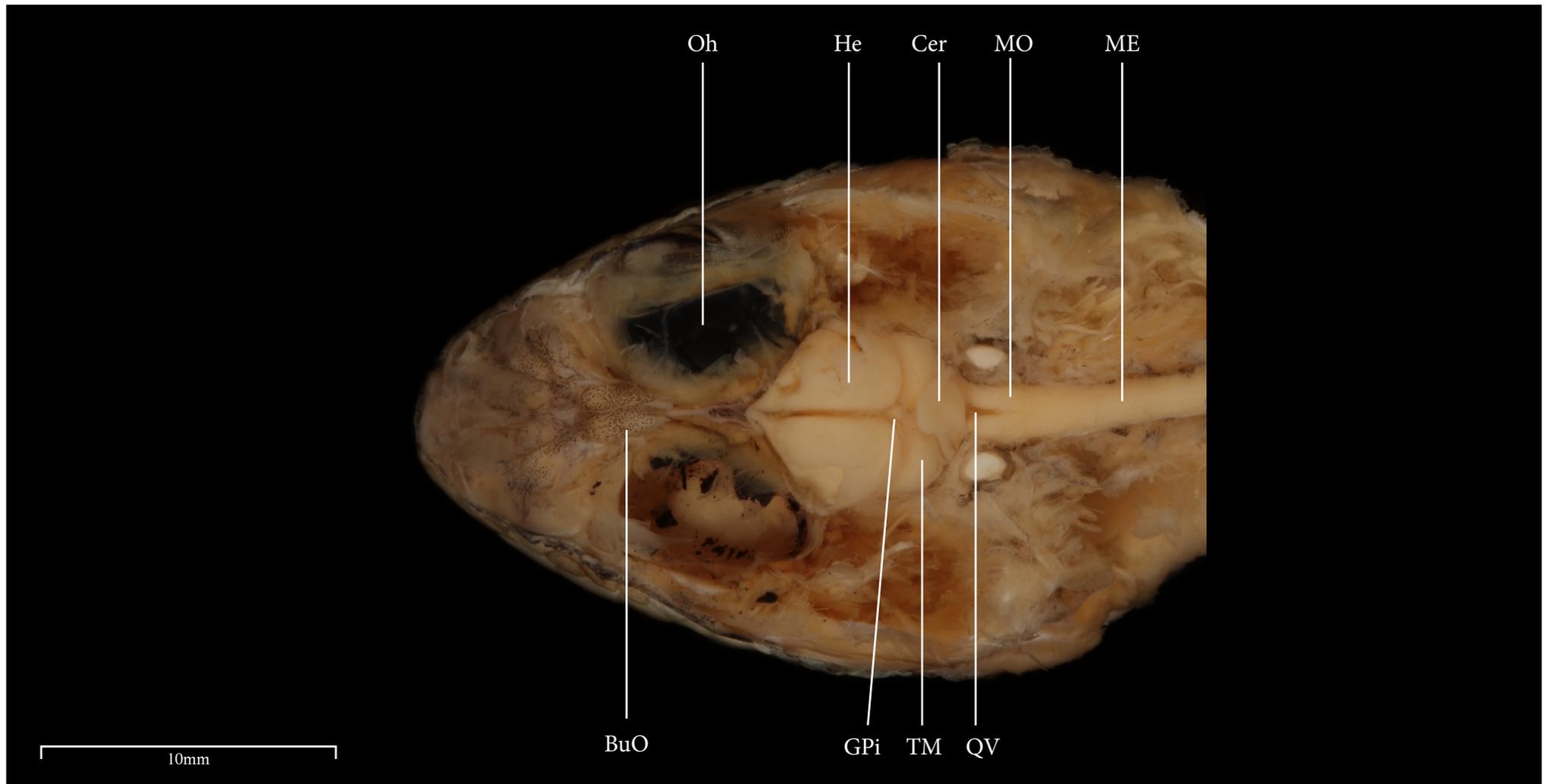
Cer	Cerebelo	MO	Medula oblongata	TOP	Trato óptico
GPI	Glândula pineal	nII	Nervo cranial II (Óptico)		
He	Hemisfério	QO	Quiasma óptico		
Hi	Hipófise	QV	Quarto ventrículo		
ME	Medula espinhal	TM	Teto mesencefálico		





Vista dorsal do encéfalo após retirada de pele e musculatura da cabeça





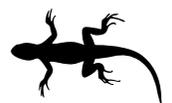
BuO	Bulbo olfatório	MO	Medula oblongata
Cer	Cerebelo	Oh	Olho
GPi	Glândula pineal	QV	Quarto ventrículo
He	Hemisférios	TM	Teto mesencefálico
ME	Medula espinhal		

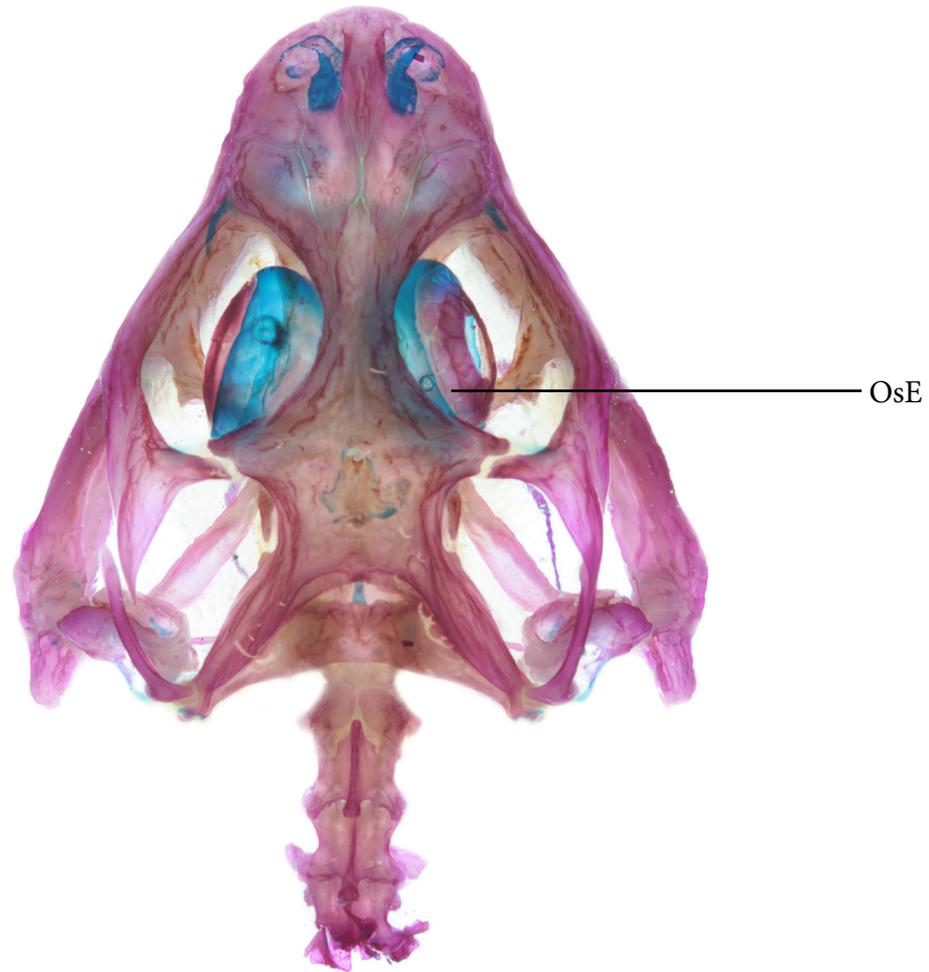




5mm

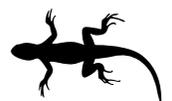
Vista ventral do crânio diafanizado.

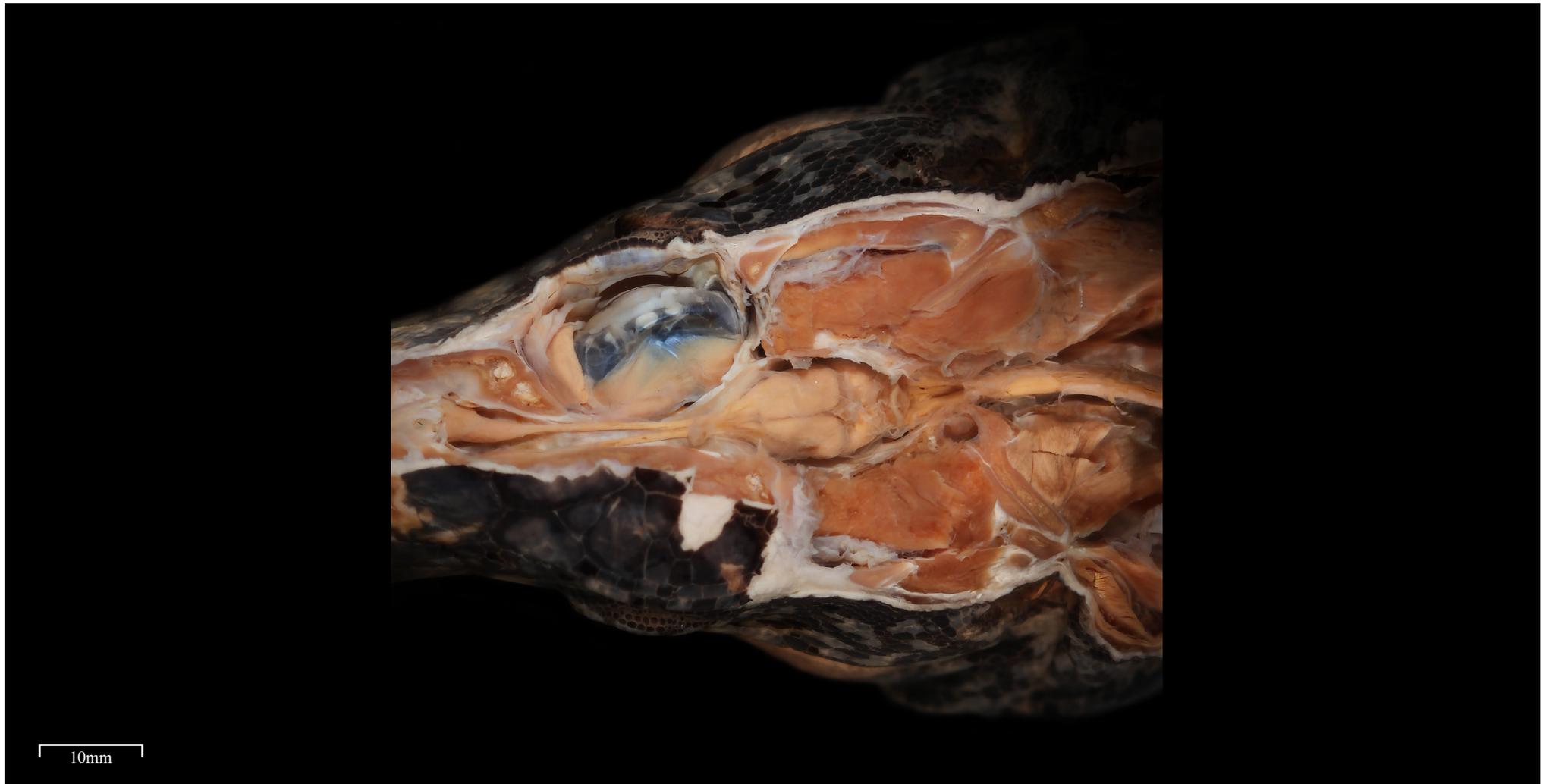




5mm

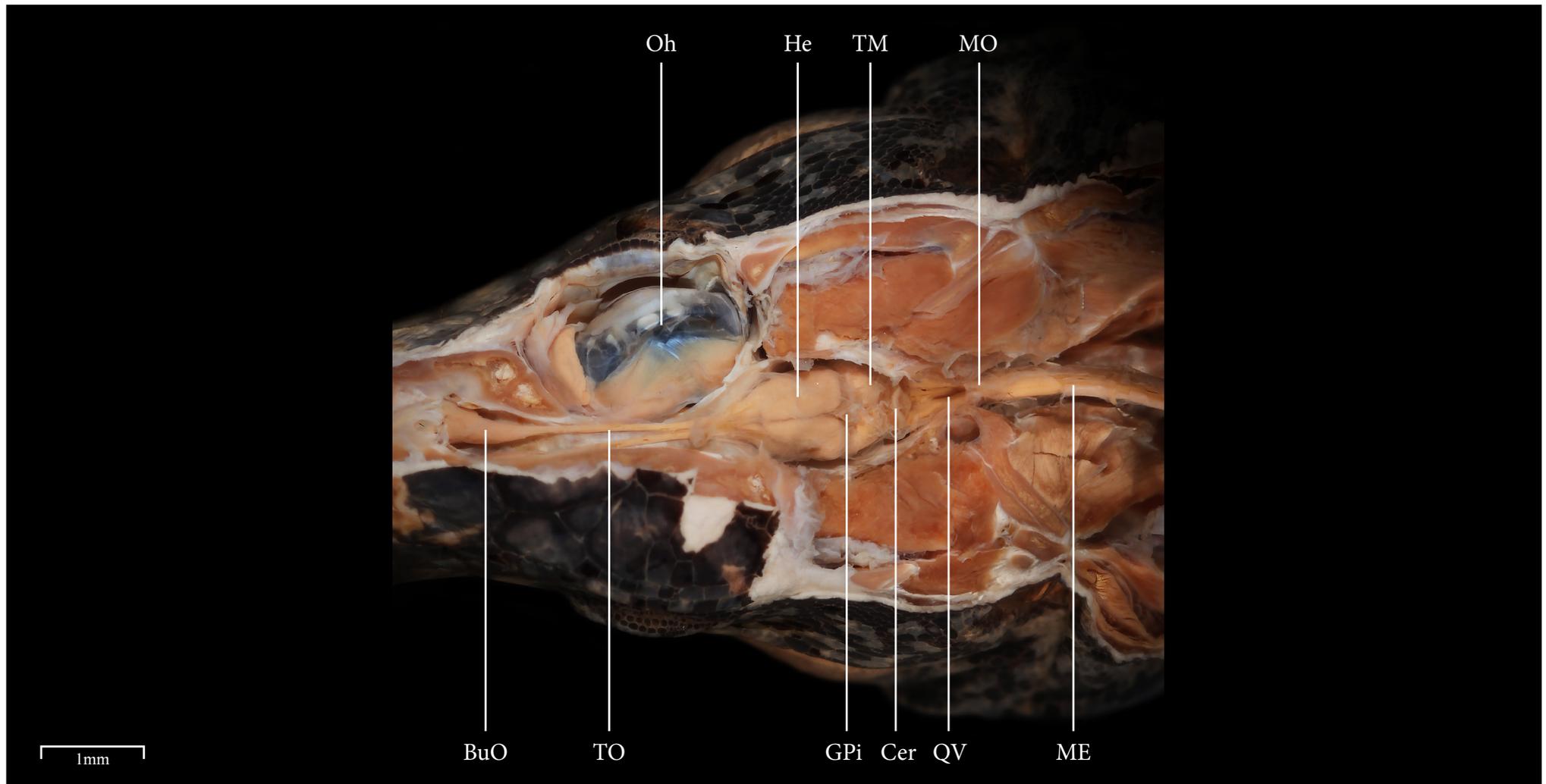
OsE Osso esclerótico





Vista dorsal do encéfalo após retirada de pele e musculatura da cabeça





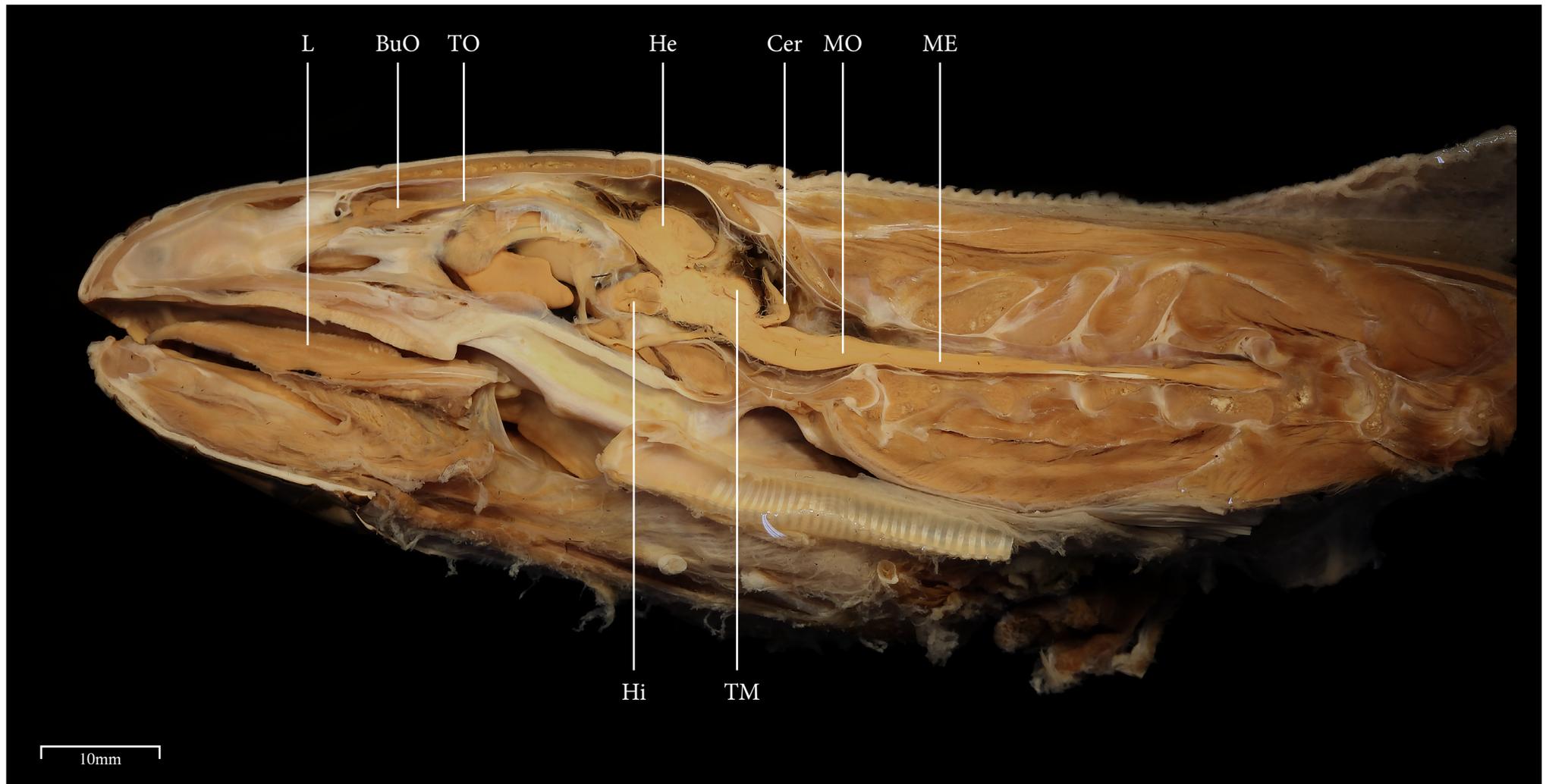
BuO	Bulbo olfatório	MO	Medula oblongata
Cer	Cerebelo	Oh	Olho
GPi	Glândula pineal	QV	Quarto ventrículo
He	Hemisférios	TM	Teto mesencefálico
ME	Medula espinhal	TO	Trato olfatório





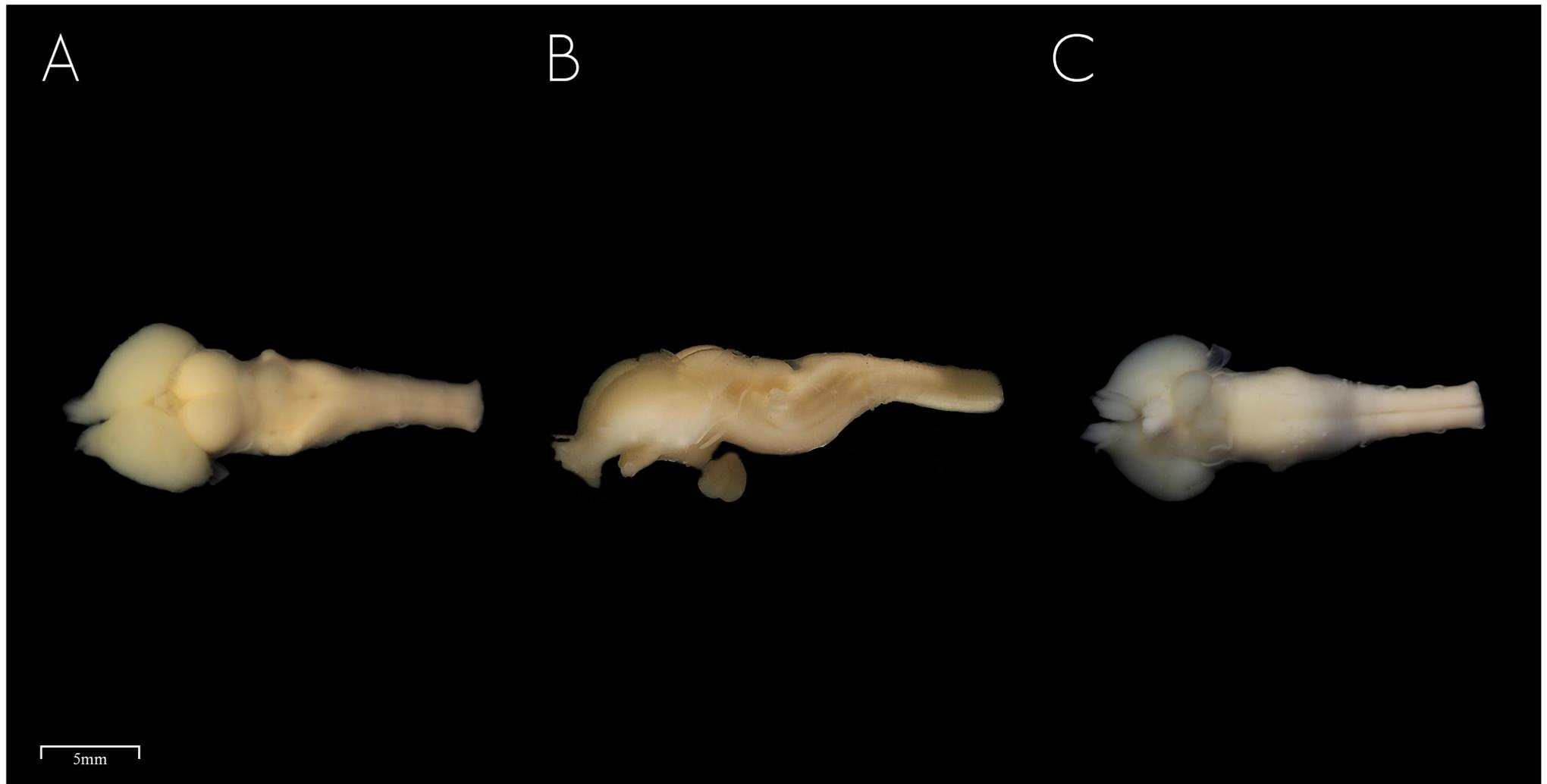
Corte sagital da cabeça





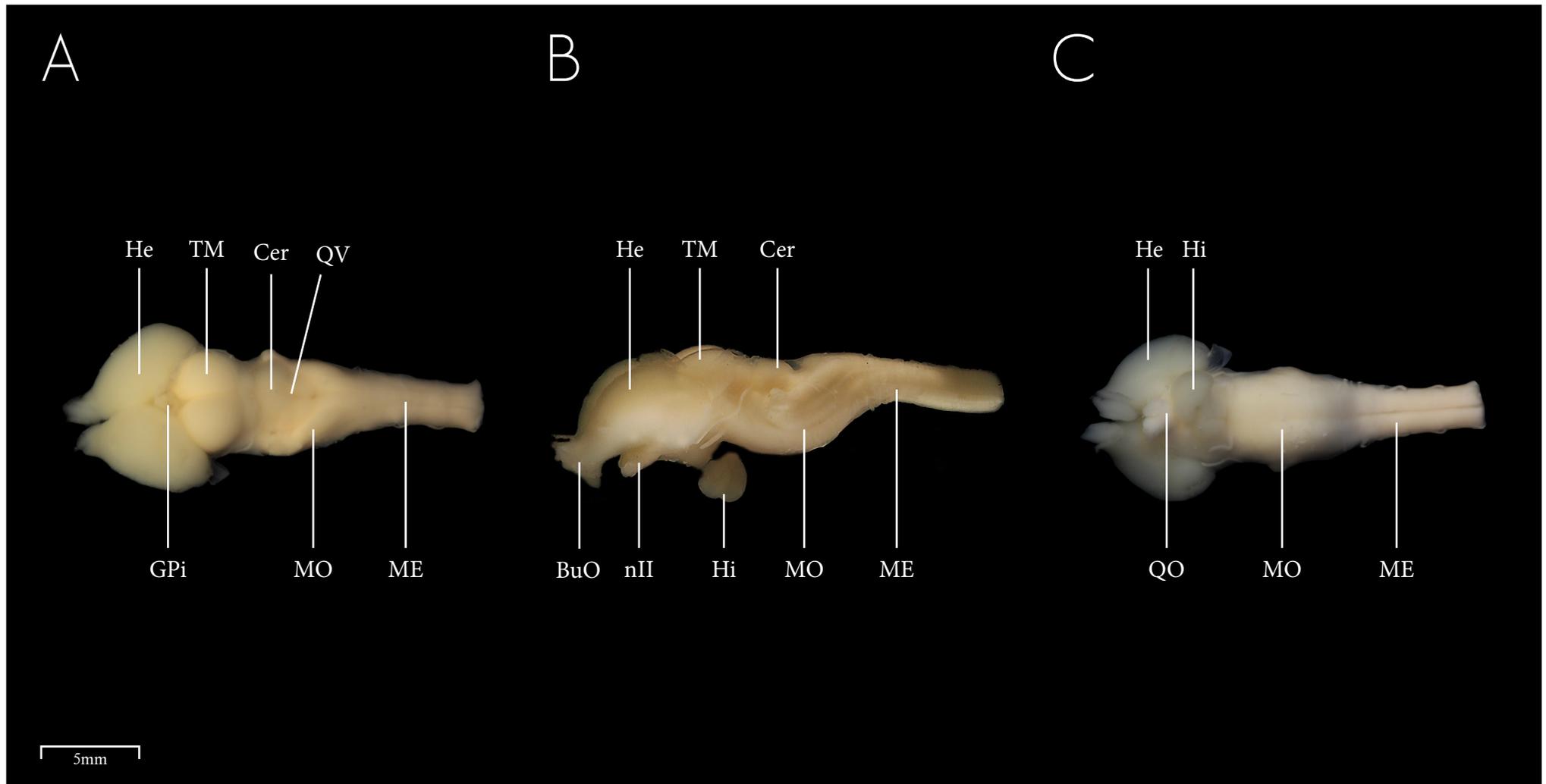
BuO	Bulbo olfatório	ME	Medula espinhal
Cer	Cerebelo	MO	Medula oblongata
He	Hemisfério	TM	Teto mesencefálico
Hi	Hipófise	TO	Trato olfatório
L	Língua		





A - Vista dorsal do encéfalo
B - Vista lateral do encéfalo
C - Vista ventral do encéfalo





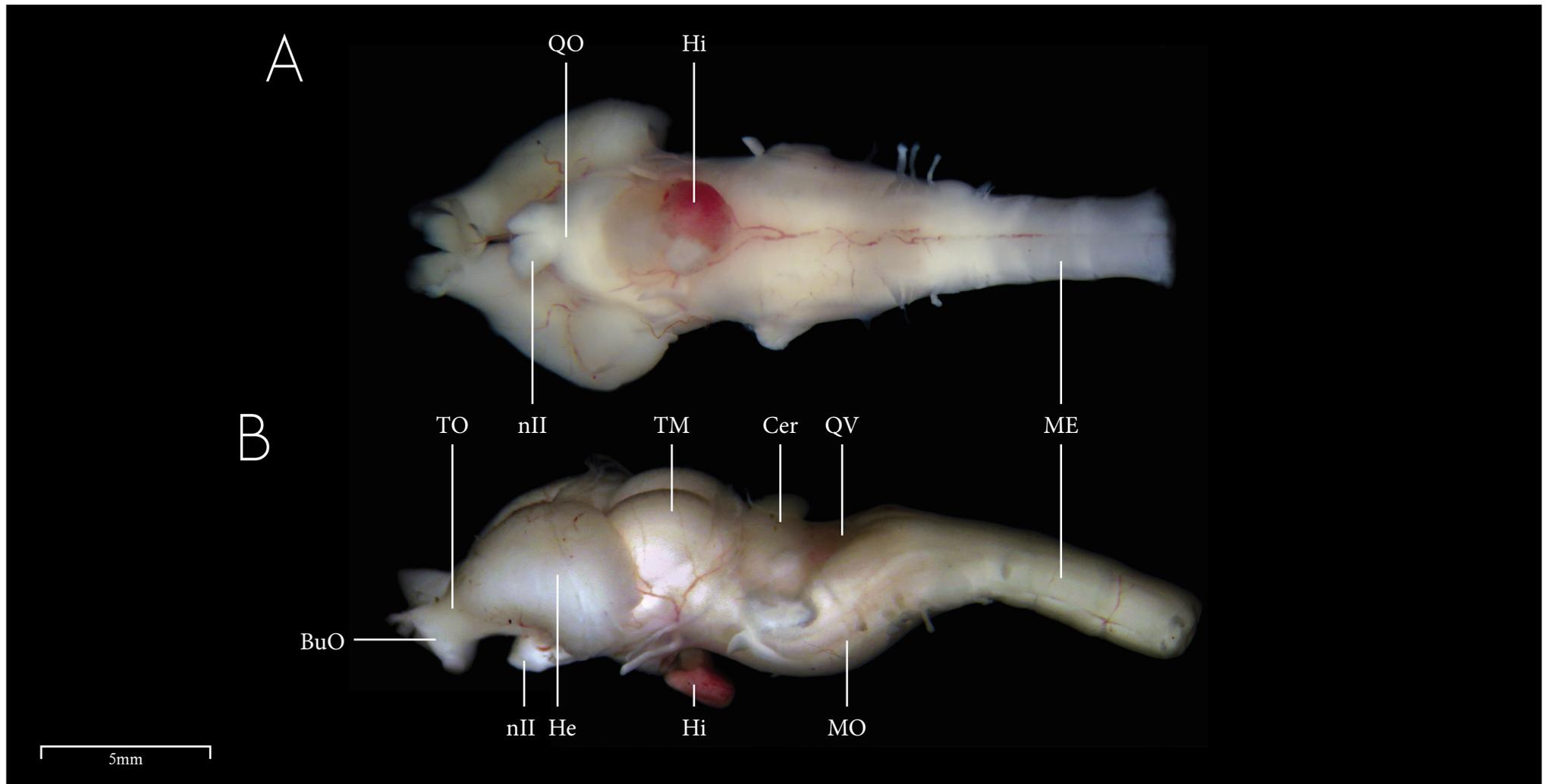
BuO	Bulbo Olfatório	Hi	Hipófise	QV	Quarto ventrículo
Cer	Cerebelo	ME	Medula espinhal	TM	Teto mesencefálico
Di	Diencéfalo	MO	Medula oblongata		
GPI	Glândula pineal	nII	Nervo cranial II (Óptico)		
He	Hemisfério	QO	Quiasma óptico		





A - Vista ventral do encéfalo
B - Vista lateral do encéfalo





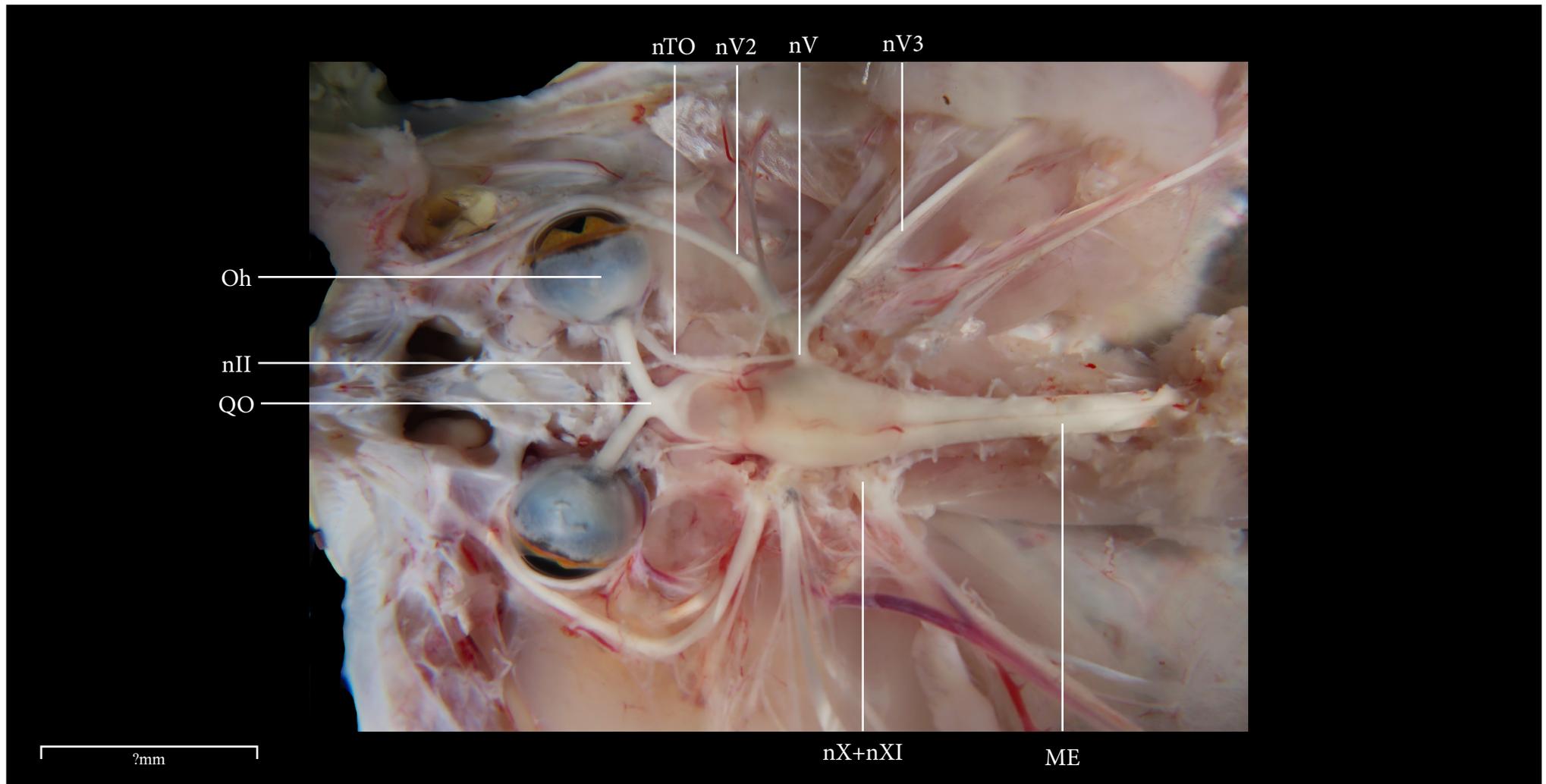
BuO	Bulbo olfatório	MO	Medula oblongata
Cer	Cerebelo	nII	Nervo cranial II (Óptico)
He	Hemisfério	QO	Quiasma óptico
Hi	Hipófise	QV	Quarto ventrículo
LOI	Lobo olfatório	TM	Teto mesencefálico
ME	Medula espinhal	TO	Trato olfatório





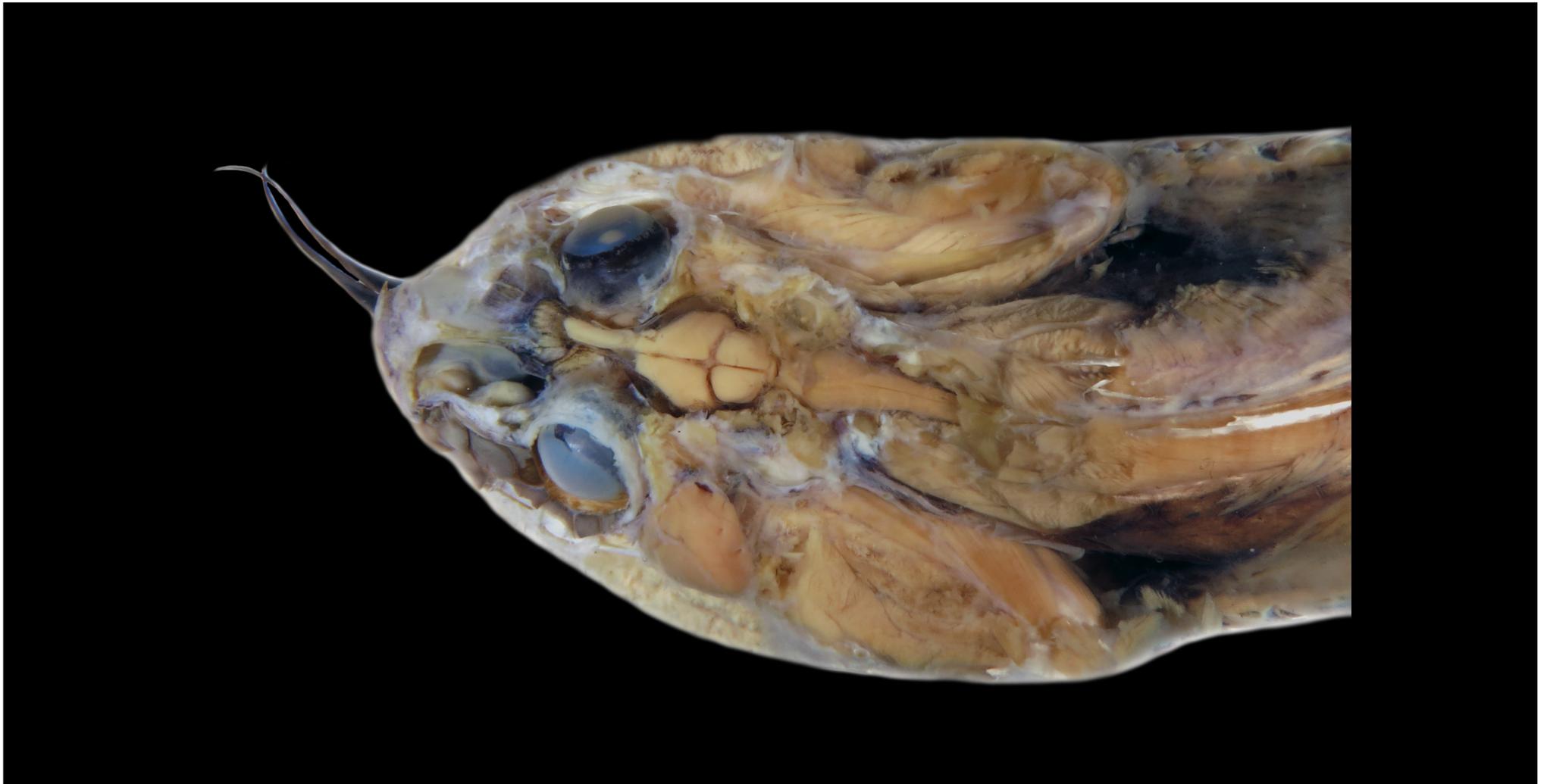
Vista ventral do encéfalo após retirada de pele e musculatura da cabeça





