Estudo da região etmoidal de *Liophis jaegeri jaegeri, Philodryas olfersii* e *Thamnodynastes strigatus*, a partir da reconstrução de modelos tridimensionais digitais e as adaptações morfológicas ao hábitat utilizado

Study of the ethmoidal region of *Liophis jaegeri jaegeri, Philodryas olfersii* and *Thamnodynastes strigatus*, by three-dimensional volumetric reconstruction and morphological adaptations to the habitat

Paula Schmitt¹ pschmitt@design.unisinos.br Clarice Hofstadler Deiques¹ deiques@bios.unisinos.br

Resumo

A região neotropical apresenta uma fauna de serpentes extremamente diversificada, com representantes de várias famílias. Esses animais apresentam grande variação morfológica e ecológica em relação ao tipo de microhábitat utilizado. Entretanto, poucos trabalhos podem qualificar o uso de estudo do desenvolvimento craniano nas relações do animal com seu habitat. Os objetivos deste trabalho são: reconstruir um modelo tridimensional digital por meio de séries histológicas da região etmoidal do crânio das espécies Liophis jaegeri jaegeri, Philodryas olfersii e Thamnodynastes strigatus; contribuir para o conhecimento da ontogenia dos colubrídeos; descrever comparativamente a região etmoidal do crânio dessas espécies e relacionar os diferentes caracteres morfológicos da região etmoidal das espécies com a adaptação ao uso de diferentes habitats. O material foi obtido da Coleção Científica Herpetológica do Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul. Para reconstrução dos modelos tridimensionais da região etmoidal foram utilizados 15 cortes histológicos da serpente Liophis jaegeri jaegeri, 22 de Philodryas olfersii e 21 de Thamnodynastes strigatus. As modificações identificadas na região etmoidal dos espécimes examinados em relação ao seu meio ambiente ocorrem principalmente na fenestra narina, vestíbulo nasal e cavidade nasal.

Palavras-chave: histologia da região etmoidal, modelos virtuais, serpentes, hábitat.

Abstract

¹ Lab. Embriologia, Ciências da Saúde, Universidade do Vale do Rio dos Sinos. Av. Unisinos, 950, 93022-000 São Leopoldo RS, Brazil.

The Neotropical region shows an extremely diverse snake fauna. These animals present great morphological and ecological variation in relation to the microhabitat analyzed. Nevertheless, few studies can qualify the use of skull development in the relation between

en animal and habitat. The results of such studies can contribute to about the research on adaptation to the habitat use and morphology. This work aims to reconstruct a threedimensional virtual model through histological sections of *Liophis jaegeri jaegeri's*, *Philodryas olfersii*'s and *Thamnodynastes strigatus*'s ethmoidal region, to contribute to the knowledge of colubrids' ontogeny, and to describe comparatively the ethmoidal region of the skull of these three species trying to elucidate aspects of its development in response to selection for adaptive features to the habitat. The material was obtained from the herpetological scientific collection of the Natural Sciences Zoobotanic Foundation of Rio Grande do Sul . To the reconstruction of the three-dimensional models of the ethmoidal region were used 15 sections of the snake *Liophis jaegeri jaegeri*, 22 sections of *Philodryas olfersii* and 21 sections of *Thamnodynastes strigatus*. The identified modifications in the examined ethmoidal region in relation to the environment occur mainly in the narial fenestra, nasal vestibule and nasal cavity.

Key words: histology of the ethmoidal region, virtual models, snakes, habitats.

Introdução

A grande diversidade ecológica e morfológica das serpentes neotropicais representa um grande potencial para o estudo das relações adaptativas entre o ambiente e sua morfologia, pois as serpentes exibem uma ampla variedade de aspectos adaptativos morfológicos, fisiológicos, comportamentais e evolutivos em função da variedade de habitats utilizados. A família dos colubrídeos agrupa cerca de 1.700 espécies descritas e são consideradas as serpentes evolutivamente mais jovens do planeta. Elas exibem grande diversidade quanto ao tipo de ambiente utilizado (macrohábitat, cf. Cadle e Greene, 1993). Assim, as espécies podem ser terrícolas, arborícolas, fossoriais, criptozóicas ou aquáticas, porém muitas serpentes podem utilizar mais que um ambiente quando ativas (Cadle e Greene, 1993; Martins, 1993; Martins e Oliveira, 1999; Hofstadler-Deiques et al., 2007).

