

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
INSTITUTO DE PSICOLOGIA

Juliana Hiromi Tashiro

Estudos comparativos da morfologia da retina de

Bothrops jararaca* e *Crotalus durissus

(Serpentes, Viperidae)

São Paulo

2020

JULIANA HIROMI TASHIRO

**Estudos comparativos da morfologia da retina de
Bothrops jararaca e *Crotalus durissus* (Serpentes, Viperidae)**

Versão Corrigida

Dissertação apresentada ao Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ciências.

Orientação: Prof^a. Dra. Dora Fix Ventura

Coorientação: Dra. Einat Hauzman

São Paulo

2020

AUTORIZO A REPRODUÇÃO E DIVULGAÇÃO TOTAL OU PARCIAL DESTE TRABALHO, POR QUALQUER MEIO CONVENCIONAL OU ELETRÔNICO, PARA FINS DE ESTUDO E PESQUISA, DESDE QUE CITADA A FONTE.

Catálogo na publicação
Biblioteca Dante Moreira Leite
Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo
Dados fornecidos pelo(a) autor(a)

Tashiro, Juliana Hiromi

Estudos comparativos da morfologia da retina de *Bothrops jararaca* e *Crotalus durissus* (Serpentes, Viperidae) / Juliana Hiromi Tashiro; orientadora Dora Selma Fix Ventura; co-orientadora Einat Hauzman. -- São Paulo, 2020.

100 f.

Dissertação (Mestrado - Programa de Pós-Graduação em Neurociências e Comportamento) -- Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, 2020.

1. Retina. 2. Serpentes. 3. Variação ontogenética. 4. Acuidade visual. 5. Ecologia visual. I. Fix Ventura, Dora Selma, orient. II. Hauzman, Einat, co-orient. III. Título.

Agradecimentos

A conclusão desta dissertação só foi possível devido ao apoio e participação de pessoas e instituições as quais tem meus sinceros agradecimentos.

Agradeço imensamente às minhas orientadoras, Dra. Einat Hauzman e Prof^a. Dra. Dora Fix Ventura, por me acolherem no laboratório, pelos preciosos ensinamentos e também pela dedicação integral, gentileza, simpatia, doçura, paciência, respeito e atenção que têm com seus alunos. Estes aspectos foram a base para que a aprendizagem e desenvolvimento de cada etapa deste projeto seguissem de maneira fluida e com menos momentos de estresse, me dando forças para seguir em frente e concretizar o mestrado, que antes era algo distante e apenas almejado.

Agradeço à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP), processo n° 2018/13910-9, pela bolsa concedida. Declaro ainda que as opiniões, hipóteses e conclusões ou recomendações expressas neste material são de responsabilidade dos autores e não necessariamente refletem a visão da FAPESP.

Agradeço à Universidade de São Paulo e ao Instituto de Psicologia pelo suporte e disponibilização do espaço para a conclusão desta pesquisa.

Agradeço ao Instituto Butantan por todo apoio e pela concessão das serpentes *Bothrops jararaca* e *Crotalus durissus*, mas agradeço especialmente à:

- Adriana Mezini, pela atenciosidade e gentileza durante as coletas das serpentes na Recepção de Animais do Instituto Butantan
- Valdir Germano, por todo o seu carinho e apoio conosco e com as serpentes.
- Médica veterinária, Dra. Kalena Barros, por dedicar seu tempo e conhecimento com a eutanásia dos animais.
- Doutoranda Karina Banci e Me. Lucas Siqueira, do Laboratório de Ecologia e Evolução, e ao Dr. Felipe Grazziotin e seus alunos do Laboratório de Coleções Zoológicas, pela generosidade e gentileza de nos ceder os olhos de alguns de seus animais para este projeto.

- Dra. Kathleen F. Grego e ao Jarbas, do Laboratório de Herpetologia por toda a ajuda com os filhotes de *C. durissus*.

Agradeço aos membros da banca de qualificação e da defesa pelas correções, críticas e sugestões para o aprimoramento deste estudo.

Agradeço ao Profº Dr. Marcelo Costa pelo apoio com as análises estatísticas.

Agradeço ao Dr. Leonardo Henriques pela formatação das planilhas que facilitaram as análises dos dados estereológicos.

Agradeço à Profª Dra. Dânia E. Hamassaki e seus alunos pela amabilidade de conceder-nos alguns materiais do Laboratório de Biologia Celular do Instituto de Biociências da USP.

Agradeço a todos os queridos professores e colegas do Laboratório de Psicofisiologia Sensorial pela agradável convivência e pelas trocas diárias de conhecimento.

Agradeço especialmente à Maju, Vitor e Lucas que dividiram comigo inúmeros momentos de angústia e de alegria, pela parceria e por sempre estarem disponíveis todas as vezes em que precisei de ajuda ao longo de todos esses anos.

Agradeço também a cada serpente que cedeu sua vida para que este trabalho pudesse ser executado.

Apoio Financeiro

Este projeto recebeu auxílio financeiro da Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP), com a concessão de bolsa de mestrado, processo n° 2018/13910-9.

O projeto também teve apoio financeiro da FAPESP, com o financiamento de projetos do Laboratório de Psicofisiologia Sensorial (Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo), concedidos à Dra. Dora Fix Ventura: Projeto Temático 2014/26818-2 e Equipamento Multiusuários 2016/08976-5.

Declaro que as opiniões, hipóteses e conclusões ou recomendações expressas neste material são de responsabilidade dos autores e não necessariamente refletem a visão da FAPESP.

Resumo

O sistema visual das serpentes apresenta adaptações associadas ao ritmo circadiano, uso de habitat, estratégias de caça e dieta adotada pelas espécies. As serpentes da família Viperidae, *Bothrops jararaca* e *Crotalus durissus*, ocupam ambientes florestados e de campo aberto, respectivamente. *B. jararaca* apresenta variações ontogenéticas na dieta e uso de habitat: filhotes se alimentam de vertebrados ectotérmicos e utilizam estrato arbóreo, enquanto adultos se alimentam de roedores e ocupam estrato terrestre. Por outro lado, *C. durissus* tem hábitos terrestres e se alimentam de roedores ao longo de toda a vida. Tais diferenças inter- e intraespecíficas fazem destas serpentes um sistema-modelo ideal para testar hipóteses de correlação entre características da retina e aspectos ecológicos das espécies. Neste trabalho foram comparadas a densidade e distribuição de neurônios das retinas, e a acuidade visual de *B. jararaca* e *C. durissus* adultas e filhotes. Serpentes *B. jararaca* (n=24) e *C. durissus* (n=26) foram obtidas junto ao Instituto Butantan, eutanasiadas com dose letal do anestésico Thionembutal (100 mg/kg), e os olhos foram enucleados e fixados em paraformaldeído 4%. Este projeto teve a aprovação da Comissão de Ética em Pesquisa com Animais do Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo (CEUA-IP nº 1805090417). As retinas foram dissecadas e processadas por imunohistoquímica para marcação de opsinas L/M e S e para a identificação dos diferentes tipos de fotorreceptores, ou coradas pela técnica de coloração de Nissl para identificação das células da camada de células ganglionares (CCG). Análises da densidade celular foram realizadas a partir das retinas íntegras com o software *Stereo Investigator*, utilizando o método estereológico de fracionamento óptico. As bordas das retinas foram desenhadas e cerca de 200 caixas de amostragem foram dispostas por toda sua extensão, de forma uniforme e randomizada. A acuidade visual foi estimada a partir do pico de densidade de células da CCG e da distância focal dos olhos. O teste estatístico não-paramétrico de *Mann-Whitney* foi aplicado para a comparação dos valores obtidos. Os resultados mostraram densidade de fotorreceptores maior em filhotes (135.300 ± 29.765 e 133.096 ± 11.496 células/mm² em *B. jararaca* e *C. durissus*, respectivamente), comparada aos adultos (72.871 ± 16.053 e 75.267 ± 11.483 células/mm² em *B. jararaca* e *C. durissus*, respectivamente). Em ambas espécies a população de fotorreceptores é dominada por bastonetes (90-95% dos fotorreceptores). A proporção de cones foi maior em *C. durissus* ($9,8 \pm 0,9\%$ em adultos e $10,9 \pm 0,8\%$ em filhotes), comparada a *B. jararaca* ($6,5 \pm 0,7\%$ em adultos e $7,5 \pm 1,4\%$ em filhotes). Em ambas espécies a população de cones é composta predominantemente por cones L/M (cones simples e duplos), e os cones S perfazem cerca de 10% dos cones. Os valores de densidade média de células da CCG também foram maiores em filhotes (9.773 ± 878 e 9.691 ± 1.005 células/mm² em *B. jararaca* e em *C. durissus*, respectivamente), comparado aos adultos (4.877 ± 1.086 e 4.640 ± 722 células/mm² em *B. jararaca* e *C. durissus*, respectivamente). Os mapas de isodensidade de fotorreceptores mostraram que em adultos de *B. jararaca*, cones e bastonetes apresentam uma distribuição em faixa horizontal. Em filhotes foi observada maior densidade de bastonetes na retina dorsal e maior densidade de cones na região ventral. Em adultos e filhotes de *C. durissus*, os mapas de distribuição de cones mostraram uma faixa horizontal, e os bastonetes apresentaram maior concentração na retina dorsal. Nas duas espécies, os cones L/M acompanharam a distribuição de cones totais, enquanto os cones S apresentaram distribuição do tipo *area* na retina central ou ventral. Os mapas de células da CCG mostraram uma faixa horizontal pouco definida e pico de densidade na região temporal em retinas de *B. jararaca* adultas, e em filhotes foi observada *area* anisotrópica ventral. Adultos de *C. durissus* também apresentaram uma faixa horizontal pouco definida e pico de densidade temporal, e filhotes apresentaram uma distribuição difusa, e pico de densidade na região temporal. A acuidade visual estimada foi maior em adultos de *C. durissus* (2.9 ± 0.2 ciclos por grau, cpg), comparada aos filhotes e a *B. jararaca* adultas e filhotes, todos com cerca de 2.3 cpg. Os resultados deste estudo

apontam para uma plasticidade morfológica das retinas de *B. jararaca* ao longo da vida, e importantes diferenças estruturais das retinas das duas espécies. A maior densidade de cones em *C. durissus* pode estar associada à utilização de campos abertos, com maior luminosidade em comparação com ambientes florestados ocupados por *B. jararaca*. A faixa visual de cones e bastonetes em adultos de *B. jararaca* deve favorecer uma visualização panorâmica do ambiente e auxiliar no forrageamento em condições fotópicas e escotópicas. Em filhotes de *B. jararaca*, as diferenças na distribuição de cones e bastonetes podem estar associadas ao uso do estrato arbustivo e a estratégia de caça por espreita: a maior densidade de bastonetes na região dorsal deve proporcionar maior sensibilidade no campo de visão inferior, enquanto a maior densidade de cones na retina ventral deve proporcionar melhor acuidade do campo de visão superior em condições fotópicas, e favorecer a visualização de potenciais predadores aéreos. Em adultos e filhotes de *C. durissus*, a maior densidade de bastonetes na retina dorsal também deve proporcionar maior sensibilidade do campo de visão inferior em condições de baixa luminosidade, enquanto a faixa visual formada por cones pode favorecer o forrageamento em condições fotópicas ou mesópicas. O pico de densidade de células da CCG na retina temporal de *B. jararaca* adultas e de *C. durissus* adultas e filhotes deve beneficiar a resolução espacial no campo de visão frontal, e auxiliar no comportamento de bote para defesa ou captura de presas endotérmicas. Por outro lado, em filhotes de *B. jararaca*, a maior densidade de células da CCG na retina ventral deve beneficiar a observação de objetos no campo de visão superior. Este trabalho é pioneiro em identificar diferenças na morfologia da retina de serpentes viperídeas a partir de uma abordagem ontogenética e interespecífica. Com base nos resultados obtidos, é possível inferir como a plasticidade morfológica deste tecido neural pode estar associada a aspectos diversos da ecologia comportamental das espécies. Este estudo abre uma série de possibilidades para novas investigações relacionadas à ecologia visual e comportamental de serpentes.