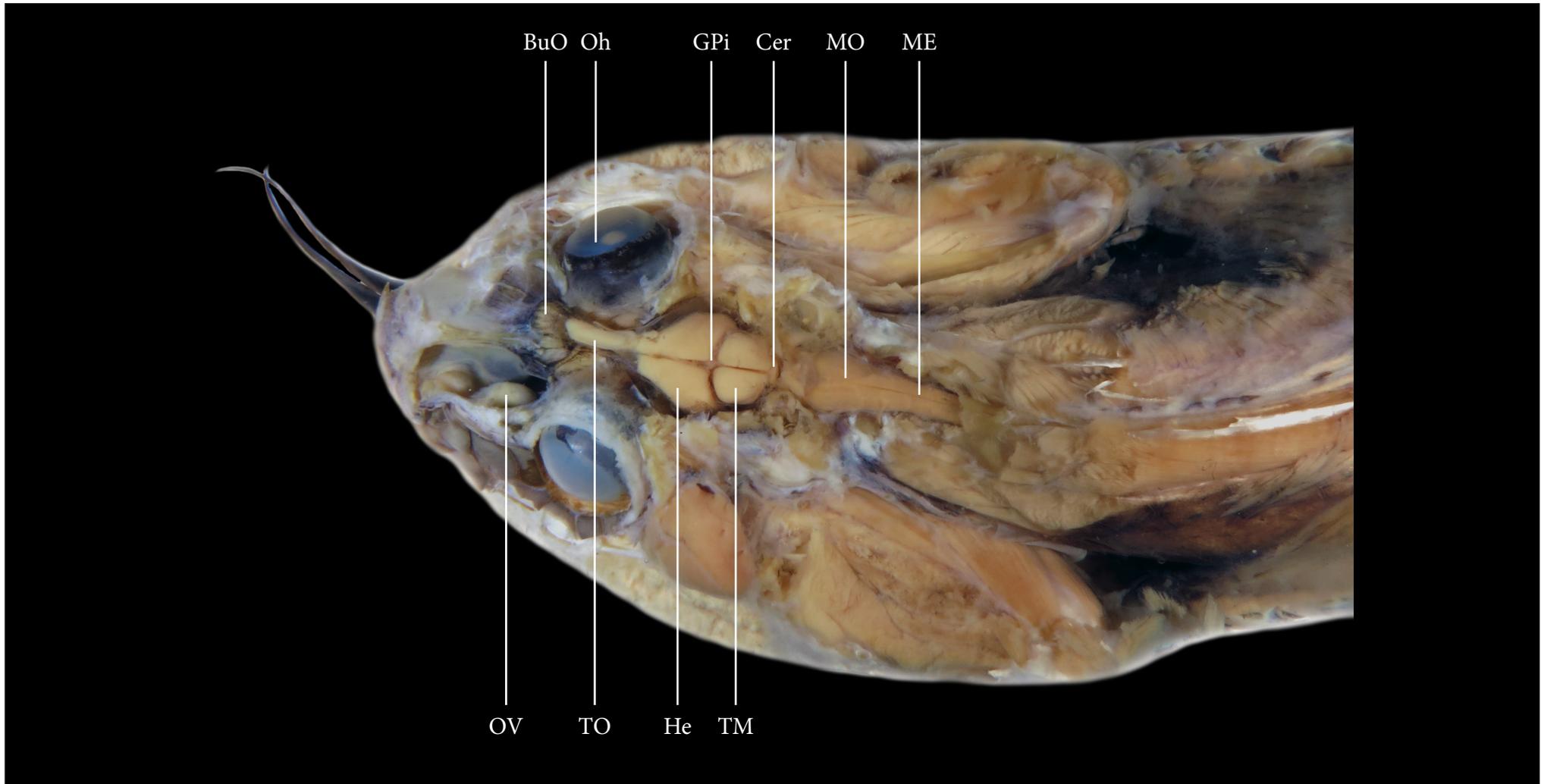
ME	Medula espinhal	nX	Nervo cranial X (Vago)
MO	Medula oblongata	nXI	Nervo cranial XI (Acessório espinal)
nII	Nervo cranial II (Óptico)	Oh	Olho
nV	Nervo cranial V (Trigêmeo)	QO	Quiasma óptico
nV2	Nervo cranial V ramo 2	TO	Trato olfatório
nV3	Nervo cranial V ramo 3		





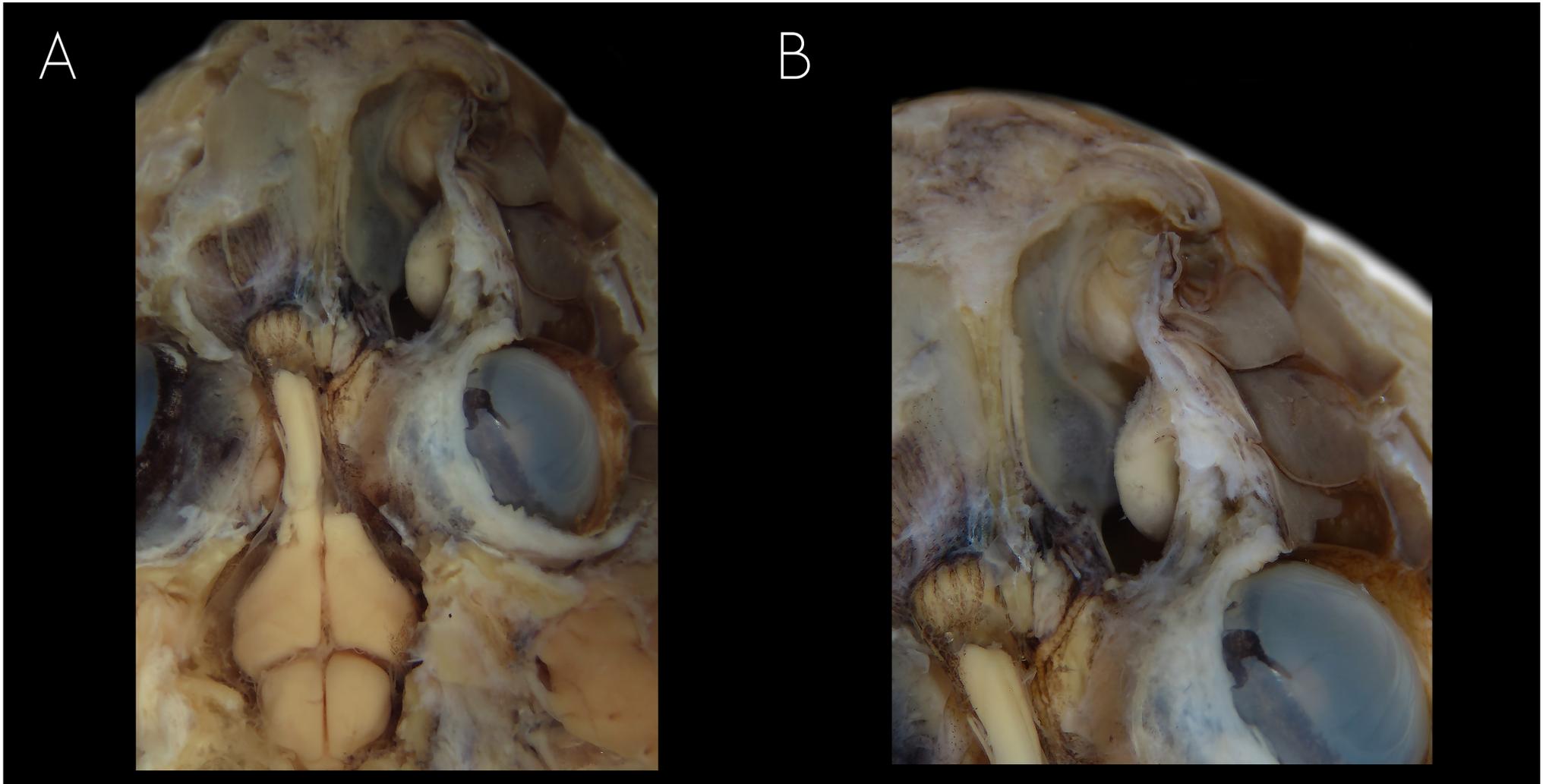
Vista dorsal do encéfalo após retirada de pele e musculatura da cabeça





BuO	Bulbo olfatório	MO	Medula oblongata
Cer	Cerebelo	Oh	Olho
GPi	Glandula Pineal	OV	Órgão vomeronasal
He	Hemisfério	TM	Teto mesencefálico
ME	Medula espinhal	TO	Trato olfatório

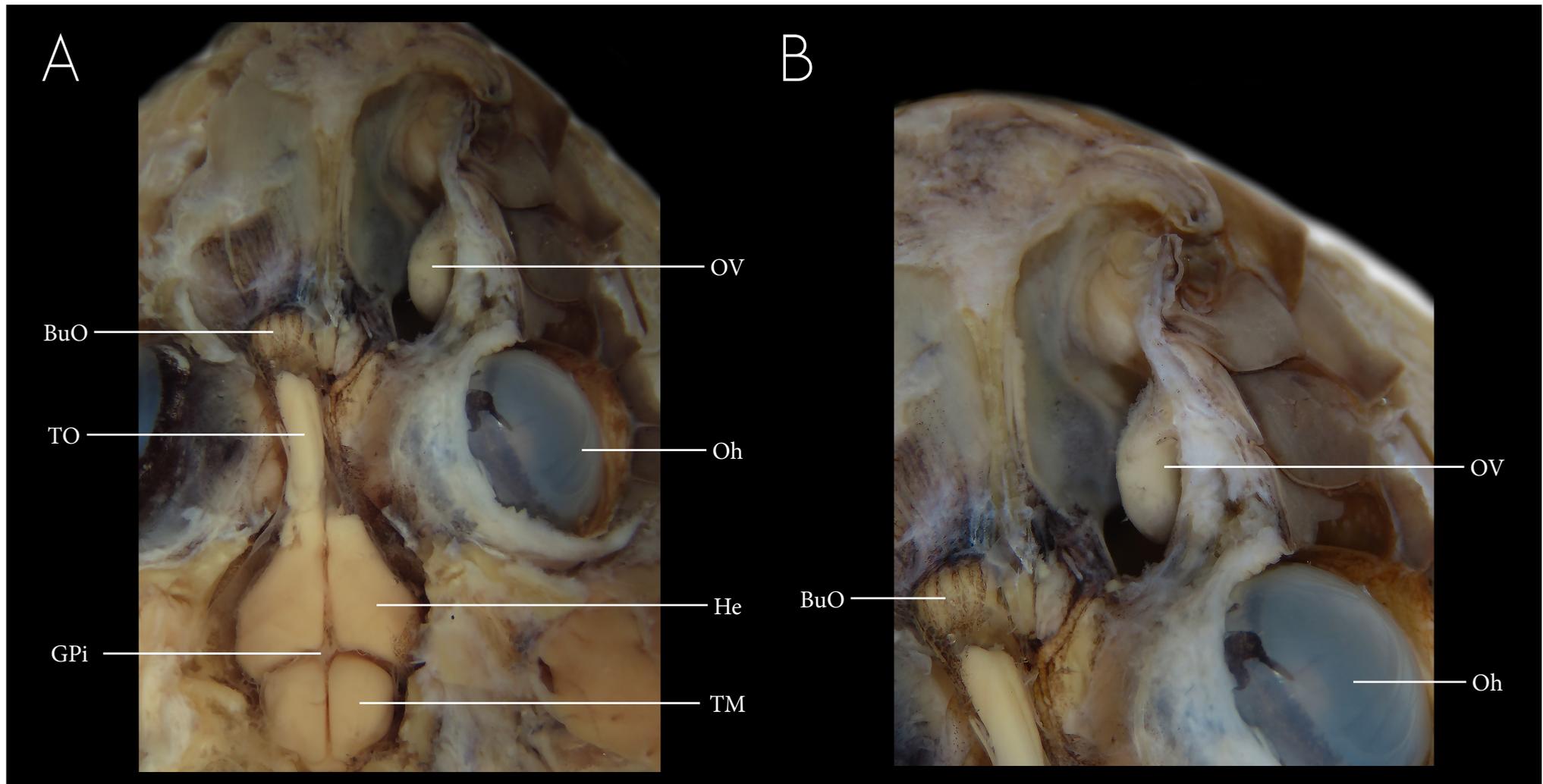




A - Vista dorsal do encéfalo após retirada de pele e musculatura da cabeça

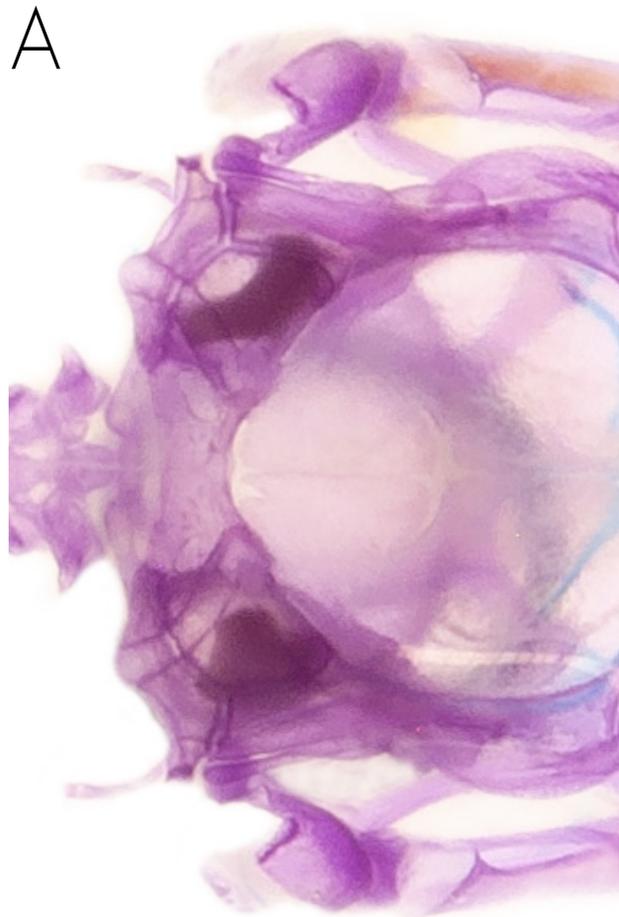
B - Detalhe do vomeronasal



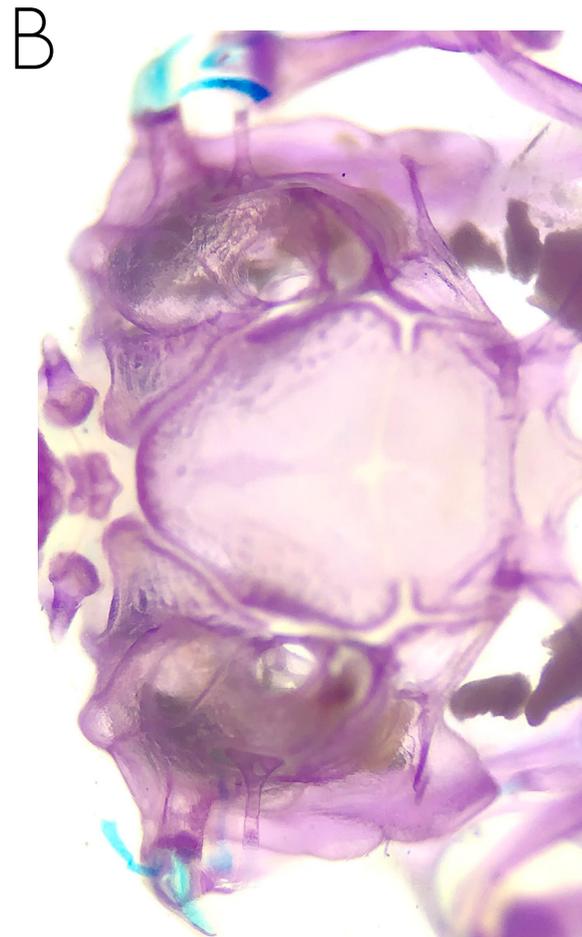


BuO	Bulbo olfatório	TM	Teto mesencefálico
GPI	Glandula Pineal	TO	Trato olfatório
He	Hemisfério		
Oh	Olho		
OV	Órgão vomeronasal		





1mm



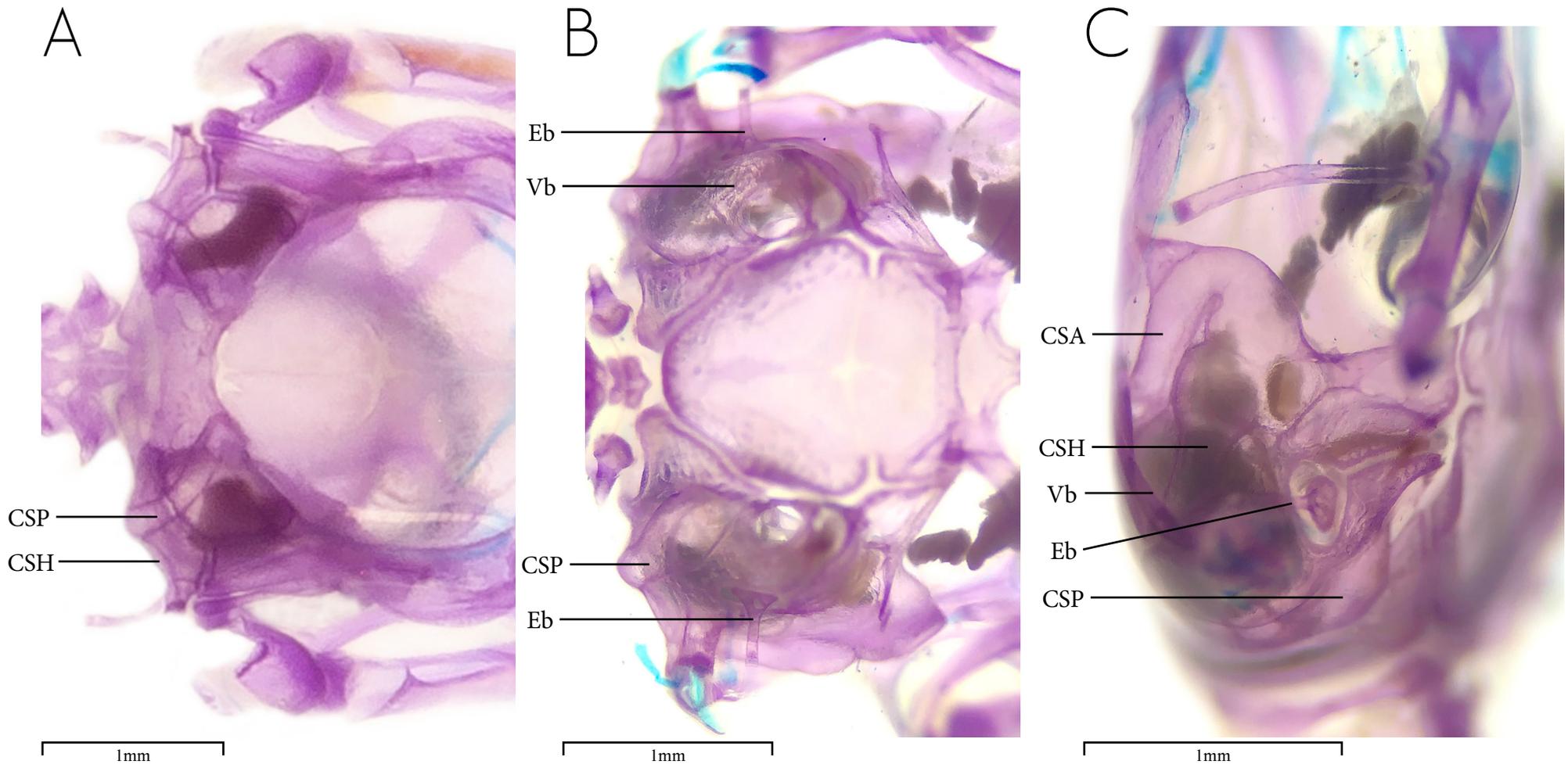
1mm



1mm

- A - Vista dorsal
- B - Vista ventral
- C - Vista lateral





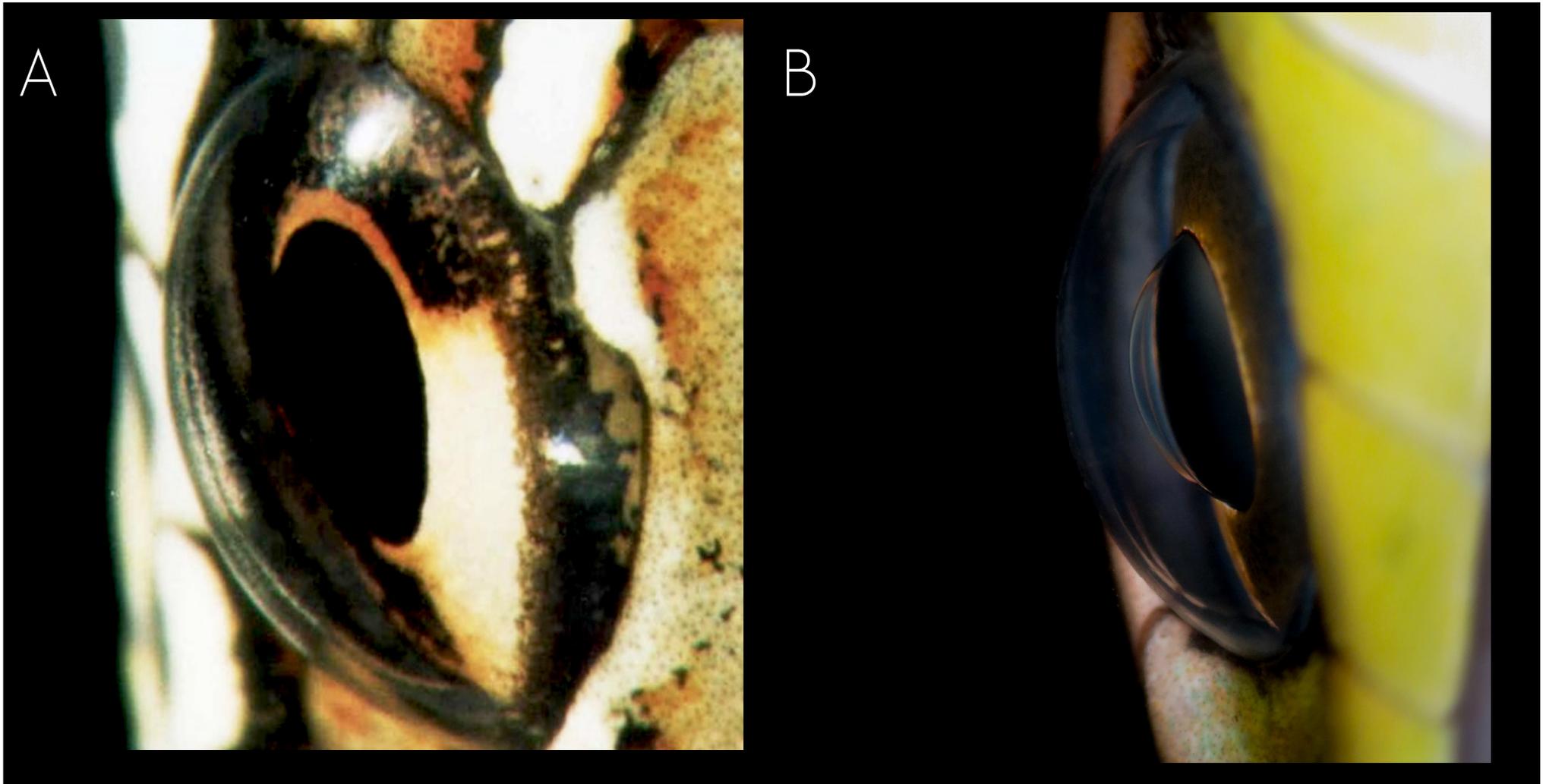
- CSA Canal Semicircular Anterior
- CSH Canal Semicircular Horizontal
- CSP Canal Semicircular Posterior
- Eb Estribo/ Columela
- Vb Vestíbulo





A - Vista ventral da língua bífida.
B - Vista lateral da língua bífida.

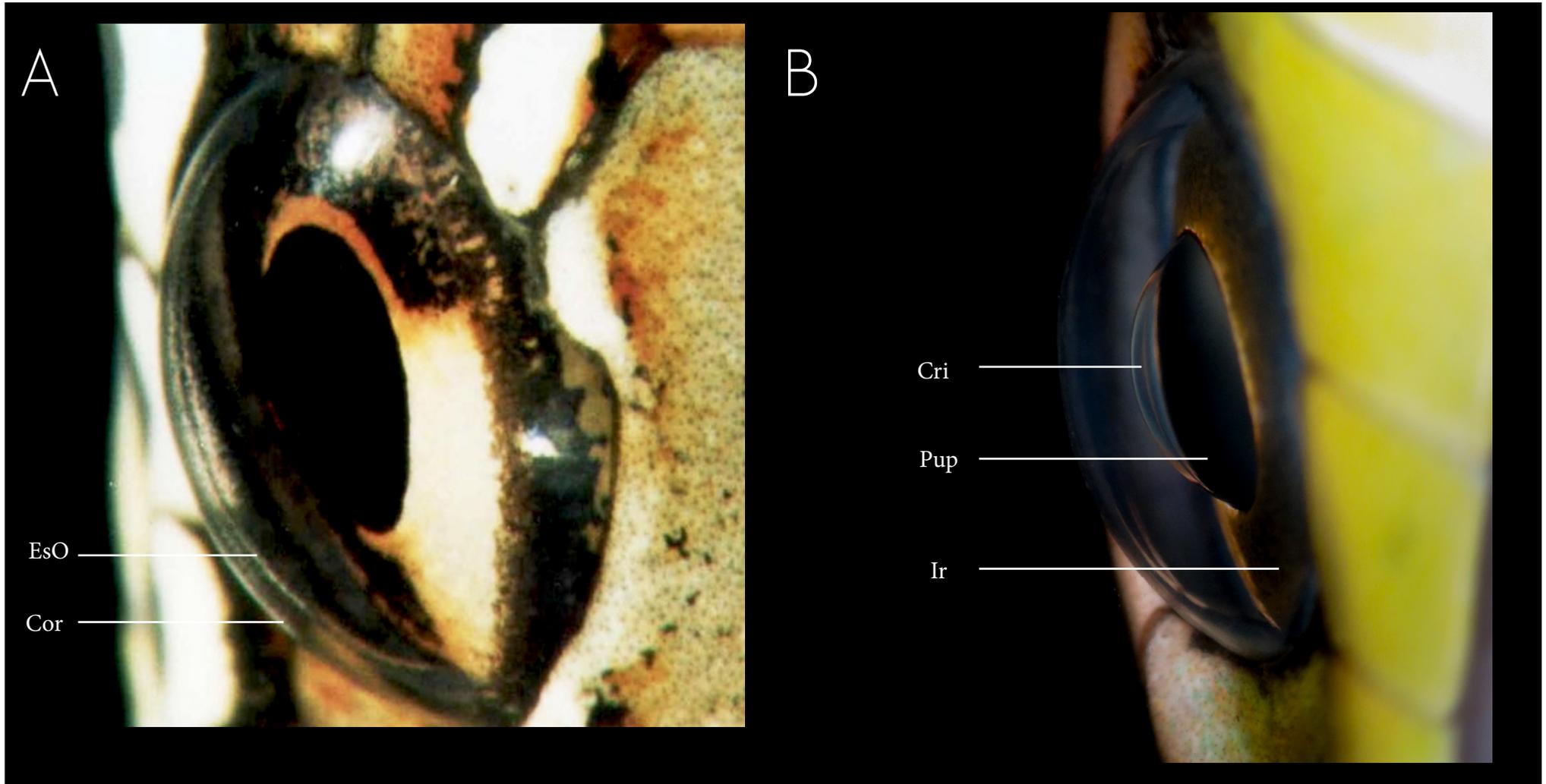




A - *Taeniophallus occipitalis*

B - *Phyllodryas olfersii*





- Cor Córnea
- Cri Cristalino
- EsO Escama do olho
- Ir Íris
- Pup Pupila





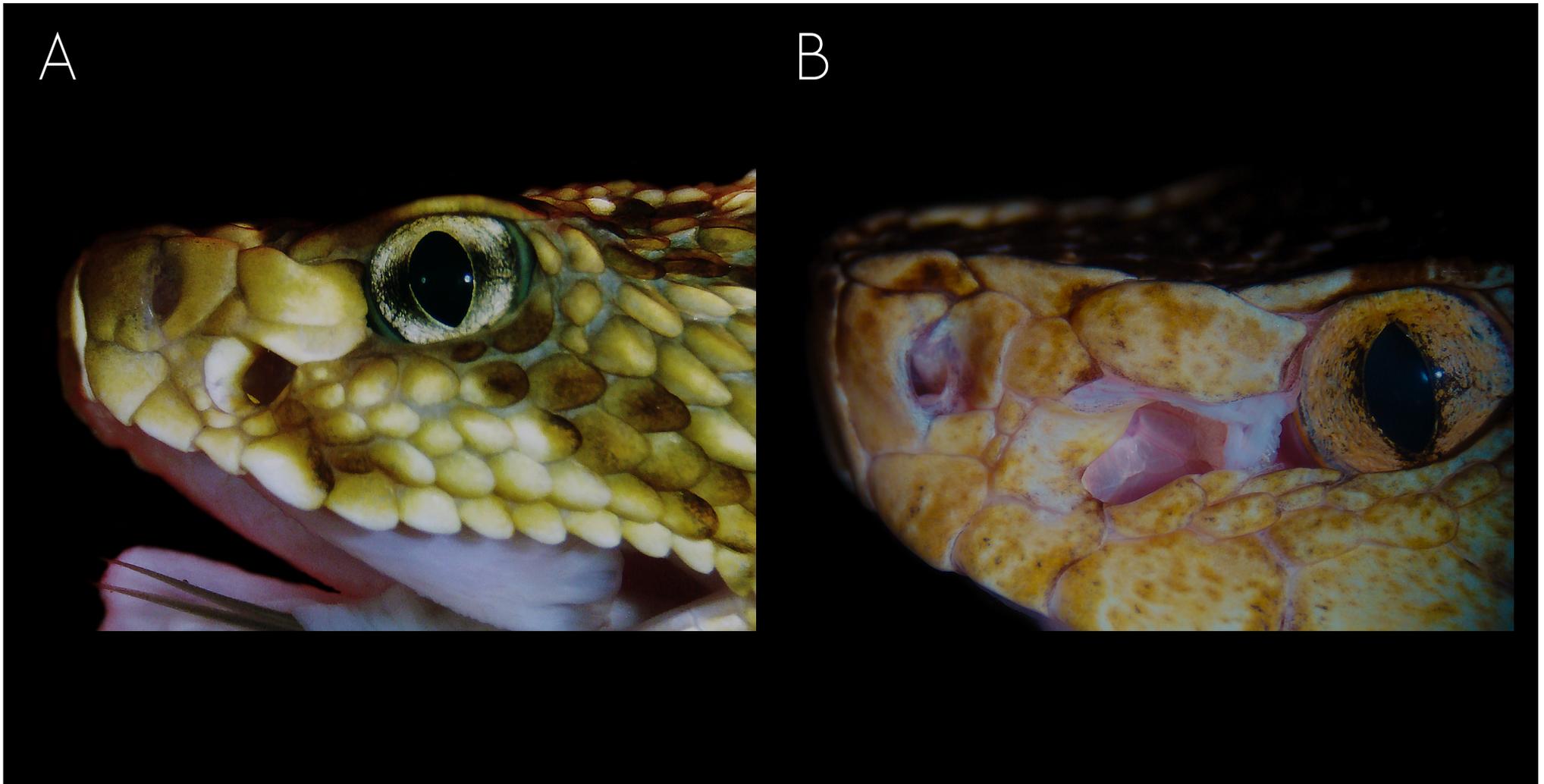
Vista lateral da cabeça mostrando olhos reduzidos e recobertos com pele





A - Vista lateral da cabeça

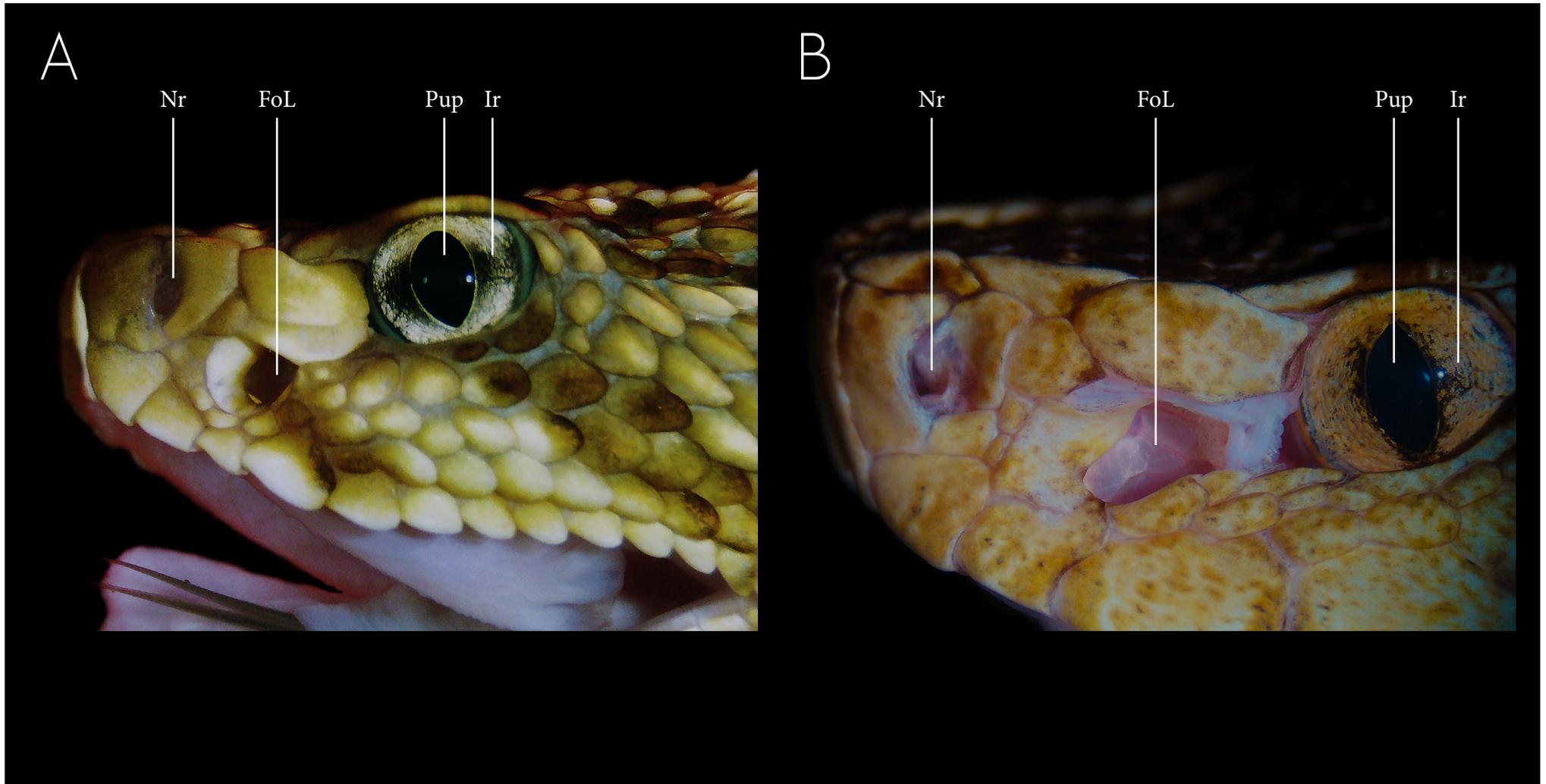




A - Vista lateral da cabeça

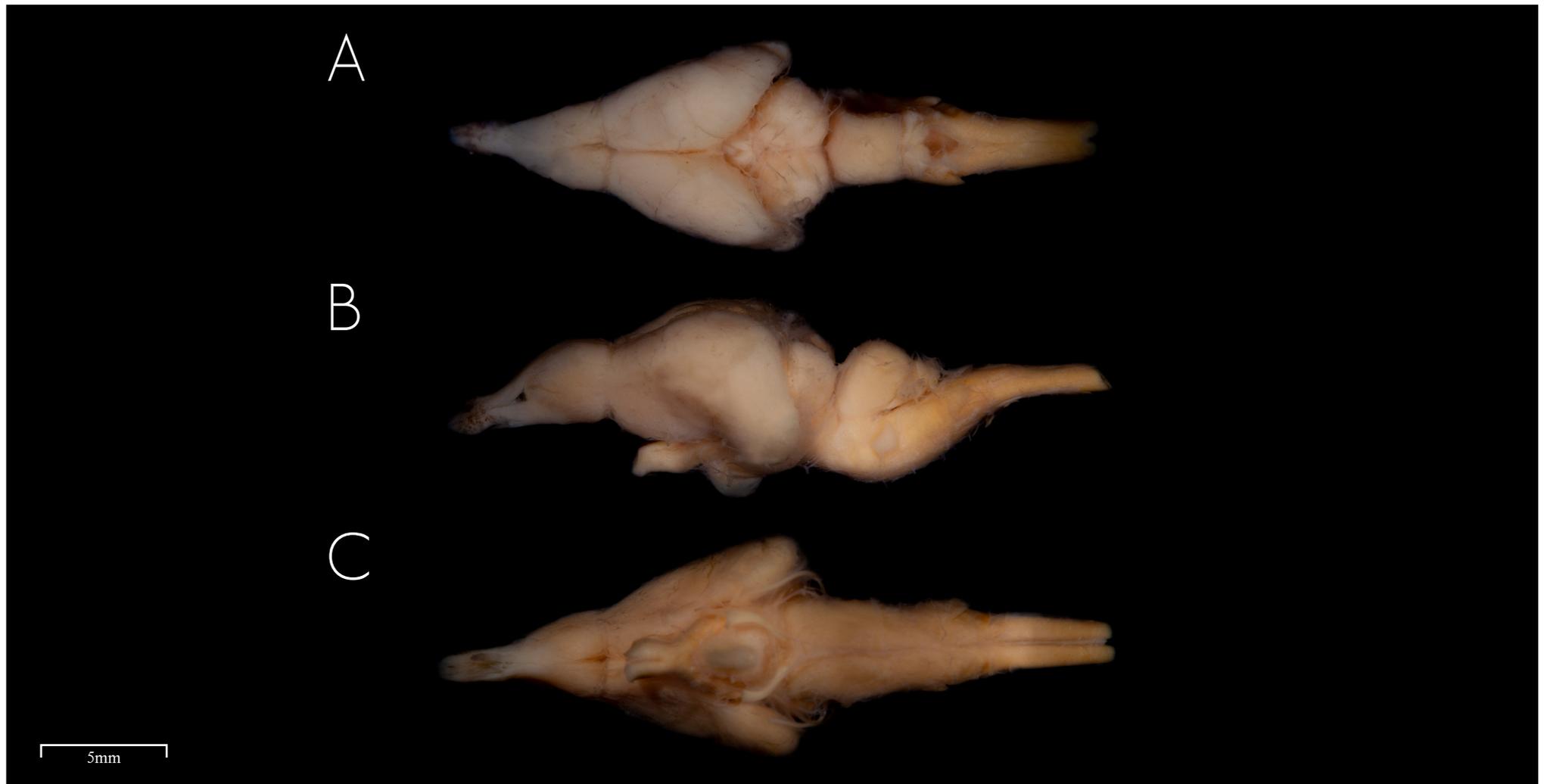
B - Detalhe da fosseta loreal com escama retirada