Espécies terrícolas possuem tamanho de corpo variado e morfologia generalizada. Serpentes arborícolas tendem a apresentar menor robustez, corpo delgado e comprimido lateralmente, caudas longas, olhos grandes e o centro de gravidade deslocado para a região posterior do corpo (Lillywhite e Henderson, 1993; Martins *et al.*, 2001). Entretanto, mudanças morfológicas associadas ao uso do ambiente, particularmente entre as serpentes da região neotropical, ainda são pouco conhecidas (Cadle e Greene, 1993). Poucos trabalhos podem qualificar o uso do estudo do desenvolvimento nas relações do animal com o seu meio ambiente. Sobre esse aspecto, a literatura aborda o trabalho da espécie aquática *Helicops infrataeniatus* sobre as estruturas ao redor do vestíbulo nasal, as quais permitem o estreitamento desta região e o fechamento da fenestra narina, o que possibilita a permanência da serpente embaixo d'água e a exploração de novos hábitats em busca de alimento e abrigo (Santos-Costa e Hofstadler-Deiques, 2002).

Trabalhos sobre o desenvolvimento craniano, relacionando a morfologia funcional e a filogenia de serpentes neotropicais, foram realizados com as espécies *Bothrops jararaca* e *Crotalus durissus terrificus* (Hofstadler-Deiques, 1997, 2002). Alguns desses estudos focalizam o desenvolvimento craniano de serpentes (Peyer, 1912; Pringle, 1954; El-Toubi *et al.*, 1965; Kamal e Hamouda, 1965a,b,c; Bellairs e Kamal, 1981), mas nenhum destes aborda aspectos das modificações encontradas na região etmoidal do crânio dos espécimes com seu hábitat.

A análise das estruturas do crânio em seu aspecto tridimensional pode ser realizada com a utilização de reconstrução volumétrica digital. A reconstrução virtual tridimensional é aplicada em uma ampla variedade de investigações, fato que permite o estabelecimento de relações histotopográficas complexas ao se acessarem detalhes estruturais, os quais não podem ser visualizados em uma estrutura bidimensional (Haas e Fischer, 1997; Munaretti *et al.*, 2003; Hofstadler-Deiques *et al.*, 2005).

Liophis jaegeri jaegeri é a menor espécie do gênero e pode ser encontrada no Brasil, Bolívia, Paraguai, Argentina e Uruguai (Cei, 1993; Lema, 1994). Ocorre próximo de vários tipos de corpos de água, incluindo brejos, arroios e lagos associados com áreas abertas. É abundante nos Campos de Cima da Serra e mesmo na periferia das Florestas de Araucária no Estado do Rio Grande do Sul (Lema, 2002; Hofstadler-Deigues *et al.*, 2007).

Philodryas olfersii é um colubrídeo de porte grande que pode atingir 1,80 m de comprimento. É encontrada no Brasil Central para o Sul até o Uruguai, em qualquer formação vegetal do tipo "capão". Caracteriza-se pela atividade predominantemente diurna, caça entre a vegetação baixa, apesar de utilizar como habitat arbustos e árvores (Cei, 1993).

Thamnodynastes strigatus é uma serpente pequena que não ultrapassa 700 mm. Distribui-se do Paraguai para o norte da Argentina e para o Rio Grande do Sul e Uruguai. Possui atividade noturna e hábitos terrícola e arborícola (Lema, 2002). Embora esses espécimes sejam abundantes no Rio Grande do Sul e apresentem uma grande importância biológica nos ecossistemas nos quais são encontrados, existem poucos estudos que relacionam Para um estudo detalhado da cranio-

aspectos da região etmoidal com os diferentes hábitats ocupados por essas espécies.

Em vista dessas observações contextualizadoras iniciais, os objetivos deste trabalho são: (i) reconstruir um modelo tridimensional digital por meio de séries histológicas da região etmoidal das espécies *Liophis jaegeri jaegeri*, *Philodryas olfersii* e *Thamnodynastes strigatus*; (ii) contribuir para o conhecimento da ontogenia dos colubrídeos; (iii) descrever comparativamente aspectos da região etmoidal do crânio dessas espécies; e (iv) relacionar as possíveis diferenças encontradas nas estruturas cranianas às adaptações aos diferentes habitats utilizados.

Material e métodos

Buscou-se descrever a morfologia da região etmoidal dessas espécies e comparar as diferenças encontradas com o modo de vida, a partir de exemplares disponibilizados e preservados em coleções científicas. O material coletado é de procedência da Coleção Científica Herpetológica do Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica: Liophis jaegeri jaegeri (MCN 5189), comprimento total do corpo (ponta do focinho até a extremidade da cauda) de 115 mm, Philodryas olfersii (sem número institucional) comprimento total de 110 mm e Thamnodynastes strigatus (MCN 5997) comprimento total de 85 mm.

Para a descrição anatômica, foram utilizados embriões com condrocrânios completamente desenvolvidos, em vez de espécimes juvenis ou adultos, pois aqueles permitem analisar estruturas relevantes do condrocrânio.