Palavras-chave: Serpentes, retina, ecologia visual, variação ontogenética, acuidade visual, fotorreceptores, células ganglionares, análises estereológicas.

Abstract

The visual system of snakes has adaptations associated with the circadian rhythm, habitat use, hunting strategies and diet of the different species. The snakes from the Viperidae family, *Bothrops jararaca* and *Crotalus durissus* occupy forested and open field environments, respectively. *B. jararaca* displays ontogenetic changes in diet and habitat use: juveniles feed on ectothermic vertebrates and use arboreal strata, while adults feed on rodents and occupy terrestrial strata. On the other hand, *C. durissus* has terrestrial habits and feeds on rodents throughout its entire life. Considering such inter- and intraspecific differences, these snakes represent an ideal model system to test hypotheses of correlation between the characteristics of the retina and ecological aspects of the species. In this study, we compared the density and distribution of neurons and the visual acuity of adults and juveniles of *B. jararaca* and *C. durissus*. *B. jararaca* (n=24) and *C. durissus* (n=26) were obtained at the Butantan Institute, euthanized with a lethal dose of the Thionembatal anesthetic (100 mg/kg), and the eyes were enucleated and fixed in 4% paraformaldehyde. This project was approved by the Ethics Committee on Animal Research of the Institute of Psychology, University of São Paulo (CEUA-IP n° 1805090417). The retinas were dissected and processed by immunohistochemistry to label L/M and S opsins and identify different types of photoreceptors, or stained by the Nissl technique to identify the ganglion cell layer (GCL) cells. Analyses of neuron density were performed from whole-mounted retinas, using a stereological approach and the optical fractionation method, with the *Stereo Investigator* software. The edges of the retinas were drawn and about 200 counting frames were positioned in a uniform and randomized fashion. The visual acuity was estimated from the peak density of GCL cell and the focal distance of the eyes. A non-parametric statistical test (*Mann-Whitney*) was used to compare the values obtained. The results showed higher photoreceptor density in juveniles ($135,300 \pm 29,765$ and $133,096 \pm 11,496$ cells/mm² in *B. jararaca* and *C. durissus*, respectively), compared to adults ($72,871 \pm 16,053$ and $75,267 \pm 11,483$ cells/mm² in *B. jararaca* and *C. durissus*, respectively). In both species, the photoreceptor population is dominated by rods (90-95% of the photoreceptors). The proportion of cones was higher in *C. durissus* ($9.8 \pm 0.9\%$ in adults and $10.9 \pm 0.8\%$ in juveniles), compared to *B. jararaca* ($6.5 \pm 0.7\%$ in adults and $7.5 \pm 1.4\%$ in juveniles). In both species, the population of cones is composed predominantly by L/M cones (single and double cones), and S cones make up about 10% of the cones. The mean density of cells in the GCL was also higher in juveniles ($9,773 \pm 878$ and $9,691 \pm 1,005$ cells/mm² in *B. jararaca* and in *C. durissus*, respectively), compared to adults ($4,877 \pm 1,086$ and $4,640 \pm 722$ cells/mm² in *B. jararaca* and *C. durissus*, respectively). The photoreceptor isodensity maps showed that in adults of *B. jararaca*, cones and rods are distributed in a visual streak. In juveniles, a higher density of rods was observed in the dorsal retina, while a higher density of cones is located in the ventral region. In adults and juveniles of *C. durissus*, cones are distributed in a visual streak, and rods showed a higher concentration in the dorsal retina. In both species, the L/M cones define the distribution of cones, while the S cones are distributed in an *area centralis*, with higher density in the central or ventral retina. The distribution of GCL cells of *B. jararaca* showed a poorly defined visual streak and a peak density in the temporal region in adults, while juveniles had an anisotropic ventral *area centralis*. In *C. durissus*, adults also had a poorly defined visual streak and a peak density in the temporal region. Juveniles had a diffuse distribution, also with peak density in the temporal region. The estimated visual acuity was higher in adults of *C. durissus* (2.9 ± 0.2 cycles per degree, cpd), compared to juveniles, and to adults and juveniles of *B. jararaca*, all with about 2.3 cpd. The results of this study point to the morphological plasticity of the retinas throughout the life of *B. jararaca*, and important structural differences in the retinas of both species. The higher density of cones in *C. durissus*

may be associated with the use of open field environments, with higher luminosity in relation to the forested environment occupied by *B. jararaca*. The visual streak of cones and rods in adults of *B. jararaca* might favor a panoramic view of the environment and benefit active foraging under photopic and scotopic conditions. In juveniles of *B. jararaca*, differences in the distribution of cones and rods may be associated with the use of the arboreal strata and hunting strategy: higher density of rods in the dorsal retina may provide higher sensitivity in the lower visual field, while a higher density of cones in the ventral retina may provide a better acuity of the upper field under photopic conditions, and improve the view of potential aerial predators. In adults and juveniles of *C. durissus*, the higher density of rods in the dorsal retina might also provide higher sensitivity of the lower visual field under low light conditions, while the visual streak formed by cones may favor active foraging under photopic or mesopic conditions. The peak density of GCL cells in the temporal retina of adult *B. jararaca* and adults and juveniles *C. durissus* should benefit spatial resolution in the frontal visual field, and improve striking to capture endothermic prey. On the other hand, in juveniles of *B. jararaca*, the higher density of GCL cells in the ventral retina might benefit the observation of objects in the upper visual field. This study is pioneer in identifying differences in the retinal morphology of viperid snakes from an ontogenetic and interspecific perspective. Based on the results, it is possible to highlight how the morphological plasticity of this neural tissue can be associated with different aspects of the species' behavioral ecology. This study opens up a range of possibilities for new investigations related to the visual and behavioral ecology of snakes.

Keywords: Snakes, retina, visual ecology, ontogenetic variation, visual acuity, photoreceptors, ganglion cells, stereological analysis.

1. Introdução

1.1. Subordem Serpentes

As serpentes apresentam como principais características morfológicas o alongamento do corpo e de órgãos internos, ausência de pálpebras móveis, de ouvido externo e de membros, bem como a presença de língua bifurcada e de corpo recoberto por escamas (Coates & Ruta, 2000; Lema, 2002; Melgarejo, 2003). As serpentes fazem parte da ordem Squamata, a mais diversa do grupo dos répteis (Uetz et al., 2020) e podem ser subdivididas nas superfamílias Scolecophidia e Alethinophidia (Vidal et al., 2007). O grupo Scolecophidia apresenta menor diversidade de espécies, é composto por serpentes fossoriais com olhos reduzidos, porte pequeno e corpo cilíndrico recoberto por escamas lisas (Kley, 2003; Vidal et al., 2007). O grupo Alethinophidia apresenta grande diversidade de espécies com adaptações aos mais variados habitats (Pough et al., 2003).

O grupo das serpentes, altamente diversificado e de grande sucesso evolutivo, se destaca por ocupar os mais diversos ambientes: terrícolas, arborícolas, subterrâneos e aquáticos (Cadle & Greene, 1993), com exceção de regiões polares, algumas ilhas e águas oceânicas mais profundas (Greene, 1992; Lillywhite & Henderson, 1993; Franco, 2003). Segundo Toft (1985), um dos principais fatores associados à ocupação destes diferentes nichos ecológicos é a dieta. Exclusivamente carnívoras, as serpentes podem se alimentar de uma ampla variedade de presas, como moluscos, artrópodes, peixes, anfíbios, aves, mamíferos, outros répteis e ovos (Greene, 1997). Diferentes artifícios são utilizados pelas serpentes para capturar suas presas, como a constrição muscular ou a inoculação de toxinas que são utilizadas tanto para imobilização, morte e digestão da presa, quanto para defesa contra predadores (Kardong, 1983; Mebs, 1999). As serpentes podem apresentar atividade predominantemente noturna ou diurna, entretanto, o padrão de atividade pode variar conforme a disponibilidade de alimento, os períodos do ciclo reprodutivo e a busca por locais para desovar ou parir (Salomão et al., 1995; Sazima, 1991; Marques & Sazima, 2003; Gibbons & Slemlitsch, 1987; Reinert, 1993).

A presença de secreções tóxicas pode estar associada a diferentes dentições que auxiliam na inoculação do veneno. Quatro tipos de dentições podem ser observadas em serpentes: áglifa, opistóglifa, proteróglifa e solenóglifa (Klemmer, 1968; Melgarejo, 2003; Vidal, 2002). As dentições proteróglifa e solenóglifa estão presentes em serpentes de famílias que possuem maior importância médica, uma vez que o veneno é altamente tóxico para os

seres humanos (Frezzatti & Silveira, 2011; Warrel, 2004). Particularmente, a dentição solenóglifa está presente em serpentes da família Viperidae e este tipo de dentição é composto por um par de presas caniculadas retráteis que se comunicam diretamente com a glândula de veneno (Greene, 1992). Em virtude deste mecanismo, serpentes desta família são capazes de inocular grande quantidade de veneno (Greene, 1992, 1997). As serpentes podem realizar caça ativa, na qual se locomovem em busca de suas presas em meio ao substrato (Bernarde & Kokobum, 2000; Sazima & Marques, 2007), ou realizam a caça por espreita que é comumente realizada pelas serpentes que compõem a família Viperidae (Cardoso, 2011; Sazima, 1992; Turci & Miranda, 2009).

1.2. Família Viperidae

A família Viperidae é subdividida em três subfamílias: Azemiopinae, Viperinae e Crotalinae (McDiarmid et al., 1999; Pyron et al., 2011). A subfamília Crotalinae é um grupo monofilético e apresenta como sinapomorfia a fosseta loreal, orifício localizado entre o olho e a narina, que consiste em um órgão termossensível (Figura 1) (Kraus, 1996). Os terminais das células presentes na fosseta loreal se projetam para o teto óptico no mesencéfalo. Desta forma, estas serpentes são capazes de combinar os sinais visuais aos sinais infravermelhos (Goris, 1995; Moiseenkova et al., 2003; Newman & Hartline, 1982). A capacidade de percepção de pequenas alterações de temperatura pela fosseta loreal, somado ao processamento das informações das moléculas odoríferas pelo órgão de Jacobson, situado no céu da boca, auxilia na detecção de presas independentemente das condições de luminosidade do ambiente (Franco, 2003; Van Dyke & Grace, 2010).

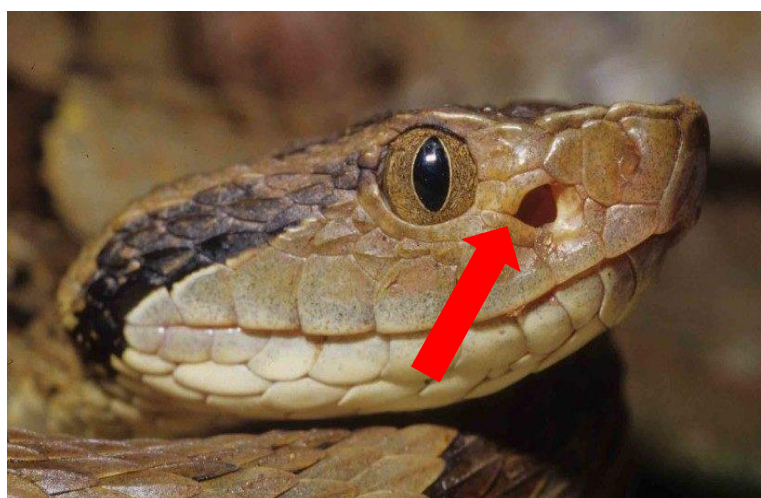


Figura 1. Fotografia da cabeça de *Bothrops jararaca*, com destaque para a fosseta loreal (seta vermelha).
Foto: Otávio Marques

A subfamília Crotalinae possui 21 gêneros descritos, incluindo os gêneros *Crotalus* e *Bothrops* (Uetz et al., 2020) As espécies que compõem estes gêneros são responsáveis pela maioria dos acidentes ofídicos no Brasil por conta da produção de peçonha altamente tóxica, elaborado mecanismo de inoculação de veneno e a ampla distribuição geográfica (Azevedo-Marques, 1992; Melgarejo, 2003; Warrel, 2004).