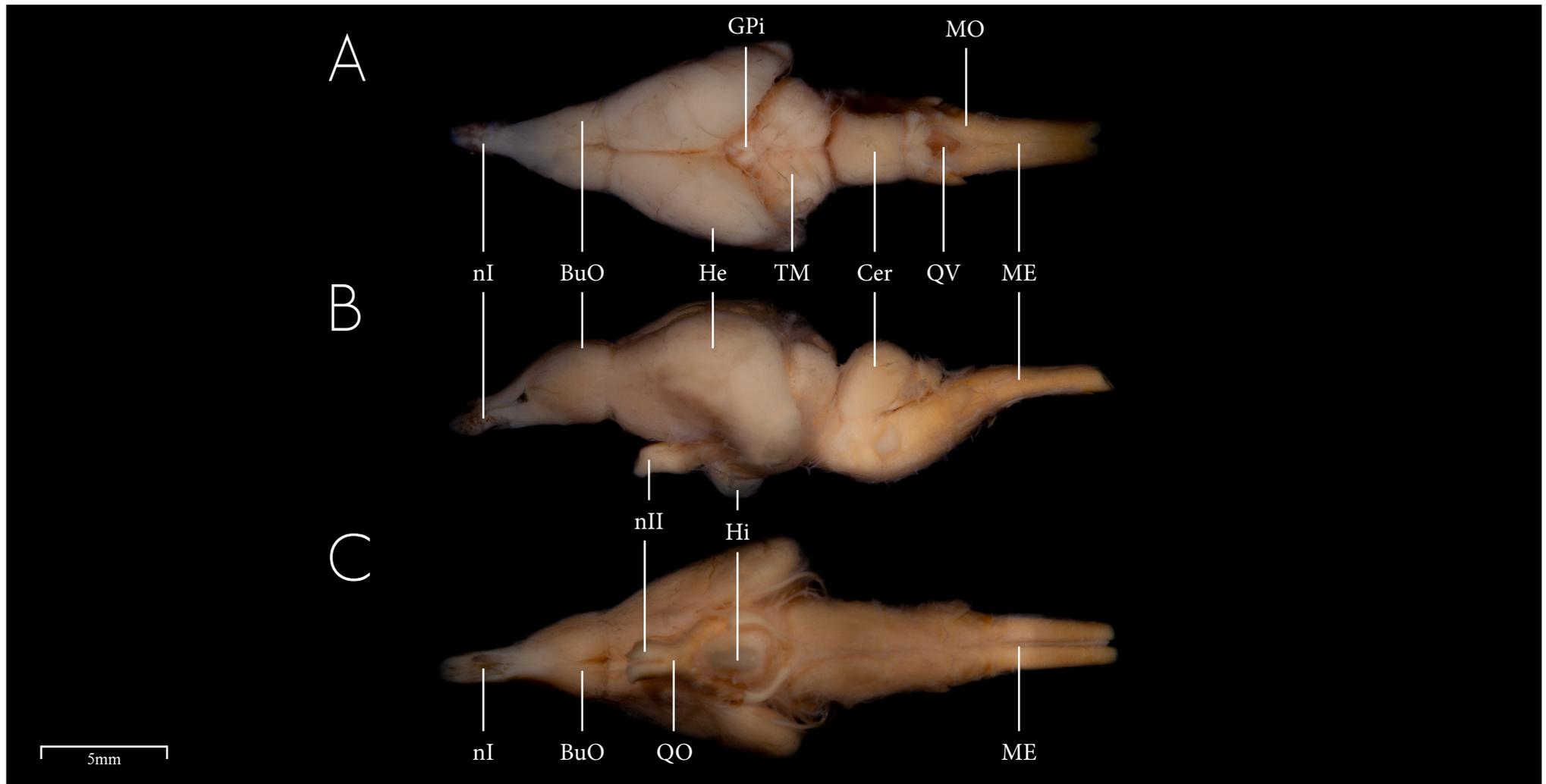
FoL Fosseta loreal
Ir Íris
Nr Narina
Pup Pupila





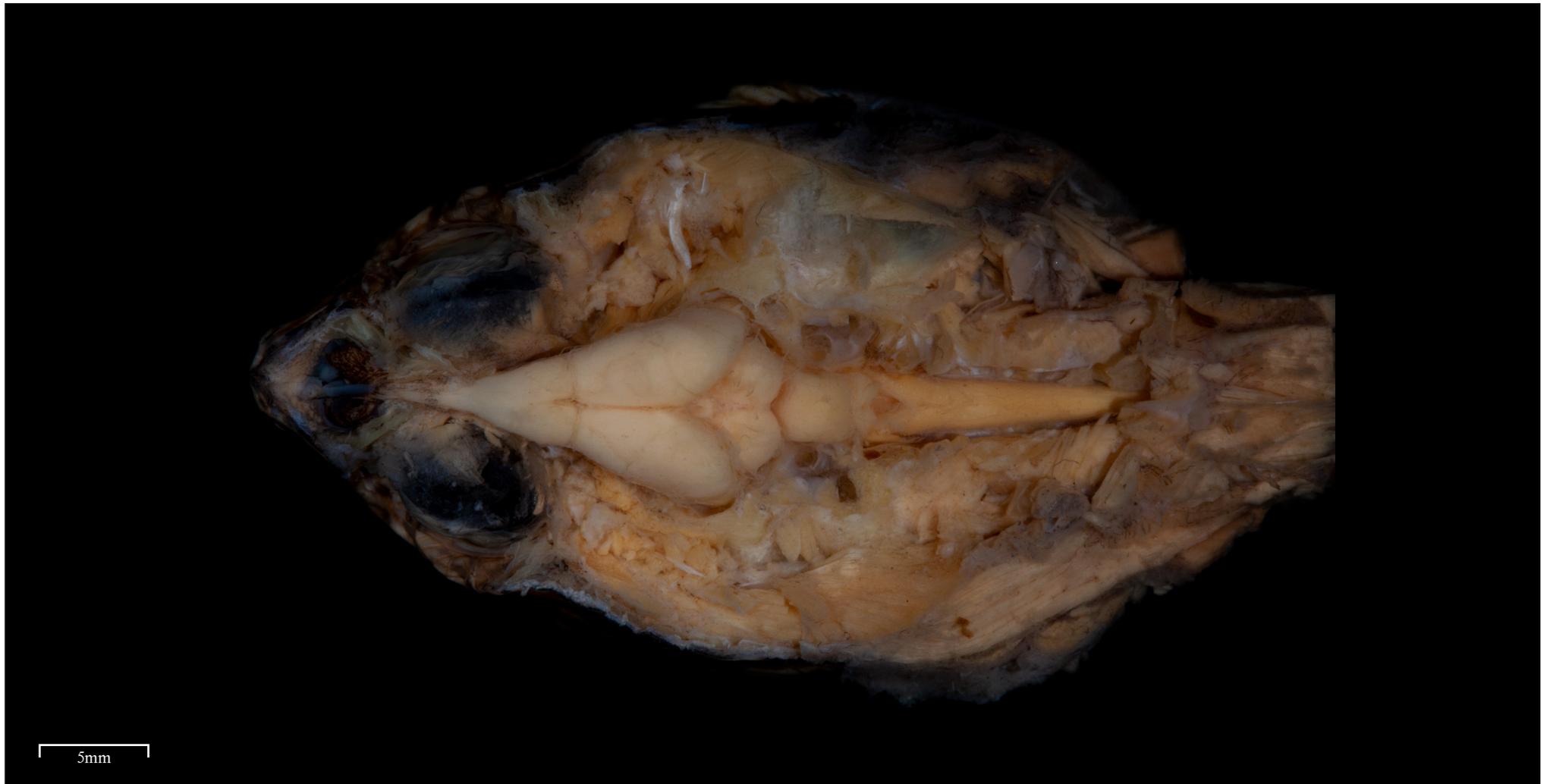
A - Vista dorsal do encéfalo
B - Vista lateral do encéfalo
C - Vista ventral do encéfalo





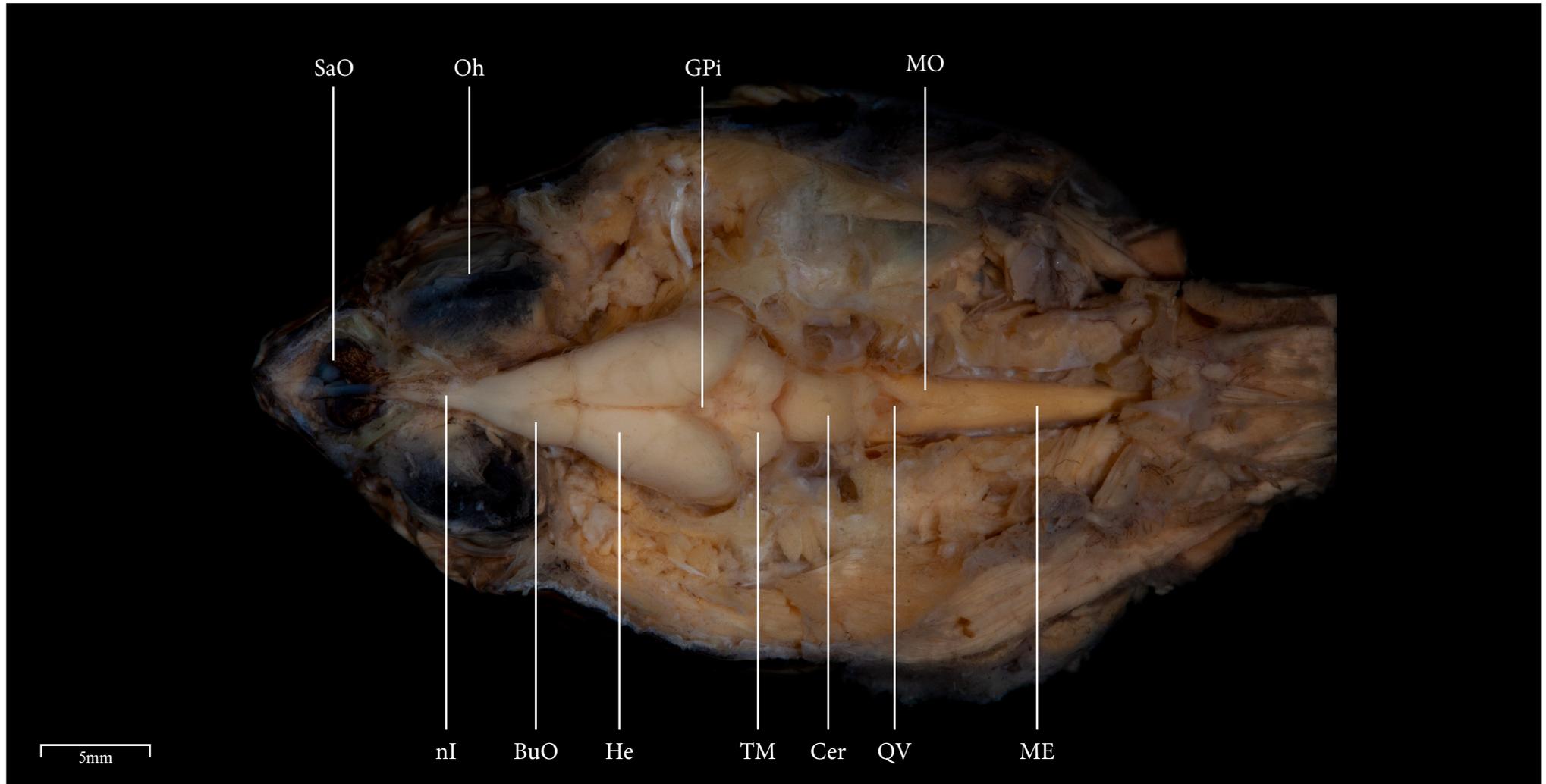
BuO	Bulbo olfatório	MO	Medula oblongata	TM	Teto mesencefálico
Cer	Cerebelo	nI	Nervo cranial I (Olfatório)		
GPI	Glândula pineal	nII	Nervo cranial II (Óptico)		
He	Hemisfério	QO	Quiasma óptico		
Hi	Hipófise	QV	Quarto ventrículo		
ME	Medula espinhal				





Vista dorsal do encéfalo após retirada de pele e musculatura da cabeça





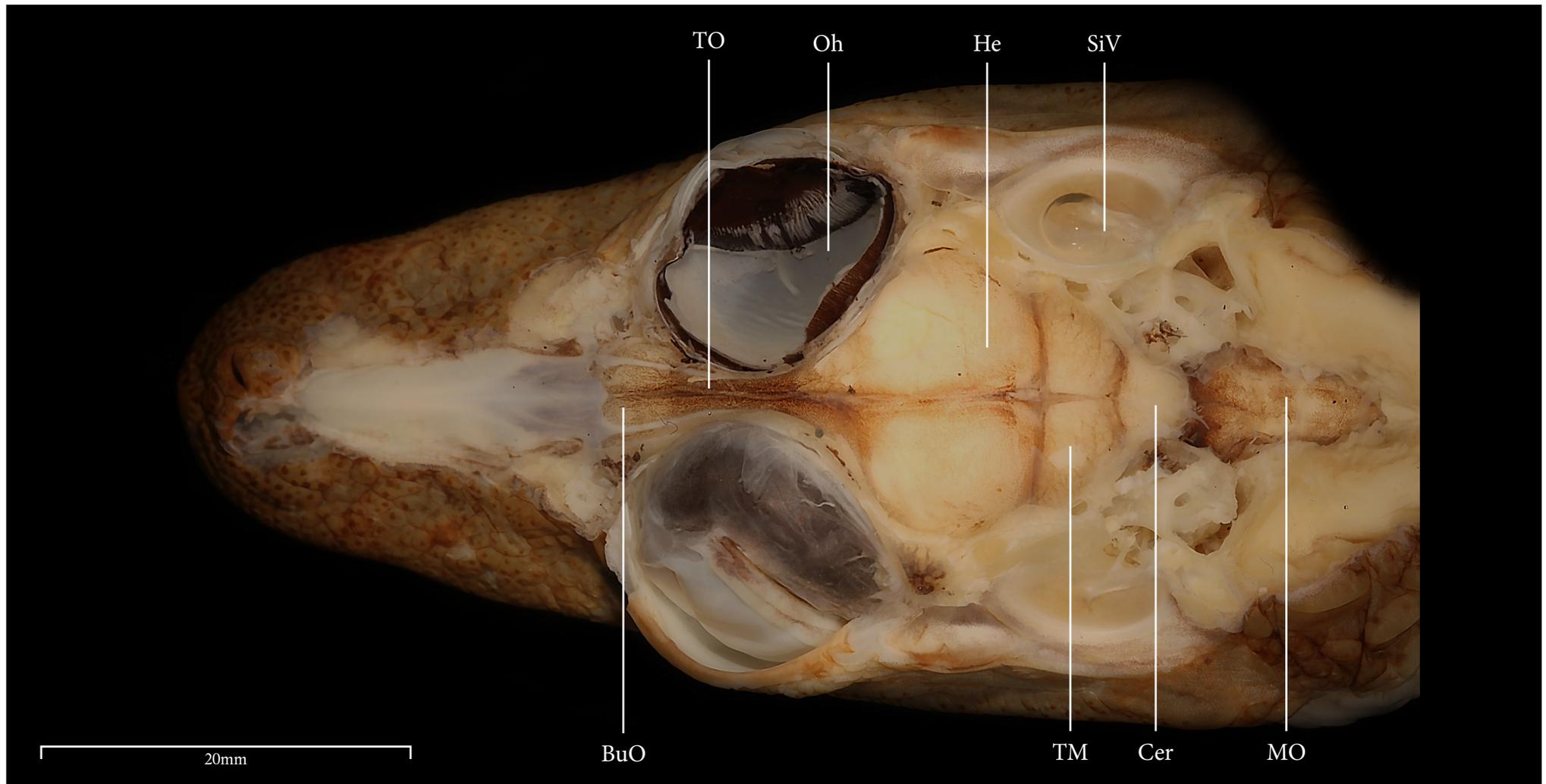
BuO	Bulbo olfatório	MO	Medula oblongata	TM	Teto mesencefálico
Cer	Cerebelo	nI	Nervo cranial I (Olfatório)		
GPi	Glândula pineal	Oh	Olho		
He	Hemisfério	QV	Quarto ventrículo		
ME	Medula espinhal	SaO	Saco olfatório		





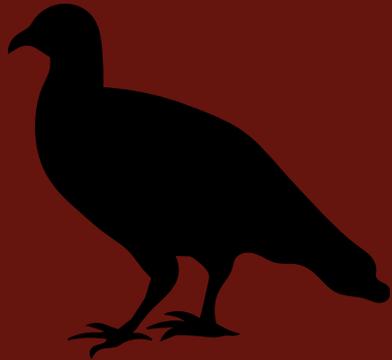
Vista dorsal do encéfalo após retirada de pele e musculatura da cabeça



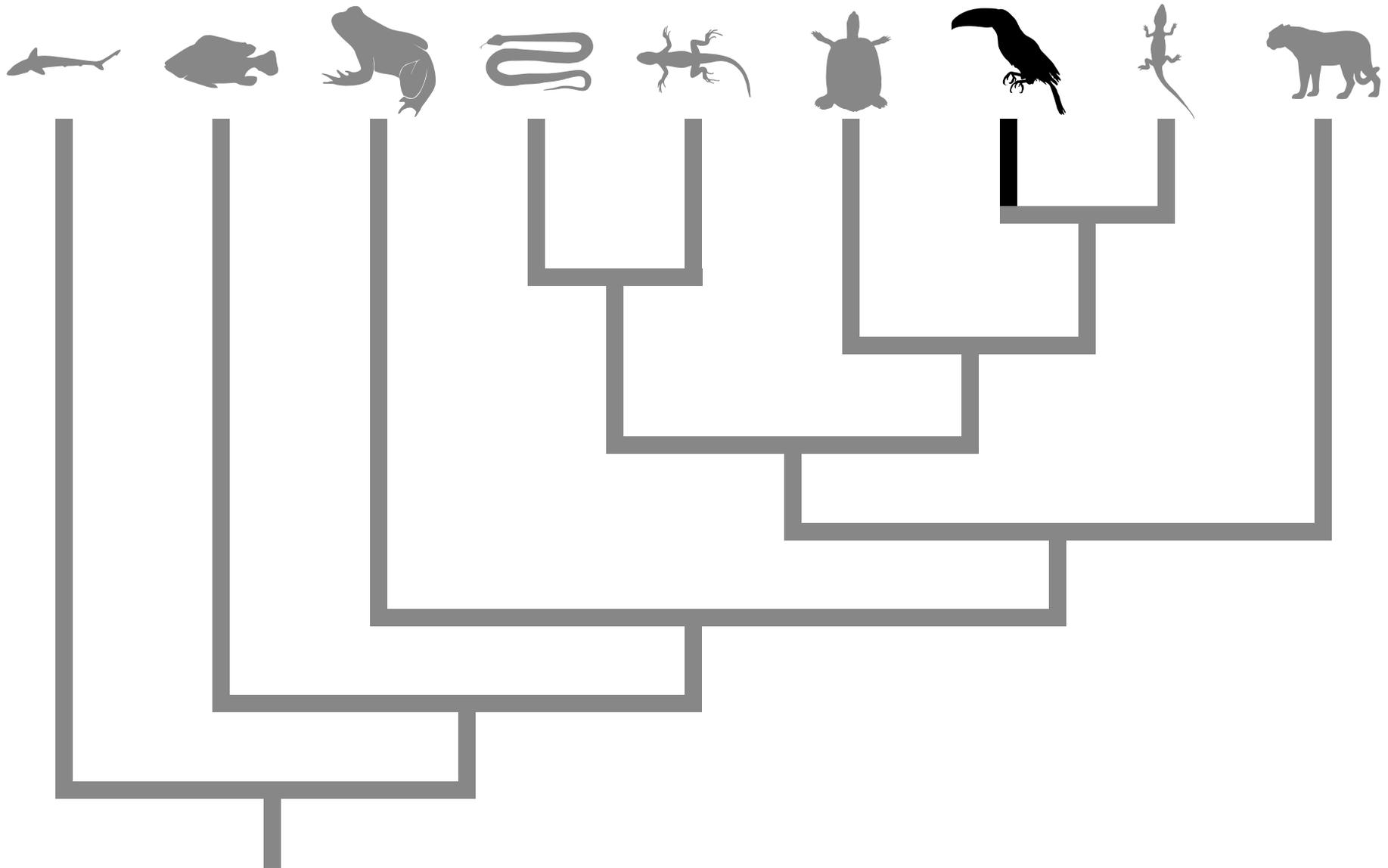


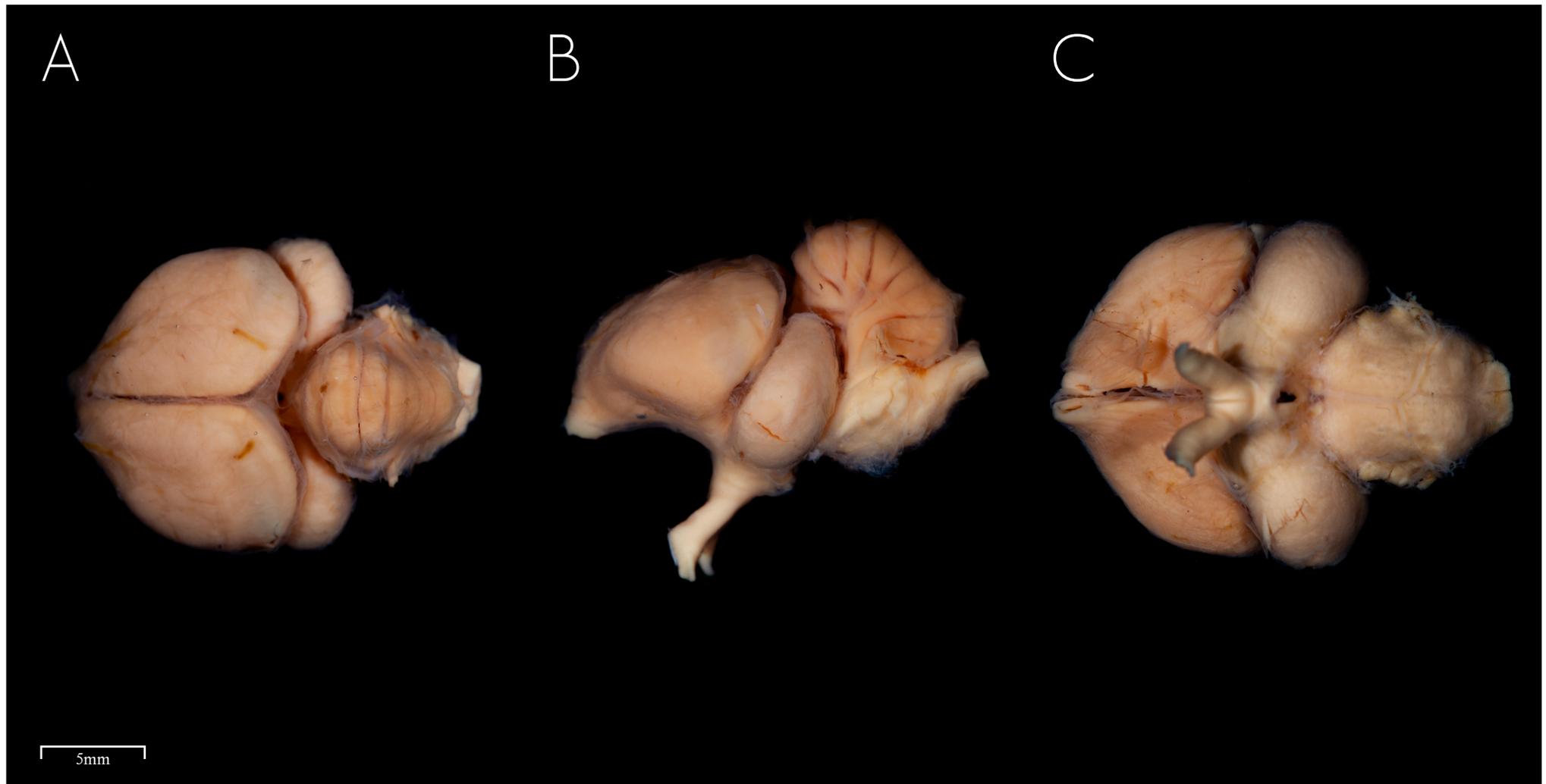
BuO	Bulbo olfatório	SiV	Sistema vestibular
Cer	Cerebelo	TM	Teto Mesencefálico
He	Hemisfério	TO	Trato olfatório
MO	Medula oblongata		
Oh	Olho		





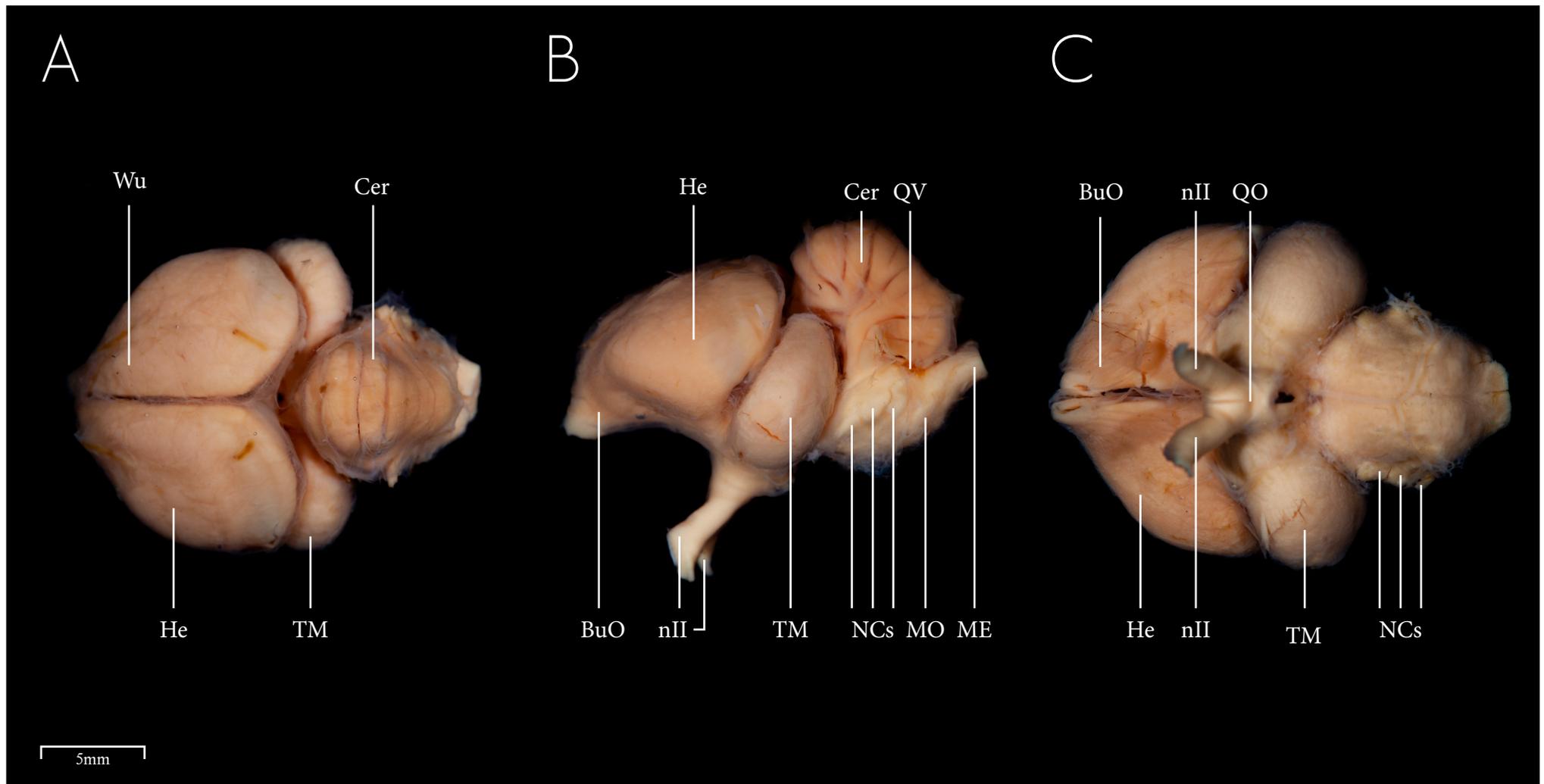
AVES





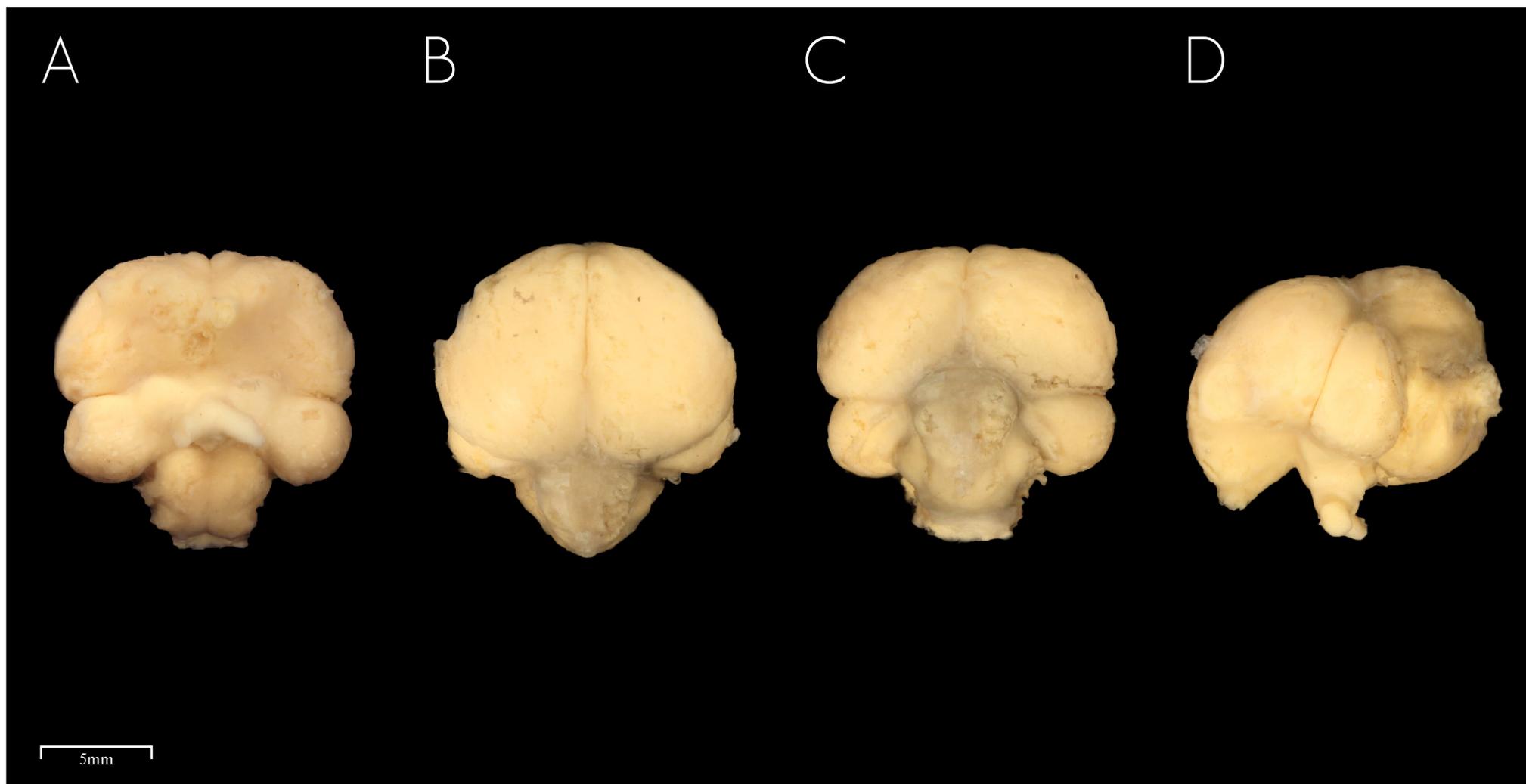
A - Vista dorsal do encéfalo
B - Vista lateral do encéfalo
C - Vista ventral do encéfalo





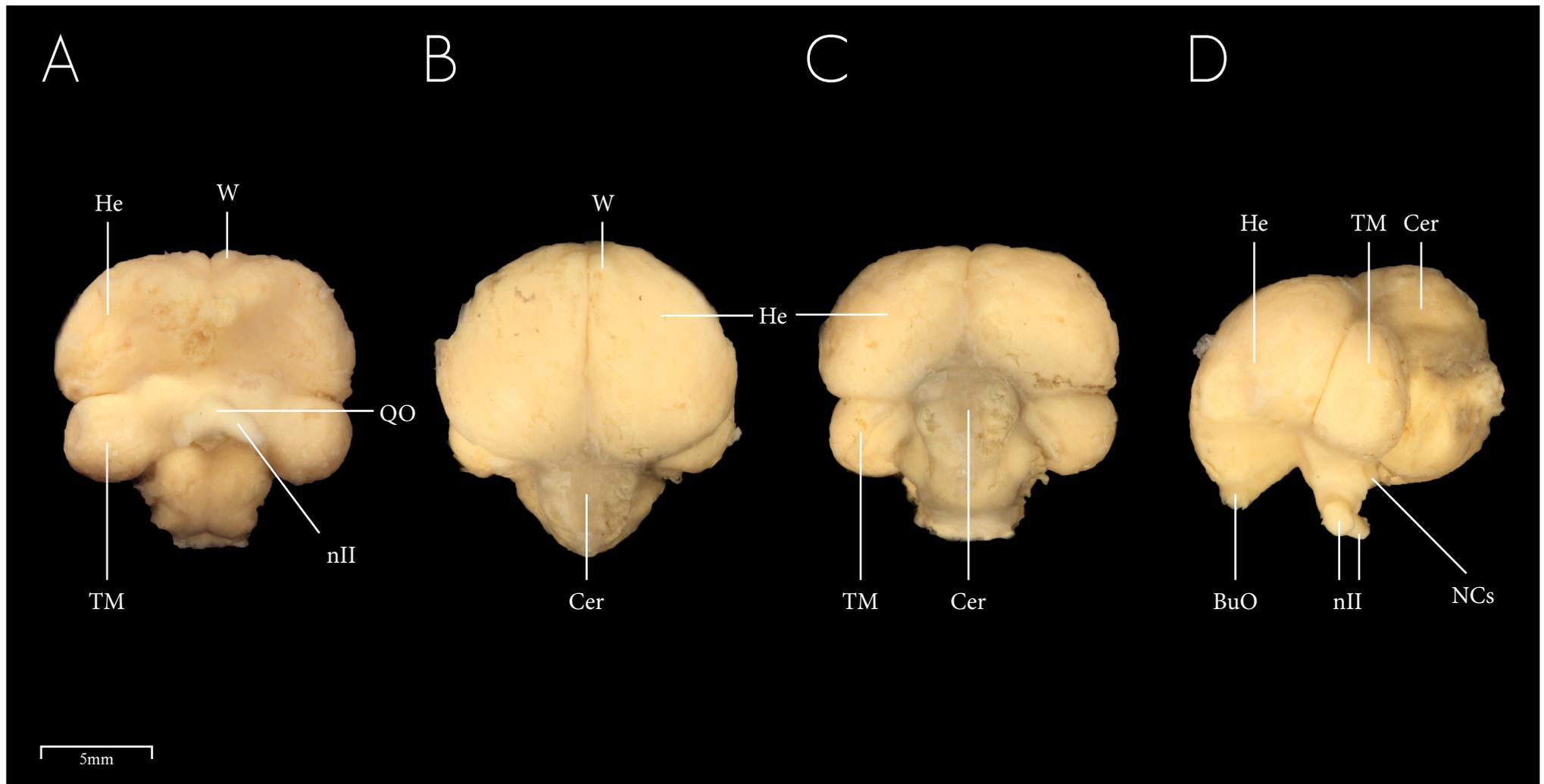
BuO	Bulbo olfatório	NCs	Nervos craniais	TO	Trato olfatório
Cer	Cerebelo	nII	Nervo cranial II (Óptico)	Wu	Wulst
He	Hemisférios	QO	Quiasma óptico		
ME	Medula espinhal	QV	Quarto ventrículo		
MO	Medula oblongata	TM	Teto mesencefálico		





- A - Vista ventral do encéfalo
- B - Vista dorsal do encéfalo
- C - Vista caudal do encéfalo
- D - Vista lateral do encéfalo





BuO Bulbo Olfatório
 Cer Cerebelo
 He Hemisférios
 NCs Nervos craniais
 nII Nervo cranial II (Óptico)