Para análise da região etmoidal e estudos adaptativos ao meio ambiente, utilizou-se o condrocrânio de um colubrídeo semiaquático *Lipohis jaegeri jaegeri* (cobra d'água verde, jararaquinha d'água, jararaquinha verde), um arborícola *Philodryas olfersii* (cobra cipó) e um terrestre *Thamnodynastes strigatus* (corredeira comum, corredeira lisa).

gênese dos embriões, foi utilizado um condrocrânio de cada espécie, os quais foram descalcificados em uma solução de HNO, (6,5%) e, então, preparados mediante o uso de procedimento padrão para desidratação, clareamento e inclusão em paraplasto. As séries histológicas transversais da cápsula nasal foram secionadas a 10 um de espessura e coradas com azul de metileno e vermelho de metila, modificado dos procedimentos de Domack (Romeis, 1968). Para confecção das lâminas permanentes, foi utilizada uma coleção de 252, 210 e 209 cortes seriados no estudo da região etmoidal das espécies L. jaegeri jaegeri, P. olfersii e T. strigatus, respectivamente. Foram usados, para a reconstrução dos modelos tridimensionais digitais, 15 cortes de L. jaegeri jaegeri, 22 cortes de P. olfersii e 21 cortes de T. strigatus da região etmoidal. As séries histológicas transversais foram organizadas de 5 a 6 colunas e 6 fileiras em cada lâmina, ou seja: primeiro corte 2.5.4 (lâmina 2, coluna 5 e corte número 4) e último 6.2.6 (lâmina 6, coluna 2 e corte número 6) da cápsula nasal de L. jaegeri jaegeri.

A construção dos modelos tridimensionais digitais teve início com a digitalização dos cortes histológicos com uso de uma câmera fotográfica digital acoplada em um estereomicroscópio com conexão ao computador para transferência das imagens. Para a reconstrução dos modelos, foi utilizado o software Snake (Munaretti et al., 2003; Hofstadler-Deigues et al., 2005). O sistema de computador para a visualização está equipado com o software Corel Photopaint 9, o qual é utilizado para registrar e segmentar as imagens. Depois de elaboradas as séries de cortes histológicos, a metodologia para o processo de síntese de imagens a partir de dados volumétricos obedeceu às seguintes etapas: (i) aquisição dos dados, feita por digitalização dos cortes histológicos em uma série crânio-caudal em estereomicroscópio acoplado com uma câmara fotográfica digital (Microscope Digital Camera System Model DP 10) para transferência de imagens; (ii) processamento dos dados de entrada. feito mediante conversão de dados anisotrópicos em dados isotrópicos para registro e orientação das imagens seriadas; (iii) segmentação, realizada por meio de identificação e seleção das imagens das estruturas relevantes (Figura 1); (iv) visualização propriamente dita, o software utilizado tem a capacidade de ler e transformar essas imagens em um volume. Foi usado o aumento 1,2X do estereomicroscópio, o qual permitiu digitalizar desde o primeiro até o último corte.

Em função do grande número, os cortes histológicos foram digitalizados de 4 em 4, sem que houvesse perda de detalhes da estrutura.

Resultados

Descrição da região etmoidal

A forma geral da região etmoidal de *L. jaegeri jaegeri* é achatada e alargada. A primeira estrutura anatômica a aparecer em corte transversal, no sentido crânio-caudal, é o osso pré-maxilar, o qual contém uma parte do septo nasal incluído no processo pré-maxilar.

Em *P. olfersii*, a região etmoidal encontra-se mais alongada em comparação com a região de *L. jaegeri jaegeri*, e a primeira estrutura em destaque, em corte transversal, é a cúpula nasal anterior, a qual faz parte da região anterior da cartilagem parietotectal. Em *T. strigatus*, a forma da região etmoidal é alongada.

Em *L. jaegeri jaegeri*, o vestíbulo nasal é curto, posicionado transversalmente no corte histológico da cápsula nasal, apresentando sua região inferior mais desenvolvida que a superior. No corte histológico transversal, a fenestra narina posiciona-se dorsotransversalmente na cápsula nasal (Figura 2) e não apresenta epitélio estratificado pavimentoso queratinizado nesse estágio de desenvolvimento.

O vestíbulo nasal em P. olfersii

apresenta-se longo, localizado ventrolateralmente na região etmoidal e revestido com epitélio estratificado pavimentoso queratinizado nesse estágio de desenvolvimento (Figura 3). Em *T. strigatus*, o vestíbulo nasal é curto, preenchido por epitélio estratificado pavimentoso queratinizado neste estágio de desenvolvimento. A fenestra narina posiciona-se ventrotransversalmente na cápsula nasal (Figura 4).