As serpentes do gênero *Crotalus* são popularmente conhecidas como cascavéis, e a principal característica que diferencia este gênero dos demais é a presença de um chocalho na ponta da cauda, que aumenta de tamanho a cada troca de pele e produz um som característico (Campbell & Lamar, 1989). Serpentes do gênero *Crotalus* são encontradas desde o Canadá até a América do Sul (Fitch, 1970), e no Brasil são representadas por apenas uma espécie: *Crotalus durissus* (França & Araújo, 2006). Esta espécie é subdividida em cinco subespécies encontradas em regiões semiáridas, áreas desmatadas, áreas abertas e/ou cerrados do Brasil (Figura 2): *C. d. cascavella*, no nordeste, *C. d. collilineatus*, nas regiões sudeste e centro-oeste, *C. d. ruruima*, nos cerrados do estado de Roraima, *C. d. marajoensis*, exclusiva da Ilha de Marajó, no norte do Brasil e *C. d. terrificus*, encontrada nas regiões sul, sudeste e centro-oeste do Brasil (Bastos et al., 2005; Benicício & Martins, 2018; Fiorillo et al., 2020; Ferri, 1992; Freitas, 2003; Melgarejo, 2003; Vanzolini & Calleffo, 2002; Sawaya et al., 2008). Estas serpentes são pouco ágeis, possuem porte robusto e podem atingir até 160 cm (Melgarejo, 2003). São ativas durante todo o ano, mas os machos podem apresentar um pico de atividade entre abril e junho devido a temporada de acasalamento (Sawaya et al., 2008; Tozetti & Martins, 2013), são vivíparas e geram entre 6 e 22 filhotes (Melgarejo, 2003). Tanto indivíduos adultos quanto filhotes podem realizar caça por espreita (Tozetti, 2006) e a base de sua dieta é composta por pequenos roedores como *Cavia* sp, *Rattus* sp e *Mus* sp (Salomão et al., 1995). Apresentam hábito predominantemente crepuscular e noturno, são terrícolas (Ferri, 1992; Freitas, 2003; Sawaya et al., 2008) e tem como principais predadores as aves de rapina (Costa et al., 2014; Specht et al., 2008; Tozetti, 2006).

As serpentes do gênero *Bothrops* são popularmente conhecidas como jararacas, jararacuços e cotiaras, e podem ocupar ambientes de florestas tropicais decíduas, cerrados, florestas subtropicais de altitude, regiões cultivadas, áreas impactadas, áreas urbanas e algumas ilhas (Barbo et al., 2016; Cupo et al., 1990; Fiorillo et al., 2020a; Marques, 2010; Marques et al., 2012; Martins et al., 2002; Sazima, 1992). Além da diversidade com relação ao ambiente ocupado, as cerca de 40 espécies que compõem este gênero também apresentam

uma grande variação com relação ao padrão de coloração, tamanho corporal e dieta (Uetz et al., 2020). A serpente *Bothrops jararaca* ocupa predominantemente áreas florestadas (Figura 2) (Marques & Sazima, 2004; Ministério da Saúde, 2001). São vivíparas, e geram entre 12 e 18 filhotes que nascem em meio à estação chuvosa (Almeida-Santos, 2005; Marques & Sazima, 2001; Marques & Sazima, 2004; Sazima, 1992). Assim como as cascavéis, serpentes do gênero *Bothrops* tem como principais predadores as aves de rapina (Costa et al., 2014; Tozetti, 2006).

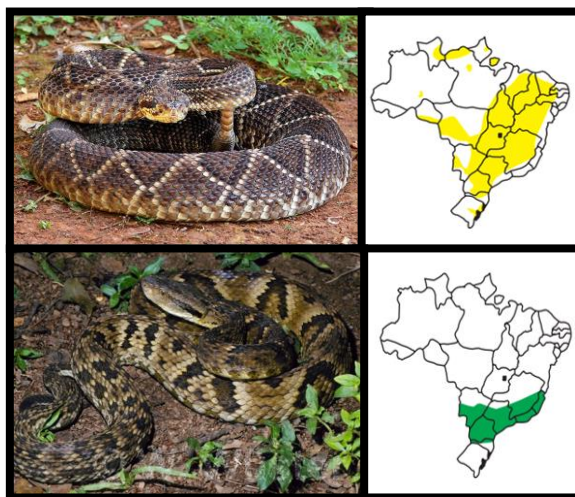


Figura 2. Distribuição geográfica de *C. durissus* (acima) e *B. jararaca* (abaixo) no Brasil.

Fonte: Mapas modificados de “Manual de diagnóstico e tratamento de acidentes ofídicos” de Ministério da Saúde, 2001. P. 53. Fotos: *C. durissus* (Mário Sacramento); *B. jararaca* (Disponível em:<calphotos.berkeley.edu>).

Indivíduos da espécie *B. jararaca* apresentam variação ontogenética da dieta e de aspectos da ecologia comportamental, diferente de *C. durissus* (Andrade & Abe, 1999; Marques et al., 2001; Zelanis et al., 2010; Tozetti & Martins, 2008). Os indivíduos filhotes de *B. jararaca* ocupam predominantemente o estrato arborícola e predam animais ectotérmicos, como anfíbios anuros, que são atraídos pelo engodo caudal (Hartmann, 2005; Hartmann, Hartmann, & Giasson, 2003; Sazima, 1992; Sazima, 1991). Nesta fase da vida serpentes desta espécie apresentam a ponta da cauda com tonalidade amarelada ou esbranquiçada (Figura 3) (Sazima, 1992; Sazima, 2006) e realizam movimentos que remetem a larvas, com o objetivo de atrair os anuros que fazem parte da sua dieta, como *Hyla* sp., *Ololygon fuscovarius* e *Physalaemus* sp. (Hartmann et al., 2003, 2009; Sazima, 1992). Na fase adulta, as serpentes *B. jararaca* perdem o engodo caudal, passam a ocupar o estrato terrestre e, ocasionalmente, o estrato arbóreo (Martins et al., 2001). Alterações substanciais também são observadas no padrão alimentar da espécie, que quando adultas predam roedores como *Nectomys* sp, *Rattus*

sp, e *Bolomys* sp (Antunes et al., 2010; Sazima & Haddad, 1992; Sazima, 1992; Fiorillo et al., 2020a). Além disso, indivíduos adultos apresentam padrão de atividade predominantemente noturno (Fiorillo et al., 2020a; Martins et al., 2001), enquanto os filhotes podem estar ativos tanto à noite, quanto durante o dia (Hartmann, 2005; Hartmann, Hartmann & Giasson, 2003). Estas mudanças ontogenéticas dos itens alimentares de *B. jararaca* devem estar associadas com alterações da composição do veneno (Antunes et al, 2010; Andrade & Abe, 1999), locais de forrageamento (Mushinsky, Hebrard, & Vodopich, 1982), demanda energética (Nagy, 2005), restrições fisiológicas e redução da competição trófica entre indivíduos filhotes e adultos (Hampton, 2014; Richard & Wainwright, 1995; Robinson et al., 2002).



Figura 3. Filhote de *B. jararaca* se alimentando de um anfíbio anuro. Nota-se a coloração da ponta da cauda mais clara em relação à coloração corporal.

Fonte: reptiledatabase.reptarium.cz/species?genus=Bothrops&species=jararaca

A diversidade de habitats ocupados pelas diferentes espécies de serpentes Crotalinae, bem como as variações ontogenéticas da dieta, do comportamento e do ambiente ocupado, podem implicar em adaptações do sistema visual, e variações tanto interespecíficas quanto intraespecíficas. O sistema visual é um dos sistemas sensoriais mais importantes para a percepção do ambiente em situações que requerem respostas comportamentais rápidas, como a fuga de predadores, busca por abrigo, por alimento ou por parceiros para acasalamento (Yokoyama, 2002). Aspectos ecológicos e comportamentais adotados pelas espécies de serpentes em diferentes fases da vida implicam em diferentes demandas do sistema visual, o que pode resultar em variações morfológicas nas estruturas que compõem este sistema sensorial.

1.3. Estruturas Oculares e Morfologia da Retina

O sistema visual dos animais é responsável por captar e processar as informações luminosas do ambiente (Hargrave & McDowell, 1992). Os olhos dos vertebrados apresentam

uma série de homologias, e são formados por três camadas de tecido organizadas de forma concêntrica (Figura 4). A esclera é a camada mais externa, formada por um tecido rígido e fibroso, composto principalmente por fibras colágenas, que fornece sustentação e proteção mecânica ao olho. A córnea consiste em uma lente transparente localizada na parte anterior do olho que permite a passagem da luz. A camada média ou úvea é formada pela íris, corpo ciliar e coroide. A retina, camada mais interna do olho, é um fino tecido neural que faz parte do sistema nervoso central, e é formada por uma rede de células nervosas e gliais que captam e processam a energia contida nos fótons (Ramón y Cajal, 1983). Em serpentes, as principais variações das estruturas oculares estão associadas ao formato da pupila, diversidade de células da retina, e ao tamanho relativo do cristalino (Walls, 1942).

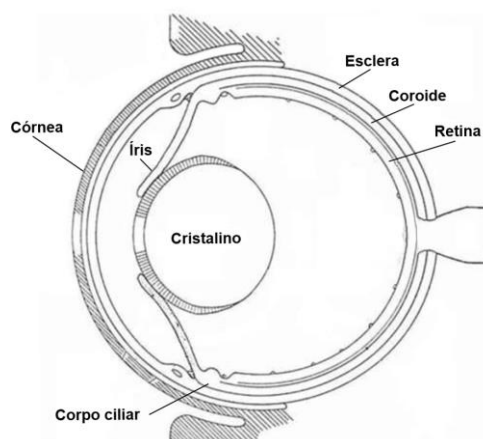


Figura 4. Representação esquemática de corte transversal do olho de serpente.

Fonte: Modificado de “The vertebrate eye and its adaptive radiation” de G. L. Walls, 1942, doi.org/10.5962/bhl.title.7369.

A retina dos vertebrados é dividida em dez camadas bem definidas compostas por núcleos celulares, plexos nervosos e membranas limitantes (Figura 5). Da região mais externa, em contato com a coroide, para a região mais interna, em contato com o humor vítreo, pode-se listar: 1. Camada do epitélio pigmentado (CEP), formada por células epiteliais contendo grânulos de pigmentos responsáveis por uma série de funções fisiológicas vitais para a retina, incluindo o aporte de oxigênio, de nutrientes e a ciclagem do cromóforo (Kolb et al., 2013); 2. Camada dos fotorreceptores (CF), com os segmentos externos e internos dos cones e bastonetes; 3. Membrana limitante externa (MLE), formada pelos prolongamentos das células de Müller; 4. Camada nuclear externa (CNE), com os núcleos dos fotorreceptores; 5. Camada plexiforme externa (CPE), com os axônios dos cones e dos bastonetes, e os dendritos das células horizontais e bipolares; 6. Camada nuclear interna (CNI), com os corpos das células horizontais, bipolares, amácrinas e de Müller; 7. Camada plexiforme interna (CPI), que contém os axônios das células amácrinas e bipolares e dendritos das células

ganglionares; 8. Camada de células ganglionares (CCG), com diferentes subpopulações de células ganglionares, incluindo as células ganglionares intrinsecamente fotossensíveis (ipRGCs), além de uma população de células amácrinas deslocadas; 9. Camada de fibras nervosas (CFN), formada pelos axônios das células ganglionares que se unem para formar o nervo óptico e se projeta para os centros superiores de processamento visual; 10. Membrana limitante interna (MLI), formada pelos prolongamentos das células de Müller. As células de Müller possuem uma variedade de funções importantes para os neurônios da retina, como fornecimento de nutrientes, eliminação de resíduos neurais, reciclagem de aminoácidos, proteção contra excesso de neurotransmissores, síntese de ácido retinoico e controle homeostático (Cormack, 2003; Kolb, 2013).