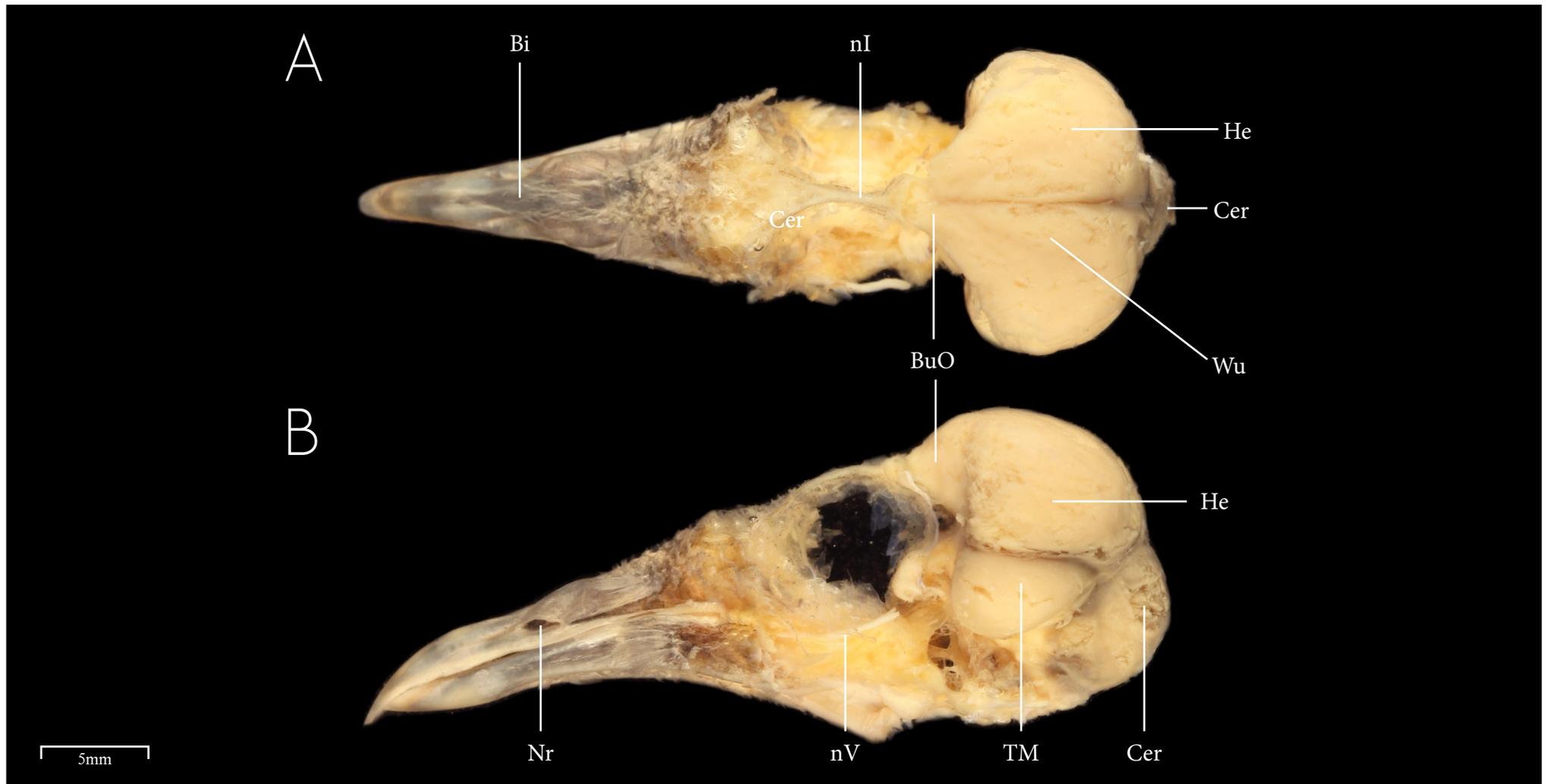
QO Quiasma óptico
 TM Teto mesencefálico
 TO Trato olfatório
 W Wulst





A - Vista dorsal do encéfalo
B - Vista lateral do encéfalo





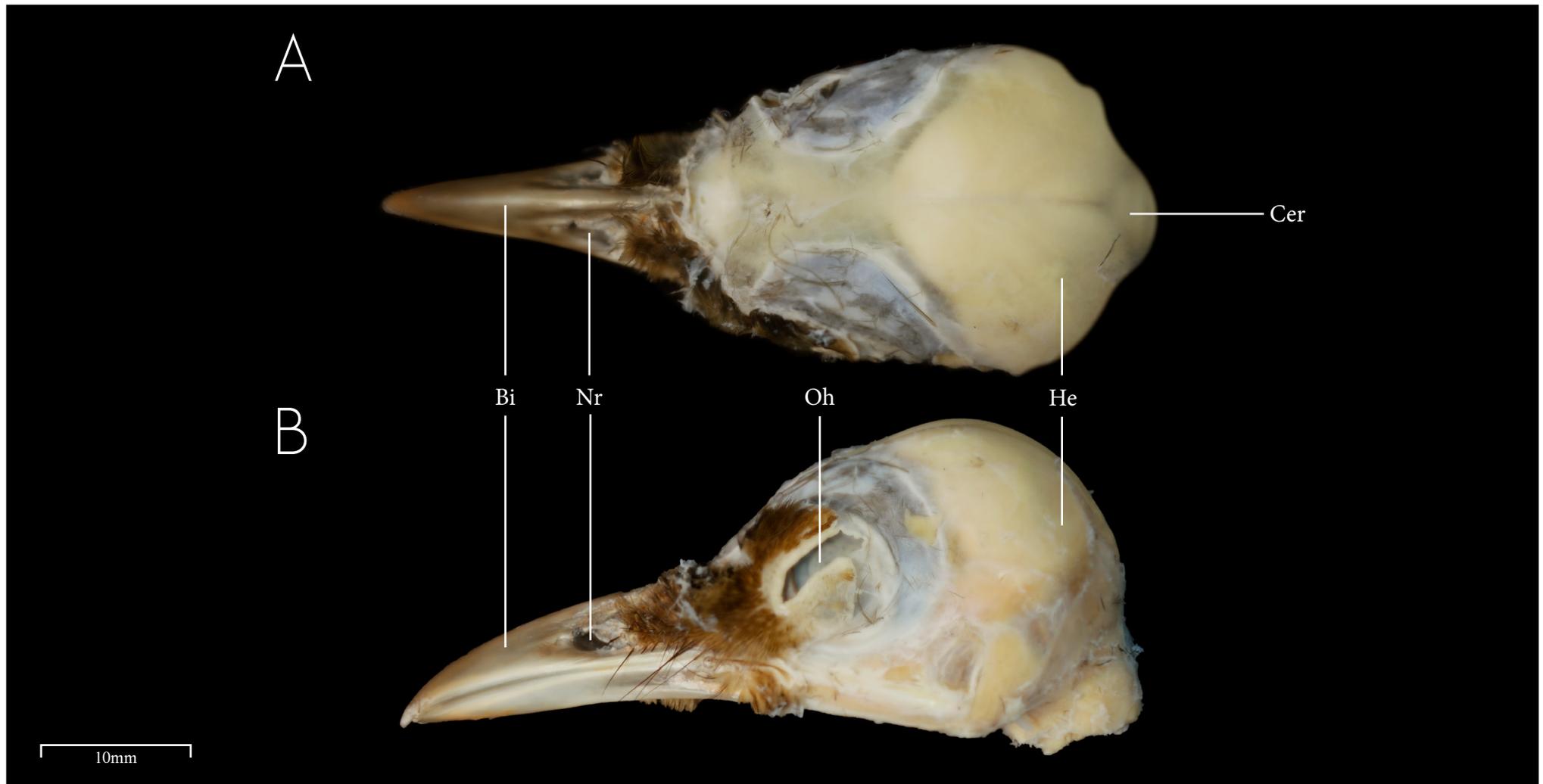
Bi	Bico	nI	Nervo cranial I (Olfatório)
BuO	Bulbo Olfatório	nV	Nervo cranial V (Trigêmeo)
Cer	Cerebelo	TM	Teto mesencefálico
He	Hemisférios	Wu	Wulst
Nr	Narina		





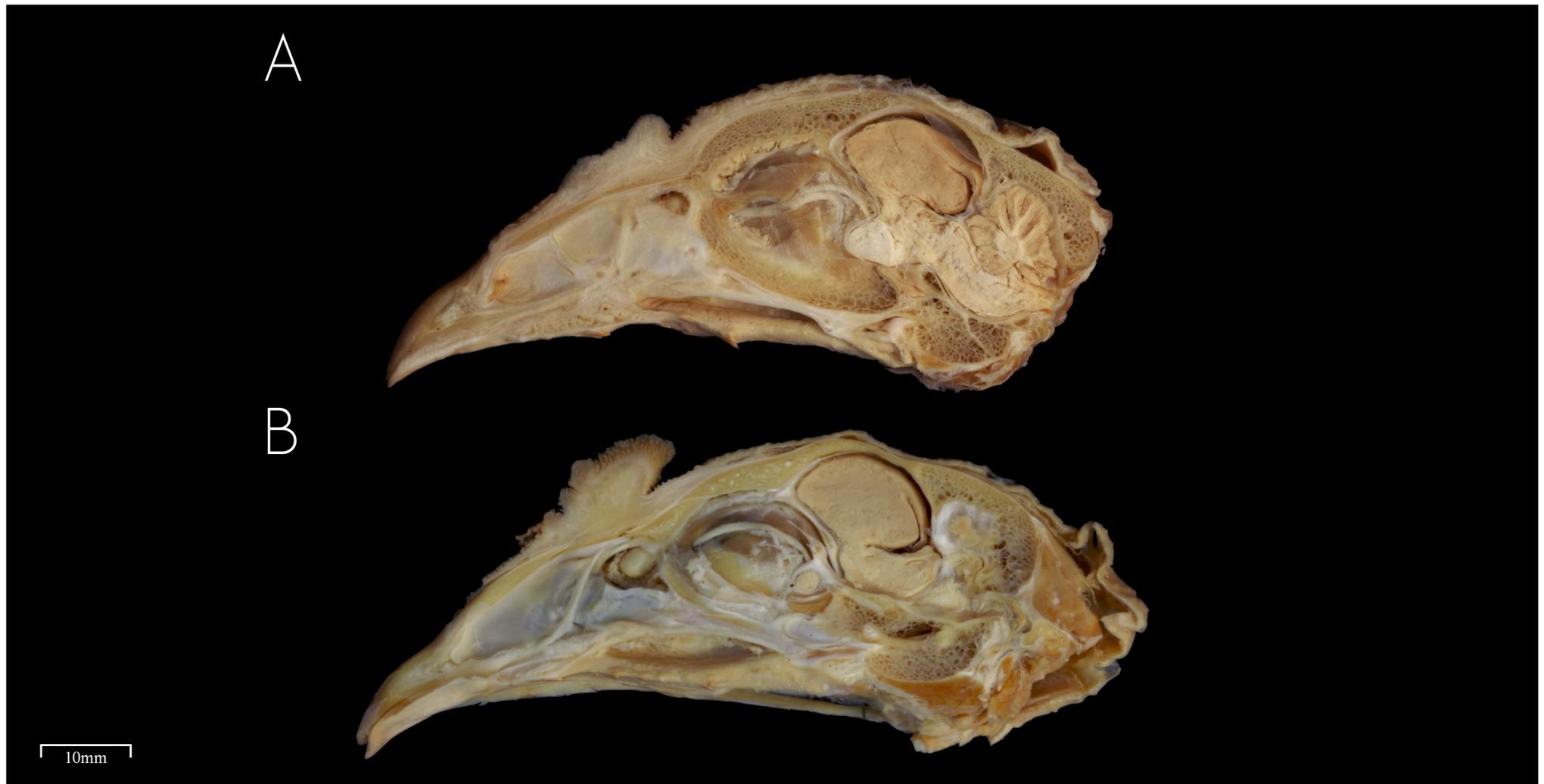
A - Vista dorsal da cabeça
B - Vista lateral da cabeça





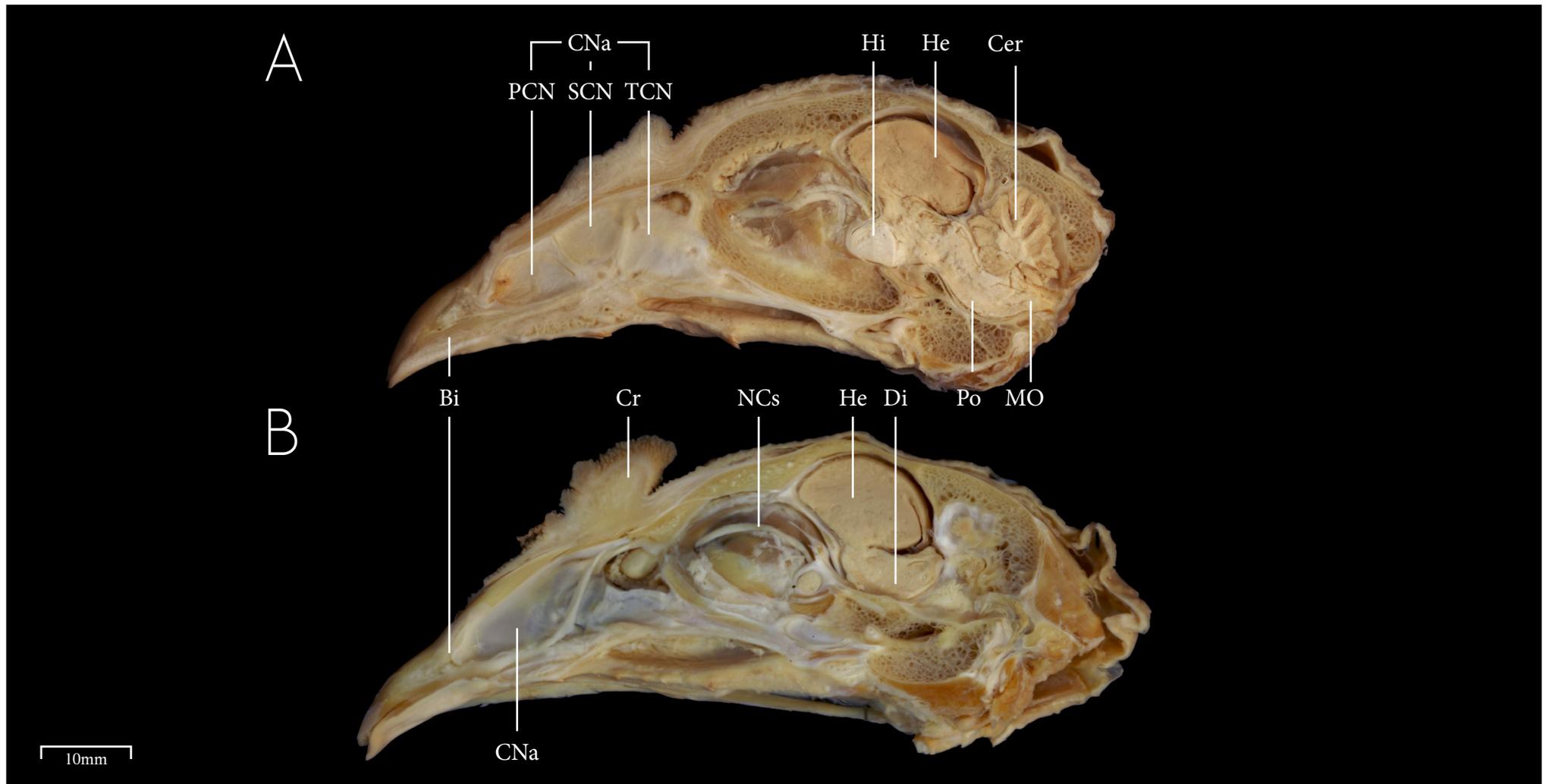
- Bi Bico
- Cer Cerebelo
- He Hemisférios
- Nr Narina
- Oh Olho





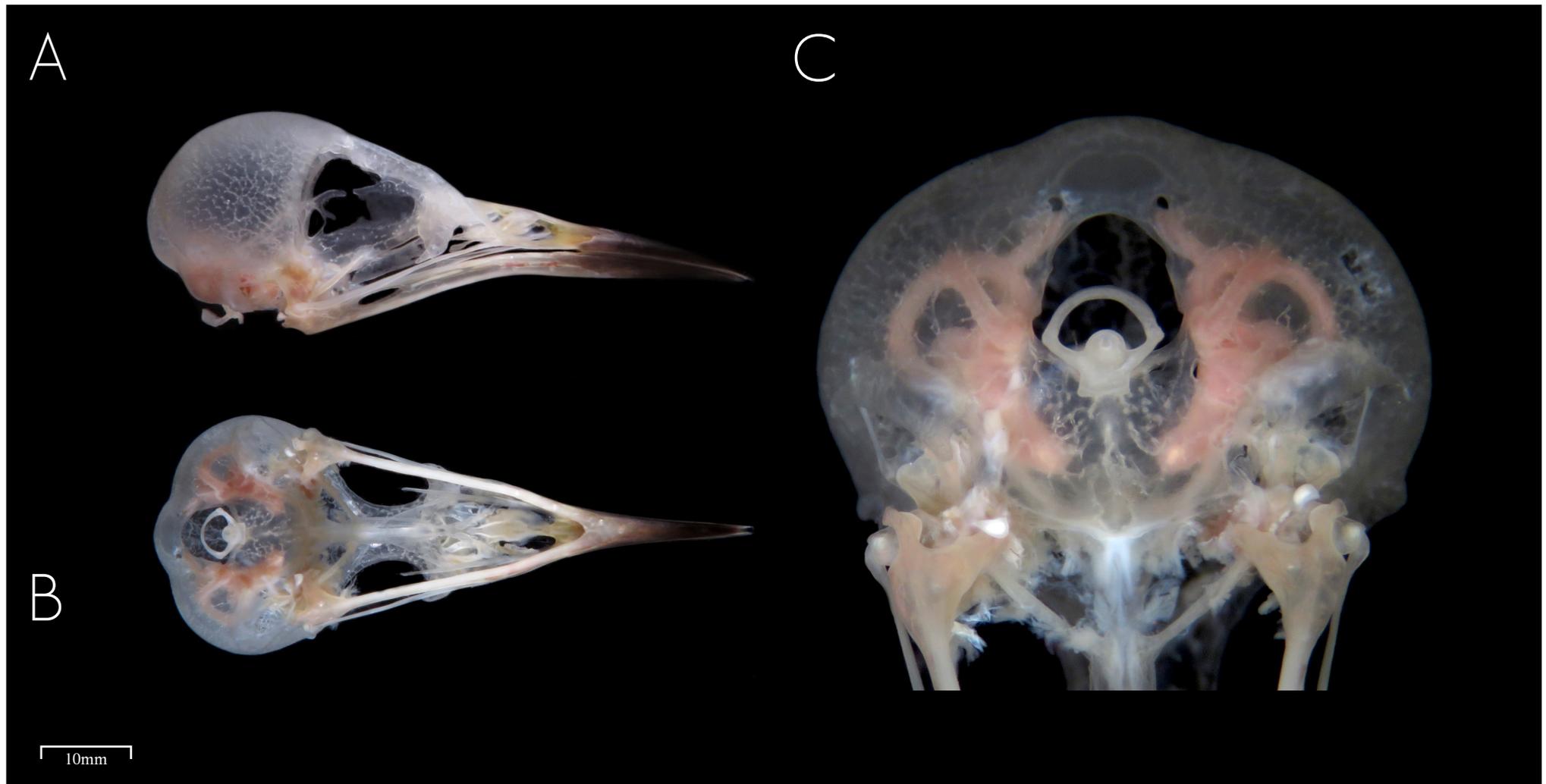
A e B - Corte sagital da cabeça





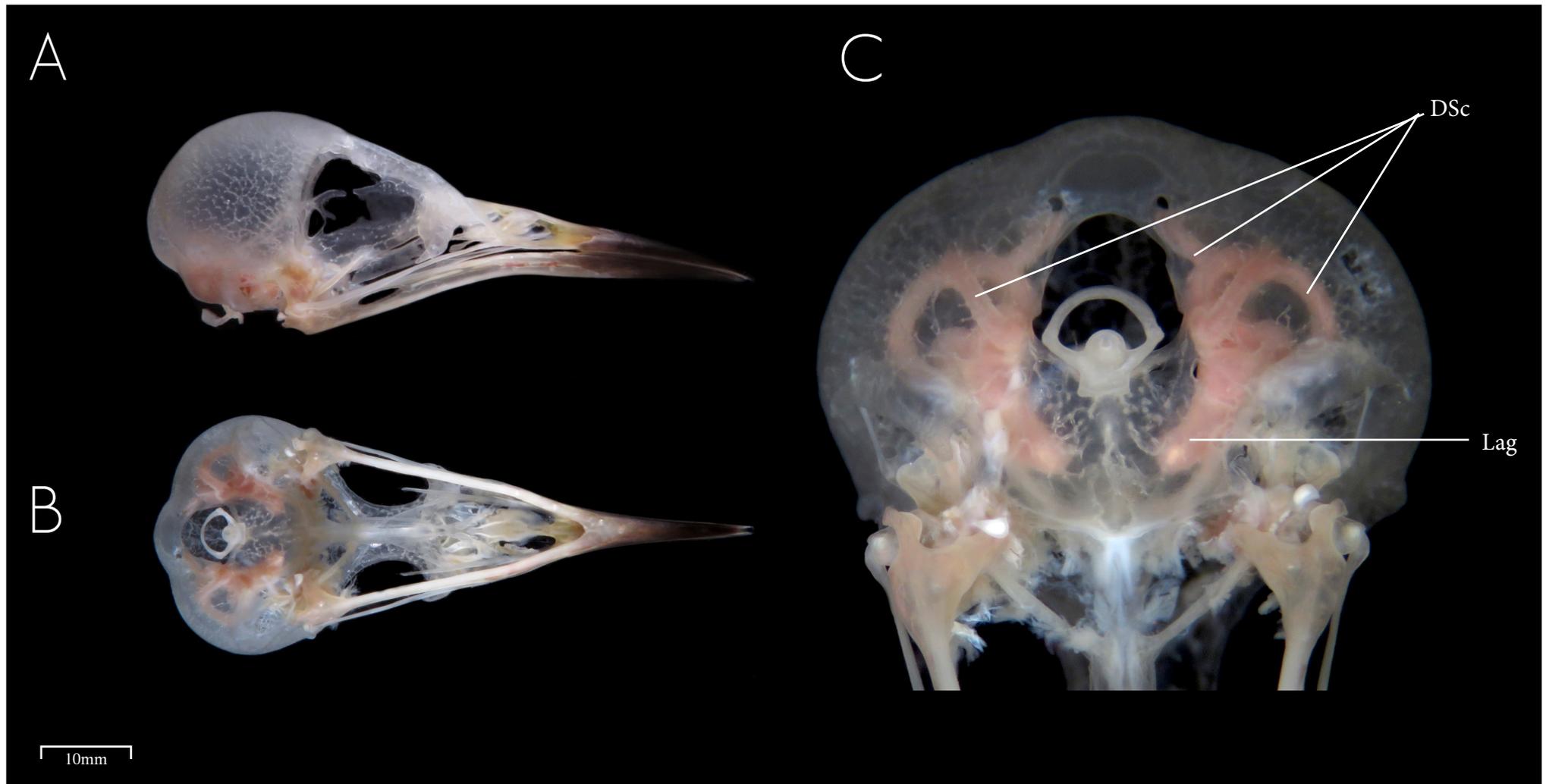
Bi	Bico	He	Hemisfério	Po	Ponte
Cer	Cerebelo	Hi	Hipófise	SCN	Segunda câmara nasal
CNa	Cavidade nasal	MO	Medula oblongata	TCN	Terceira câmara nasal
Cr	Crista	NCs	Nervos craniais		
Di	Diencéfalo	PCN	Primeira câmara nasal		





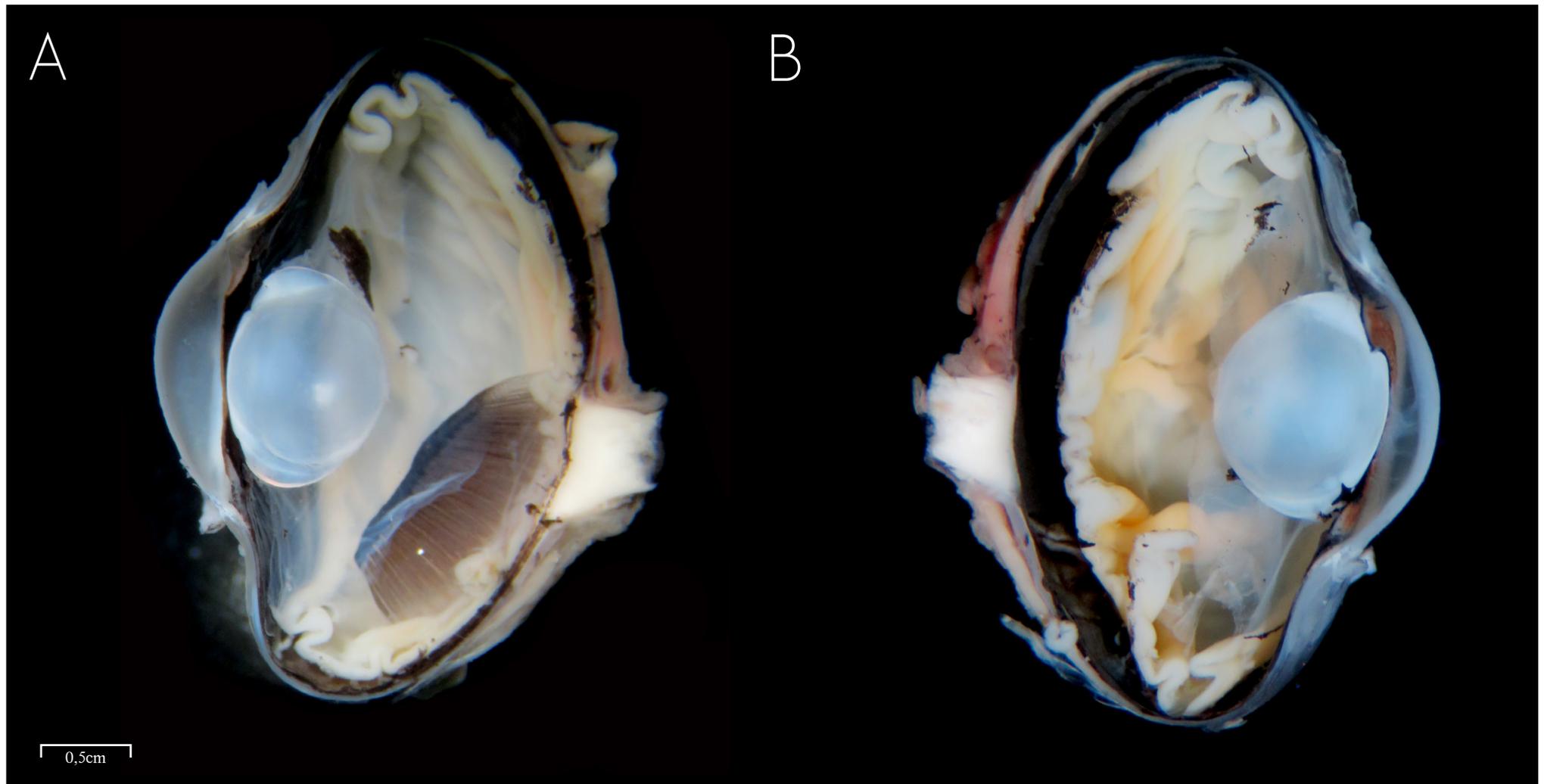
A - Vista lateral do crânio
B - Vista ventral do crânio
C - Detalhe da vista ventral





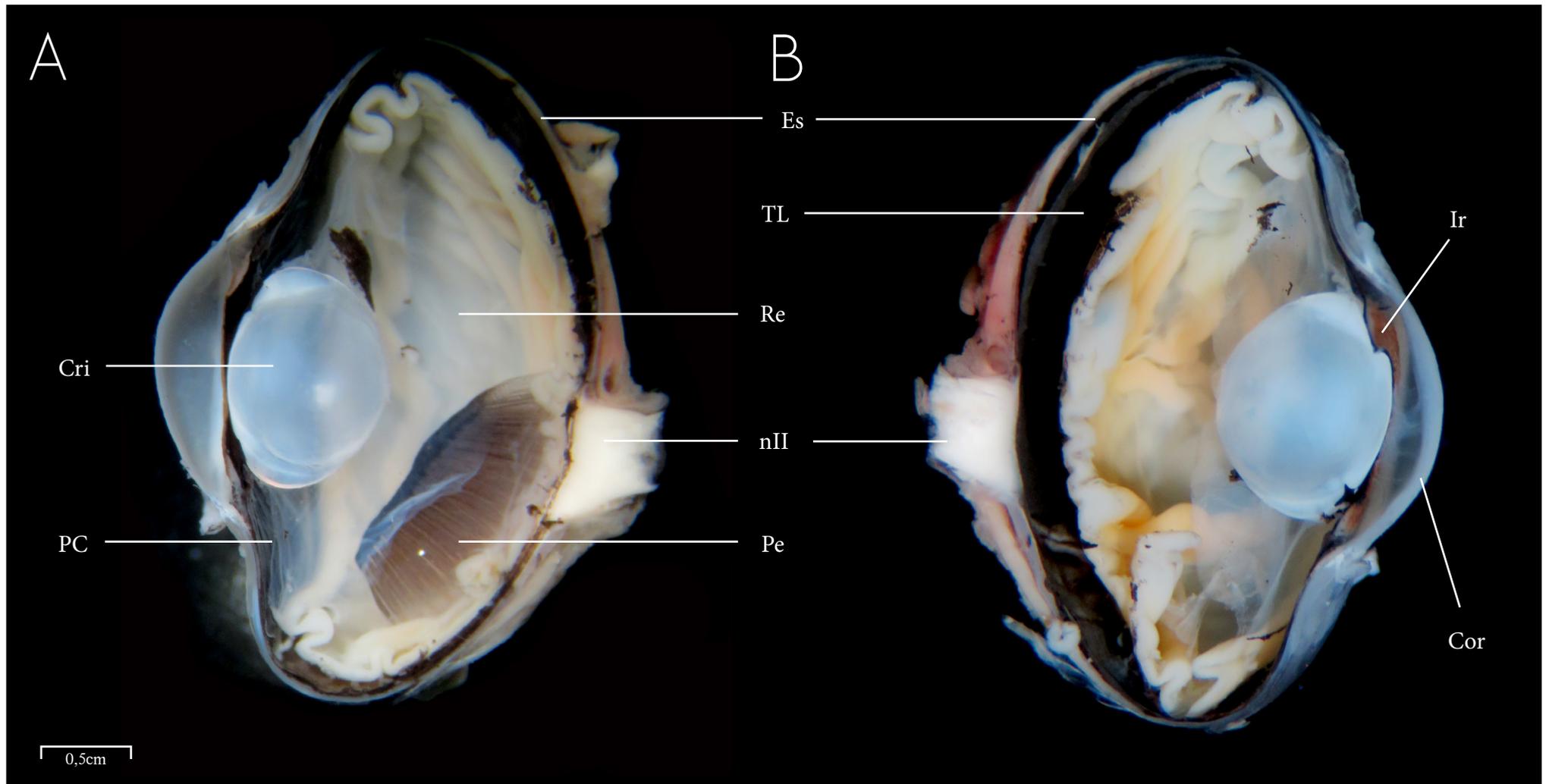
DSc Ductos semicirculares
Lag Lagena





A e B - Corte sagital dos globos oculares de ave

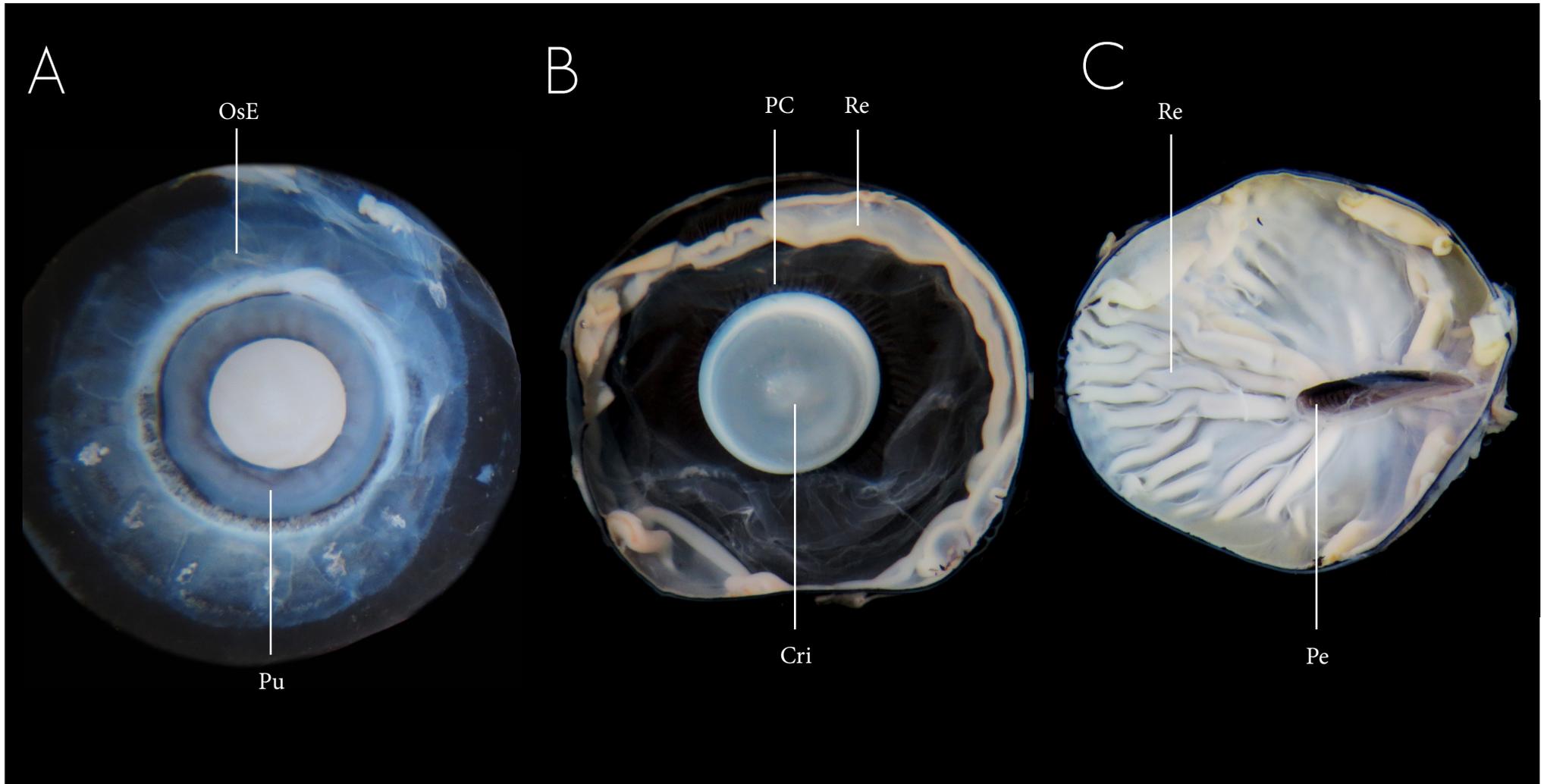




Cor Córnea
 Cri Cristalino
 Es Esclera
 Ir Íris
 nII Nervo cranial II (Óptico)

PC Pregas ciliares
 Pe Pecten
 Re Retina
 TL *Tapetum lucidum*



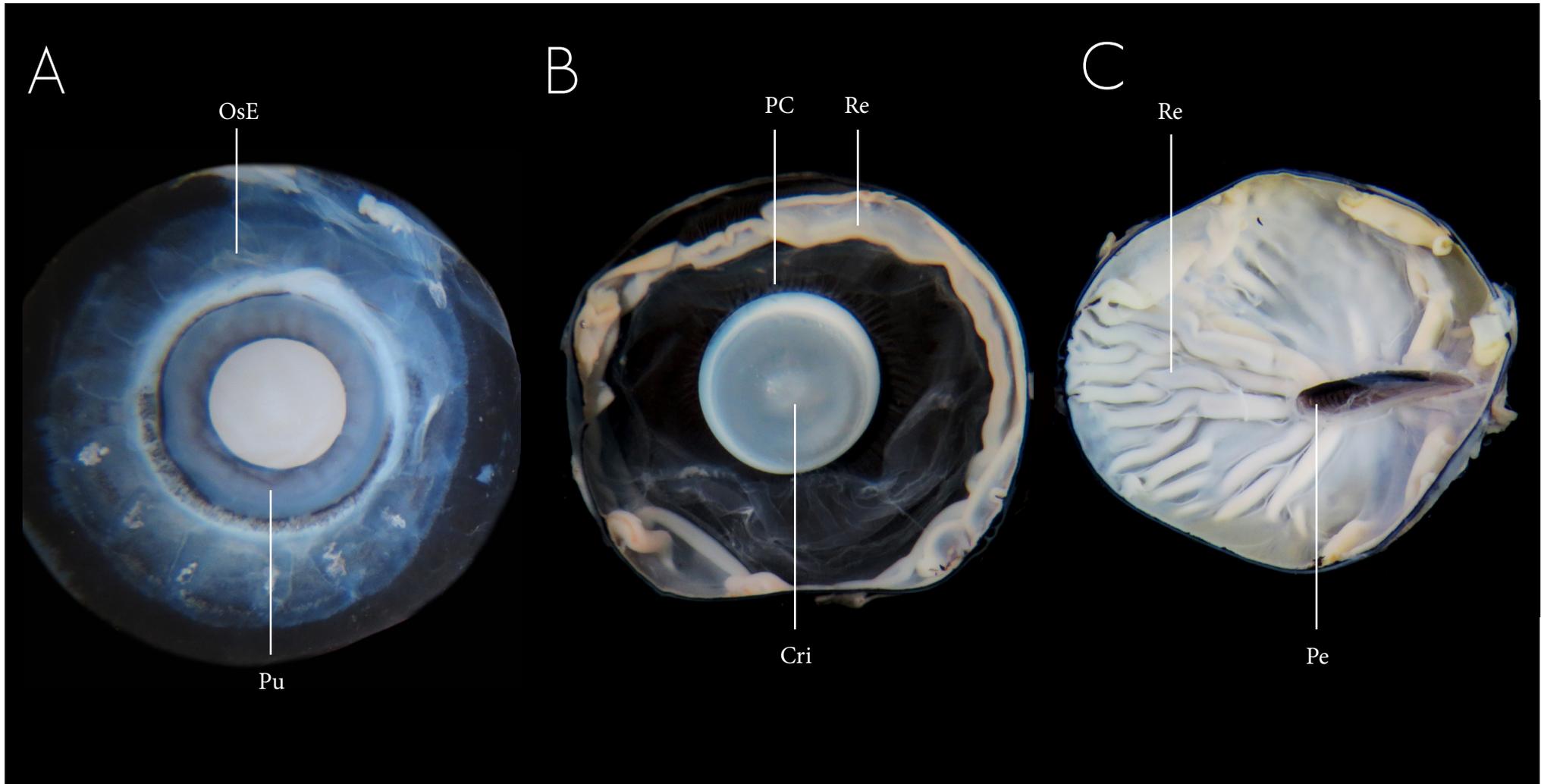


A - Vista interna da porção anterior do globo ocular

B - Vista interna da porção anterior do globo ocular após retirada de pupila e ossículos da esclera