Nos espécimes examinados, o vestíbulo está envolto pelo processo alar superior e inferior e pelo tecido cavernoso (tecido de intumescimento), em ambos os lados dos processos alares. O vestíbulo nasal estende-se da fenestra narina até a cavidade nasal representando a ligação funcional entre essas estruturas. O tecido de intumescimento é mais desenvolvido na parte inferior do vestíbulo nasal em L. jaegeri jaegeri do que nas outras espécies. Este constitui-se de tecido conjuntivo, propriamente dito, frouxo, e lacunas sanguíneas, apresentando fibras sagitais e transversais do músculo subnasal incluídas no tecido conjuntivo.

Em L. jaegeri jaegeri, a cavidade nasal tem formato irregular, mais ampla posteriormente, sendo coberta dorsalmente por epitélio respiratório bem desenvolvido e, ventralmente, por epitélio olfatório. A cavidade nasal em P. olfersii apresenta a forma de um "C" (Figura 5), e é mais alongada do que em L. jaegeri jaegeri; é coberta dorsalmente por epitélio respiratório. T. strigatus apresenta epitélio olfatório extremamente desenvolvido, bastante alargado, o qual preenche a parte dorsal da cavidade nasal também bastante ampla. A parte da cápsula nasal que está preenchida por epitélio respiratório está bem desenvolvida e apresenta, nessa região, numerosas vilosidades (Figura 6).

A cartilagem da cápsula nasal estende-se até a porção anterior do órgão vomeronasal (Órgão de Jacobson). Esta cartilagem está representada pela cartilagem parietotectal e represen-



Figura 1. Dois níveis de segmentação dos cortes histológicos da região etmoidal de *P. olfersii.*

Figure 1. Two levels of segmentation of the histological sections of the ethmoidal region of *P. olfersii*.





Figure 2. Cross-section (3.6.2) of the ethmoidal region of *L. jaegeri jaegeri* in the level of the nasal vestibule. Abbreviations: cn, nasal cavity; fn, fenestra narina; vn, nasal vestibule.

ta o teto, a parede medial e lateral (= paries lateralis nasi) da cápsula dos exemplares (Figuras 11A-C). A cartilagem parietotectal é mais desenvolvida dorsalmente em *P. olfersii*. Nos exemplares examinados, dorsalmente, a cartilagem parietotectal apresenta a fenestra olfatória, a qual serve para passagem do nervo olfatório, vomeronasal e entrada do ramo medial e lateral do nervo etmoidal (NV₁ med. e lat.). A posição da fenestra olfatória na cartilagem parietotectal é mais anterior em *P. olfersii*.

Os ramos laterais e mediais do nervo etmoidal do nervo trigêmeo apresentam, nas espécies examinadas em seu trajeto, curso intracapsular, utilizando como local de entrada, na cápsula, a fenestra olfatória. O ramo lateral deixa a fenestra através do forame epifanial (Figuras 8 e 10) e inerva a glândula nasal lateral.

Em L. jaegeri jaegeri, o septo nasal está inserido anteriormente em um processo do osso pré-maxilar, apresentando formato achatado e alargado. O septo nasal apresenta formato tubular na região posterior, próximo ao osso septomaxilar. Em P. olfersii, o septo nasal apresenta formato arredondado anteriormente e tubular posteriormente, próximo à septomaxila. Em T. strigatus, o septo é alargado anteriormente e posteriormente é estreito e tubular. Nos espécimes estudados, ele continua presente ao longo da cartilagem parietotectal. Posteriormente, o septo continua-se ao longo da trabécula comum da região etmoidal.

Em *L. jaegeri jaegeri*, *P. olfersii* e *T. strigatus*, a superfície ventral do septo contata a lâmina transversal anterior. A concha nasal encontra-se bem desenvolvida nos exemplares examinados, localizada medialmente na região etmoidal, no nível do Órgão de Jacobson. Ela se desenvolve por invaginação da parede lateral da cápsula nasal (Figuras 6-8). A glândula nasal lateral, localizada lateralmente à cavidade da concha nasal está mais desenvolvida em *L. jaegeri jaegeri* e alguns folículos da glândula nasal lateral inserem-



Figura 3. Corte transversal (3.4.4) da região etmoidal de *P. olfersii* ao nível do vestíbulo nasal. **Abreviações: cp**, cartilagem parietotectal; **fn**, fenestra narina; **vn**, vestíbulo nasal. **Figure 3.** Cross-section (3.4.4) of the ethmoidal region of *P. olfersii* in the level of the nasal vestibule. **Abbreviations: cp**, parietotectal cartilage; **fn**, fenestra narina; **vn**, nasal vestibule.