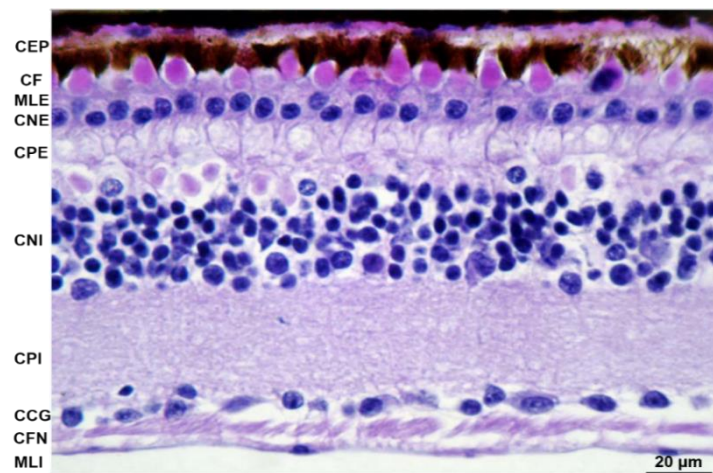


Figura 5. Corte histológico de retina da serpente *Philodryas olfersii* corado com hematoxilina-eosina com as dez camadas características da retina dos vertebrados. CEP, camada o epitélio pigmentado; CF, camada dos fotorreceptores; MLE, membrana limitante externa; CNE, camada nuclear externa; CPE, camada plexiforme externa; CNI, camada nuclear interna; CPI, camada plexiforme interna; CCG, camada de células ganglionares; CFN, camada de fibras nervosas; MLI, membrana limitante interna.

Fonte: Modificado de “Comparative study of photoreceptor and retinal ganglion cell topography and spatial resolving power in dipsadidae snakes” de E. Hauzman et al., 2014, *Brain, Behavior and Evolution*, p. 197-213. doi: 10.1159/000365275.

1.4. Fotorreceptores, fotorreceptores e o início do processamento visual

O processamento visual na retina dos vertebrados se inicia a partir da captação da energia luminosa pelos fotorreceptores da retina externa, que podem ser classificados em cones ou bastonetes. Os bastonetes são células mais sensíveis a luz e atuam na visão em condições de baixa luminosidade, escotópica. Os cones são células menos sensíveis à luz, atuam predominantemente na visão diurna, fotópica, são responsáveis por uma maior acuidade visual e pela visão de cores diurna (Bowmaker, 1991; Lamb, 2013; Joselevitch, 2008). Cones e bastonetes apresentam quatro regiões distintas: segmento externo, segmento

interno, núcleo e terminal sináptico (Figura 6) (Ramón y Cajal, 1983). O terminal sináptico (Figura 6) é responsável pela transmissão da informação do sinal luminoso para células horizontais e bipolares, via liberação de neurotransmissores na camada plexiforme externa (Ali & Klyne, 1985). O segmento interno (Figura 6) contém as organelas citoplasmáticas e o elipsoide, região próxima à base do segmento externo que possui grande quantidade de mitocôndrias (Bowmaker, 1991). O segmento externo é formado por discos membranosos empilhados, onde estão inseridos os fotopigmentos visuais (Figura 6) (Bowmaker, 1991).

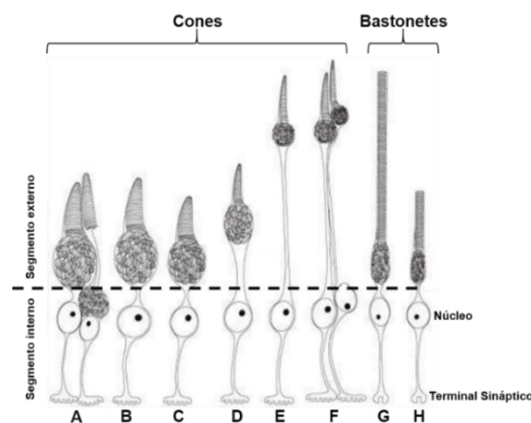


Figura 6. Representação morfológica das estruturas dos fotorreceptores de serpentes. A, F: cones duplos; B, E: cones simples grandes; C, D: cones simples pequenos; G: bastonete longo e H: bastonete curto. Fonte: Modificado de “Conquering the cold shudder: the origin and evolution of snakes eyes” de C. L. Caprette, 2005.

Diferentes tipos de fotopigmentos visuais estão presentes em classes distintas de fotorreceptores, e são responsáveis pela captação de fótons com determinados comprimentos de onda, variando dentro de uma faixa espectral de 300 nm a 700 nm (Bowmaker, 1991). Os pigmentos visuais e seu pico de sensibilidade espectral variam entre as espécies e geralmente estão associados aos ambientes ocupados (Bowmaker, 1991). Em vertebrados, cinco classes de pigmentos visuais são codificados por diferentes genes de opsinas: *sws1*, *sws2*, *rh1*, *rh2*, e *lws/mws* (Yokoyama, 2000; Yokoyama, 1997; Yokoyama & Yokoyama, 1996) (Figura 7). A presença de mais de um tipo de cone na retina, cada um contendo fotopigmento visual específico sensível a determinada faixa de comprimentos de onda, somado a uma rede neural de processamento pós-receptor que possibilita a comparação dos sinais gerados pelos fotorreceptores, e que se estende da retina até o sistema de processamento superior, no cérebro, resulta na sensação de cor (Bowmaker, 1991).

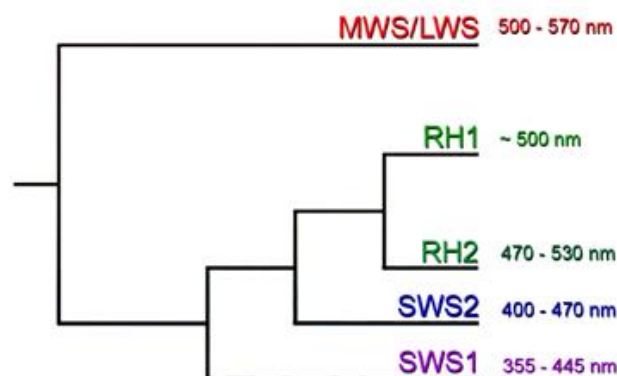


Figura 7. Representação esquemática da relação filogenética entre as opsinas de vertebrados e suas faixas de sensibilidade espectral. A opsina sensível a comprimento de onda longo/médio (LWS/MWS) é a mais antiga, seguido das opsinas sensíveis a comprimentos de onda curtos do ultravioleta (SWS1) ao violeta (SWS2) e das opsinas RH2 e RH1, sensíveis a comprimentos de onda médios, sendo esta última a mais recente na escala evolutiva. Fonte: Modificado de “Visual pigments in a living area, the Australian lungfish *Neoceratodus fosteri*” de H. J. Bailes et al., 2007, BMC Evolutionary Biology, p 7.

Os fotopigmentos são formados por uma porção proteica, a opsina ou rodopsina, que é um receptor de membrana da família dos receptores acoplados à proteína G, ligado covalentemente a um cromóforo retinal, derivado da vitamina A (Strader et al., 1994; Yokoyama & Stamer, 1996). Ao absorver um fóton, o retinal sofre isomerização da forma *11-cis* para a forma *all-trans* retinal, e com isso a opsina adquire sua forma ativada (Figura 8) (McBee et al., 2001; Hargrave & McDowell, 1992). A ativação da proteína desencadeia uma série de reações enzimáticas no fotorreceptor, que resulta na redução da concentração citoplasmática do monofosfato de guanosina cíclico (GMPc), levando ao fechamento de canais de membrana da célula, a consequente diminuição do influxo de íons e a hiperpolarização da membrana do fotorreceptor. Esta alteração da polaridade induz uma queda na liberação de neurotransmissores na fenda sináptica, de forma que o sinal gerado por estes neurônios de primeira ordem é então transmitido para os neurônios de segunda ordem, na camada nuclear interna. O sinal visual segue sendo transmitido verticalmente pela retina, através das células bipolares, para a camada de células ganglionares, cujos axônios conduzem a informação através do trato retino-hipotalâmico aos centros superiores de processamento visual. Modulações laterais da transmissão dos sinais ocorrem por meio das células horizontais, localizadas no extremo distal da CNI, próximas à camada plexiforme externa, e das células amácrinas, localizadas na porção proximal da CNI, próximas à camada plexiforme interna (Bowmaker, 1991; Kawamura, 1993).

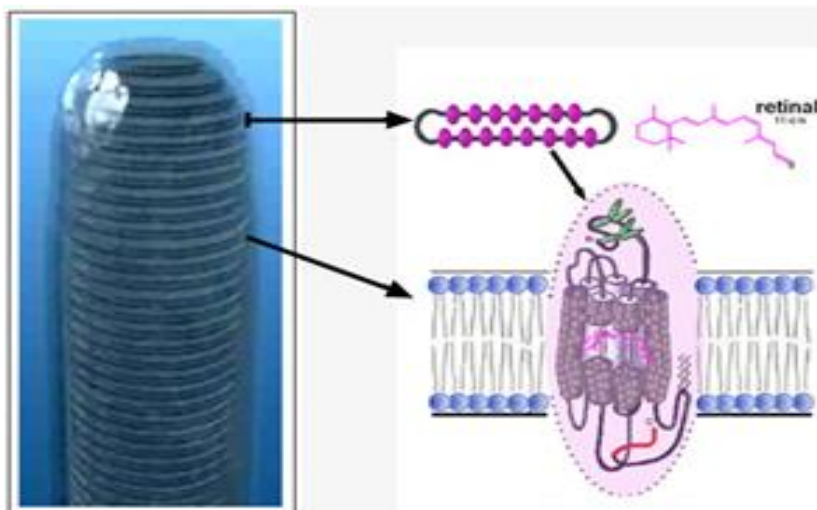


Figura 8. Representação esquemática do segmento externo de um bastonete (à esquerda) e opsinas (magenta) acopladas aos seus discos membranosos bilipídicos (abaixo e à direita). Cada opsina é formada por uma proteína transmembrânica e um comóforo, o retinal.

Fonte: De “The organization of the retina” de H. Kolb, Fernandez, & Nelson, 2013, <http://webvision.org.es/wp-content/uploads/2014/06/rhodop12.jpg>.

1.5. Células Ganglionares e o Poder de Resolução Espacial

Diferentes tipos de células ganglionares são responsáveis pelo processamento de componentes da cena visual, como por exemplo, variações de brilho, de matiz, de forma e tamanho dos objetos, além de aspectos do movimento, como direção e velocidade (Kolb et al., 2013; Nelson, 2013). Uma pequena subpopulação de células ganglionares são intrinsecamente fotossensíveis, as ipRGCs (*intrinsically photosensitive retinal ganglion cells*), devido a presença do fotopigmento melanopsina, e estão envolvidas no processamento de informação luminosa para gerar uma série de respostas à luz, como controle do ritmo circadiano, reflexo pupilar (Berson et al., 2002), e também participam nas vias de processamento visual, incluindo a percepção de cores (Lucas et al., 2020).