C - Vista interna do fundo do olho



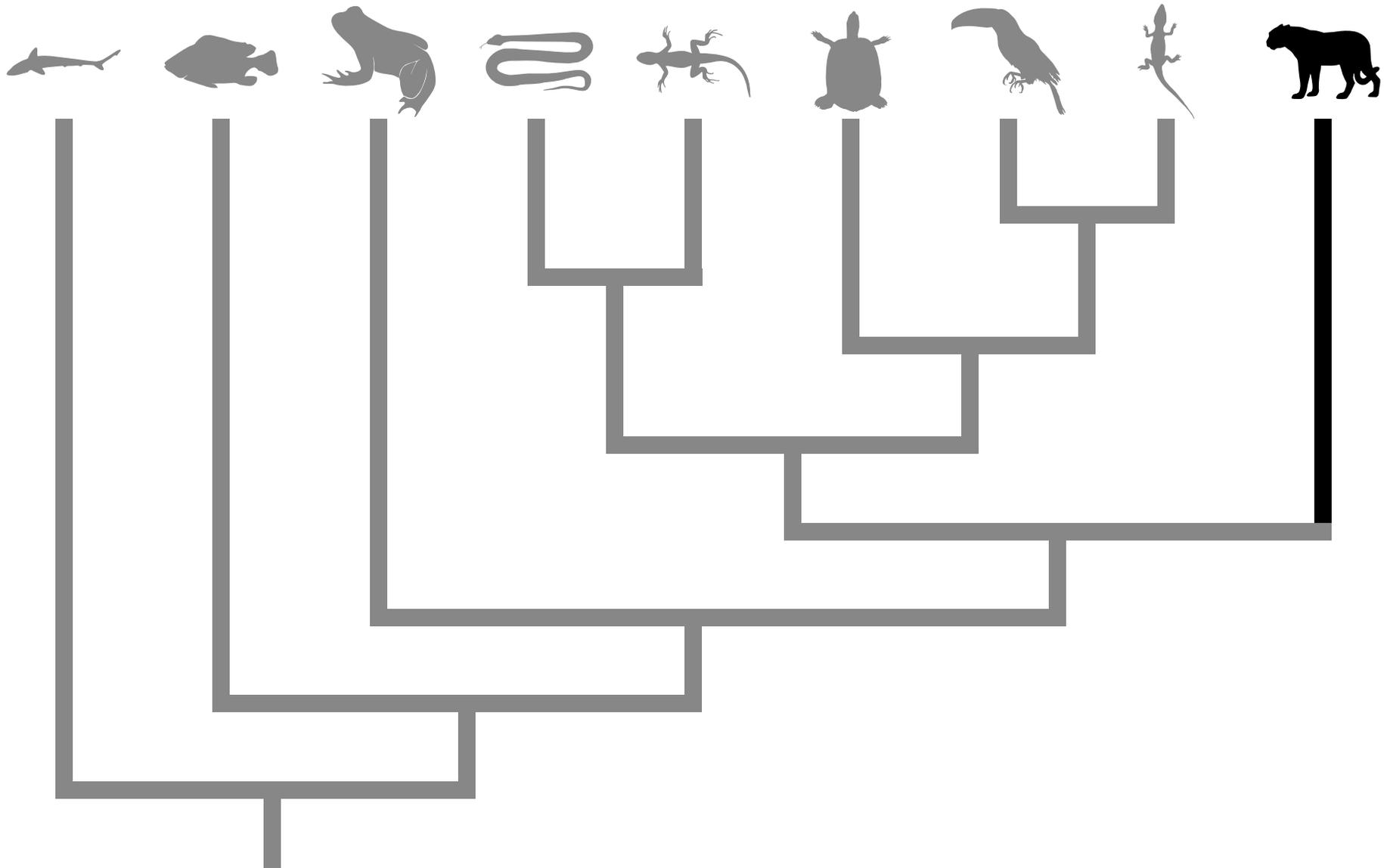


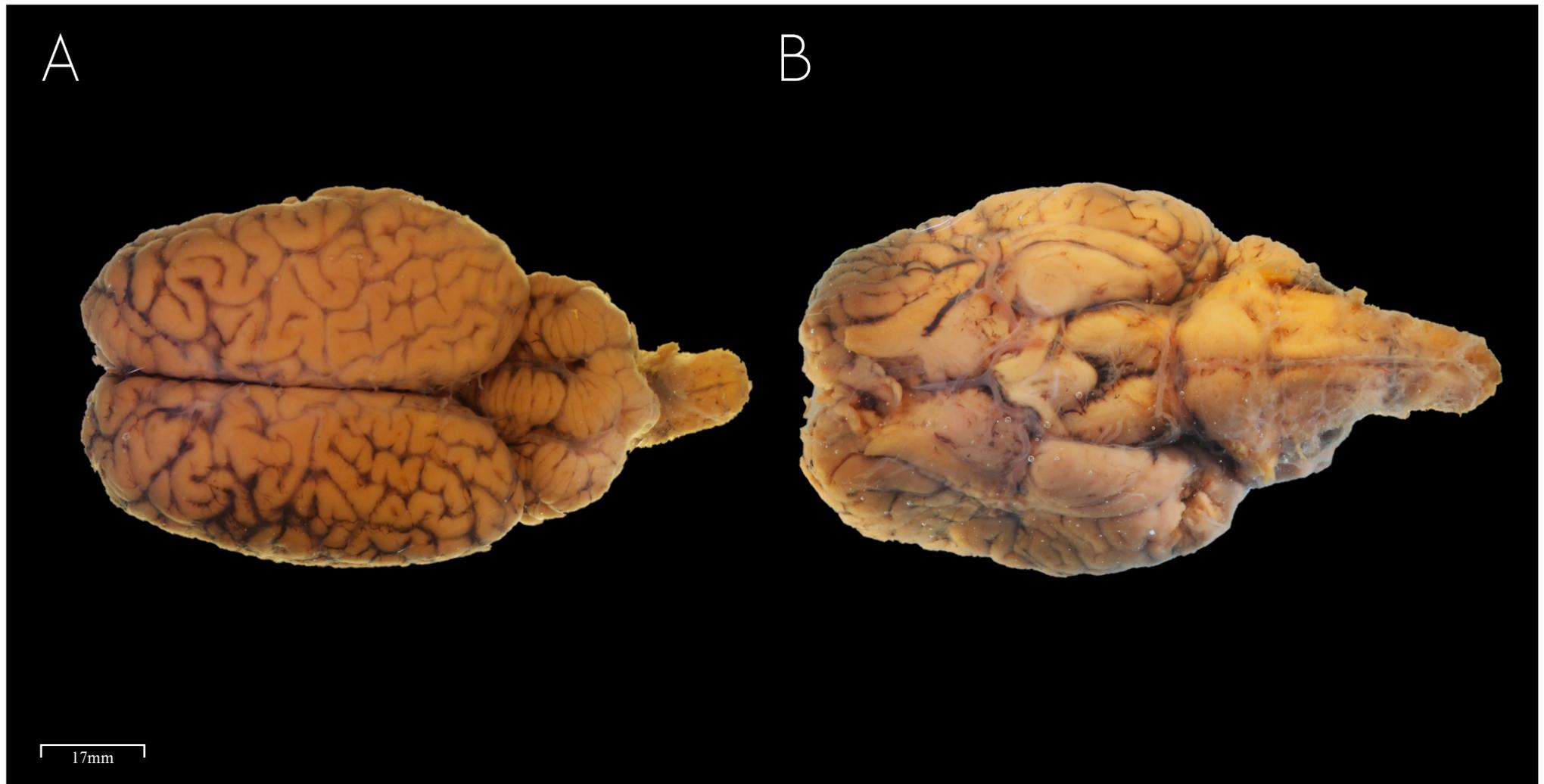
Cri	Cristalino	Re	Retina
PC	Pregas ciliares	OsE	Osso esclerótico
Pe	Pecten		
Pu	Pupila		





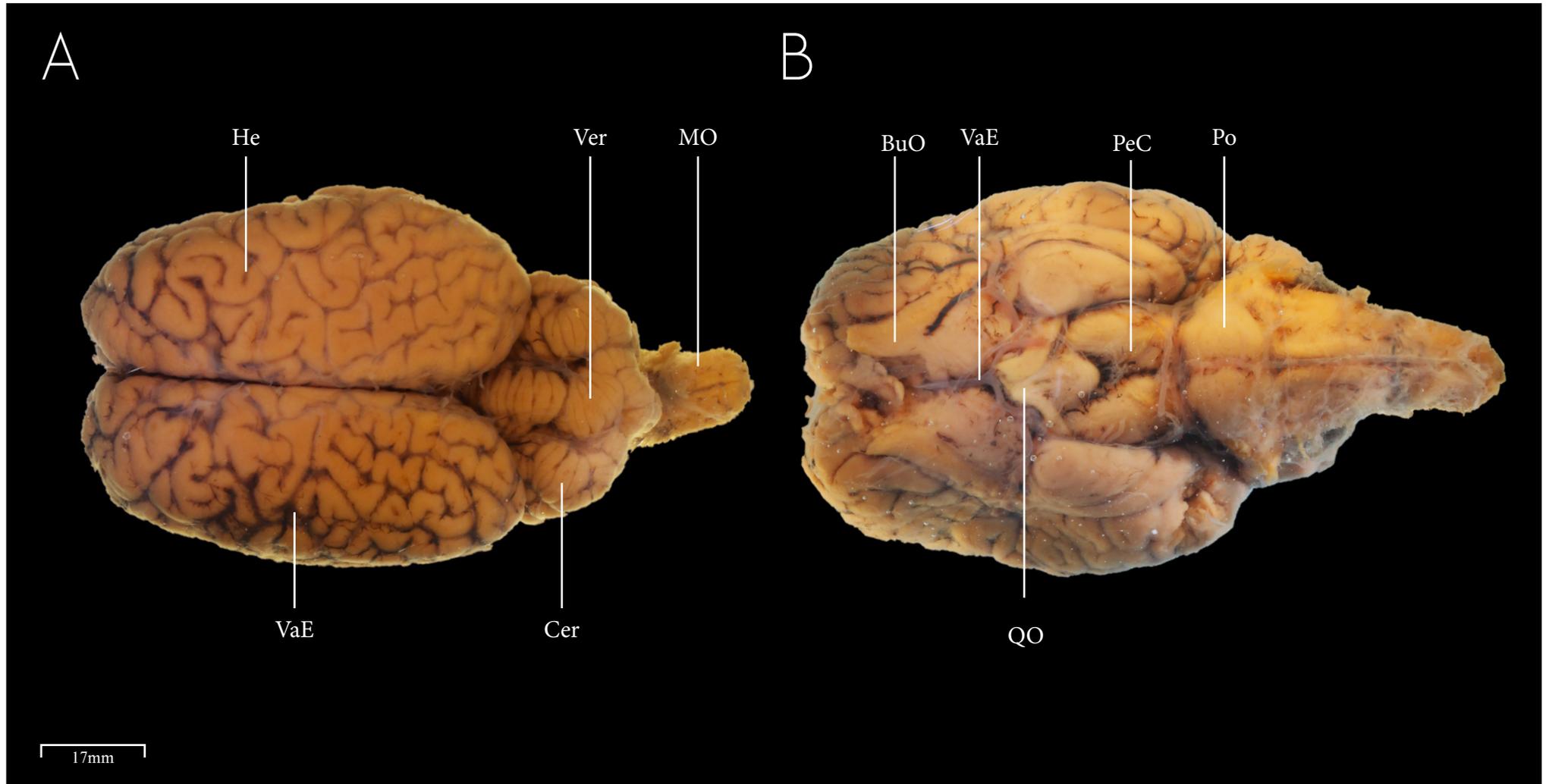
MAMÍFEROS



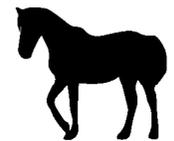


A - Vista dorsal de encéfalo
B - Vista ventral de encéfalo





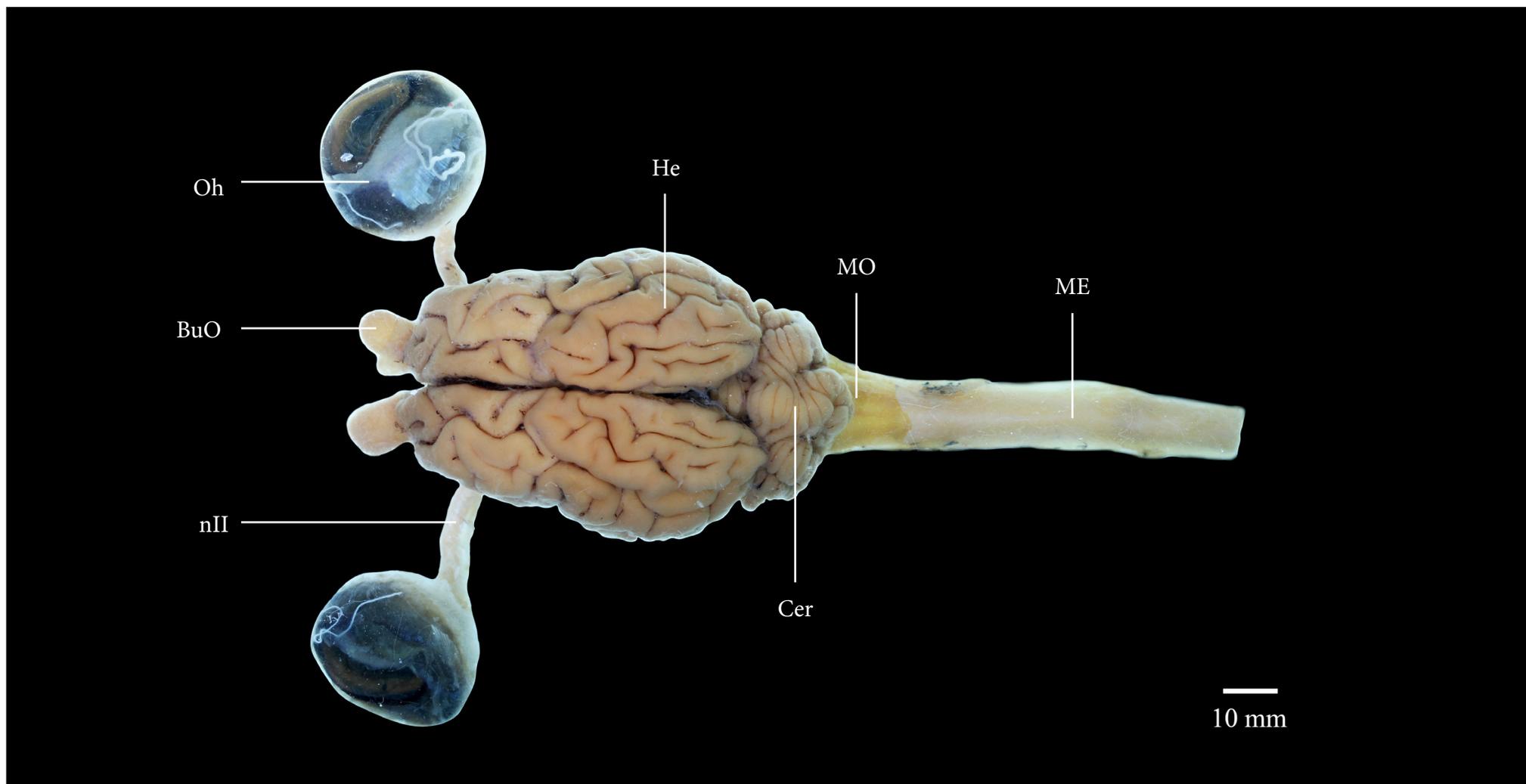
BuO	Bulbo Olfatório	Po	Ponte
Cer	Cerebelo	QO	Quiasma óptico
He	Hemisfério	VaE	Vascularização encefálica
MO	Medula oblongata	Ver	Vermix
PeC	Pedunculo Cerebral		





Vista dorsal do encéfalo e olho





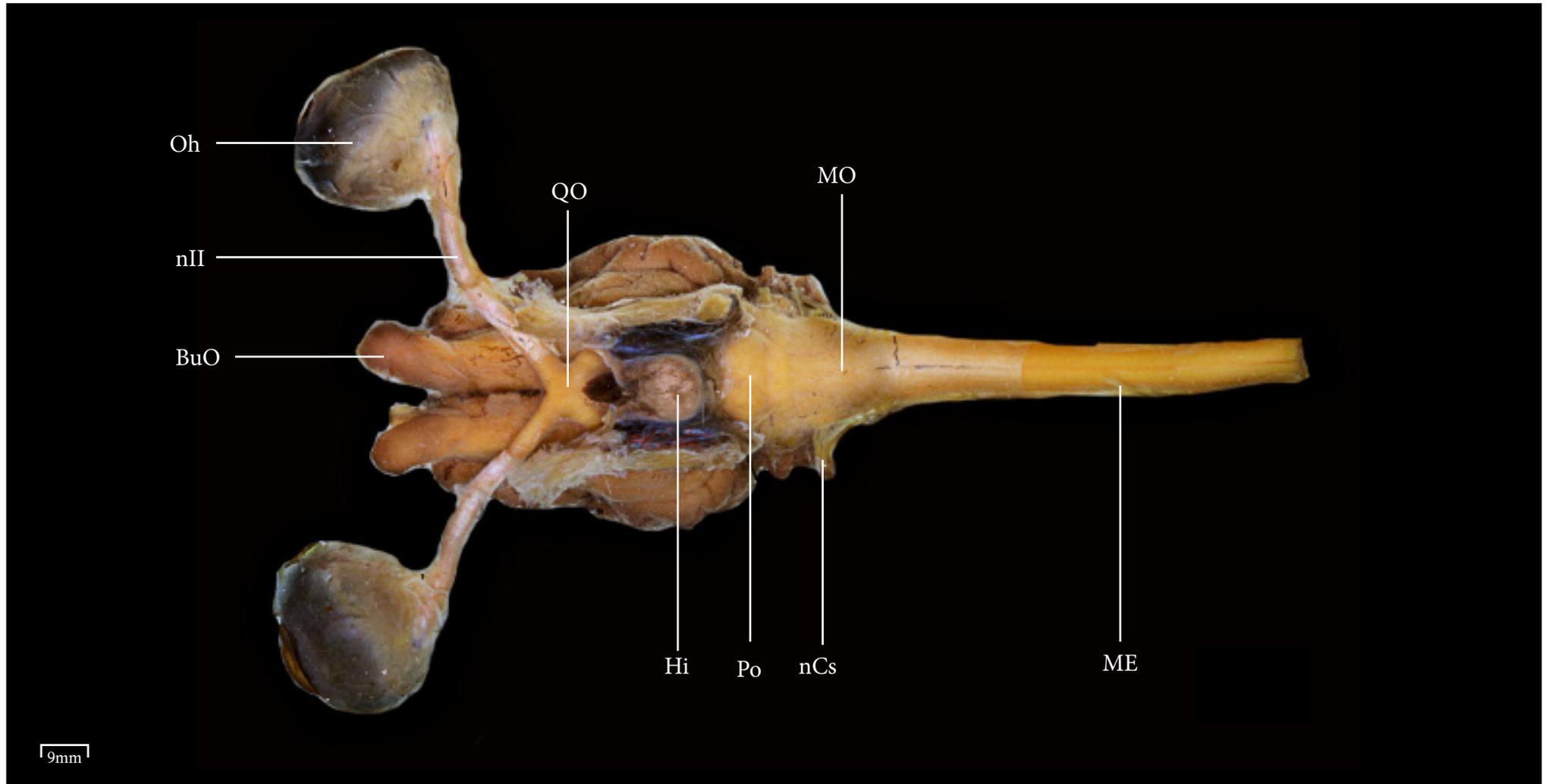
- | | | | |
|-----|------------------|-----|---------------------------|
| BuO | Bulbo Olfatório | nII | Nervo cranial II (óptico) |
| Cer | Cerebelo | Oh | Olho |
| He | Hemisfério | | |
| MO | Medula oblongata | | |
| ME | Medula espinhal | | |





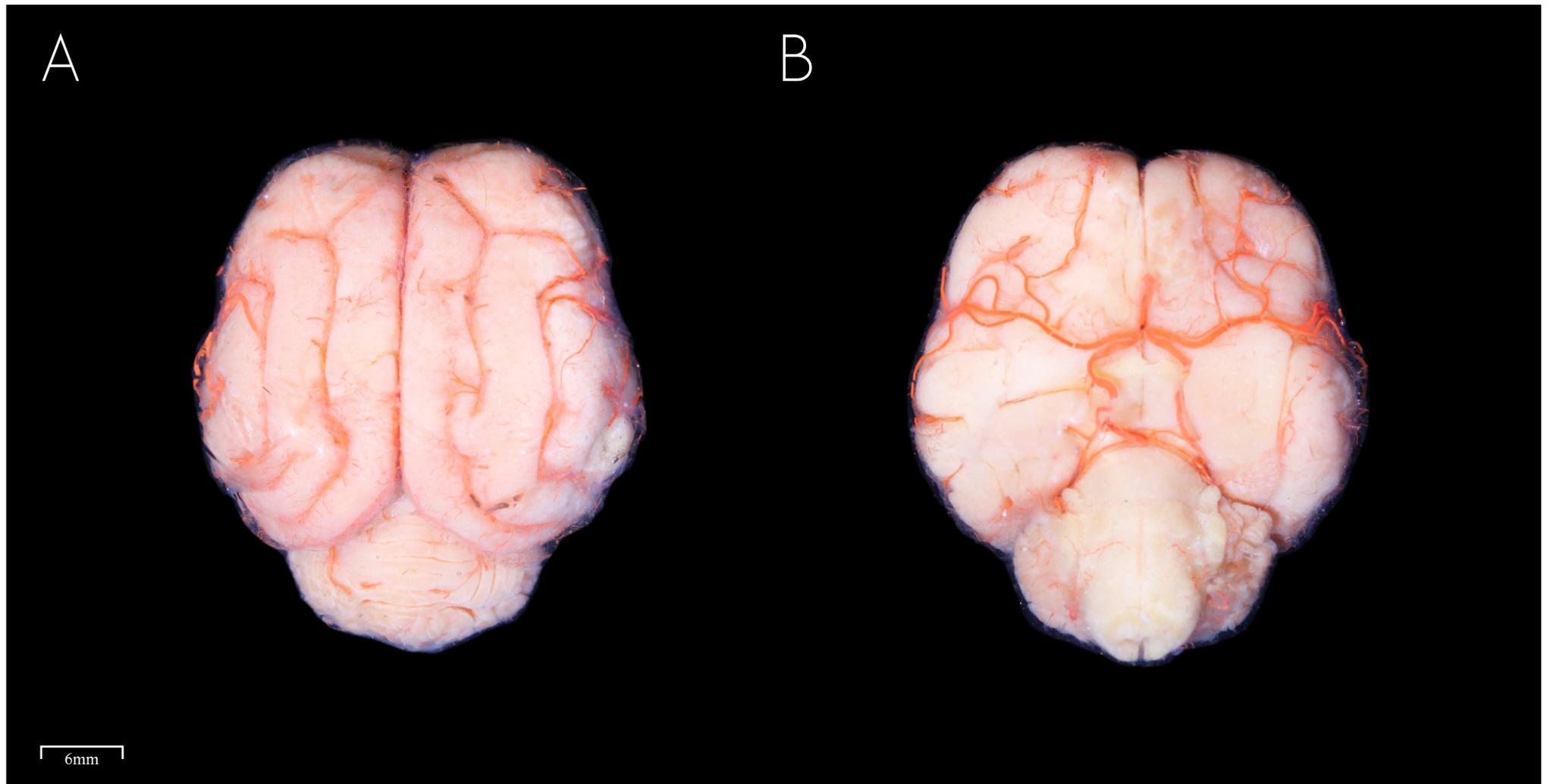
Vista ventral do encéfalo e olho





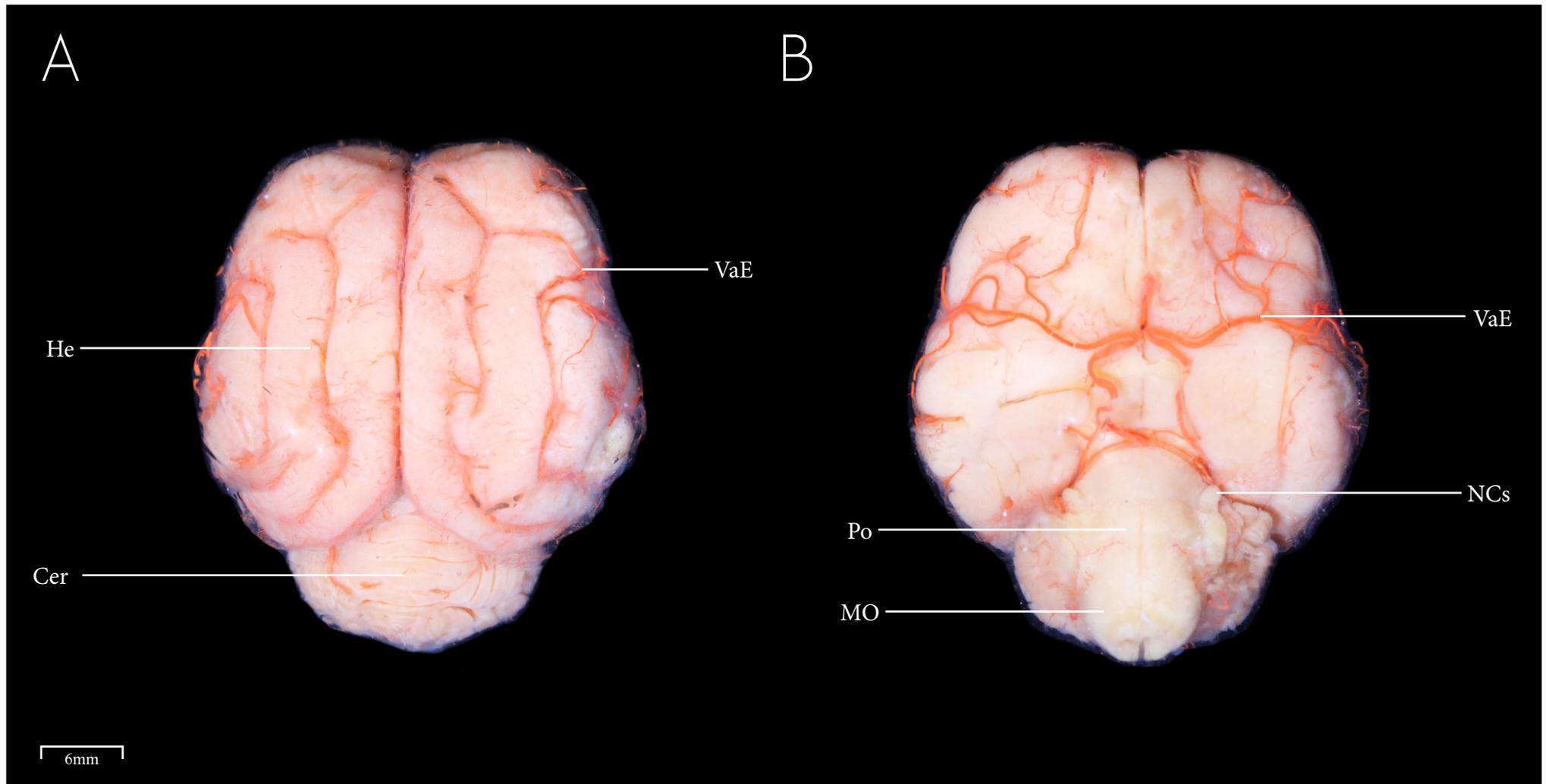
BuO	Bulbo olfatório	nII	Nervo cranial II (Óptico)
Hi	Hipotálamo	Oh	Olho
ME	Medula espinhal	Po	Ponte
MO	Medula oblongata	QO	Quiasma óptico
NCs	Nervos craniais (seccionados)		





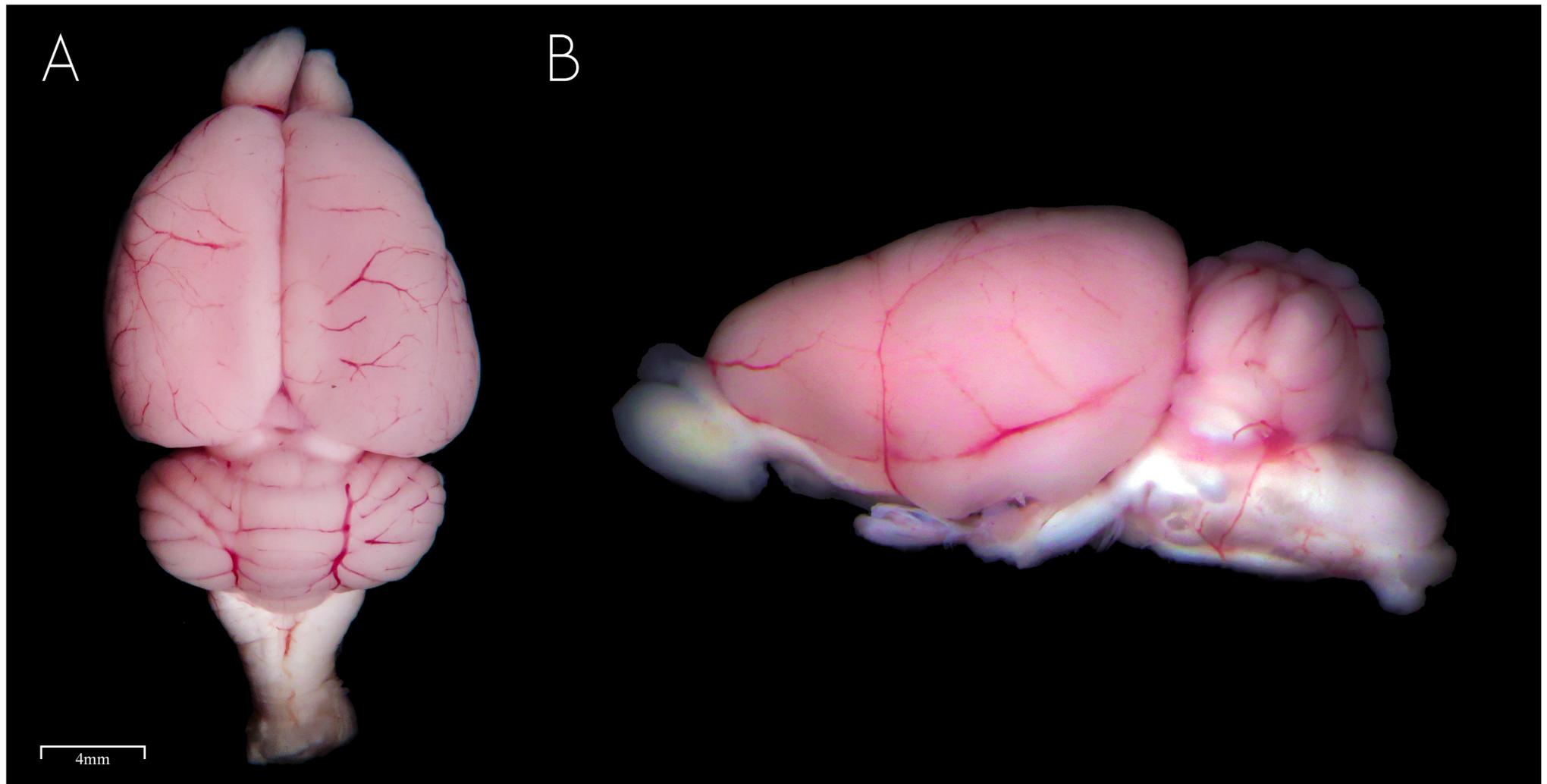
A - Vista dorsal do encéfalo
B - Vista ventral do encéfalo





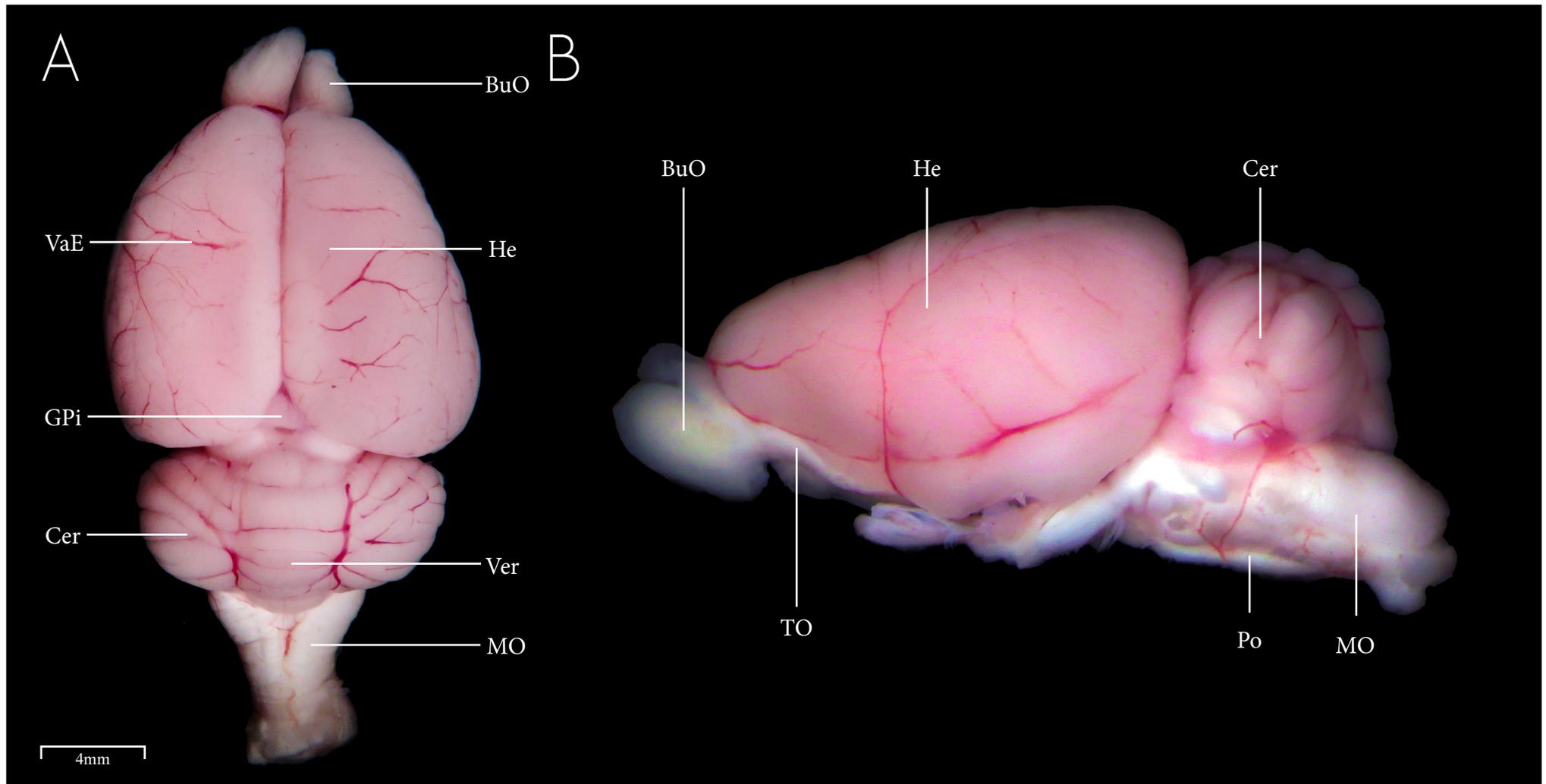
Cer	Cerebelo	VaE	Vascularização encefálica
He	Hemisfério		
MO	Medula oblongata		
NCs	Nervos craniais (seccionados)		
Po	Ponte		





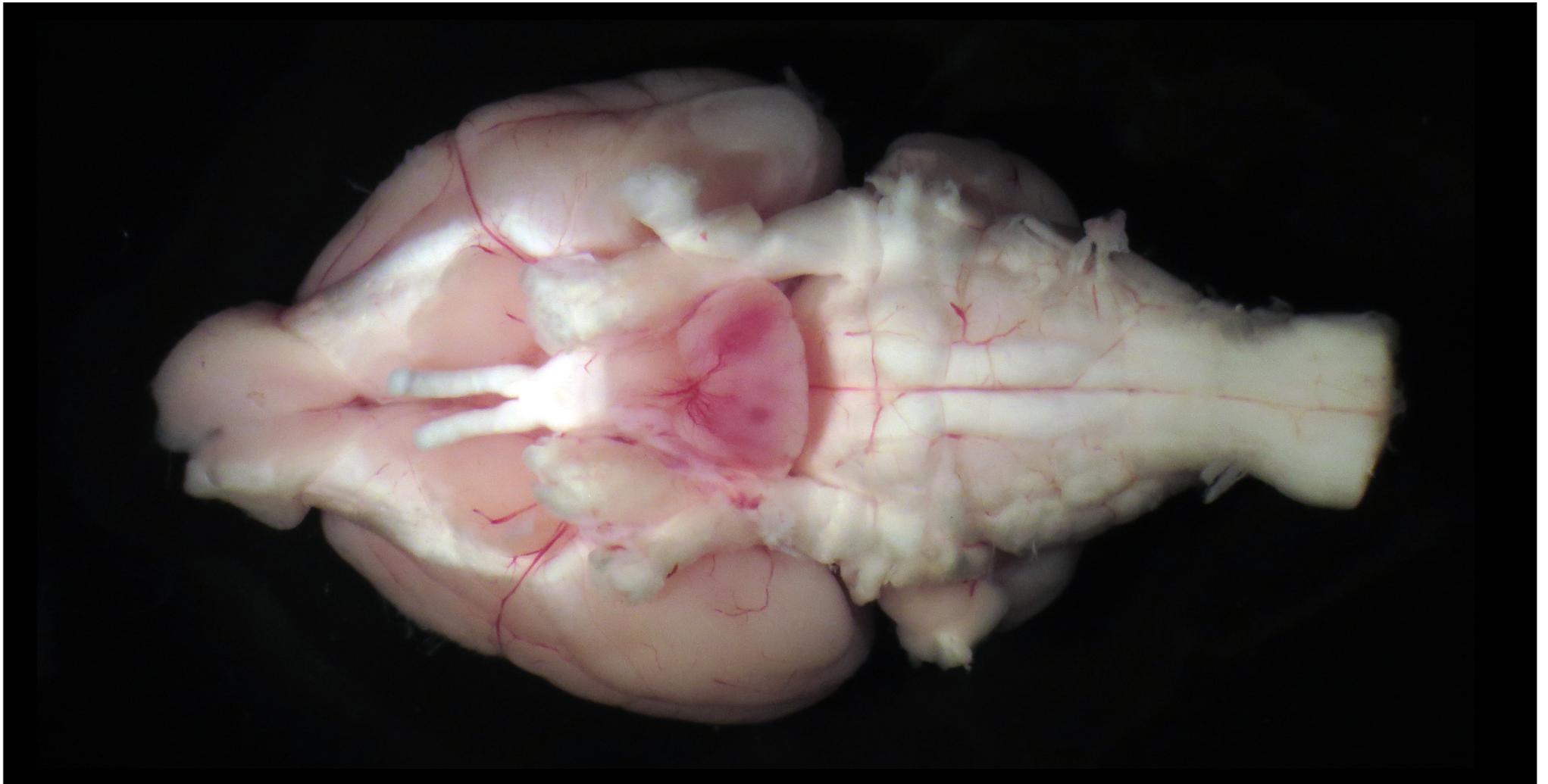
A - Vista dorsal do encéfalo
B - Vista lateral do encéfalo