Figure 4. Cross-section (5.4.1) of the ethmoidal region of *T. strigatus* in the level of the nasal vestibule. **Abbreviations: cn**, nasal cavity; **cp**, parietotectal cartilage; **fn**, fenestra narina; **vn**, nasal vestibule.



Figura 5. Corte transversal (5.6.3) da região etmoidal de *P. olfersii* ao nível da cavidade nasal e órgão vomeronasal. Abreviações: cn, cavidade nasal; con, concha nasal; covn, cartilagem órgão vomeronasal; fep, forame epifanial; ovn, órgão vomeronasal; vo, vômer. Figure 5. Cross-section (5.6.3) of the ethmoidal region of *P. olfersii* in the level of the nasal cavity and vomeronasal organ. Abbreviations: cn, nasal cavity; con, concha nasalis; covn, vomeronasal cartilage, fep, forame epiphaniale; ovn, vomeronasal organ; vo, vomer.

se dentro da cavidade da concha (*ca-vum conchale*). O ducto da glândula nasal lateral desemboca anteriormente no vestíbulo nasal de *L. jaegeri jaege-ri*, *P. olfersii* e *T. strigatus* próximo à cavidade nasal.

O assoalho da cápsula nasal (solum nasi) é reduzido, em comparação a outros Squamata (Bellairs e Kamal, 1981), e está constituído, anteriormente, pela lâmina transversal anterior. Posteriormente, nos espécimes examinados, o solum nasi é formado pelo Órgão de Jacobson, pela concha vomeronasal e pelas cartilagens ectocoanal e hipocoanal. O órgão vomeronasal apresenta forma arredondada nos exemplares examinados (Figuras 5-7, 9), localizando-se ventroposteriormente na região etmoidal, próximo à cavidade nasal. Dorsalmente, é revestido por epitélio sensorial, o qual é inervado pelo nervo vomeronasal. No condrocrânio das serpentes analisadas, o nervo vomeronasal passa para o epitélio do órgão através de várias aberturas na parede dorsal do vômer. A cartilagem do Órgão de Jacobson está representada por uma placa côncava, com sua margem dorsolateral localizada abaixo do processo dorsal da septomaxila. Essa cartilagem continua posteriormente, formando a cartilagem ectocoanal, a qual se posiciona lateralmente a ela. A cartilagem hipocoanal localiza-se posterolateralmente à cartilagem ectocoanal nos exemplares.

Nas serpentes examinadas, o Órgão de Jacobson está envolto por uma cápsula óssea composta pelo vômer (parede ventral e medial) (Figuras 5-7, 9) e septomaxila (dorsal e lateral) e comunica-se com a cavidade oral pelo ducto vomeronasal, bem como pelo ducto nasolacrimal, o qual conduz a secreção da glândula Harderiana. O ducto nasolacrimal abre-se na parte mediana do ducto do órgão vomeronasal.

Discussão

Em relação às modificações ocorridas na região etmoidal dos espécimes exa-



Figura 6. Corte transversal (5.4.5) da região etmoidal de *T. strigatus* ao nível da concha nasal e cavidade nasal. **Abreviações: cn**, cavidade nasal; **con**, concha nasal; **covn**, cartilagem órgão vomeronasal; **cp**, cartilagem parietotectal; **fep**, forame epifanial; **fo**,fenestra olfatória; **NV**₁ **lat**, ramo lateral do nervo etmoidal; **ovn**, órgão vomeronasal; **vo**, vômer. **Figure 6.** Cross-section (5.4.5) of the ethmoidal region of *T. strigatus* in the level of the concha nasalis and the nasal cavity. **Abbreviations: cn**, nasal cavity; **con**, concha nasalis; **covn**, vomeronasal cartilage, **cp**, parietotectal cartilage; **fep**, forame epiphaniale; **fo**, fenestra olfactoria; **NV**₁ **lat**, lateral branch of the ethmoidal nerve; **ovn**, vomeronasal organ; **vo**, vomer.



Figura 7. Corte transversal (6.1.4) da região etmoidal de *L. jaegeri jaegeri* ao nível da concha nasal e órgão vomeronasal. Abreviações: cn, cavidade nasal; con, concha nasal; ovn, órgão vomeronasal; vo, vômer.

Figure 7. Cross-section (6.1.4) of the ethmoidal region of *L. jaegeri jaegeri* in the level of the concha nasalis and vomeronasal organ. **Abbreviations: cn**, nasal cavity; **con**, concha nasalis; **ovn**, vomeronasal organ; **vo**, vomer.