Com a utilização da técnica de coloração de Golgi, Ramón y Cajal (1983) classificou uma grande variedade de células ganglionares de alguns vertebrados, como sapos e cães, com base na sua morfologia, extensão do corpo da célula e pelo tamanho e estratificação da árvore dendrítica na camada plexiforme interna (Ramón y Cajal, 1983 apud Kolb et al., 2013). Em primatas, as variações morfofisiológicas de células ganglionares são bem conhecidas, assim como as vias de processamento da informação visual. Os axônios das células ganglionares se projetam para o núcleo geniculado lateral (NGL) que por sua vez, é composto por seis camadas que dão origem a três vias principais de processamento visual denominadas magnocelular, parvocelular e konicelular (Hendry & Yoshioka, 1994). Células ganglionares

pequenas (*midget*) estão conectadas à via parvocelular e apresentam baixa sensibilidade ao contraste e ao movimento, o que resulta em respostas lentas e de longa duração. Atuam na visão de cores pela oponência vermelho e verde através dos cones L e M e possuem alta resolução espacial devido ao menor tamanho do seu campo receptivo em relação aos campos receptivos magnocelulares (Livingstone & Hubel, 1987). As células ganglionares grandes (*parasol*) se conectam à via magnocelular e atuam a partir de respostas fásicas. Estas células geram respostas rápidas a estímulos de alta frequência temporal, sendo sensíveis ao movimento e ao contraste de luminância em baixas frequências espaciais. Entretanto, apresentam campos receptivos grandes, que geram baixa resolução espacial (Kolb et al., 2013; Dacey et al., 2003). Já as células ganglionares biestratificadas conectam-se à via koniocelular e possuem moderada resolução espacial, alta resolução ao estímulo em movimento e velocidade de condução intermediária. Seus campos receptivos recebem informações dos cones S, com a característica de oponência azul/amarelo (Van Essen, 1992).

O número de fotorreceptores geralmente é muito maior em relação aos de células ganglionares da retina. Deste modo, existe uma convergência da camada de fotorreceptores para a das células ganglionares, e como consequência, as células ganglionares recebem informações resultantes da soma espacial dos fotorreceptores via sinais transmitidos verticalmente pelas células bipolares, e modulados lateralmente pelas células horizontais e amácrinas (Joselevitch, 2008; Kaplan et al., 1990). As células ganglionares transmitem as informações das vias visuais por longas distâncias por meio de potenciais de ação, até os centros visuais no cérebro, onde as informações são retransmitidas e integradas com outros canais de processamento de informações (Joselevitch, 2008; Masland & Howard, 2001). Desta forma, a densidade de células ganglionares é um fator limitante para o poder de resolução espacial do olho. Diversos estudos demonstraram que a capacidade de resolução espacial pode ser estimada a partir da distância focal do olho e do pico de densidade das células ganglionares (Coimbra et al., 2012; Coimbra et al., 2009; Coimbra et al., 2006; Collin, 2008; Fernández-Juricic et al., 2011; Hart, 2012; Coimbra et al., 2012; Hauzman et al., 2014). Mesmo com a presença de diferentes subpopulações de células ganglionares na retina, nem todas envolvidas no processamento da resolução espacial, a comparação das estimativas da acuidade visual obtidas a partir de dados anatômicos se mostra consistente com os valores obtidos a partir de medidas eletrofisiológicas e comportamentais para muitas espécies de vertebrados (Arrese et al., 2000; Hemmi & Mark, 1998; Reymond, 1987).

1.6. Especializações da Retina

Geralmente a distribuição das células da retina não é homogênea e apresenta regiões específicas de maior densidade celular, as chamadas áreas de especializações (Hughes, 1977). As especializações têm importantes implicações funcionais, uma vez que podem estar alinhadas com determinados componentes da cena visual, e aspectos específicos do ambiente ocupado pelas espécies, e devem auxiliar, por exemplo, na identificação de predadores ou de presas em certas áreas do campo visual (Moore et al., 2017; Fernández-Juricic et al., 2011).

Diferentes especializações da retina foram descritas para um grande número de vertebrados. A **faixa visual** (Figura 9) é uma especialização caracterizada por uma área alongada de maior densidade de células que pode se estender ao longo do eixo vertical ou mais comumente, ao longo do eixo horizontal da retina (Brown, 1969; Fernández-Juricic et al., 2011; Hughes, 1977). Em geral, esta especialização pode ser observada em animais que ocupam ambientes de campo aberto, sem obstrução do campo visual pela vegetação, de forma que a faixa visual fica alinhada com a linha do horizonte, como observado no porco-do-mato (*Pecari tajacu*) (Costa et al., 2020) (Figura 9), ou em animais que habitam intermediações entre terra e água, como a tartaruga-de-orelha-vermelha (*Trachemys scripta elegans*) (Grötzner et al., 2019). A faixa horizontal permite, portanto, uma visão panorâmica do ambiente sem a necessidade da movimentação da cabeça (Lisney et al., 2013).

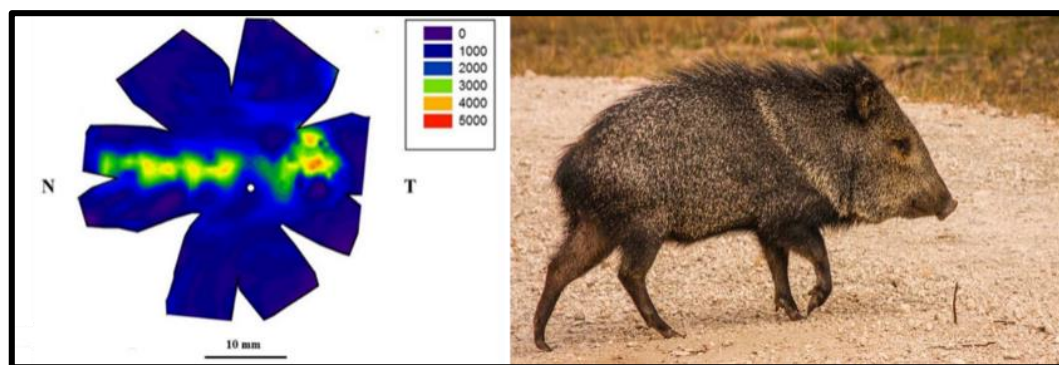


Figura 9. À esquerda, mapa topográfico de células da CCG da retina do porco-do-mato (*Pecari tajacu*). Observa-se uma faixa visual horizontal formada por uma alta densidade celular. O disco branco representa a posição do nervo óptico na retina. N, nasal; T, temporal.

Fonte: “Ganglion cells and displaced amacrine cells density in the retina of the collared peccary (*Pecari tajacu*)” de Costa et al., 2020, PLOS One, p. 11.

À direita, porco-do-mato *Pecari tajacu* em um ambiente de campo aberto.

Fonte: www.flickr.com/21rea21/atthewall/31949192570.

Uma segunda especialização é a **area centralis**, que consiste em uma região de maior densidade de células disposta de forma concêntrica, e apesar da sua nomenclatura, esta

especialização pode estar posicionada em diferentes locais além da retina central, incluindo na região temporal, nasal, ventral ou dorsal (Figura 10) (Collin, 1999; Ito & Murakami, 1984; Mass & Supin, 2003). A *area centralis* pode apresentar funções distintas dependendo da composição de neurônios e sua localização na retina, como para detectar objetos em movimento ou estáticos, próximos ou distantes, além de contribuir para a identificação em maior resolução de um objeto de interesse no campo de visão (Fukuda & Stone, 1974; Rowe & Stone, 1980; Tyrrell et al., 2015). Esta especialização pode ser encontrada frequentemente em espécies arborícolas que ocupam ambientes florestados como o macaco-rhesus (*Macaca mulatta*) (Figura 10) (Perry & Cowey, 1985). Entretanto, alguns animais terrícolas também podem apresentar uma *area centralis*, como foi observado na serpente parelheira (*Philodryas patagoniensis*) (Hauzman et al., 2014).

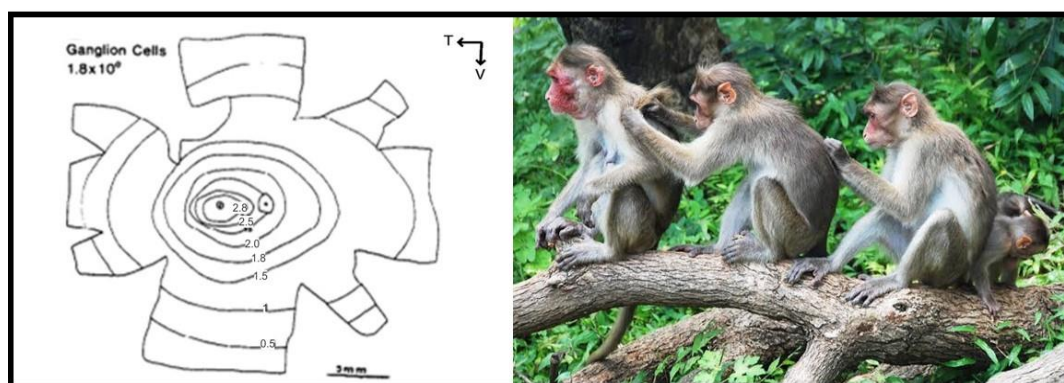


Figura 10. À esquerda, mapa de linhas das células da CCG da retina do macaco-rhesus (*Macaca mulatta*) com as linhas delimitando a sua distribuição de forma concêntrica com maior densidade caracterizada por uma *area centralis* na região central da retina. T, temporal; V, ventral.

Fonte: De “The ganglion cell and cone distributions in the monkey’s retina: Implications for central magnification factors” de H. V. Perry & A. Cowey, 1985, Vision Research, p. 1797.

À direita, macaco-rhesus (*Macaca mulatta*) em um ambiente florestado.

Fonte: www.treknature.com/gallery/photo244941.htm.

Variações ontogenéticas da região de localização da *area centralis* foram descritas nos peixes *Champscephalus gunnari* e *Acanthopagrus butcheri*, e parecem estar associadas a mudanças no uso do ambiente e comportamento ao longo da vida dos animais (Figura 11) (Miyazaki et al., 2011; Shand et al., 2000). Em jovens de *C. gunnari* a *area centralis* está localizada na retina temporal, entretanto, em indivíduos adultos, esta especialização é deslocada para a porção ventro-temporal da retina (Figura 11A). Estas variações podem favorecer o campo de visão para a observação de presas e predadores em diferentes locais do ambiente aquático ocupados por jovens e adultos. Durante os primeiros anos de vida estes peixes ocupam as águas rasas do ambiente pelágico e a *area* temporal pode favorecer o

campo de visão frontal para a observação das suas presas. Ao longo de seu desenvolvimento, a mudança na região de maior densidade de células na retina deve favorecer o campo de visão frontal e superior, e beneficiar a captura de presas maiores no ambiente bentônico ocupado por adultos (Miyazaki et al., 2011). De maneira semelhante, filhotes de *A. butcheri* se alimentam de plânctons na superfície da água e apresentam uma *area centralis* na região temporal ou dorso-temporal na retina, enquanto na fase adulta, passam a se alimentar de presas maiores que ocupam predominantemente o fundo do ambiente aquático, e nesta fase da vida a *area centralis* é deslocada para a região dorsal da retina (Figura 11A) (Shand et al., 2000).