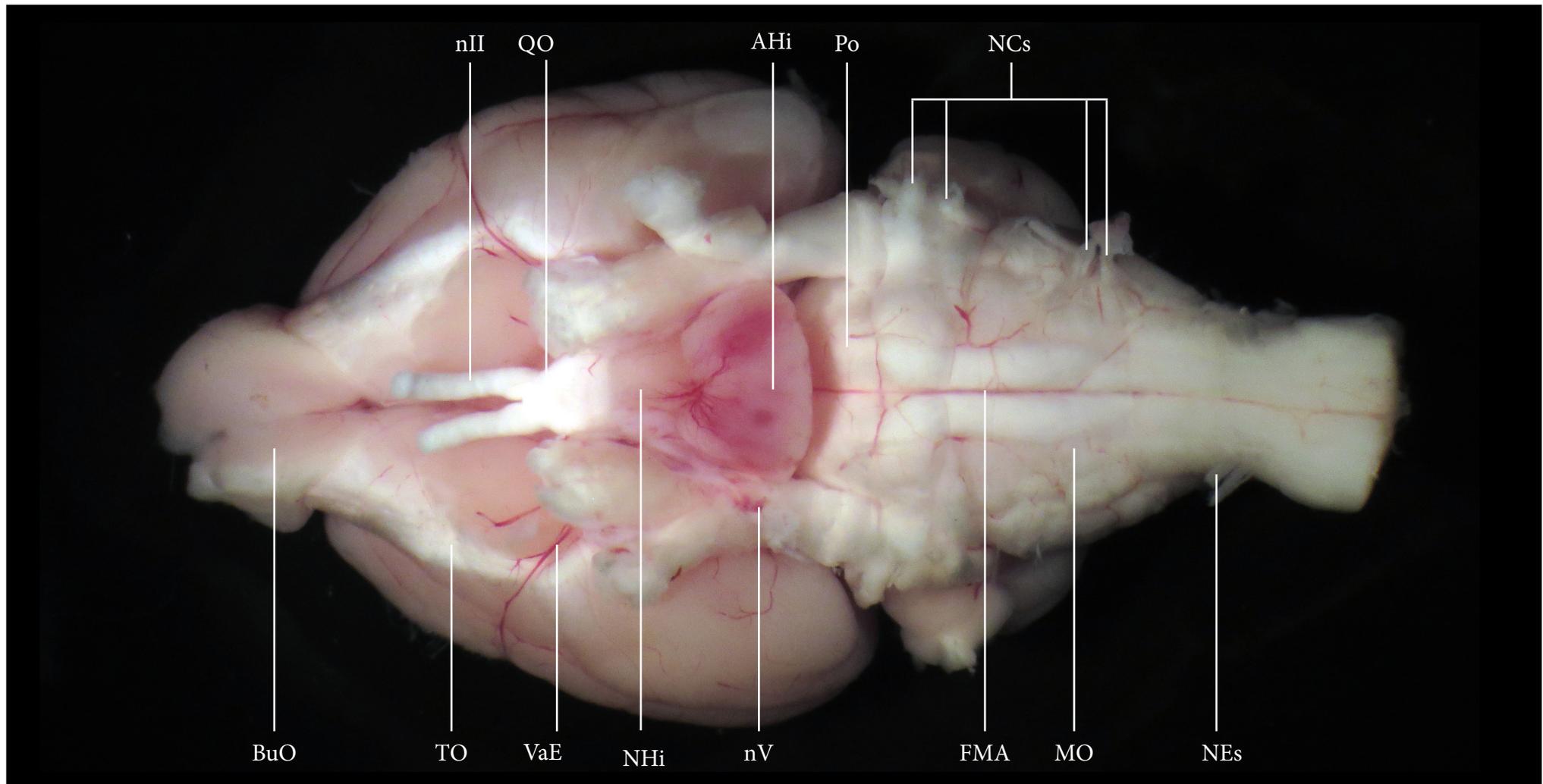
BuO	Bulbo olfatório	TO	Trato olfatório
Cer	Cerebelo	VaE	Vascularização encefálica
GPi	Glândula pineal	Ver	Vermis
He	Hemisfério		
MO	Medula oblongata		
Po	Ponte		





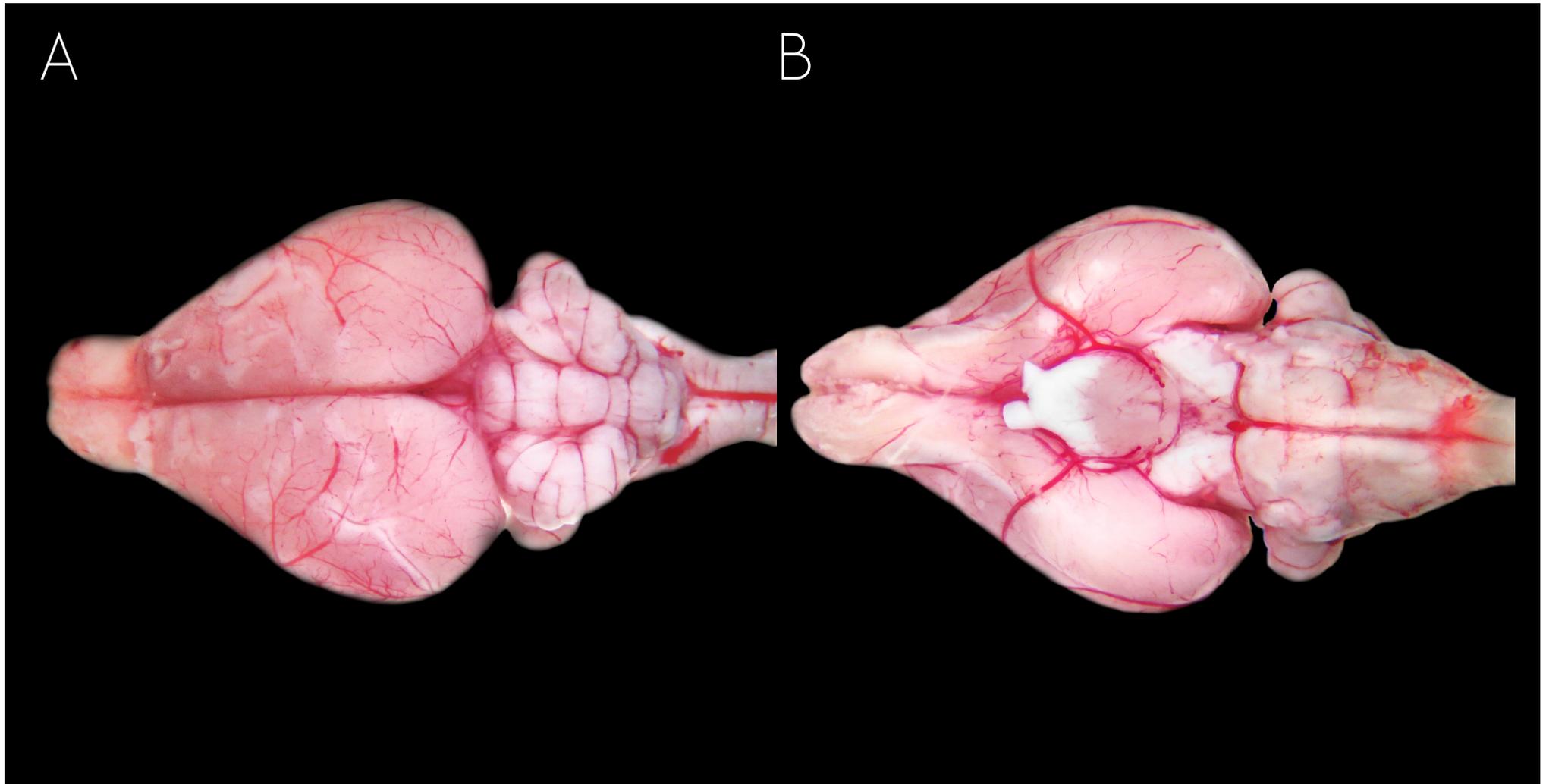
Vista ventral do encéfalo





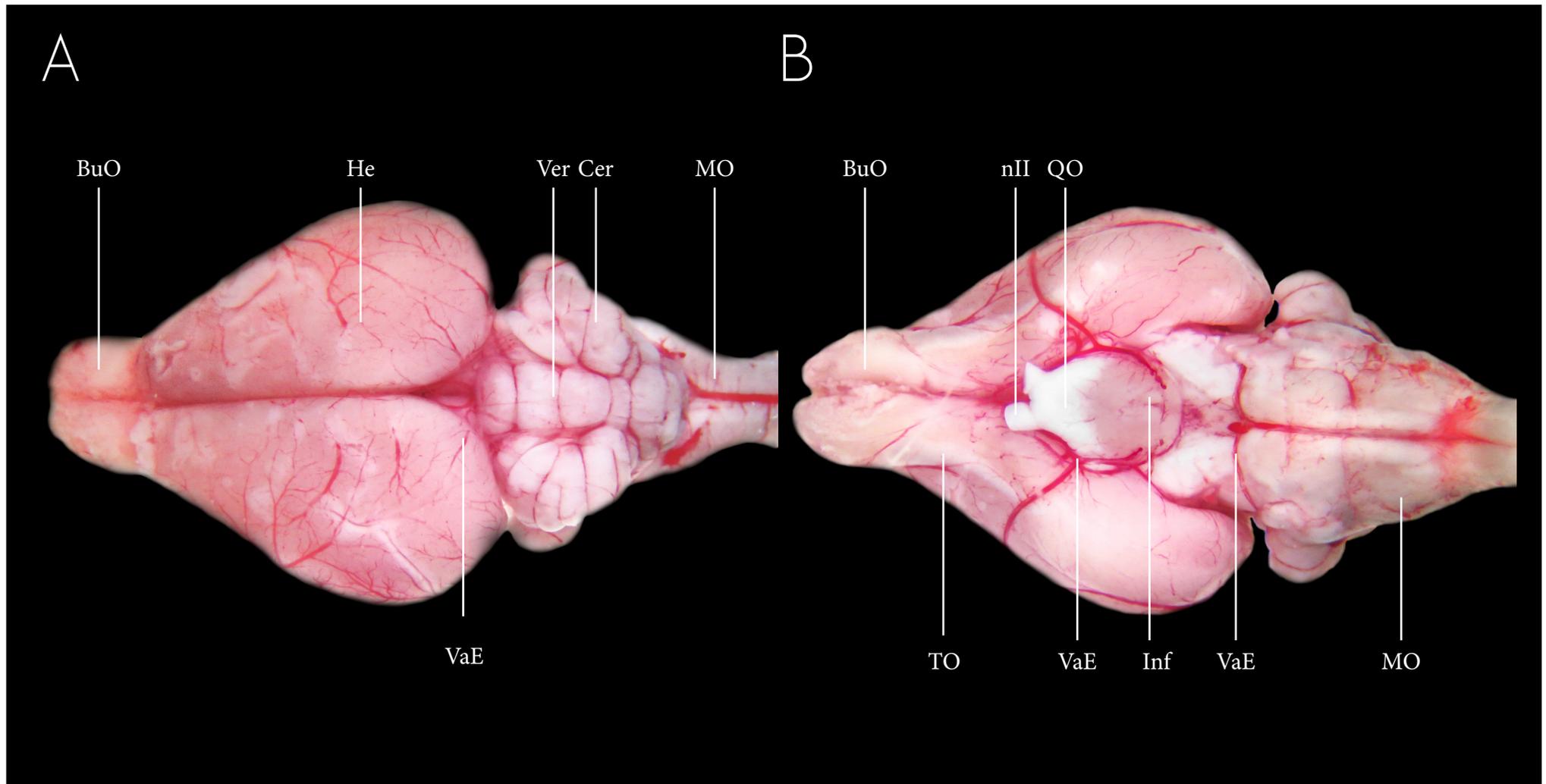
AHi	AdenoHipófise	NEs	Nervos espinais (seccionados)	TO	Trato olfatório
BuO	Bulbo olfatório	nII	Nervo cranial (Óptico)	TOp	Trato óptico
FMA	Fissura medial anterior	nV	Nervo cranial (Trigêmeo)	VaE	Vascularização encefálica
Hi	Hipófise	NHi	NeuroHipófise		
MO	Medula oblongata	Po	Ponte		
NCs	Nervos craniais (seccionados)	QO	Quiasma óptico		





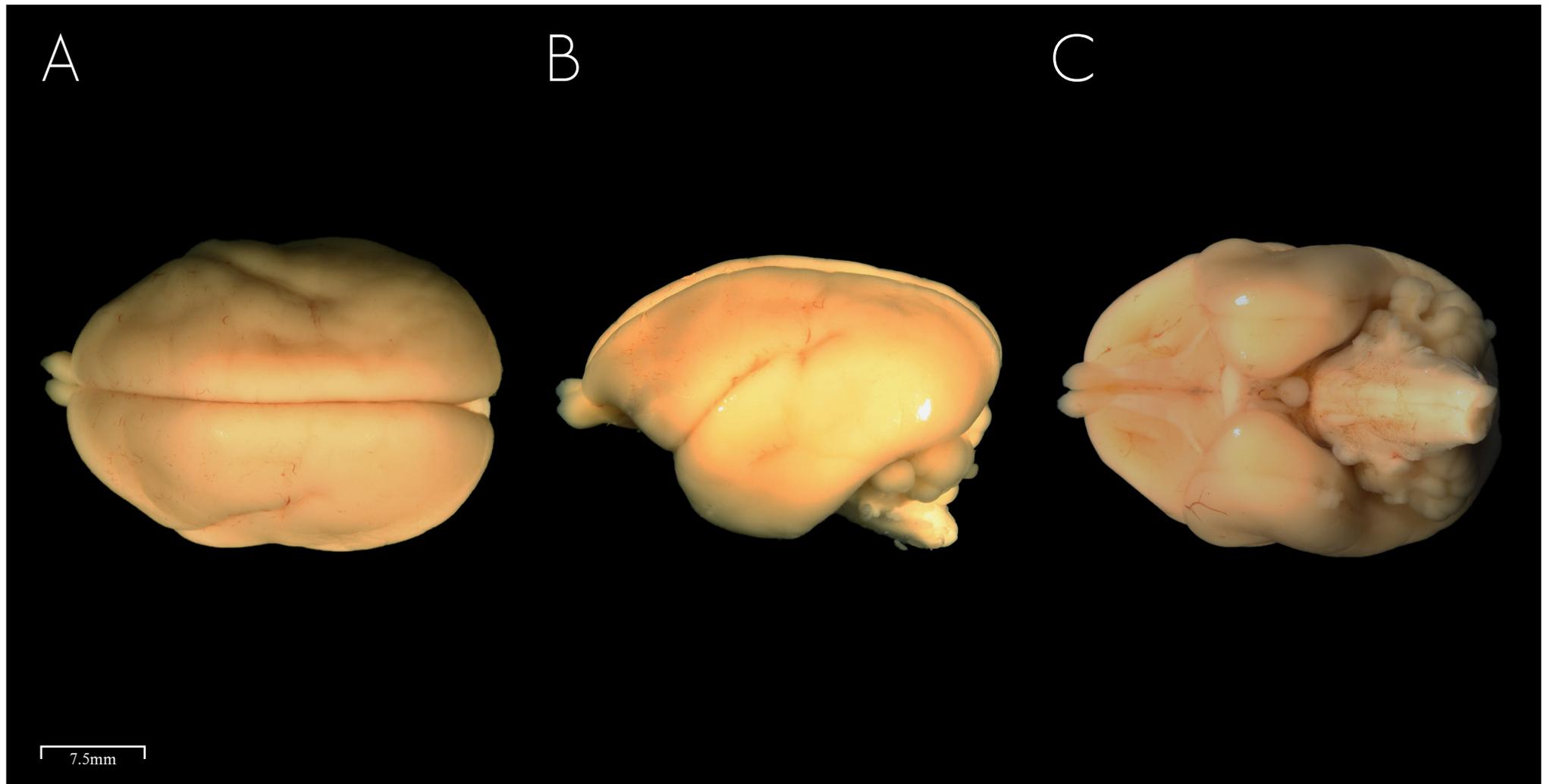
A - Vista dorsal do encéfalo
B - Vista ventral do encéfalo





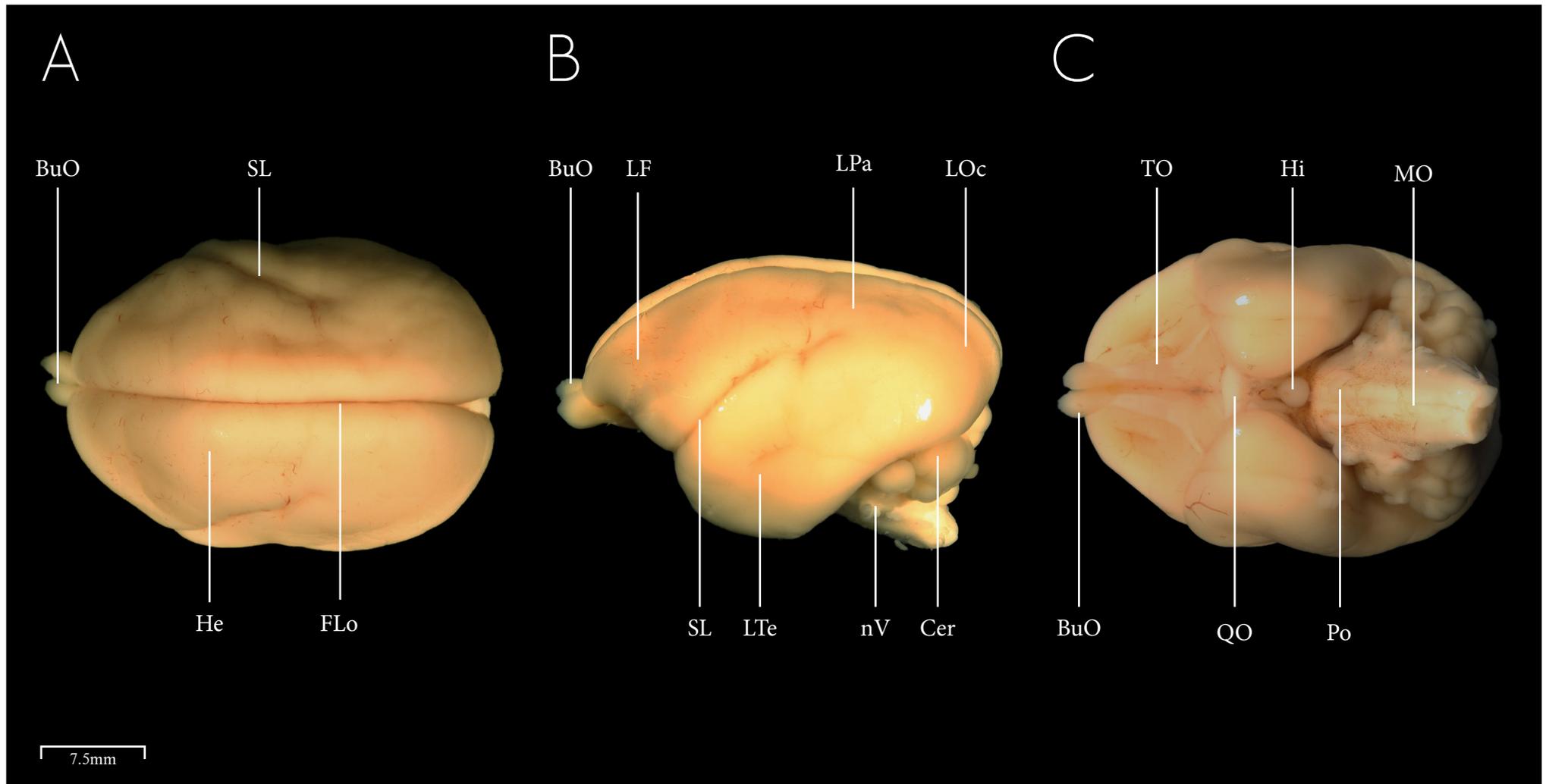
BuO	Bulbo olfatório	QO	Quiasma óptico
Cer	Cerebelo	TO	Trato olfatório
He	Hemisfério	VaE	Vascularização encefálica
Inf	Infundíbulo	Ver	Vermis
MO	Medula oblongata		
nII	Nervo cranial II (Óptico)		





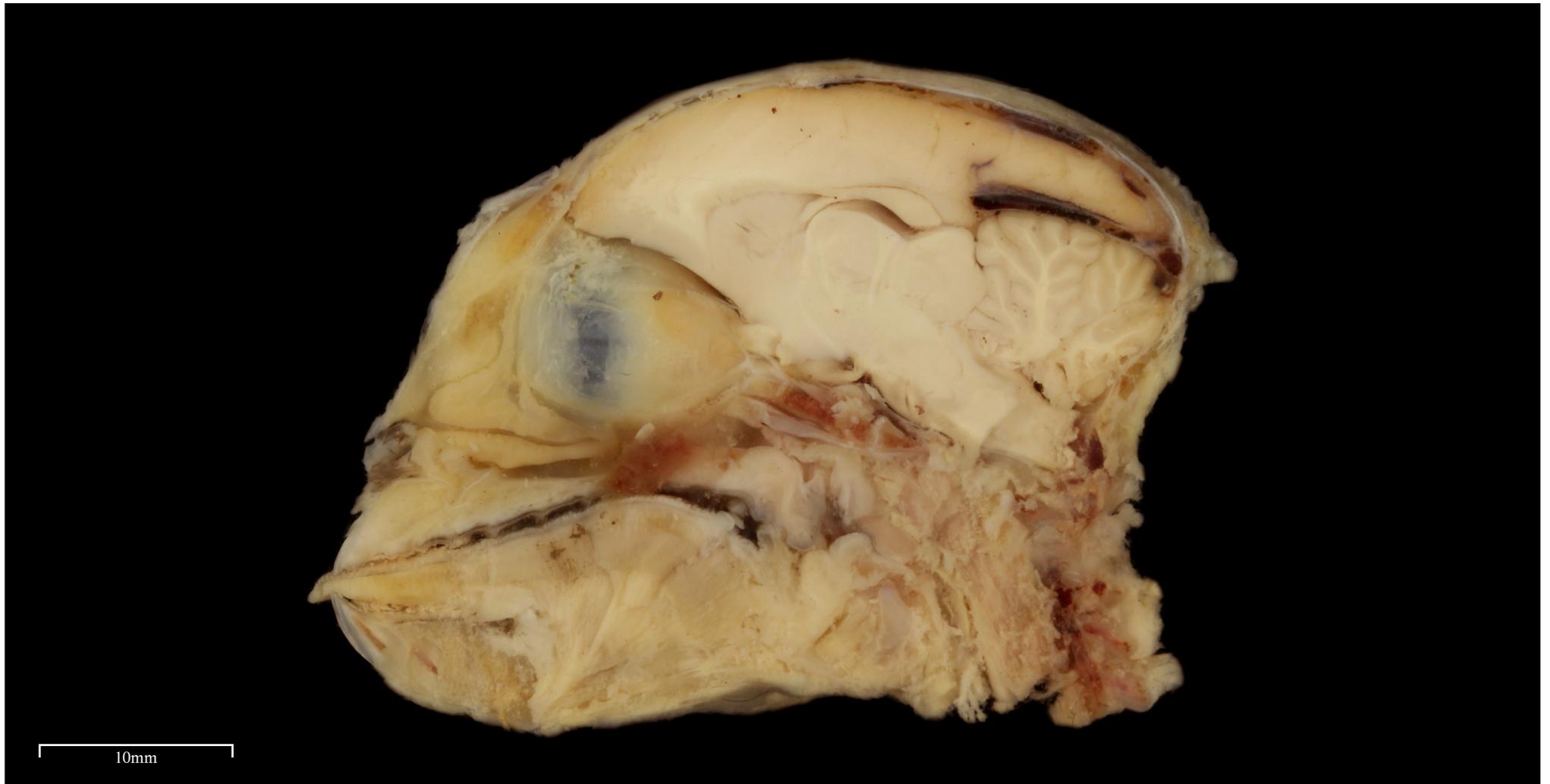
A - Vista dorsal do encéfalo
B - Vista lateral do encéfalo
C - Vista ventral do encéfalo





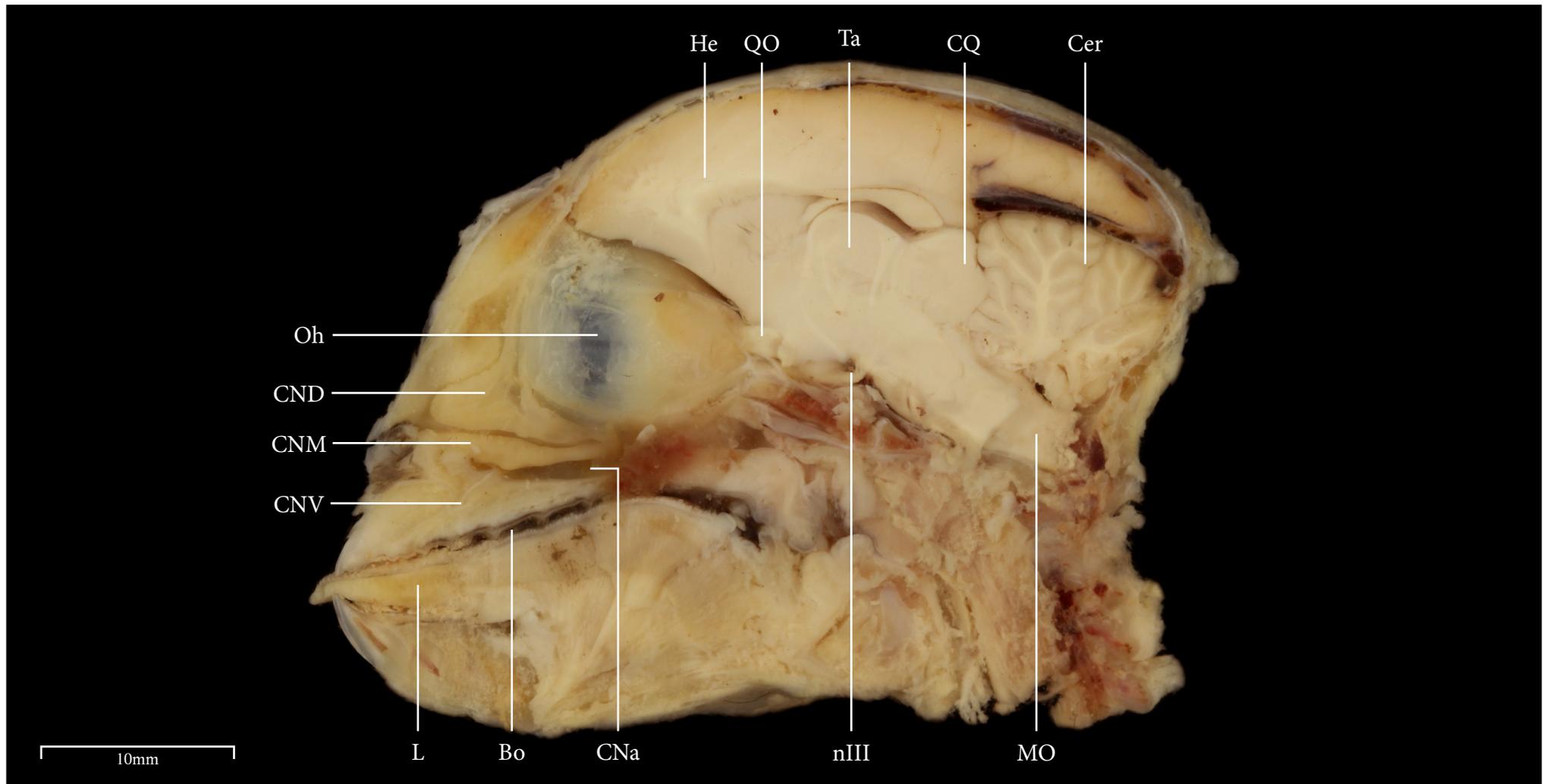
BuO	Bulbo olfatório	LF	Lobo frontal	nV	Nervo cranial V (Trigêmeo)
Cer	Cerebelo	LOc	Lobo Occipital	Po	Ponte
FLo	Fissura longitudinal	LPa	Lobo parietal	QO	Quiasma óptico
He	Hemisfério	LTe	Lobo temporal	SL	Sulco lateral
Hi	Hipófise	MO	Medula oblongata	TO	Trato olfatório





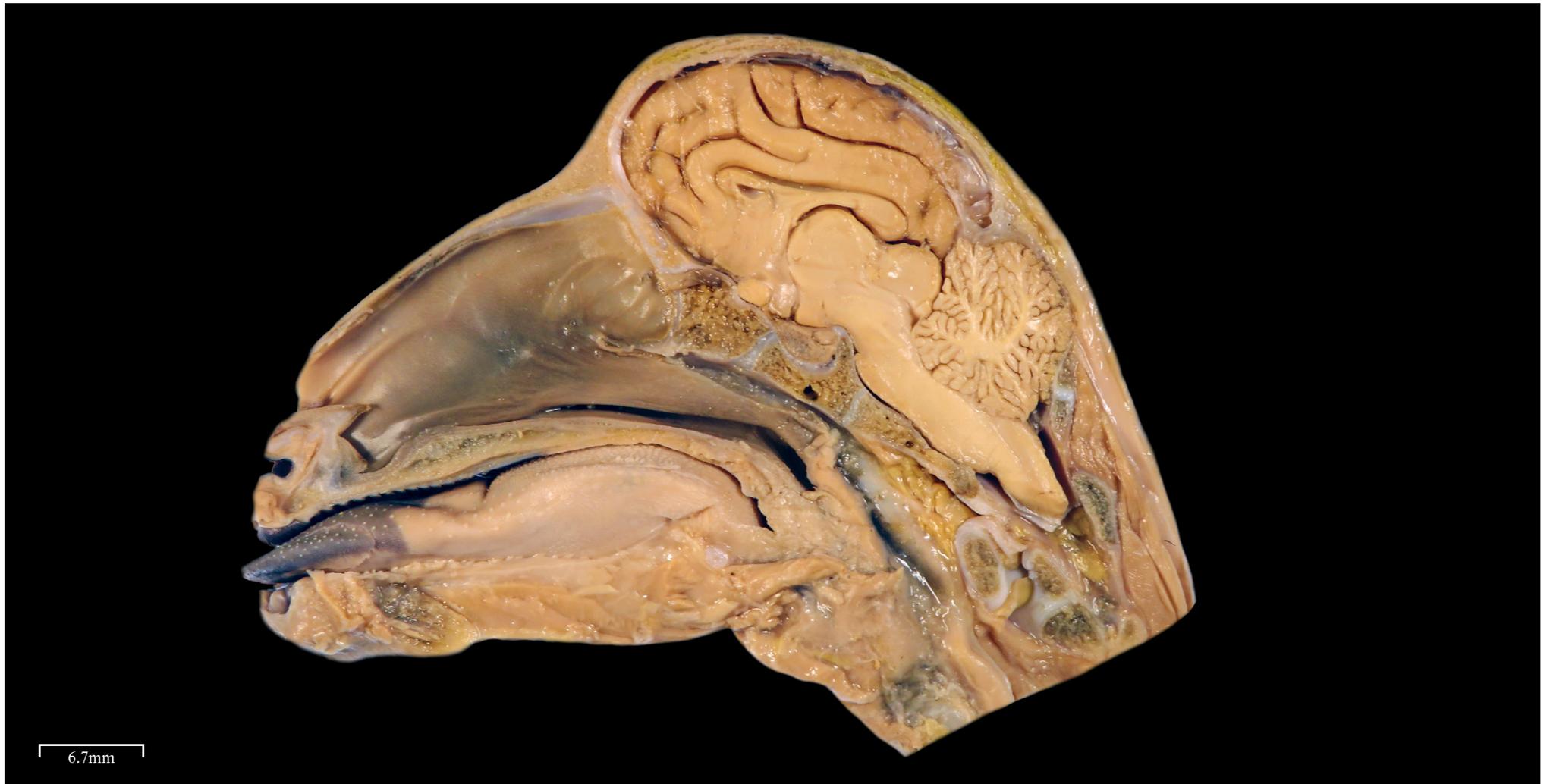
Corte sagital da cabeça.





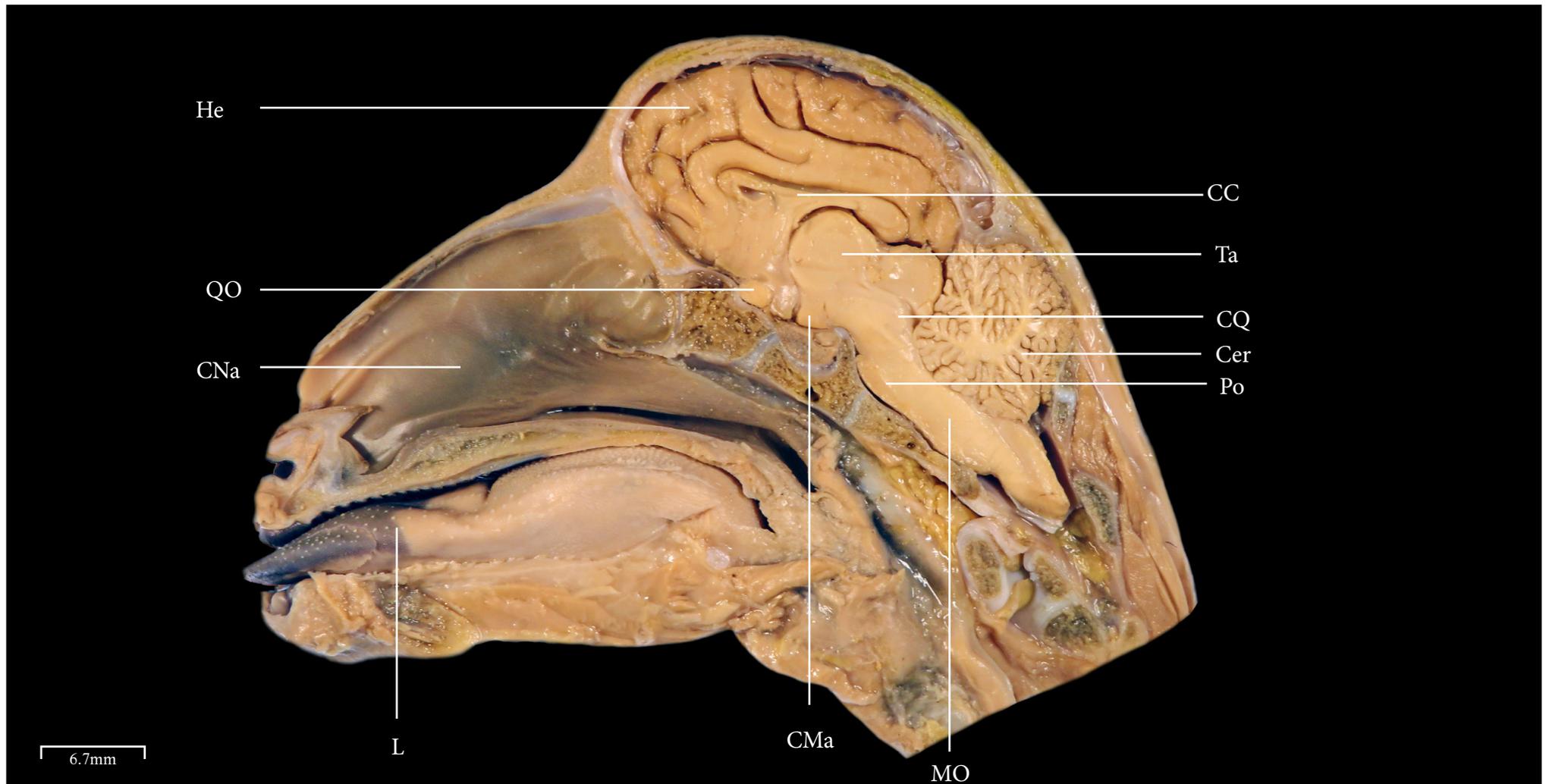
Bo	Boca	CNV	Concha Nasal Ventral	nIII	Nervo Cranial III (Oculomotor)
Cer	Cerebelo	CQ	Corpos quadrigemeos	nV	Nervo Cranial V (Trigêmeo)
CNa	Cavidade Nasal	He	Hemisfério	Oh	Olho
CND	Concha Nasal Dorsal	L	Língua	QO	Quiasma óptico
CNM	Concha Nasal Média	MO	Medula oblongata	Ta	Tálamo





Corte sagital da cabeça.