Figura 8. Corte transversal (5.3.4) da região etmoidal de *P. olfersii* ao nível do forame epifanial e parte posterior do órgão vomeronasal. **Abreviações: cn**, cavidade nasal; **con**, concha nasal; **cp**, cartilagem parietotectal; **fep**, forame epifanial; **fo**, fenestra olfatória; **NV**₁ **lat**, ramo lateral do nervo etmoidal; **ovn**, órgão vomeronasal.

Figure 8. Cross-section (5.3.4) of the ethmoidal region of *P. olfersii* in the level of the forame epiphaniale and posterior part of the vomeronasal organ. **Abbreviations: cn**, nasal cavity; **con**, concha nasalis; **cp**, parietotectal cartilage; **fep**, forame epiphaniale; **fo**, fenestra olfactoria; **NV**, **lat**, lateral branch of the ethmoidal nerve; **ovn**, vomeronasal organ.

minados neste trabalho e a utilização do seu habitat, observou-se que as modificações ocorrem, principalmente, na fenestra narina, vestíbulo nasal e cavidade nasal.

Como adaptação ao modo de vida, semiaquático, a espécie *L. jaegeri jaegeri* apresenta posição dorsal da fenestra narina na cápsula nasal, a qual permite que a serpente permaneça no ambiente aquático com o corpo dentro da água e parte da cabeça submersa. Serpentes aquáticas, quando no interior de corpos de água, podem emergir apenas pequena porção da cabeça para respirar, talvez ficando pouco expostas a predadores. Assim, o deslocamento das narinas e dos olhos para a região dorsal da cabeça seria vantajoso nas espécies que utilizam este ambiente (Greene, 1997).

Segundo o trabalho de Scartozzoni (2005), e os dados retirados da literatura sobre a espécie *Ptychophis flavovirgatus* (Lema e Deiques, 1992), determinadas características da forma do corpo, nas espécies aquáticas por ele estudadas (*Eunectes murinus*, *Micrurus surinamensis*, *Gomesophis brasiliensis* e representantes de Hydropsini), estão relacionadas à evolução do uso do ambiente aquático. Os



Figura 9. Corte transversal (5.5.4) da região etimoidal de *L. jaegeri jaegeri* ao nível da cartilagem vomeronasal e Órgão de Jacobson. **Abreviações: cn**, cavidade nasal; **covn**, cartilagem órgão vomeronasal; **ovn**, órgão vomeronasal.

Figure 9. Cross-section (5.5.4) of the ethmoidal region of *L. jaegeri jaegeri* in the level of the vomeronasal cartilage and Jacobson's organ. **Abbreviations: cn**, nasal cavity; **covn**, vomeronasal cartilage; **ovn**, vomeronasal organ.



Figura 10. Corte transversal (6.2.5) da região etmoidal de *T. strigatus* ao nível do forame epifanial e Órgão de Jacobson. **Abreviações: fep**, forame epifanial; **fo**, fenestra olfatória; **NV**, **lat**, ramo lateral do nervo etmoidal; **ovn**, órgão vomeronasal.

Figure 10. Cross-section (6.2.5) of the ethmoidal region of *T. strigatus* in the level of the forame epiphaniale and Jacobson's organ. **Abbreviations: fep**, forame epiphaniale; **fo**, fenestra olfactoria; **NV**, **lat**, lateral branch of the ethmoidal nerve; **ovn**, vomeronasal organ.

resultados indicam que a evolução do hábito aquático foi acompanhada de mudanças na forma do corpo entre as espécies. Essas mudanças incluem os olhos e as narinas mais próximos entre si e deslocados para a região dorsoanterior da cabeça, maior robustez (massa e circunferência do corpo) e menor largura das escamas ventrais.

A presença de vestíbulo nasal curto, com sua parte inferior mais alongada que a superior e com predomínio de tecido de intumescimento na região inferior, permite o estreitamento ou até mesmo o fechamento do vestíbulo, previne a entrada de água quando a serpente submerge e representa uma adaptação ao seu modo de vida. A presença de tecido de intumescimento ao redor do vestíbulo nasal e posição dorsal da fenestra narina ocorre na espécie aquática Helicops infrataeniatus (Santos-Costa e Hofstadler-Deiques, 2002). A forma do vestíbulo em L. jaegeri jaegeri protege contra a entrada de água na cavidade nasal, enquanto a serpente forrageia em ambiente aquático.

Segundo Stebbins (1948), a função do vestíbulo nasal é impedir a entrada de partículas diretamente na cavidade nasal, em espécies terrestres e arborícolas, e prevenir a entrada de água em serpentes aquáticas e semiaquáticas. A estreita relação com o ducto da glândula nasal lateral, o qual desemboca na parte posterior do vestíbulo próximo à cavidade nasal, mantém a umidade necessária neste local pelo efeito das suas secreções, impedindo a desidratação dos tecidos, por acúmulo de poeira ou partículas do ambiente em espécies terrestres. Também a presença do tecido cavernoso, com sua função de intumescimento, provoca o estreitamento ou obliteração completa das paredes do vestíbulo nasal representando uma forma adicional de proteção da cavidade nasal. Uma otimização da adaptação a um habitat seco e a abertura de vários nichos ecológicos surgiu, possivelmente, como consequência de um efetivo mecanismo de fechamento (ou estreitamento) da fenestra narina.