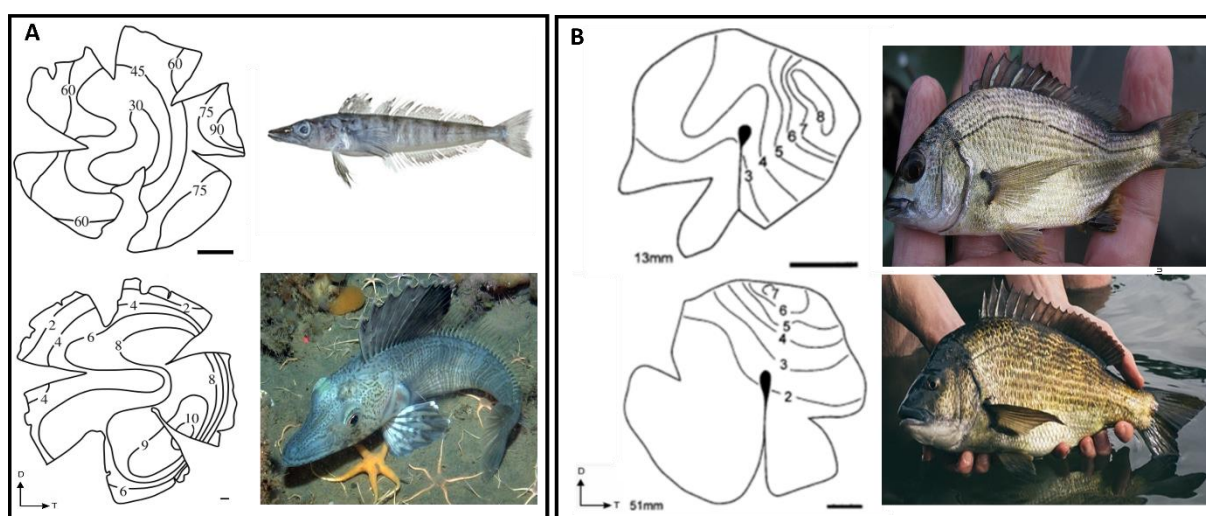


Figura 11. Mapas topográficos de células da CCG das retinas do peixe *C. gunnari* (A) e *A. butcheri* (B) com o deslocamento da *area* em relação a variação ontogenética ecológica e comportamental. A. Acima: *area* localizada na retina temporal de indivíduos jovens de *C. gunnari*. Abaixo, *area* localizada na região ventral-temporal da retina em indivíduos adultos de *C. gunnari*. Barras de escala: 1mm. Fonte: De “The position of the retinal *area centralis* changes with age in *Champscephalus gunnari* (Channichthyidae), a predatory fish from coastal Antarctic waters” de T. Miyazaki et al., 2011, *Polar Biology*, p. 1117-1123. Fonte das imagens: Filhote: disponível em: fishesofaustralia.net.au/home/species/4878; Adulto: disponível em: fishesofaustralia.net.au/Images/Image/ChampscephalusGunnariJulianGutt.jpg

B. Acima: *area* localizada na região dorso-temporal da retina de indivíduos filhotes de *A. butcheri*. Abaixo, *area* localizada na retina dorsal de indivíduos adultos de *A. butcheri*. O disco preto representa a posição do nervo óptico na retina. Fonte: De “Variability in the Location of the Retinal Ganglion Cell Area Centralis Is Correlated with Ontogenetic Changes in Feeding Behavior in the Black Bream, *Acanthopagrus butcheri* (Sparidae, Teleostei)” de J. Shand et al., 2000, *Brain Behavior and Evolution*, p. 187-187.

Fonte das imagens, Filhote: disponível em rivers.dwer.wa.gov.au/species/acanthopagrus-butcheri/. Adulto: disponível em: Fishes of Australia. Densidade = 100x cells/mm². D, dorsal; T, temporal.

Alguns animais possuem uma terceira especialização, a **fóvea** (Walls, 1942), que se caracteriza por uma invaginação profunda da retina (Figura 12), com o deslocamento lateral das camadas internas, inclusive das células ganglionares, para favorecer o acesso da luz diretamente aos fotorreceptores (Walls, 1942). Geralmente esta especialização se localiza no interior de uma *area*. Diferentes tipos de fóveas são encontradas nas retinas de primatas

(Bringmann et al., 2018; Perry & Cowey, 1985), aves (Potier et al., 2017), lagartos (Barbour et al., 2002; Mathges et al., 2020; Sannan et al., 2018), e alguns peixes (Easter, 1992; Litherland et al., 2009; Locket, 1985).



Figura 12. Corte histológico corado com hematoxilina-eosina destacando a fóvea da retina da ave *Halcyon sancta*. Barra de escala: 200 μm .

Fonte: De “Some observations on the visual optics of kingfishes (Aves, Caraciformes, Alcedinidae)” de M. K. Moroney & J. D. Pettigrew, 1987, *J. Comp. Physiol.*, p. 140.

1.7. A Retina de Serpentes

As serpentes apresentam inúmeras adaptações do sistema visual, relacionadas com a ecologia e aspectos comportamentais das espécies. A diversidade de ambientes ocupados, dieta, estratégias de caça e os padrões de ritmo circadiano podem refletir diferentes adaptações do sistema visual, tanto na anatomia externa do olho: sua forma, tamanho, posicionamento e tipo de pupila (Brischoux et al., 2010; Malmstrom, 2006; Scartozzoni, 2005), quanto na morfologia de estruturas mais internas, como na retina, que apresenta grande variabilidade dos tipos de fotorreceptores, e no pico de sensibilidade espectral de suas opsinas (Walls, 1942; Underwood, 1967; Caprette et al., 2004; Davies et al., 2009; Gower et al., 2019; Hauzman, 2020; Hauzman et al., 2017; 2019; Katti et al., 2019; Schott et al., 2016; Sillman et al., 1997, 1999, 2001; Simões et al., 2015, 2016; Bittencourt et al., 2019), e na densidade e distribuição dos neurônios (Wong, 1989; Hart et al., 2012; Hauzman et al., 2014).

A retina da maioria dos vertebrados possui fotorreceptores do tipo cone e bastonete, sendo esta denominada “retina duplex”. Entretanto, as serpentes podem apresentar diferentes configurações com relação aos tipos de fotorreceptores, e essa variação está relacionada com padrão de atividade diária e história evolutiva das espécies (para revisão ver Hauzman, 2020). Nas retinas de serpentes noturnas, a grande maioria dos fotorreceptores são bastonetes, somados a duas ou três classes morfológicas de cones (Hauzman et al., 2017; Hauzman et al., 2014; Sillman et al., 1999; Underwood, 1968; Sillman et al., 2001). Por outro lado, em espécies diurnas do grupo Caenophidia foram descritas retinas de apenas cones (Caprette et al., 2004; Hart et al., 2012; Hauzman et al., 2014, 2017; Schott et al., 2016; Sillman et al., 1997; Walls, 1942).

As diferentes classes morfológicas de fotorreceptores da retina externa estão associadas aos fotopigmentos sensíveis a diferentes comprimentos de onda. Três genes de pigmentos visuais são expressos em fotorreceptores de serpentes: *rh1*, *sws1* e *lws* (Bhattacharyya et al., 2017; Bittencourt et al., 2019; Davies et al., 2009; Gower et al., 2019; Hart et al., 2012; Hauzman, 2020; Hauzman et al., 2014, 2017; Simões et al., 2016). O gene *rh1* é geralmente expresso em bastonetes e tem a rodopsina como fotopigmento visual, com pico de absorção espectral (λ_{\max}) em cerca de 500 nm. Os genes *sws1* e *lws* são geralmente expressos em cones e traduzem respectivamente, opsinas sensíveis a comprimentos de onda curtos, do ultravioleta (UV) ao violeta, com λ_{\max} entre 360 nm e 440 nm, e opsinas sensíveis a comprimentos de onda médios e longos, na faixa do verde e amarelo, com λ_{\max} entre 510 nm e 560 nm (Yokoyama, 2008). A perda dos genes *rh2* e *sws2* nas serpentes ancestrais deve estar associada ao hábito predominantemente noturno e/ou fossorial (Davies et al., 2009; Emerling, 2017; Hauzman, 2020; Schott et al., 2016; Schott et al., 2018; Simões et al., 2015).

Em serpentes da família Viperidae, *B. jararaca* e *C. d. terrificus*, as retinas apresentam predominância de bastonetes, com o fotopigmento RH1, além de três grupos de cones, cones simples pequenos, com o fotopigmento SWS1, e λ_{\max} estimado na faixa do UV (~360 nm), e dois grupos de cones, simples e duplos, com o fotopigmento LWS e λ_{\max} estimado em ~555 nm (Bittencourt et al., 2019). Gower e colaboradores (2019) analisaram a morfologia da retina das serpentes viperídeas *C. durissus* e *Echis coloratus*, a partir de montagens planas de metade de uma retina de cada espécie. Foi observado que ambas as espécies apresentam alta densidade de bastonetes, e dois grupos de cones marcados com diferentes anticorpos anti-opsinas, cones UV e cones L/M.

Os estudos conduzidos até o momento demonstram que as especializações das retinas, os tipos de fotorreceptores e os picos de sensibilidade espectral das opsinas, apresentam grande variação em serpentes, e podem estar associados a caracteres ecológicos e comportamentais das espécies. Poucos estudos foram realizados a respeito da densidade e topografia de células da retina de serpentes (Wong, 1989; Hart et al., 2012; Hauzman et al., 2014, 2018), e nenhum estudo descrito na literatura abordou estes aspectos morfológicos em retinas íntegras de serpentes da família Viperidae. Liu e colaboradores (2012) descreveram a relação entre a anatomia dos olhos e a diversidade ecológica de serpentes colubrídeas, como o uso de habitat e padrão de atividade. Neste estudo foi sugerido que serpentes arborícolas diurnas estão expostas a predadores que podem surgir de todas as direções e, por esta razão, apresentam olhos maiores em comparação com serpentes terrestres e semiaquáticas, mais

sujeitas a predação vinda de cima. Estes dados corroboram os achados do estudo comparativo de distribuição de células em retinas de serpentes colubrídeas diurnas do gênero *Philodryas*, que apresentaram divergências nos tipos de especializações da retina, refletindo os diferentes habitats ocupados. A retina da espécie arborícola *Philodryas olfersii* apresenta uma faixa visual, que pode estar relacionada com a locomoção e forrageamento no ambiente arbóreo e a visualização de potenciais predadores localizados no mesmo nível da serpente. Por outro lado, na espécie terrícola, *Philodryas patagoniensis*, uma *area centralis* localizada na retina ventral deve estar associada com a visualização de predadores vindos de cima (Hauzman et al., 2014). Estes poucos estudos demonstram como aspectos morfológicos das retinas estão associados com diferentes aspectos ecológicos e comportamentais das serpentes, e apontam para a necessidade de mais estudos para abranger a riqueza de espécies do grupo.

2. Conclusões

- As análises de densidade de fotorreceptores das retinas de *B. jararaca* e de *C. durissus* mostraram a predominância de bastonetes, que compõem cerca de 90 a 95% da população de fotorreceptores. Entretanto, foi constatada diferença quanto à densidade de cones entre as duas espécies, o que pode estar associado com a diferença de uso de habitat, uma vez que *C. durissus*, com maior densidade e proporção de cones, ocupa campos abertos, com maior luminosidade, enquanto *B. jararaca*, com menor densidade de cones, ocupa preferencialmente ambientes florestados, com menor luminosidade.

- A comparação dos resultados de distribuição de células nas retinas em adultos e filhotes de *B. jararaca* e *C. durissus* corroboram a hipótese deste estudo, de que mudanças ontogenéticas da ecologia e comportamento de *B. jararaca* estariam associadas com mudanças na organização dos neurônios das retinas desta espécie, mas não em *C. durissus*.