CC	Corpo caloso	CQ	Corpos quadrigemeos	MO	Medula oblongata
Cer	Cerebelo	CS	Colículo superior	Po	Ponte
CMa	Corpos mamilares	He	Hemisfério	QO	Quiasma óptico
CNa	Cavidade nasal	L	Língua	Ta	Tálamo
		Me	Mesencéfalo		





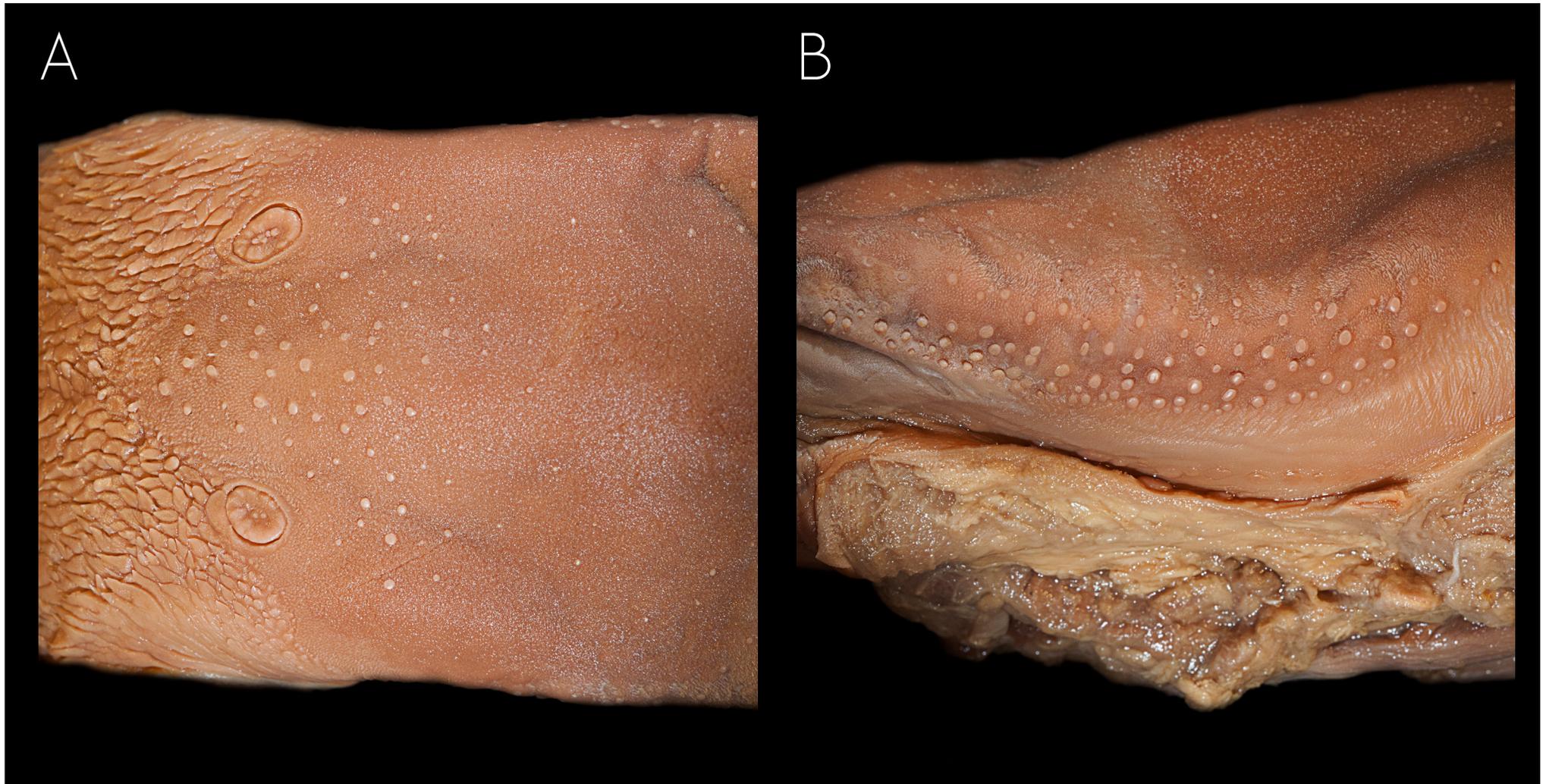
Vista lateral da língua.





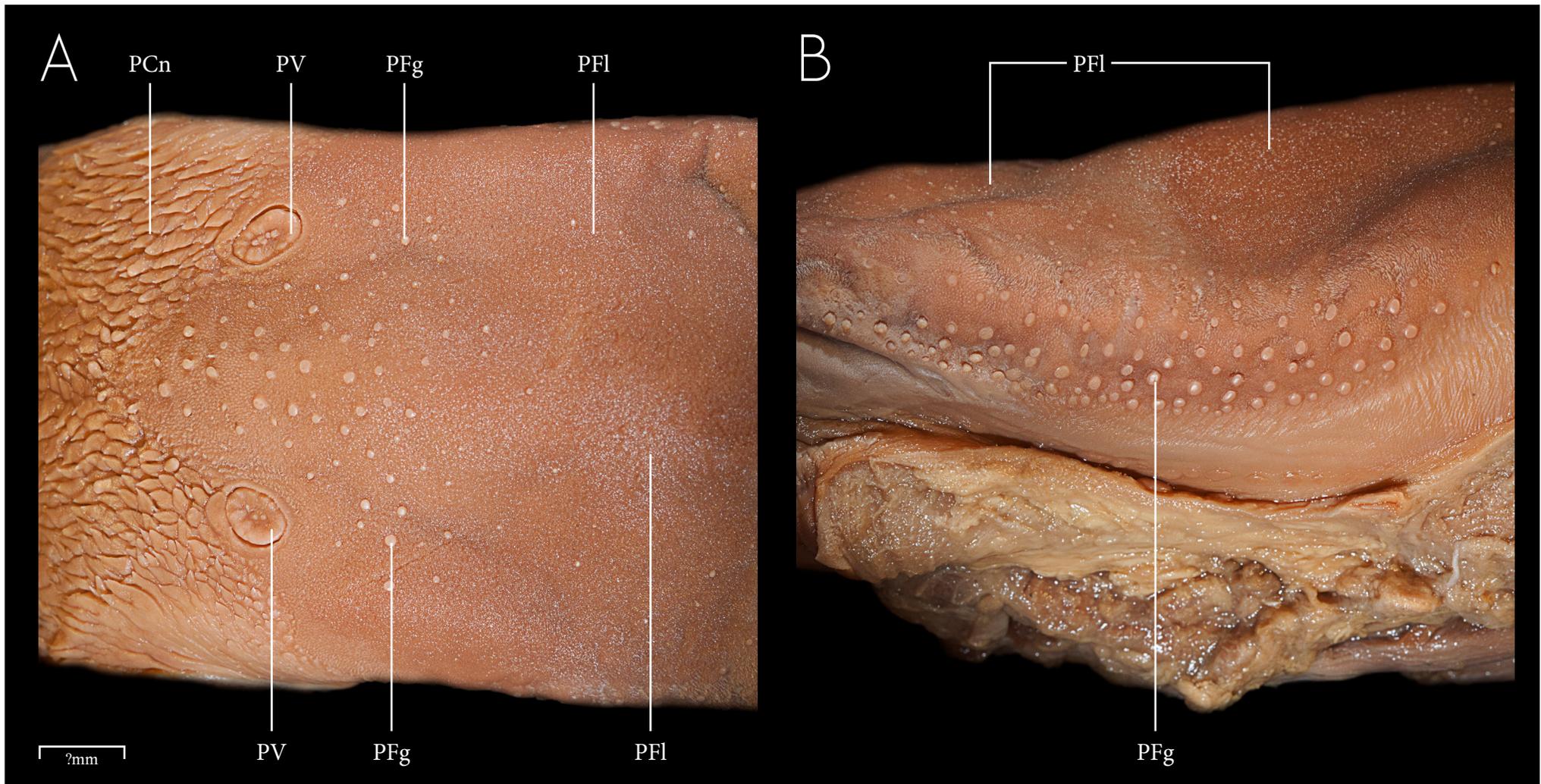
- L Língua
- PCn Papila cônica
- PFg Papila fungiforme





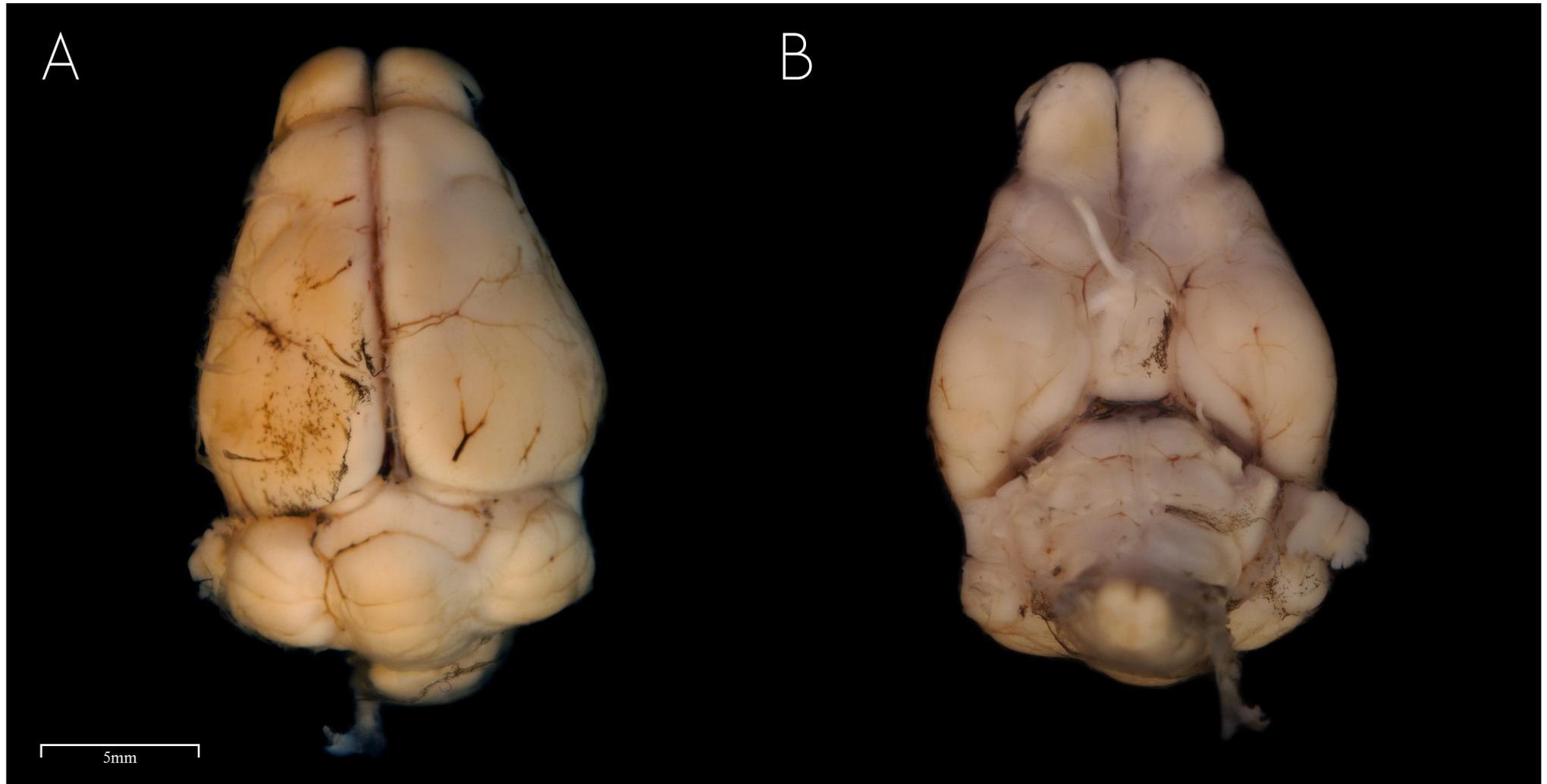
A - Vista dorsal da língua
B - Vista lateral da língua





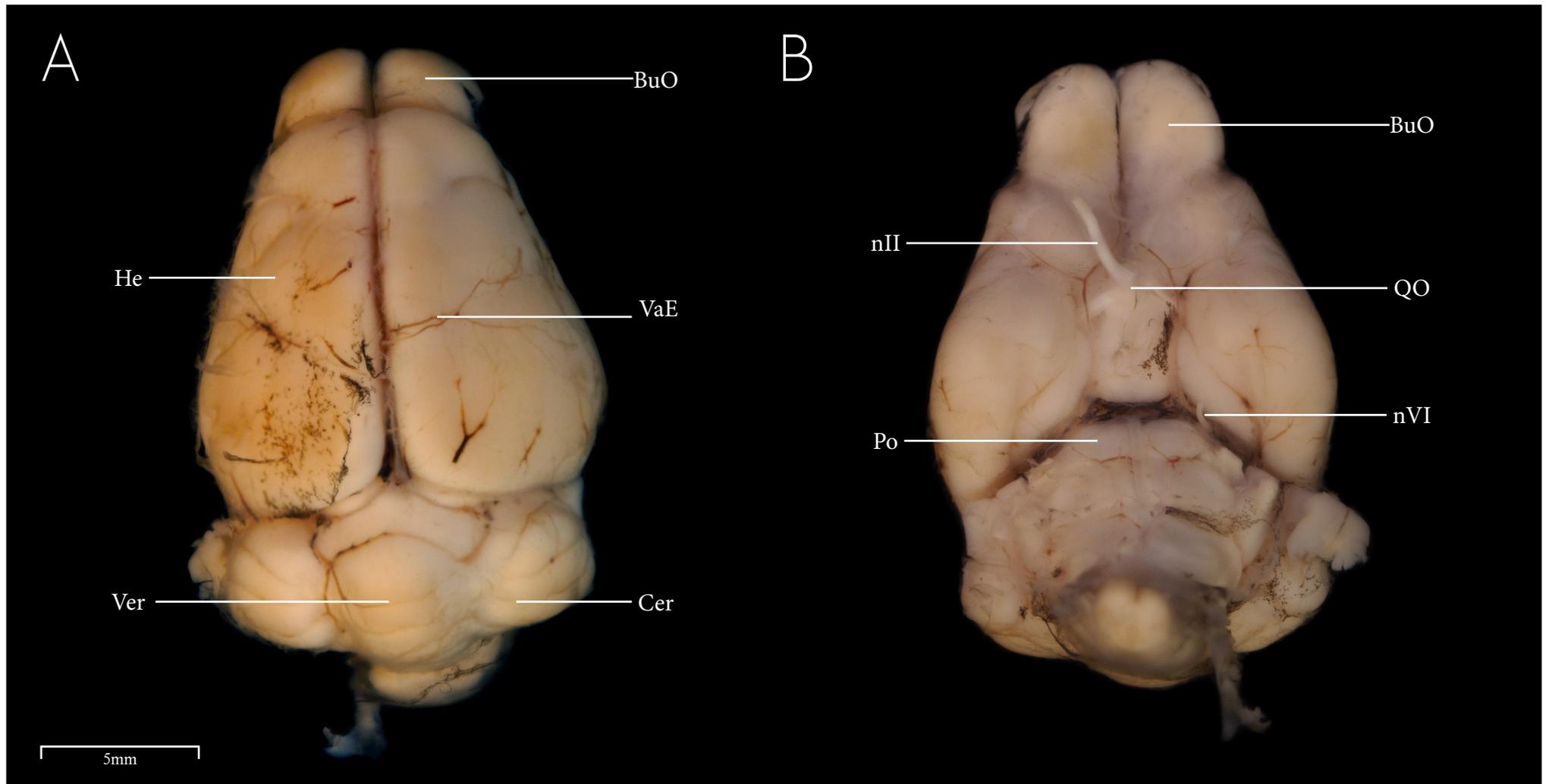
- PCn Papila cônica
- PFg Papila fungiforme
- PFI Papila Filiforme
- PV Papila valada





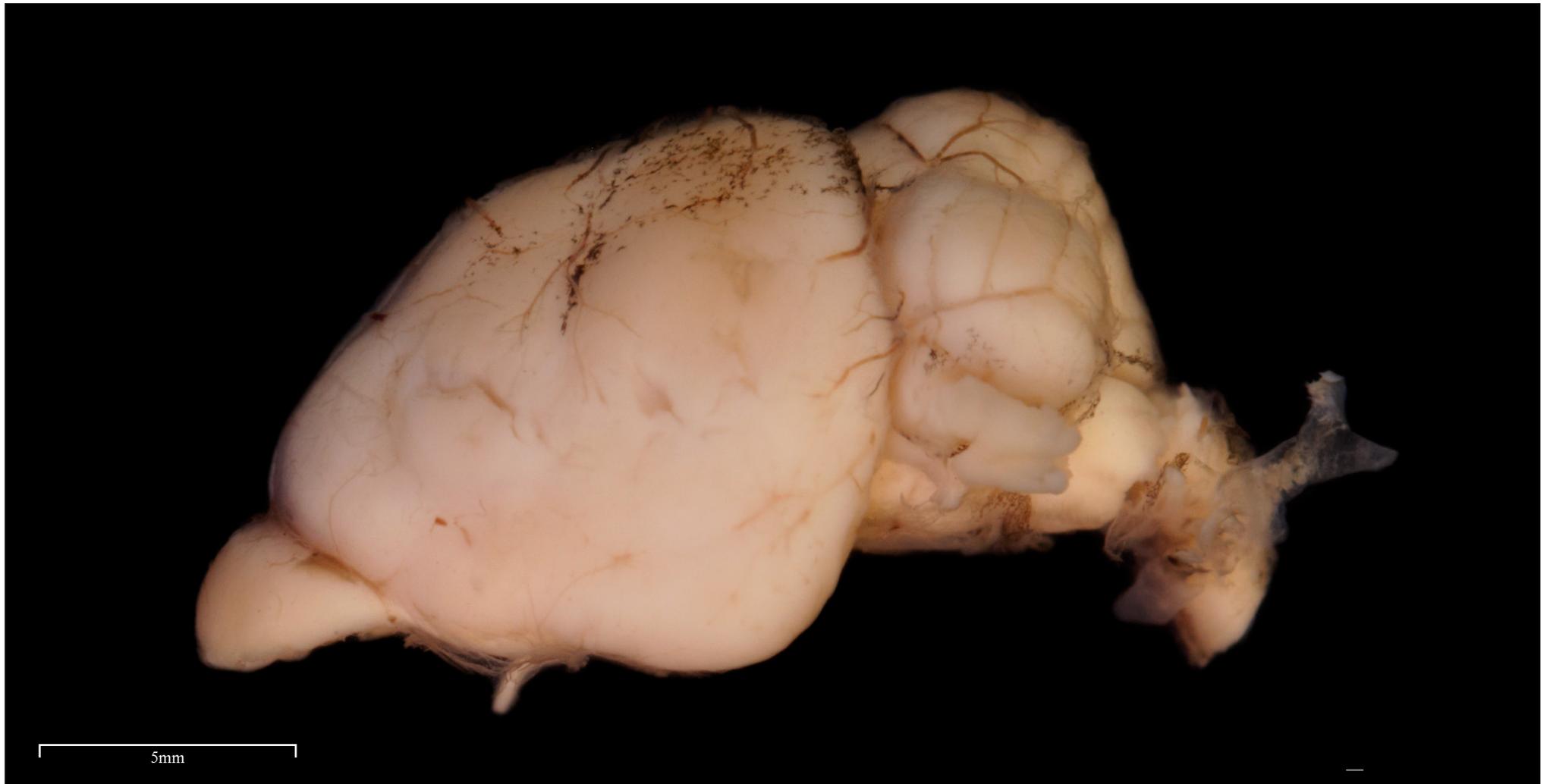
A - Vista dorsal do encéfalo
B - Vista ventral do encéfalo





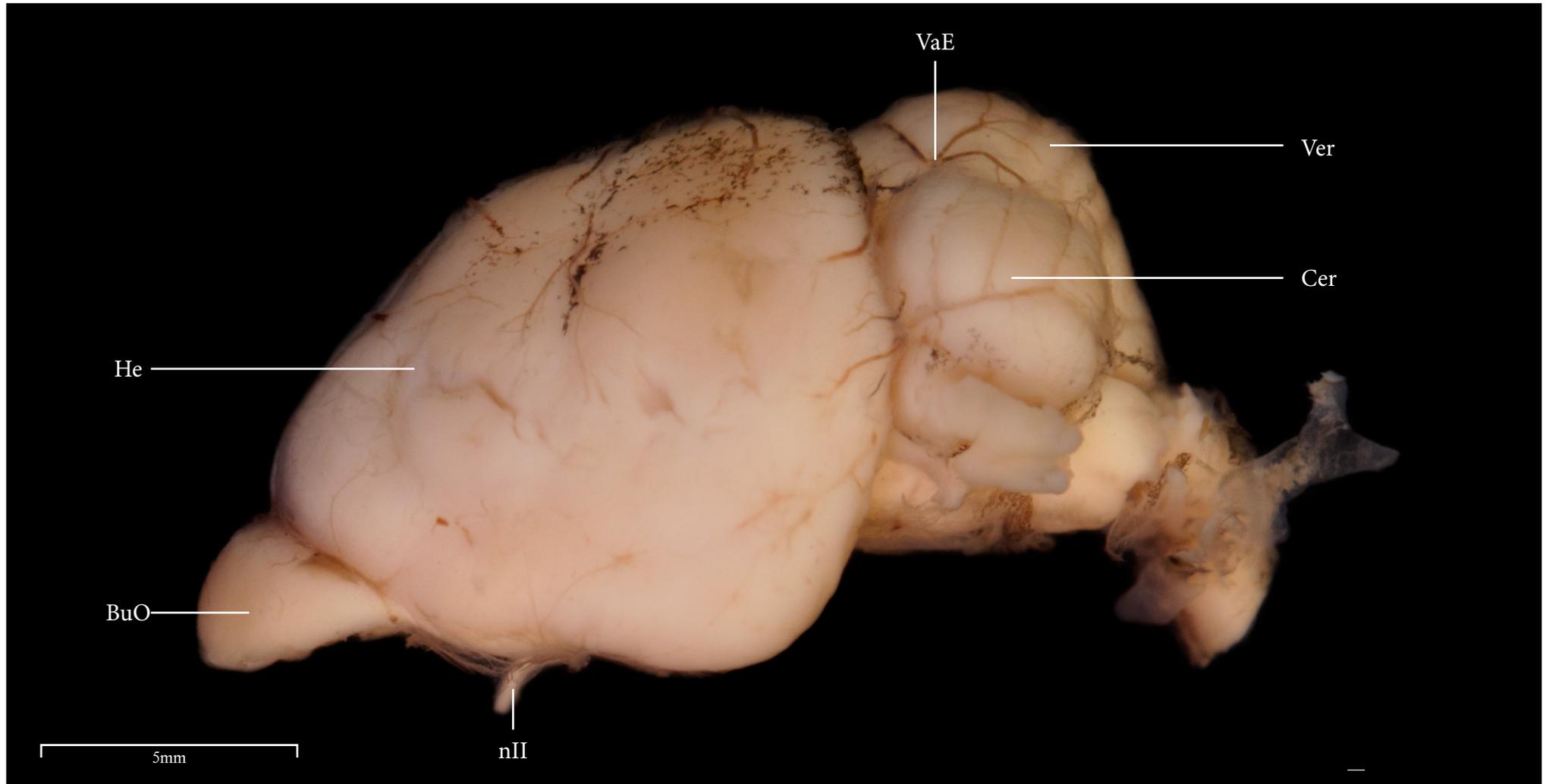
BuO	Bulbo olfatório	Po	Ponte
Cer	Cerebelo	QO	Quiasma óptico
He	Hemisfério	VaE	Vascularização encefálica
nII	Nervo cranial II (Óptico)	Ver	Vermis
nVI	Nervo cranial VI (Abducente)		





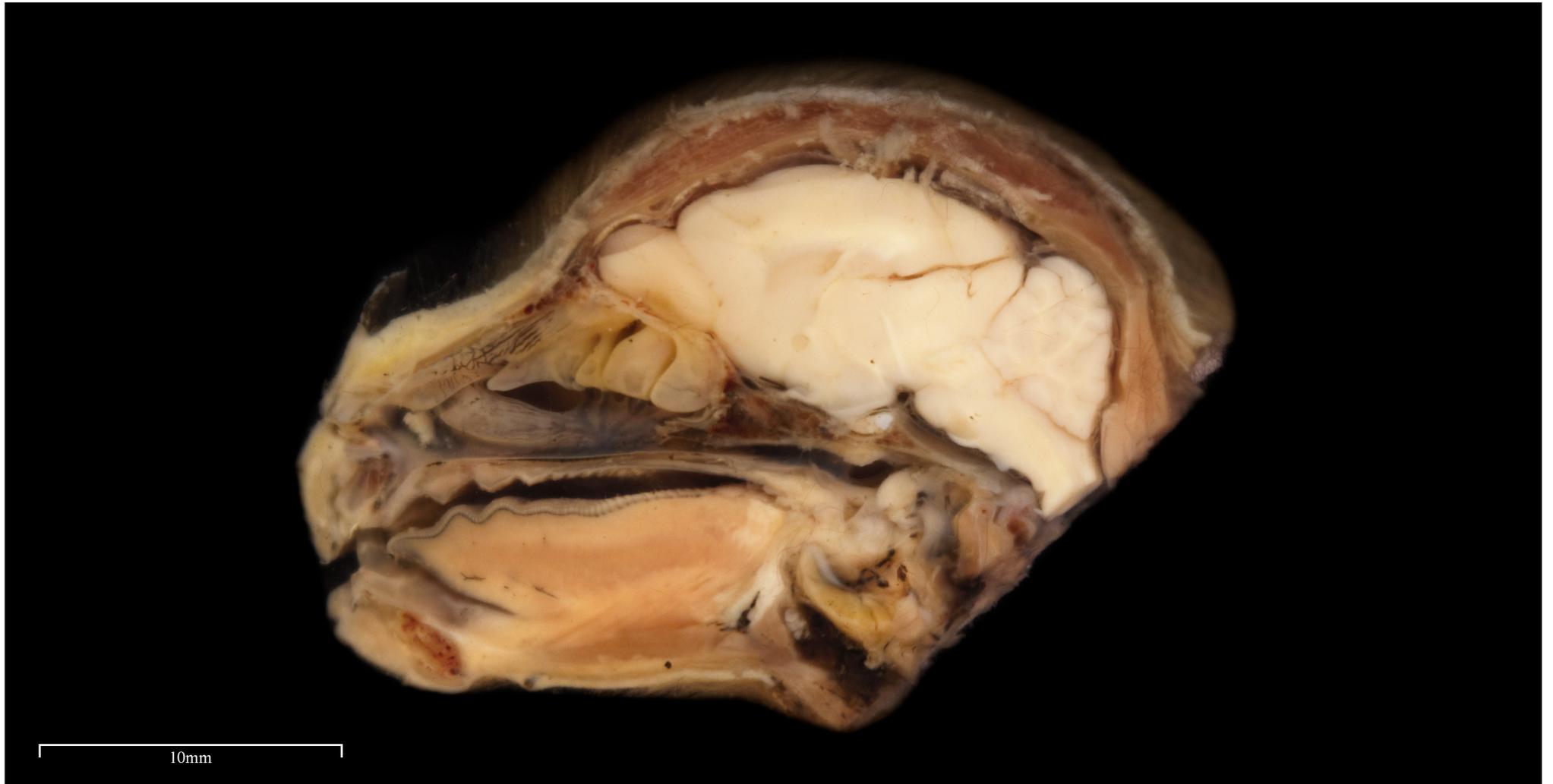
Vista lateral do encéfalo





- BuO Bulbo olfatório
- Cer Cerebelo
- He Hemisfério
- nII Nervo cranial II (Óptico)
- VaE Vascularização encefálica
- Ver Vermis

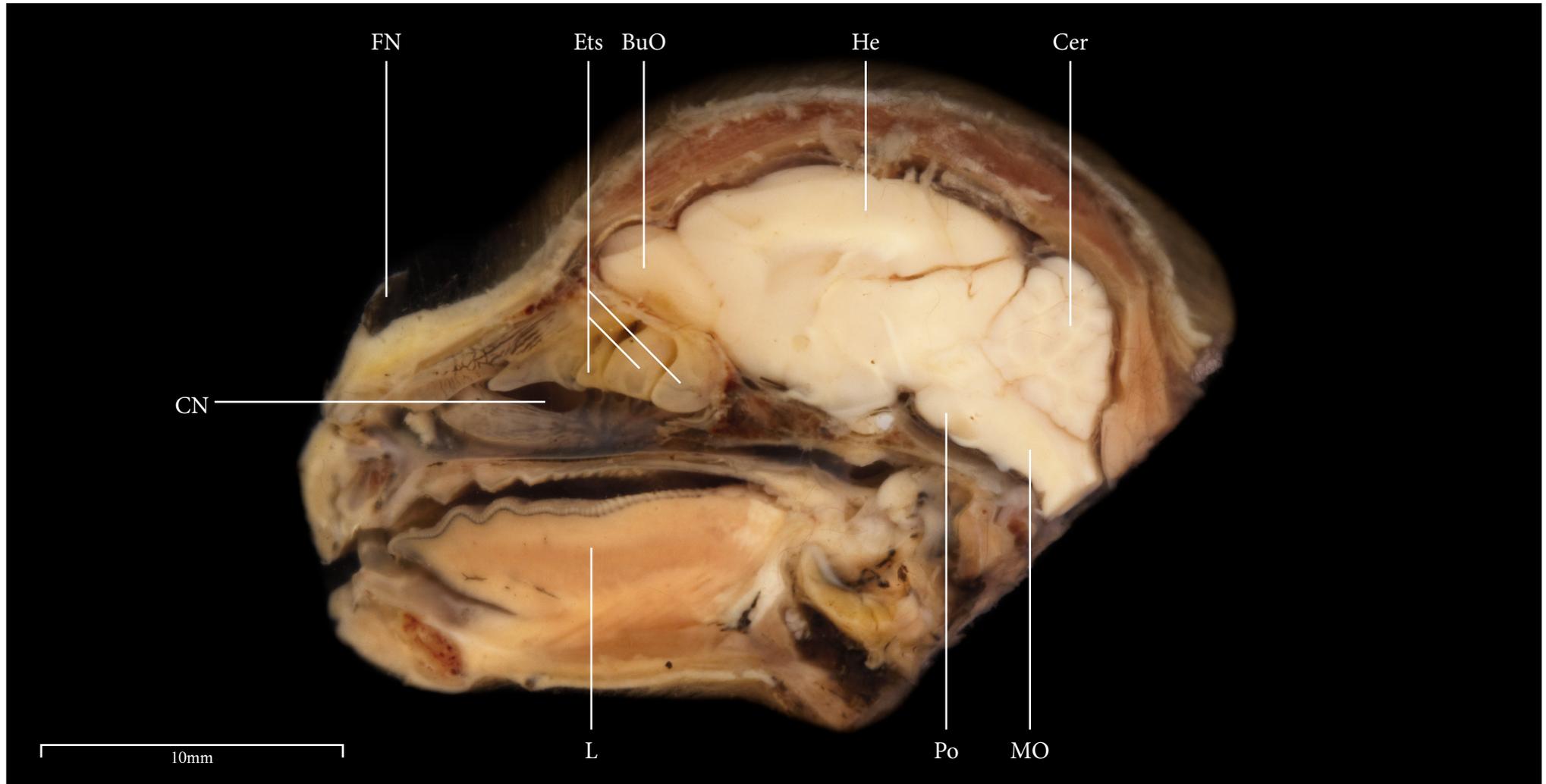




Corte sagital da cabeça.

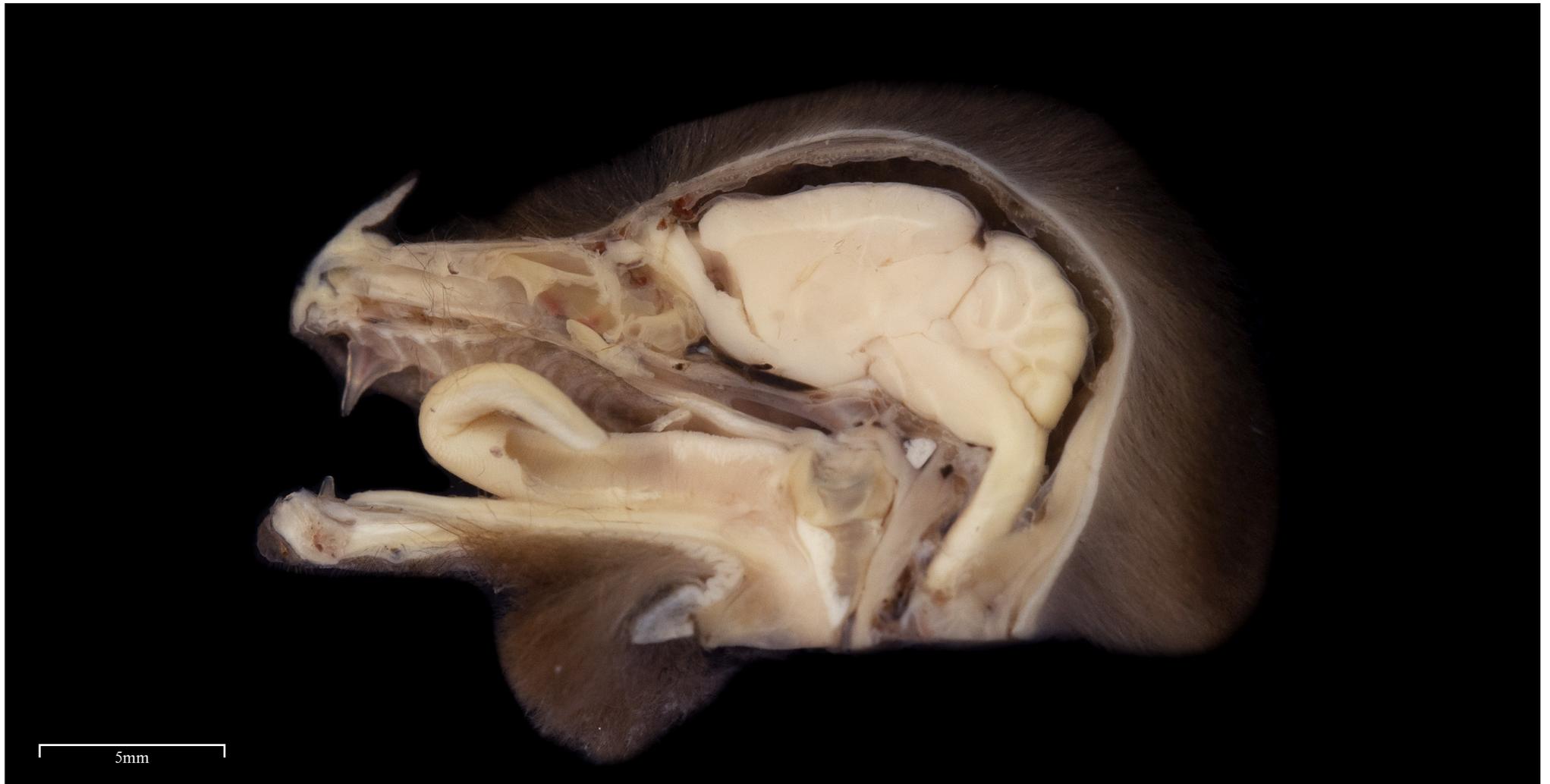


Hemicabeça - Morcego - *Artibeus planirostris*



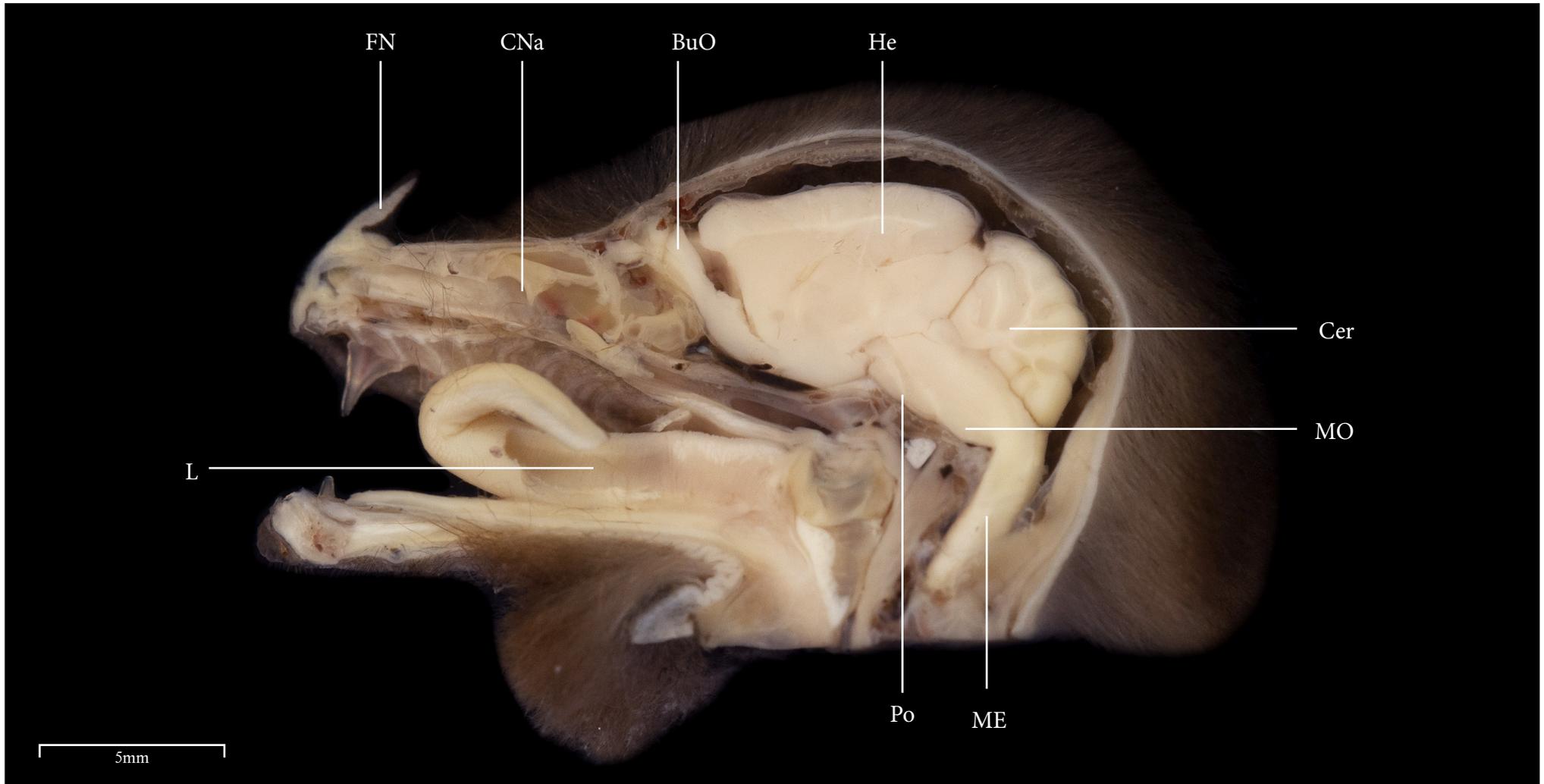
BuO	Bulbo Olfatório	He	Hemisfério
Cer	Cerebelo	L	Língua
CN	Cavidade Nasal	MO	Medula oblongata
Ets	Endoturbinados	Po	Ponte
FN	Folha nasal		