P. olfersii e *T. strigatus* apresentam vestíbulo nasal curto e a fenestra narina tem posição mais inferior na cápsula nasal, quando comparada com serpentes aquáticas, condição encontrada em grande número de serpentes de hábitos terrestres e arborícolas (Gabe e Saint Girons, 1976; Hosftadler-

Deiques, 1997). A presença de cavidade nasal mais ampla e alongada em *P. olfersii* e em *T. strigatus*, as quais apresentam um aumento na superficie revestida por epitélio respiratório e olfatório, oferece grande vantagem, permitindo que as serpentes percebam sensorialmente o ambiente através do



Figura 11. Modelo tridimensional parcial da cápsula nasal de *P. olfersii* (**A**), *L. jaegeri jaegeri* (**B**) e *T. strigatus* (**C**). **Abreviações: cp**, cartilagem parietotectal; **con**, concha nasal; **sn**, septo nasal.

Figure 11. Partial three-dimensional model of the nasal capsule of *P. olfersii* (**A**), *L. jae-geri jaegeri* (**B**) e *T. strigatus* (**C**). **Abbreviations: cp**, parietotectal cartilage; **con**, concha nasalis; **sn**, nasal septum.

seu epitélio, fato que as auxilia em suas atividades vitais. Segundo Hallermann (1994), a variação na extensão da superfície do epitélio olfatório está relacionada, dentro dos Squamata, aos diferentes modos de vida.

O tamanho da cavidade nasal está relacionado ao tamanho da cápsula nasal, a qual é mais ampla e mais separada em suas metades em *P. olfersii* e do que em *T. strigatus* e *L. jaegeri jaegeri,* como se pode observar nos modelos tridimensionais das espécies.

Agradecimentos

À Moema Leitão de Araújo, pelo material da Coleção Científica Herpetológica do Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica. À Tânia Dutra, pelo empréstimo dos equipamentos do Laboratório de História da Vida – LAVIGEA, a fim de permitir a digitalização das lâminas histológicas. A Rodrigo D'Ávila Ruduit, pela colaboração no alinhamento e na segmentação das imagens.

Referências

BELLAIRS, A.d'A.; KAMAL, A.M. 1981. The chondrocranium and the development of the skull in recent reptiles. *In*: C. GANS; T.S. PAR-SONS (eds.), *Biology of the Reptilia*. London/ New York, Academic Press, vol. 11, 263 p. CADLE, J.E.; GREENE, H.W. 1993. Phylogenetic patterns, biogeography and the ecological structure. of Neutronical scale assemblaces

structure of Neotropical snake assemblages. In: R.E. RICKLEFS; D. SCHLUTER (eds.), Species diversity in ecological communities: Historical and geographical perspectives. Chicago, University of Chicago Press, p. 281-293. CEI, J.M. 1993. Reptiles del noroeste, nordeste y este de la Argentina. Herpetofauna de las selvas subtropicales, Puna y Pampas. Torino, Monography, Museo Regionale di Scienze Naturali, 949 p.

ÉL-TOUBI, M.R.; KAMAL, A.M.; HAM-MOUDA, H.G. 1965. The phylogenetic relationship between the ophidian families Boidae, Colubridae and Viperidae in the light of the development study of the skull. *Zoologischer Anzeiger*, **115**:289-294.

GABE, M.; SAINT GIRONS, H. 1976. Contribution à la morphologie comparée des fosses nasales et de leurs annexes chez les lépdosoriens. *Mémoires du Muséum National D'Histoire Naturelle Paris* (A), **98**:1-87. GREENE, H. W. 1997. *Snakes: The evolution of mystery in nature*. Berkeley, University of California Press, 351 p.

HAAS, A.; FISCHER, M.S. 1997. Three-dimensional reconstruction of histological sections using modern product-design software. *Anatomical Record*, **249**:510-516.

HALLERMANN, J. 1994. Zur Morphologie der Ethmoidalregion der Iguania (Squamata) – eine vergleichend-anatomische Untersuchung. Bonn, Bonner zoologische Monographien (Monography 35).

HOFSTADLER-DEIQUES, C. 1997. Craniogenese bei Bothrops jararaca (Wied 1824) und Crotalus durissus terrificus (Laurenti 1768). Ein Beintrag zur Morphologic und phylogenetischen Systematik der Crotalinae (Viperidae, Serpentes). Tübingen, Philosophical Doctor's Thesis, Tübingen University, 207 p.