- Os mapas topográficos de cones e de bastonetes em indivíduos adultos de *B. jararaca* mostraram distribuição em forma de faixa visual, que deve proporcionar melhor visão panorâmica do ambiente, e favorecer a busca ativa por roedores. Filhotes de *B. jararaca* apresentaram maior densidade de bastonetes na retina dorsal, que deve proporcionar maior sensibilidade e possibilidade de captação de fótons vindos do campo visual inferior em condição de baixa luminosidade. Por outro lado, a maior densidade de cones na retina ventral deve proporcionar melhor visão do campo superior em condições de maior luminosidade, e possivelmente favorecer a observação de predadores aéreos. Adultos e filhotes de *C. durissus* apresentam maior densidade de bastonetes na região dorsal das retinas, que deve auxiliar na

percepção de objetos no solo, em condições de baixa luminosidade, e os cones apresentaram distribuição em faixa horizontal, favorecendo a visão panorâmica do ambiente de campo aberto em condições de maior luminosidade.

- A população de cones é dominada por cones L/M (simples e duplos) e, portanto, os mapas topográficos mostraram distribuição semelhante àquela descrita para cones totais nas duas espécies.

- Em ambas as espécies, os mapas de cones S apresentaram uma distribuição difusa ou *area centralis* anisotrópica com maior densidade na região central e ventral da retina, que deve favorecer a percepção de fótons com comprimentos de onda na faixa do UV vindos do campo de visão superior. A maior densidade de cones S em retinas de *C. durissus* pode estar associada com maior demanda para observação de predadores aéreos, devido a maior susceptibilidade em áreas abertas em relação aos ambientes florestados ocupados por *B. jararaca*.

- A densidade média de células da CCG foi semelhante entre as duas espécies, e foi menor em retinas de adultos comparado aos filhotes, devido ao aumento da área da retina.

- A distribuição de células da CCG de *C. durissus* e de adultos de *B. jararaca* revelou uma área de maior densidade se estendendo ao longo do eixo nasal-temporal. Esta distribuição que favorece a visualização do campo visual de forma panorâmica, deve oferecer vantagens adaptativas para serpentes que forrageiam tanto em áreas abertas quanto em ambientes florestados. O pico de densidade na região temporal das retinas, que se projeta para o campo de visão frontal, deve favorecer o comportamento de bote para caça ou defesa. Por outro lado, em filhotes de *B. jararaca*, a maior densidade de células da CCG na região ventral das retinas pode estar associada com o comportamento de caça por espreita, e a maior possibilidade de observação de predadores aéreos em meio ao estrato arbóreo, ocupado nesta fase da vida.

- A estimativa da acuidade visual foi menor em *B. jararaca* com cerca de 2,3 cpg, em relação ao observado para *C. durissus*, com valor estimado em cerca de 2,9 cpg. Se esta diferença se reflete ou não em diferenças comportamentais significativas é uma questão em aberto, cuja resposta depende, de análises comportamentais necessárias para sua confirmação.

3. Referências Bibliográficas

- Ali, M. A., & Klyne, M. A. (1985). *Vision in Vertebrates*. Plenum Press.
- Almeida-Santos, S. M. (2005). *Modelos reprodutivos em serpentes: estocagem de esperma e placentação em Crotalus durissus e Bothrops jararaca*. Universidade de São Paulo.
- Andrade, D. V., & Abe, A. S. (1999). *Relationship of Venom Ontogeny and Diet in Bothrops*. 55(2), 200–204.
- Antunes, T. C., Yamashita, K. M., Barbaro, K. C., Saiki, M., & Santoro, M. L. (2010). Comparative analysis of newborn and adult *Bothrops jararaca* snake venoms. *Toxicon*, 56(8), 1443–1458. <https://doi.org/10.1016/j.toxicon.2010.08.011>
- Araújo, M. S., & Martins, M. (2006). Defensive behaviour in pit vipers of the genus *Bothrops* (Serpentes, Viperidae). *Herpetological Journal*, 16(3), 297–303.
- Arrese, C., Archer, M., Runham, P., Dunlop, S. A., & Beazley, L. D. (2000). Visual system in a diurnal marsupial, the numbat (*Myrmecobius fasciatus*): Retinal organization, visual acuity and visual fields. *Brain, Behavior and Evolution*, 55(4), 163–175. <https://doi.org/10.1159/000006650>
- Azevedo-Marques, M.M.; Cupo, P.; Hering, S. E. (1992). Acidente crotálico. In S. Schvartsman (Ed.), *Plantas e Animais Peçonhentos*. (pp. 161–170).
- Bailes, H. J., Daves, W. L., Trezise, A. E. O., & Collin, S. P. (2007). Visual pigments in a living fossil, the Australian lungfish *Neoceratodus fosteri*. *BMC Evolutionary Biology*, 7.
- Barbo, F. E., Gasparini, J. L., Almeida, A. P., Zaher, H., Graziotin, F. G., Gusmão, R. B., Ferrarini, J. M. G., & Sawaya, R. J. (2016). Another new and threatened species of lancehead genus *Bothrops* (Serpentes, Viperidae) from Ilha dos Franceses, Southeastern Brazil. In *Zootaxa* (Vol. 4097, Issue 4, pp. 511–529). Magnolia Press. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4097.4.4>
- Barbour, H., Archer, M. A., Hart, N. S., Thomas, N., Dunlop, S. A., Beazley, L. D., & Shand, J. (2002). Retinal characteristics of the ornate dragon lizard, *Ctenophorus ornatus*. *Journal of Comparative Neurology*, 450(4).
- Barros, V. A. (2011). *Biologia reprodutiva de três espécies de serpentes da Família Viperidae da região neotropical São José do Rio Preto*. UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA.
- Bastos, E. G. de M., B., D. A. A. F., & Silva, H. R. da. (2005). Records of the rattlesnakes *Crotalus durissus terrificus* (Laurenti) (Serpentes, Viperidae) in the State of Rio de Janeiro, Brazil: a possible case of invasion facilitated by deforestation. *Revista Brasileira de Zoologia*, 22(3), 812–815. <https://doi.org/10.1590/s0101-81752005000300047>
- Benicício, R. A., & Martins, M. (2018). Defensive behavior of a juvenile *Crotalus durissus*. *Herpetozoa*, 30, 217–218.

- Bernarde, P. S., Moura-Leite, J. C., Machado, R. A., & Kokobum, M. N. (2000). Diet of the colubrid snake, *Thamnodynastes strigatus* (Günther, 1858) from Paraná State, Brazil, with field notes on anuran predation. *Brazilian Journal of Biology = Revista Brasileira de Biologia*, 60(4), 695–699. <https://doi.org/10.1590/s0034-71082000000400022>
- Berson, D. M., Dunn, F. A., & Takao, M. (2002). Phototransduction by Retinal Ganglion Cells That Set the Circadian Clock. *Science*, 295(5557), 1070–1073. <https://doi.org/10.1126/science.1067262>
- Bhattacharyya, N., Darren, B., Schott, R. K., Tropepe, V., & Chang, B. S. W. (2017). Cone-like rhodopsin expressed in the all-cone retina of the colubrid pine snake as a potential adaptation to diurnality. *The Journal of Experimental Biology*, 220(13), 2418–2425. <https://doi.org/10.1242/jeb.156430>
- Bittencourt, G. B., Hauzman, E., Bonci, D. M. O., & Ventura, D. F. (2019). Photoreceptors morphology and genetics of the visual pigments of *Bothrops jararaca* and *Crotalus durissus terrificus* (Serpentes, Viperidae). *Vision Research*, 158, 72–77. <https://doi.org/10.1016/j.visres.2019.02.006>
- Boire, D., Dufour, J. S., Théoret, H., & Ptito, M. (2001). Quantitative analysis of the retinal ganglion cell layer in the ostrich, *Struthio camelus*. *Brain, Behavior and Evolution*, 58(6), 343–355. <https://doi.org/10.1159/000057575>
- Bowmaker, J. K. (1991). The evolution of vertebrate visual pigments and photoreceptors. In R. Croly-Dillon, J & Gregory (Ed.), *Vision and visual dysfunction*. Macmillan Press.
- Bringmann, A., Syrbe, S., Görner, K., Kacza, J., Francke, M., Wiedemann, P., & Reichenbach, A. (2018). The primate fovea: Structure, function and development. In *Progress in Retinal and Eye Research* (Vol. 66, pp. 49–84). Elsevier Ltd. <https://doi.org/10.1016/j.preteyeres.2018.03.006>
- Brischoux, F., Pizzatto, L., & Shine, R. (2010). Insights into the adaptive significance of vertical pupil shape in snakes. *Journal of Evolutionary Biology*, 23(9), 1878–1885. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2010.02046.x>
- Brown, K. T. (1969). A linear area centralis extending across the turtle retina and stabilized to the horizon by non-visual cues. *Vision Research*, 9(9), 1053–1062. [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(69\)90047-9](https://doi.org/10.1016/0042-6989(69)90047-9)
- Cadle, J. E., & Greene, H. W. (1993). Phylogenetic patterns, biogeography, and the ecological structure of Neotropical snake assemblages. In University of Chicago Press (Ed.), *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. (pp. 281–293).
- Calderone, J. B., & Jacobs, G. H. (1995). Regional variations in the relative sensitivity to uv light in the mouse retina. *Visual Neuroscience*, 12(3), 463–468. <https://doi.org/10.1017/S0952523800008361>
- Campbell, J.A.; Lamar, W. W. (1989). *The Venomous Reptiles of Latin America*.
- Caprette, C. L. (2005). *Conquering the cold shudder: the origin and evolution of snakes eyes*.

The Ohio State University.

- Caprette, C. L., Lee, M. S. Y., Shine, R., Mokany, A., & Downhower, J. F. (2004). The origin of snakes (Serpentes) as seen through eye anatomy. *Biological Journal of the Linnean Soci-Ety*, *81*, 469–482.
- Cardoso, S. R. T. (2011). *História natural das serpentes da região de Munhoz, sul de Minas Gerais, Serra da Mantiqueira*. Universidade de São Paulo.
- Chen, Q., Deng, H., Brauth, S. E., Ding, L., & Tang, Y. (2012). Reduced performance of prey targeting in pit vipers with contralaterally occluded infrared and visual senses. *PLoS ONE*, *7*(5), 1–8. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0034989>
- Clark, R. W. (2017). The Hunting and Feeding Behavior of Wild Rattlesnakes. *Rattlesnakes of Arizona, January*, 93–118. www.bio.sdsu.edu/pub/clark/site/home.html
- Coates, M., & Ruta, M. (2000). Nice snake, shame about the legs. *Trends in Ecology and Evolution*, *15*(12), 506–507. [https://doi.org/10.1016/s0169-5347\(00\)01999-6](https://doi.org/10.1016/s0169-5347(00)01999-6)
- Coimbra, J. P., Hart, N. S., Collin, S. P., & Manger, P. R. (2013). Scene from above: Retinal ganglion cell topography and spatial resolving power in the giraffe (*Giraffa camelopardalis*). *Journal of Comparative Neurology*, *521*(9), 2042–2057. <https://doi.org/10.1002/cne.23271>
- Coimbra, J. P., Trévia, N., Marceliano, M. L. V., Andrade-Da-Costa, B. L. da S., Picanço-Diniz, C. W., & Yamada, E. S. (2009). Number and distribution of neurons in the retinal ganglion cell layer in relation to foraging behaviors of tyrant flycatchers. *Journal of Comparative Neurology*, *514*(1), 66–73. <https://doi.org/10.1002/cne.21992>
- Collin S. P. (1999). Behavioural ecology and retinal cell topography. In A. S. . D. M. B. . L. E. . P. J. C. Vallergera (Ed.), *Adaptive mechanisms in the ecology of vision* (pp. 509–535).
- Collin, S. P. (2008). A web-based archive for topographic maps of retinal cell distribution in vertebrates: Invited Paper. *Clinical and Experimental Optometry*, *91*(1), 85–95. <https://doi.org/10.1111/j.1444-0938.2007.00228.x>
- Collin, S. P., & Pettigrew, J. D. (1988). Retinal topography in reef teleosts: II. Some species with prominent horizontal streaks and high-density areas. *Brain, Behavior and Evolution*, *31*(5), 283–295. <https://doi.org/10.1159/000116595>
- Cormack, D. H. (2003). *Fundamentos de histologia*. Guanabara Koogan.
- Costa, H. C., Lopes, L. E., Marçal, B. D. F., & Zorzini, G. (2014). The reptile hunter's menu: A review of the prey species of Laughing Falcons , *Herpetotheres cachinnans* (Aves : Falconiformes). *North-Western Journal of Zoology*, *10*(2)(December), 445–453.
- Costa, K. H. A., Gomes, B. D., Silveira, L. C. de L., Souza, G. da S., Martins, I. C. V. da S., Lacerda, E. M. da C. B., & Rocha, F. A. de F. (2020). Ganglion cells and displaced amacrine cells density in the retina of the collared peccary (*Pecari tajacu*). *PLO One*, *15*, 1–17. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0239719>
- Cupo, P.; Azevedo, M. M., Hering, S. E. (1990). *Acidentes ofídicos: Análise de 102 casos*.