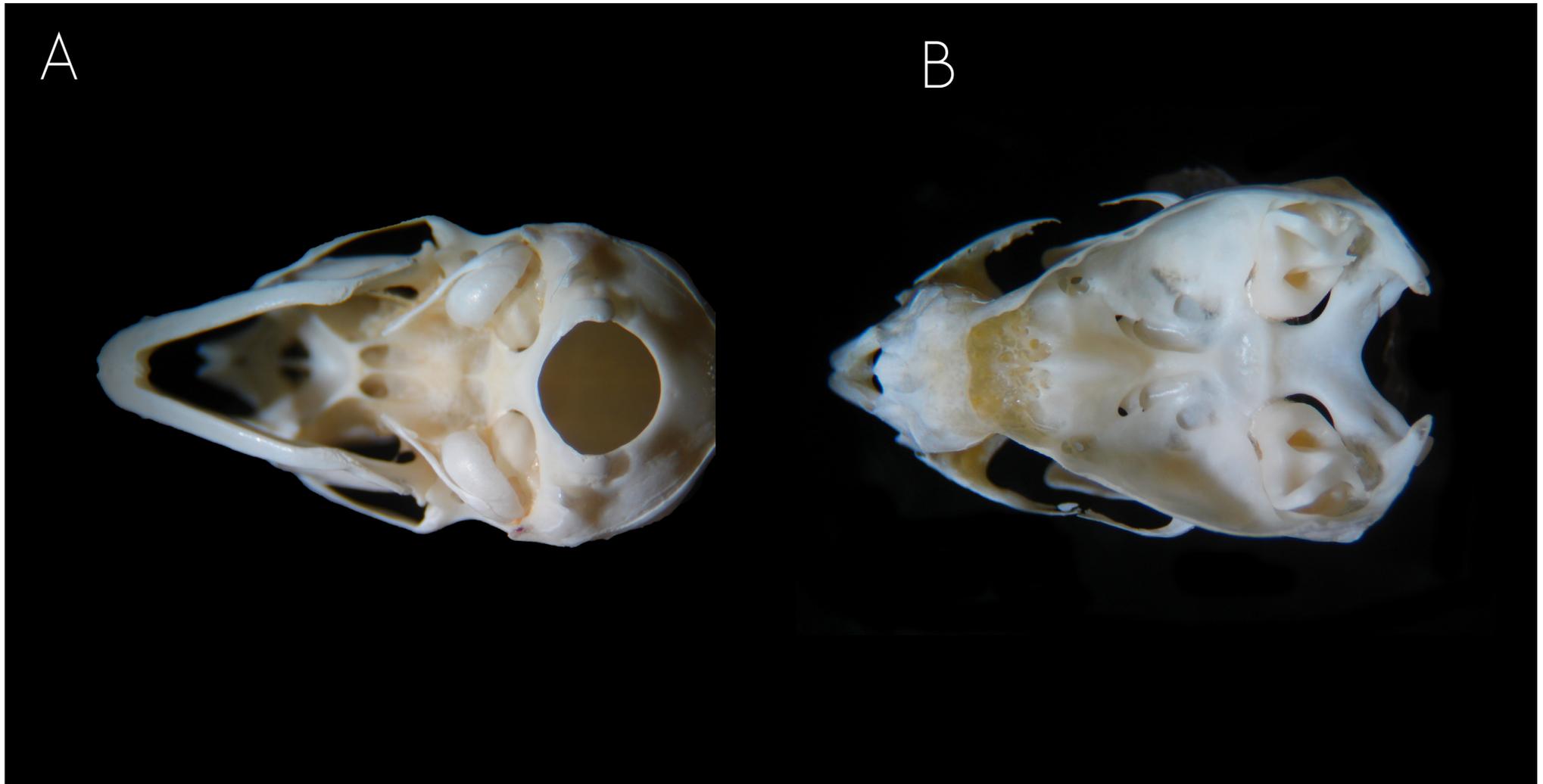
Corte sagital da cabeça





BO	Bulbo Olfatório	L	Língua
Cer	Cerebelo	ME	Medula espinhal
CNa	Cavidade nasal	MO	Medula oblongata
FN	Folha nasal	Po	Ponte
He	Hemisfério		

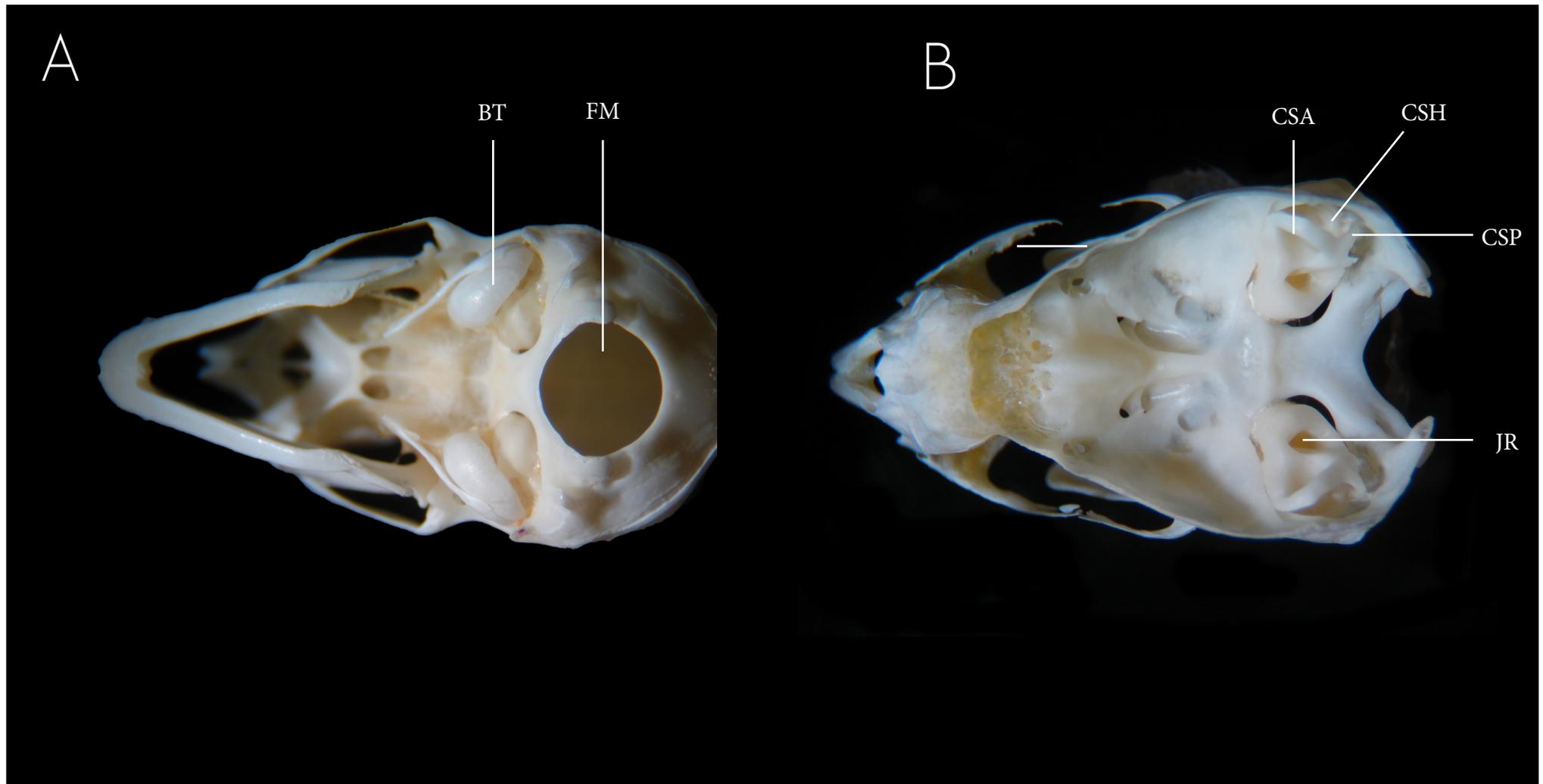




A - Vista ventral do crânio

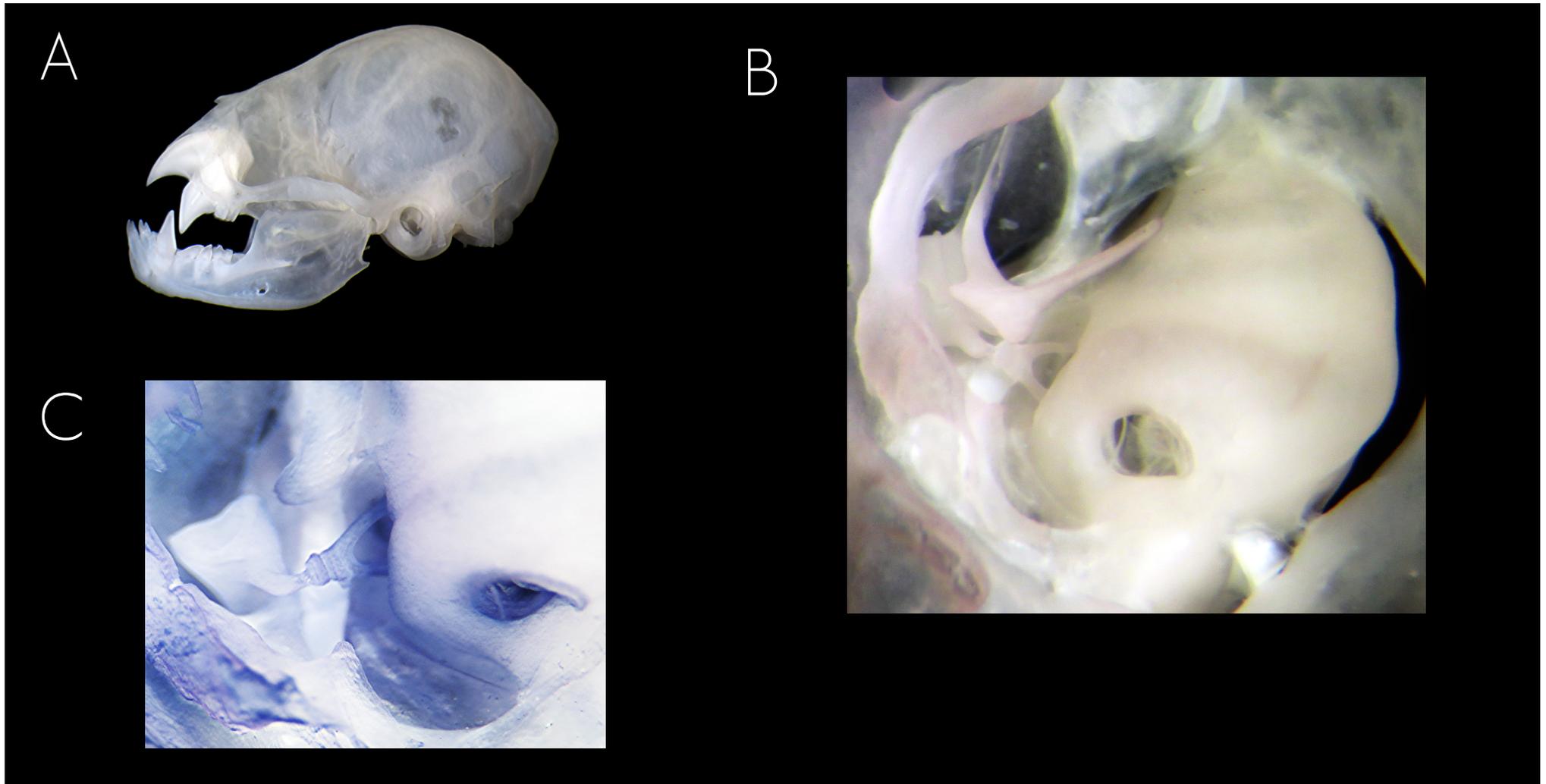
B - Vista dorsal do crânio retriados os ossos frontal e palatino





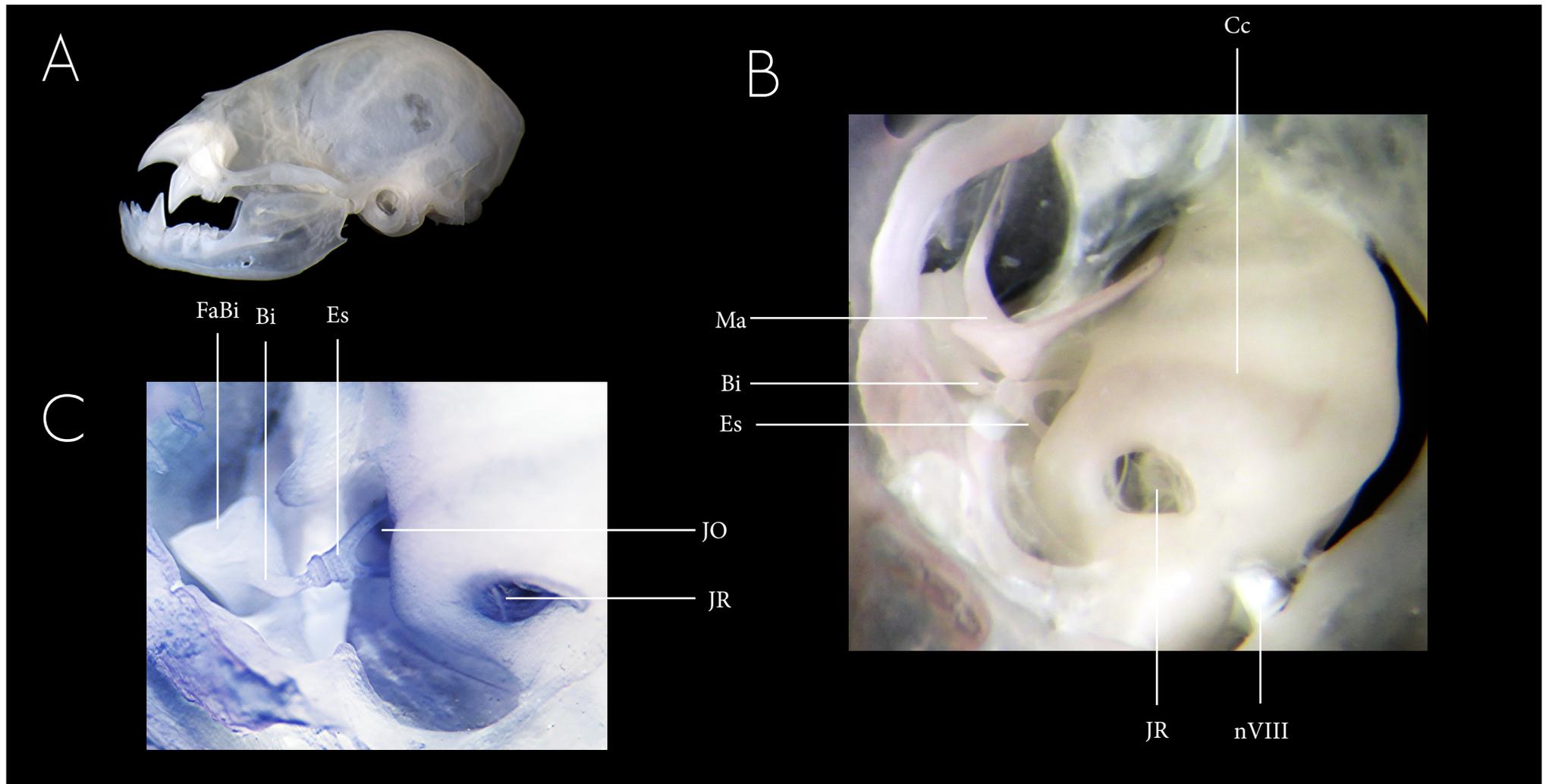
- | | | | |
|-----|-------------------------------|----|----------------|
| BT | Bula Timpânica | JR | Janela redonda |
| CSA | Canal semicircular anterior | FM | Forame magnum |
| CSH | Canal semicircular horizontal | | |
| CSP | Canal semicircular posterior | | |





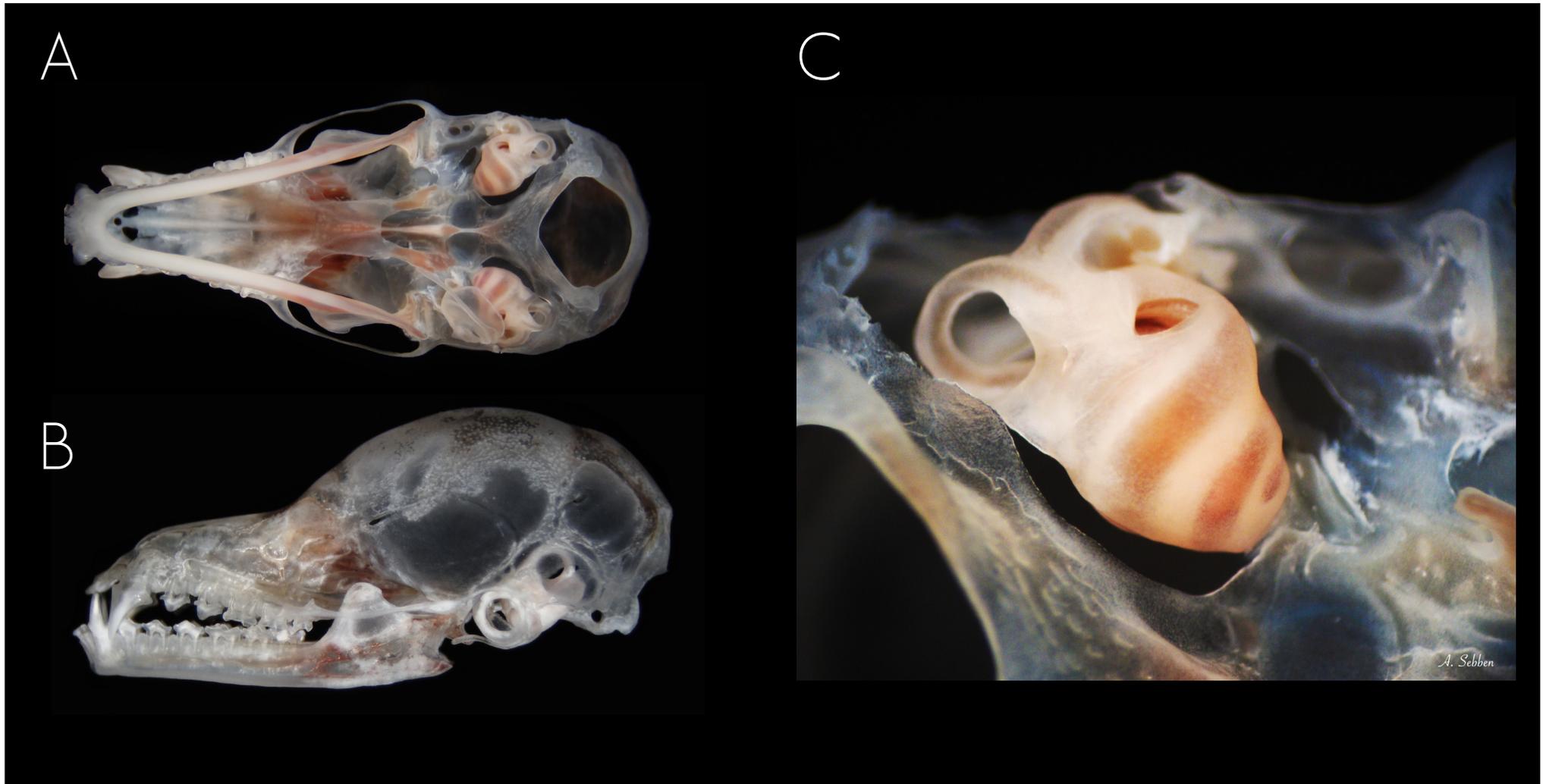
A - Vista lateral do crânio
B, C - Detalhe da orelha interna





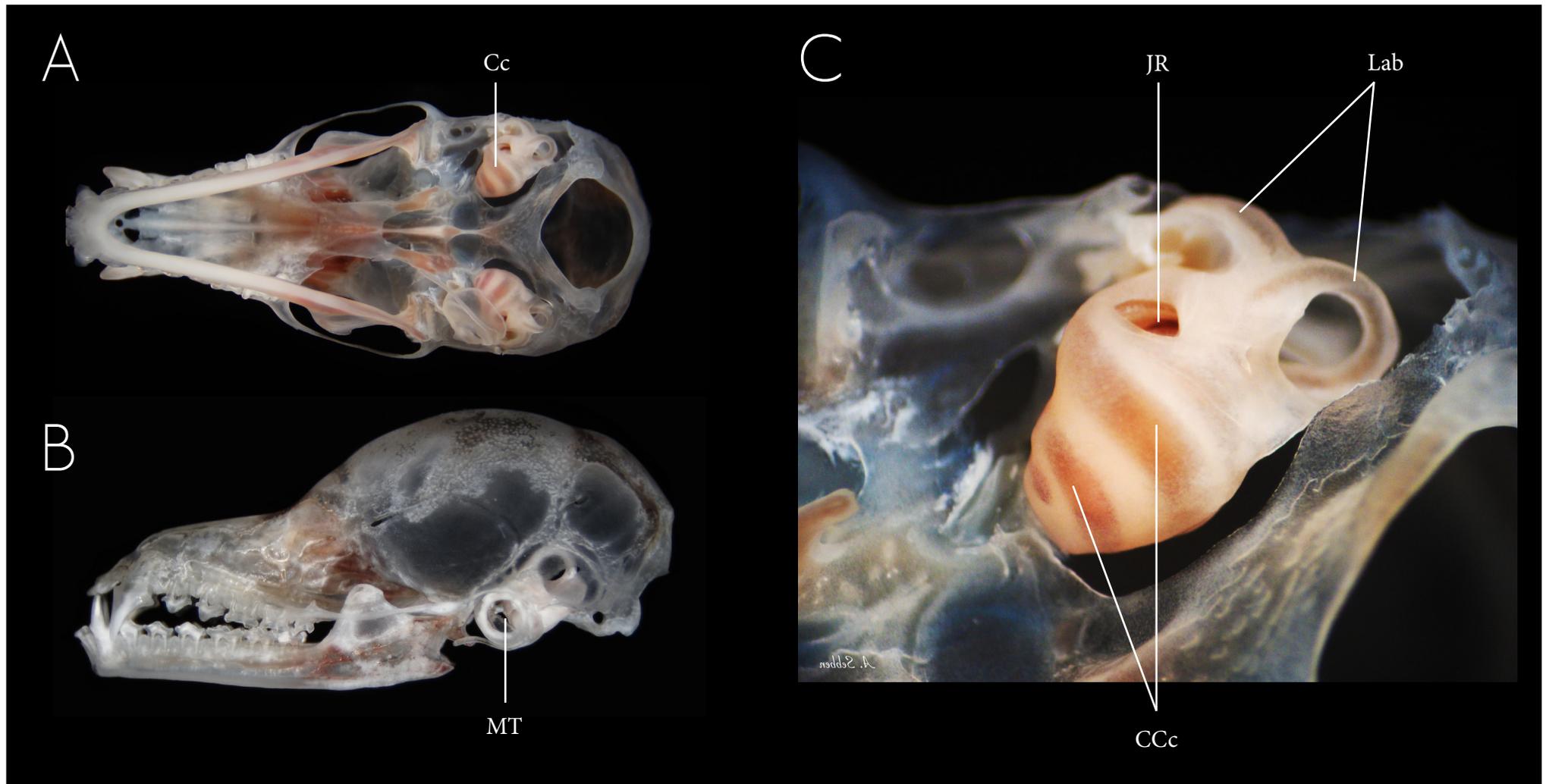
Bi	Bigorna	JR	Janela redonda
Cc	Cóclea	Ma	Martelo
Es	Estribo	nVIII	Nervo Craniano VIII (vestíbulo-coclear)
FaBi	Face articular da Bigorna com o Martelo		
JO	Janela Oval		





A - Vista dorsal do crânio
B - Vista lateral do crânio
C - Vista do labirinto ósseo

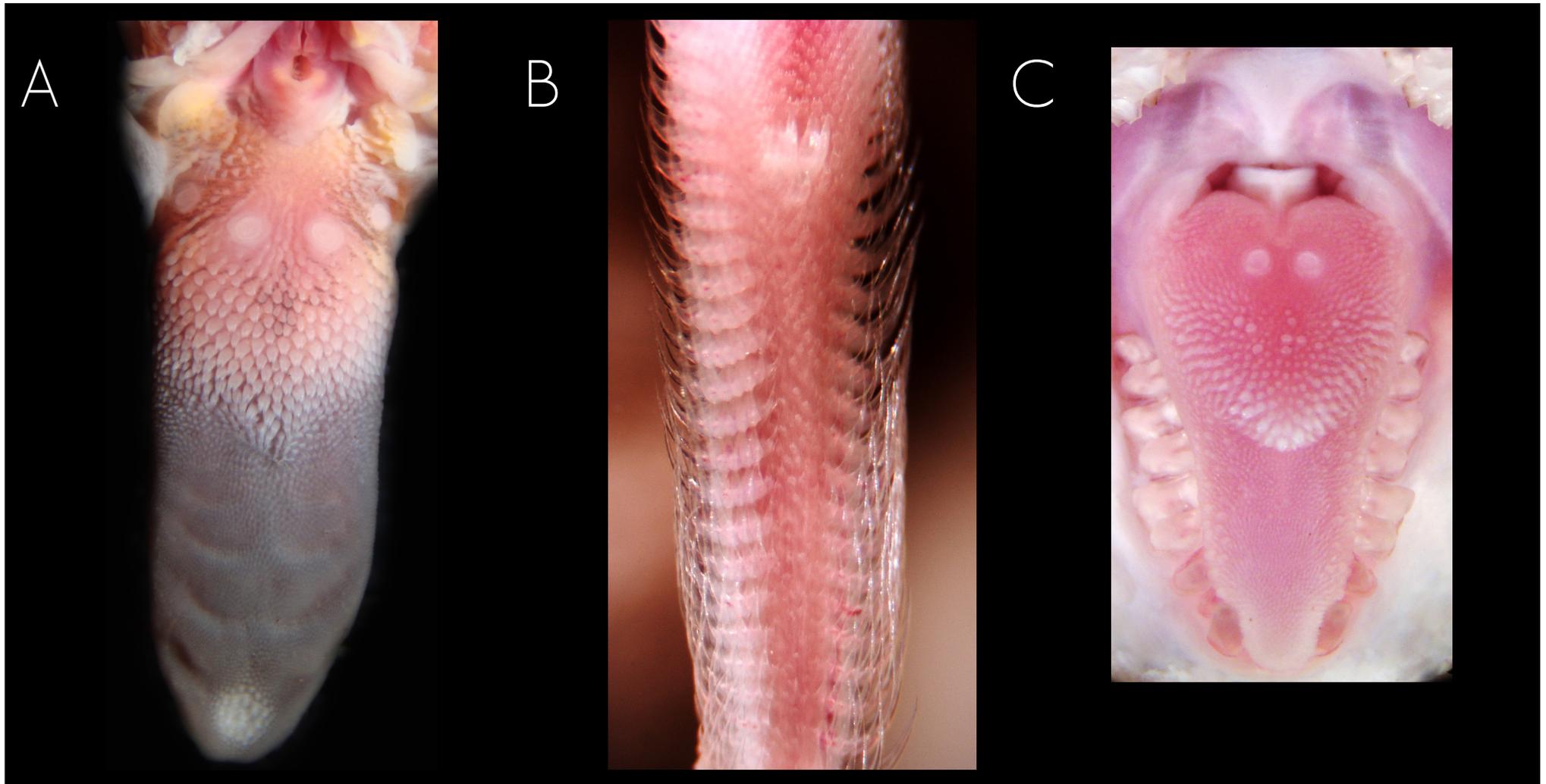




- Cc Cóclea
- CCc Canais da cóclea
- JR Janela redonda
- Lab Labirinto ósseo
- MT Meato timpânico

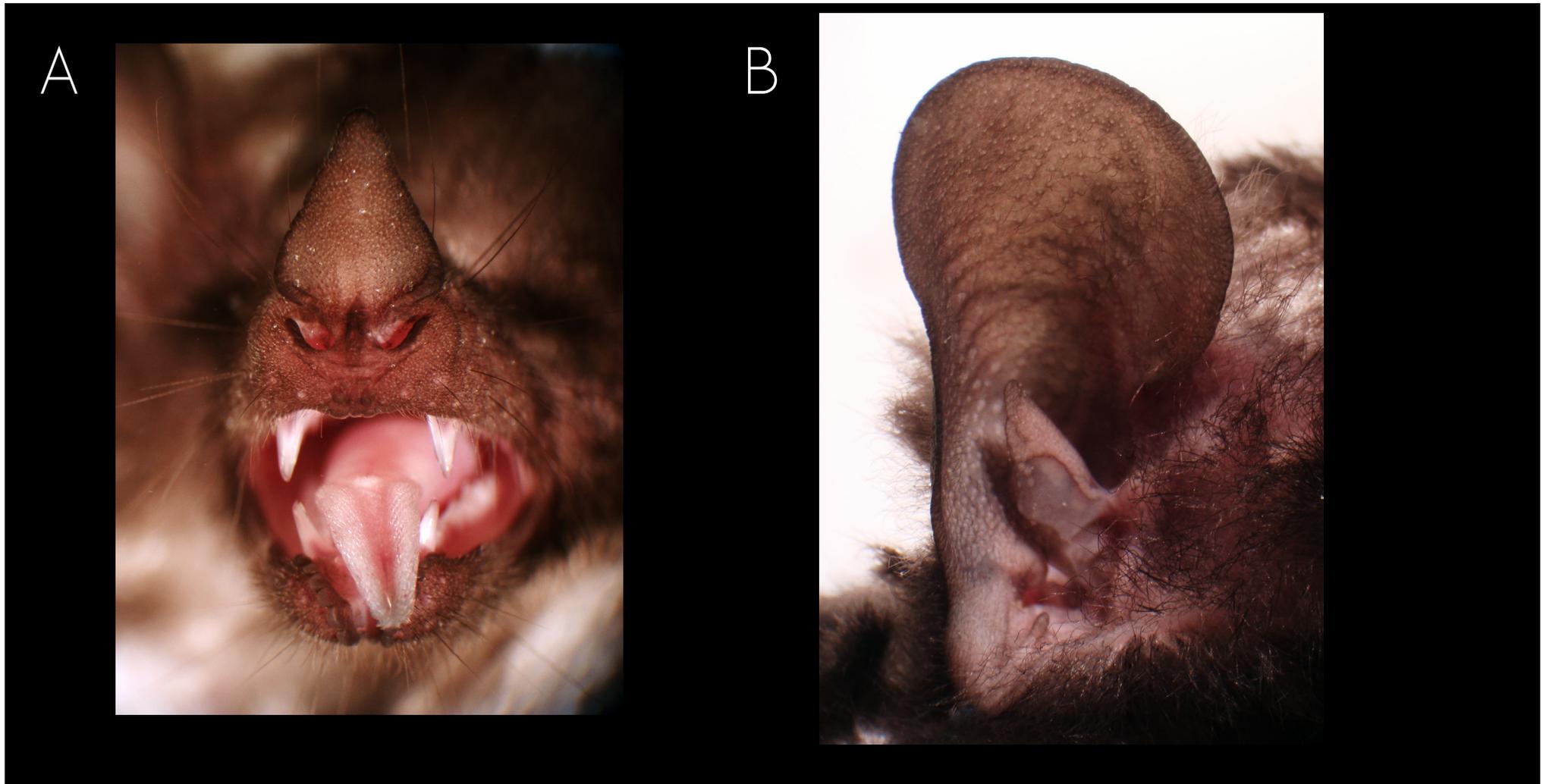


Variedade de forma, estrutura e organização das papilas linguais de Morcegos



A - *Artibeus lituratus*
B - *Glossophaga soricina*
C - *Molossus molossus*





Vista frontal da cabeça (A) e da orelha externa (B) de *Glossophaga soricina*



A



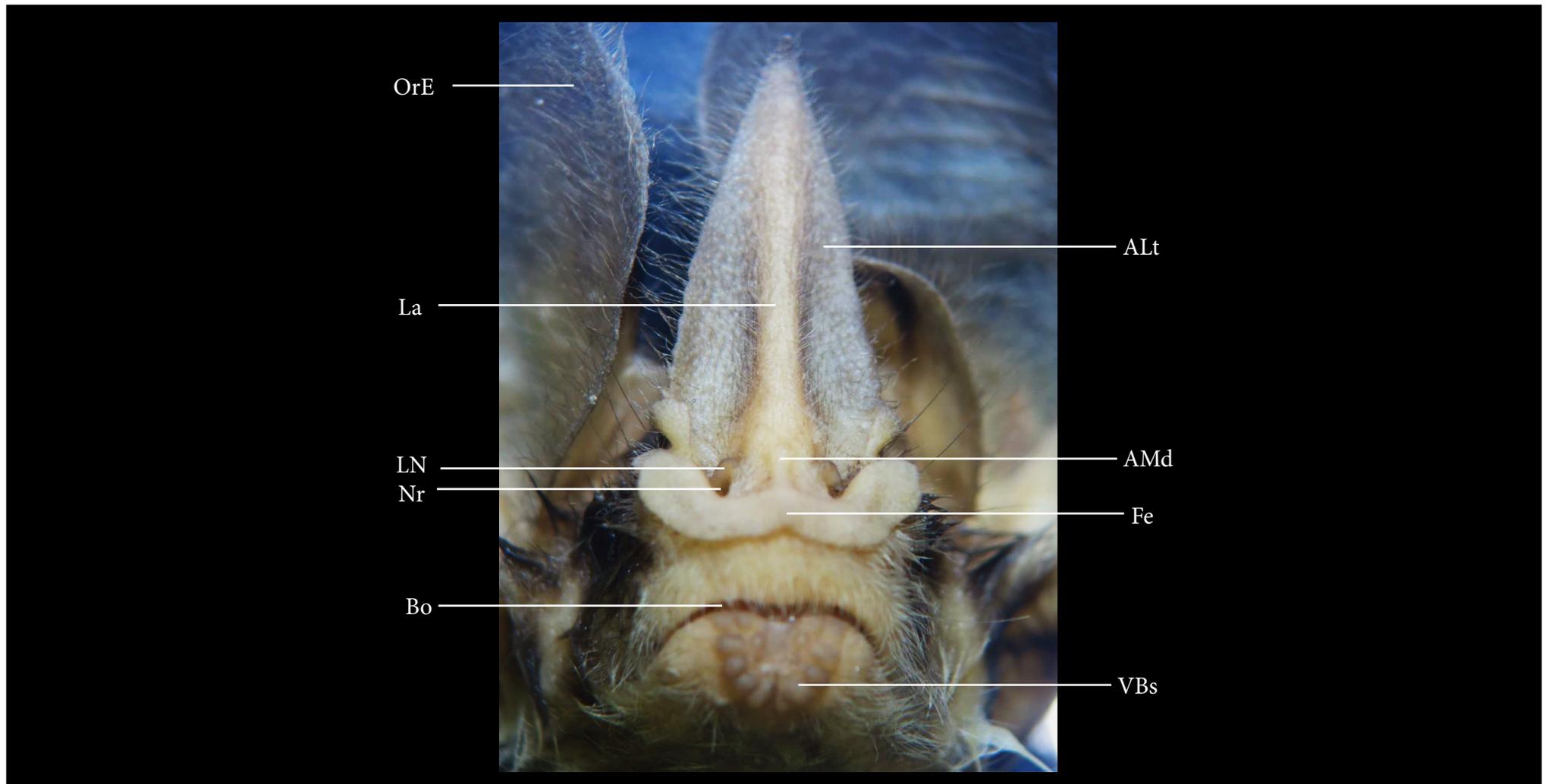
B



A - *Mimon crenulatum*

B - *Dyphila ecaudata*





OrE	Orelha externa	ALt	Aba lateral
Bo	Boca	AMd	Aba medial
Fe	Ferradura	LN	Lapela nasal
La	Lança	Nr	Narina
		VBs	Verrugas bucais



Aboitiz, F., Montiel, J. F. (2019). Morphological evolution of the vertebrate forebrain: from mechanical to cellular processes. *Evolution & development*, 21(6): 330-341

Bear, M. F., Connors, B. W., & Paradiso, M. A. (2017). O olho. In: Bear, M. F., Connors, B. W., Paradiso, M. A. (Org.). *Neurociências: Desvendando o Sistema Nervoso*. 4. ed. Artmed, Porto Alegre, pp. 293–311.

Betts, J. G., Young, K. A., Wise, J. A., Johnson, E., Poe, B., Kruse, D. H., Korol, O., Johnson, J. E., Womble, M., & DeSaix, P. (2013). *Anatomy and Physiology*. OpenStax, Houston, Texas.

Braun, C. B. (2017). Lateral Line Systems (Including Electroreception). In: Kaas, J. H. (Org.). *Evolution of Nervous Systems*. 2a ed. Academic Press, Cambridge, pp. 257–276.

Campbell, A. L., Naik, R. R., Sowards, L., & Stone, M. O. (2002). Biological infrared imaging and sensing. *Micron*, 33(2), 211–225.

Cummings, B. (2004). *Human Anatomy & Physiology*. 6a edição. Pearson Education, Londres. 1136p.

van Dongen, P. A. M. (1998). Brain size in vertebrates. In: Nieuwenhuys, R., ten Donkelaar, H. J., & Nicholson, C. (eds.). *The central nervous system of vertebrates*, Vol. 3, Springer-Verlag, Berlin, pp. 2100–2134.

Farias, E. L. P. (2011). Neuroanatomia comparada do sistema nervoso. In: Farias, E. L. P. (Org.). *Neuroanatomia Aplicada*. 3ed. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro, pp. 34–45.

Gracheva, E., Cordero-Morales, J., González-Carcacia, J. et al. (2011) Ganglion-specific splicing of TRPV1 underlies infrared sensation in vampire bats. *Nature*, 476, 88–91.

Hill, R. W., Wyse, G. A., & Anderson, M. (2012). *Fisiologia Animal* 2ª edição. Artmed, Porto Alegre, 920p.

Howland, H. C., Merola, S., & Basarab, J. R. (2004). The allometry and scaling of the size of vertebrate eyes. *Vision research*, 44(17), 2043–2065.

Jorgensen, J. M. (2005). Morphology of electroreceptive sensory organs. In: Bullock, T. H., Hopkins, C. D., Popper, A. N., & Fay, R. R. (Eds.) *Electroreception*. Springer, New York, pp. 47–67.

Kardong, K. V. (2016). *Vertebrados. Anatomia Comparada, Função e Evolução*. 7a edição. Roca, Rio de Janeiro, 628 p.

Kürten, L., Schmidt, U., & Schäfer, K. (1984). Warm and Cold Receptors in the Nose of the Vampire Bat, *Desmodus rotundus*. *Naturwissenschaften*, 71, 327–328.

Lamb, T. D., Collin, S. P., & Pugh, E. N. (2007). Evolution of the vertebrate eye: opsins, photoreceptors, retina and eye cup. *Nature Reviews Neuroscience*, 8(12), 960–976.

LifeMap Discovery. (2023). Neural tube formation by primary neurulation. LifeMap Sciences, Inc. Disponível em: <https://discovery.lifemapsc.com/library/images/neural-tube-formation-by-primary-neurulation>. Acessado em 05 de janeiro de 2023.

Moss, C. F., & Sinha, S. R. (2003). Neurobiology of echolocation in bats. *Current opinion in Neurobiology*, 13(6), 751–758.

Sebben, A. (2007). Microdissecação fisiológica a fresco: uma nova visão sobre a anatomia de anfíbios e répteis. *Herpetologia no Brasil*, 2, 311–325.

Taylor, W. R., & Van Dyke, G. C. (1985). Revised procedures for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study. *Cybium*, 9, 107–109.

Tsuboi, M., van der Bijl, W., Kopperud, B. T., Erritzøe, J., Voje, K. L., Kotrschal, A., & Kolm, N. (2018). Breakdown of brain–body allometry and the encephalization of birds and mammals. *Nature Ecology & Evolution*, 2(9), 1492–1500.

Wiltschko, W., & Wiltschko, R. (2005). Magnetic orientation and magnetoreception in birds and other animals. *Journal of Comparative Physiology A*, 191(8), 675–693.