HOFSTADLER-DEIQUES, C. 2002. The development of the pit organ of the *Bothrops jararaca* and *Crotalus durissus terrificus* (Serpentes, Viperidae): Support for the monophyly of the subfamily Crotalinae. *Acta Zoologica* (*Stockholm*), **83**:175-182.

HOFSTADLER-DEIQUES, C.; WALTER, M.; MIERLO, F.; RUDUIT, R. 2005. A software system for three-dimensional volumetric reconstruction of histological sections: A case study for the snake's chondrocranium. Anatomical Record, 286A:938-944.

HOFSTADLER-DEIQUES, C.; STAHNKE, L.F.; REINKE, M.; SCHMITT, P. 2007. Anfibios e répteis do Parque Nacional de Aparados da Serra, Rio Grande do Sul, Santa Catarina – Brasil. Pelotas, Useb, 117 p. KAMAL, A.M.; HAMMOUDA, H.G. 1965a. Observations on the chondrocranium of the snake *Cerastes vipera*. *Morphologische Jahrbuch*, **107**:58-98.

KAMAL, A.M.; HAMMOUDA, H.G. 1965b. The development of the skull of *Psammophis sibilans*. II. The fully formed chondrocranium. *Journal of Morphology*, **116**:247-296.

KAMAL, A.M.; HAMMOUDA, H.G. 1965c. The chondrocranium of the snake *Eryx jaculus*. *Acta Zoológica*, **46**:176-208.

LEMA, T. de. 1994. Lista comentada dos répteis ocorrentes no Rio Grande do Sul, Brasil. *Comunicações do Museu de Tecnologia da PUC-RS, Série Zoologia*, **7**:41-150.

LEMA T. de. 2002. Os répteis do Rio Grande do Sul: atuais e fósseis – Biogeografia – Ofidismo. Porto Alegre, Edipucrs, 264 p.

LEMA, T. de; DEIQUES, C.H. 1992. Contribuição ao conhecimento da "cobra espada d'água", *Ptychophis flavovirgatus* Gomes (Serpentes, Colubridae, Xenodontinae, Tachymenini). *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia da PUC-RS: Série Zoológica*, **5**:55-83. LILLYWHITE, H.B.; HENDERSON, R.W. 1993. Behavioral and functional ecology of arboreal snakes. *In*: R.A. SEIGEL; J.T. COL-LINS (eds.), *Snakes: Ecology and behavior*. New York, MacGraw-Hill, p. 1-48.

MARTINS, M. 1993. Why do snakes sleep on the vegetation in central Amazonia? *Herpetological Review*, **24**:83-84.

MARTINS, M.; OLIVEIRA, M.E. 1999. Natural history of snakes in forests of the Manaus region, Central Amazonia, Brazil. *Herpetological Natural History*, **6**:78-150. MARTINS, M.; ARAÚJO, M.S.; SAWAYA, R.J.; NUNES, R. 2001. Diversity and evolution of macrohabitat use, body size and morphology in a monophyletic group of Neotropical pitvipers (*Bothrops*). Journal of Zoology, **254**:529-538

MUNARETTI, R.S.; WALTER, M.; CAM-BRUZZI, W.L.; HOFSTADLER-DEIQUES, C. 2003. Um sistema para visualização de dados volumétricos a partir de cortes histológicos digitalizados. *Scientia*, **14**(1):105-113.

PEYER, B. 1912. Die Entwicklung des Schaedelskelettes von *Vipera aspis. Morphologische Jahrbuch*, **144**:563-621.

PRINGLE, J.A. 1954. The cranial development of certain South African snakes and the relationship of these groups. *Proceedings of the Zoological Society of London*, **123**:813-865.

ROMEIS, B. 1968. *Mikroskopie Technik*. München, Wien, Oldenbourg Verlag, 757 p.

SANTOS-COSTA, M.C.; HOFSTADLER-DEIQUES, C. 2002. The ethmoidal region and cranial adaptations of the neotropical aquatic snake *Helicops infrataeniatus* Jan, 1865 (Serpentes, Colubridae). *Amphibia-Reptilia*, **23**:83-91.

SCARTOZZONI, R.R. 2005. Morfologia de serpentes aquáticas neotropicais: um estudo comparativo. Rio Claro, Master Dissertation, Universidade Estadual de São Paulo, 102 p.

STTEBINS, R.C. 1948. Nasal structure in lizards with reference to olfaction and conditioning of the inspired air. *American Journal of Anatomy*, **83**:183-211.

> Submitted on April 10, 2007 Accepted on January 15, 2008