(pp. 23–24). Livro de Resumos do XXI Congresso da Soc Bras Med.

- Dacey, D. M., Peterson, B. B., Robinson, F. R., & Gamlin, P. D. (2003). Fireworks in the primate retina: In vitro photodynamics reveals diverse LGN-projecting ganglion cell types. *Neuron*. [https://doi.org/10.1016/S0896-6273\(02\)01143-1](https://doi.org/10.1016/S0896-6273(02)01143-1)
- Davies, W. L., Cowing, J. A., Bowmaker, J. K., Carvalho, L. S., Gower, D. J., & Hunt, D. M. (2009). Shedding Light on Serpent Sight: The Visual Pigments of Henophidian Snakes. *Journal of Neuroscience*, 29(23), 7519–7525. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0517-09.2009>
- Desjardins, C., Maruniak, J. A., & Bronson, F. H. (1973). Social Rank in House Mice: Differentiation Revealed by Ultraviolet Visualization of Urinary Marking Patterns. *Science*, 182(4115), 939–941. <https://doi.org/10.1126/science.182.4115.939>
- Dunlop, S. A., Longley, W. A., & Beazley, L. D. (1987). Development of the area centralis and visual streak in the grey kangaroo *Macropus fuliginosus*. *Vision Research*, 27(2), 151–164. [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(87\)90178-7](https://doi.org/10.1016/0042-6989(87)90178-7)
- Easter, S. S. (1992). Retinal growth in foveated teleosts: Nasotemporal asymmetry keeps the fovea in temporal retina. *Journal of Neuroscience*, 12(6), 2381–2392. <https://doi.org/10.1523/jneurosci.12-06-02381.1992>
- Emerling, C. A. (2016). Archelosaurian color vision, parietal eye loss and the crocodylian nocturnal bottleneck. *Molecular Biology and Evolution*, 34(3), msw265. <https://doi.org/10.1093/molbev/msw265>
- Fernández-Juricic, E., Gall, M. D., Dolan, T., O'Rourke, C., Thomas, S., & Lynch, J. R. (2011). Visual systems and vigilance behaviour of two ground-foraging avian prey species: white-crowned sparrows and California towhees. *Animal Behaviour*, 81(4), 705–713. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2010.11.014>
- Ferri, V. (1992). *El libro de las serpentes de todo el mundo* (D. Vecchi (ed.)).
- Fileta, J. B., Huang, W., Kwon, G. P., Filippopoulos, T., Ben, Y., Dobberfuhl, A., & Grosskreutz, C. L. (2008). Efficient estimation of retinal ganglion cell number: A stereological approach. *Journal of Neuroscience Methods*, 170(1), 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.jneumeth.2007.12.008>
- Fiorillo, Bruno F., Silva, B. R. da, Menezes, F. A., Marques, O. A. V., & Martins, M. (2020). Composition and Natural History of Snakes from Etá Farm region, Sete Barras, south-eastern Brazil. *ZooKeys*, 931, 115–153. <https://doi.org/10.3897/zookeys.931.46882>
- Fiorillo, Bruno Ferreto, Tozetti, A. M., & Martins, M. (2020). Habitat use by five species of sympatric pitvipers (*Bothrops* , *Crotalus*) in a Brazilian savannah. *Herpetology Notes*, 13(November), 951–960.
- Fitch, H. (1970). *Reproductive cycles of lizard and snakes* (p. 247). Museum of Natural History.
- França, F. G. R., & Araújo, A. F. B. (2006). The Conservation Status of Snakes in Central Brazil. *South American Journal of Herpetology*, 1(1), 25–36.

[https://doi.org/10.2994/1808-9798\(2006\)1\[25:tcsosi\]2.0.co;2](https://doi.org/10.2994/1808-9798(2006)1[25:tcsosi]2.0.co;2)

Franco, F. . (2003). Origem e diversidade das serpentes. In *Animais peçonhentos no Brasil*. (pp. 13–32).

Freeman, B., & Trancred, E. (1978). The number and distribution of ganglion cells in the cat's retina. *The Journal of Comparative Neurology*, 180(4), 753–771. <https://doi.org/10.1002/cne.901800407>

Freitas, M. A. (2003). *Serpentes brasileiras* (p. 160).

Frezzatti, R., & Silveira, P. F. (2011). Allopurinol reduces the lethality associated with acute renal failure induced by crotalus durissus terrificus snake venom: Comparison with probenecid. *PLoS Neglected Tropical Diseases*, 5(9). <https://doi.org/10.1371/journal.pntd.0001312>

Fukuda, Y., & Stone, J. (1974). The retinal distribution and central projection of Y, X, and W cells of the cat's retina. *J. Neurophysiol.*, 37, 749–772.

Gibbons, J. W., & Slemlitsch, R. D. (1987). Activity patterns. In *snakes: Ecology and evolutionary Biology* (pp. 396–421). McMillan Publishing Company.

Glaudas, X., Glennon, K. L., Martins, M., Luiselli, L., Fearn, S., Trembath, D. F., Jelić, D., & Alexander, G. J. (2019). Foraging mode, relative prey size and diet breadth: A phylogenetically explicit analysis of snake feeding ecology. *Journal of Animal Ecology*, 88(5), 757–767. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12972>

Goris, R. (1995). Infrared Organs of Snakes: An Integral Part of Vision. *Journal of Herpetology*, 29(1), 129–132.

Gower, D. J., Sampaio, F. L., Peichl, L., Wagner, H. J., Loew, E. R., McLamb, W., Douglas, R. H., Orlov, N., Grace, M. S., Hart, N. S., Hunt, D. M., Partridge, J. C., & Simões, B. F. (2019). Evolution of the eyes of vipers with and without infrared-sensing pit organs. *Biological Journal of the Linnean Society*, 126(4), 796–823. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blz003>

Greene, H. W. G. (1992). The ecological and behavioral context of pitviper evolution. In *Biology of the Pitvipers*. (pp. 107–118).

Greene, H. W. G. (1997). *Snakes, the evolution of mystery in nature*. University of California Press.

Grötzner, S. R., Farias Rocha, F. A., Corredor, V. H., Liber, A. M. P., Hamassaki, D. E., Bonci, D. M. O., & Ventura, D. F. (2019). Distribution of rods and cones in the red-eared turtle retina (*Trachemys scripta elegans*). *Journal of Comparative Neurology*, 528(9), 1548–1560. <https://doi.org/10.1002/cne.24830>

Hampton, P. M. (2014). Allometry of skull morphology, gape size and ingestion performance in the banded watersnake (*Nerodia fasciata*) feeding on two types of prey. *Journal of Experimental Biology*, 217(3), 472–478. <https://doi.org/10.1242/jeb.092924>

Hargrave, P. A., & McDowell, J. H. (1992). Rodopsin and phototransduction: a model system

- for G protein-linked receptors. *Faseb Journal*, 2323–2331.
- Hart, N. S., Coimbra, J. P., Collin, S. P., & Westhoff, G. (2012). Photoreceptor types, visual pigments, and topographic specializations in the retinas of hydrophiid sea snakes. *Journal of Comparative Neurology*, 520(6), 1246–1261. <https://doi.org/10.1002/cne.22784>
- Hartmann, P. (2005). *História natural e ecologia de duas taxocenoses de serpentes na Mata Atlântica*. Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho.”
- Hartmann, P. A., Hartmann, M. T., & Giasson, L. O. M. (2003). Uso do hábitat e alimentação em juvenis de *Bothrops jararaca* (Serpentes, Viperidae) na Mata Atlântica do sudeste do Brasil. *Phyllomedusa: Journal of Herpetology*, 2(1), 35. <https://doi.org/10.11606/issn.2316-9079.v2i1p35-41>
- Hartmann, P. A., Hartmann, M. T., & Martins, M. (2009). Ecologia e história natural de uma taxocenose de serpentes no Núcleo Santa Virgínia do Parque Estadual da Serra do Mar, no sudeste do Brasil. *Biota Neotropica*, 9(3), 173–184. <https://doi.org/10.1590/s1676-06032009000300018>
- Hassni, M. El, M’hamed, S. B., Réperant, J., & Bennis, M. (1997). Quantitative and topographical study of retinal ganglion cells in the chameleon (*Chameleo chameleon*). *Brain Research Bulletin*, 44(5), 621–625. [https://doi.org/10.1016/S0361-9230\(97\)00285-2](https://doi.org/10.1016/S0361-9230(97)00285-2)
- Hauzman, E., Bonci, D. M. O., Grotzner, S. R., Mela, M., Liber, A. M. P., Martins, S. L., & Ventura, D. F. (2014). Comparative study of photoreceptor and retinal ganglion cell topography and spatial resolving power in dipsadidae snakes. *Brain, Behavior and Evolution*, 84(3), 197–213. <https://doi.org/10.1159/000365275>
- Hauzman, E., Bonci, D. M. O., Suárez-Villota, E. Y., Neitz, M., & Ventura, D. F. (2017). Daily activity patterns influence retinal morphology, signatures of selection, and spectral tuning of opsin genes in colubrid snakes. *BMC Evolutionary Biology*, 17(1), 1–14. <https://doi.org/10.1186/s12862-017-1110-0>
- Hauzman, Einat, Bonci, D. M. O., Grotzner, S. R., Mela, M., Liber, A. M. P., Martins, S. L., & Ventura, D. F. (2014). Comparative study of photoreceptor and retinal ganglion cell topography and spatial resolving power in dipsadidae snakes. *Brain, Behavior and Evolution*, 84(3), 197–213. <https://doi.org/10.1159/000365275>
- Hauzman, Einat. (2014). *Ecologia e Evolução do Sistema Visual De Serpentes Caenophidia: Estudos Comparativos da Morfologia Retiniana e Genética de Opsinas*. Universidade de São Paulo.
- Hauzman, Einat., Bonci, D. M. O., & Ventura, D. F. (2018). Retinal Topographic Maps: A Glimpse into the Animals’ Visual World. In *Sensory Nervous System*. InTech. <https://doi.org/10.5772/intechopen.74645>
- Hauzman, Einat. (2020). Adaptations and evolutionary trajectories of the snake rod and cone photoreceptors. *Seminars in Cell & Developmental Biology*, 267(June), 110644. <https://doi.org/10.1016/j.semcdb.2020.04.004>

- Hemmi, J. M., & Mark, R. F. (1998). Visual acuity, contrast sensitivity and retinal magnification in a marsupial, the tammar wallaby (*Macropus eugenii*). *Journal of Comparative Physiology - A Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 183(3), 379–387. <https://doi.org/10.1007/s003590050264>
- Hendry, S. H. C., & Yoshioka, T. A. (1994). A neurochemically distinct third channel in macaque dorsal lateral geniculate nucleus. *Science*, 264, 575–577.
- Hoffstetter, R. (1963). A Contribution to the Classification of Sandstones. *Geologiska Föreningen i Stockholm Förhandlingar*, 85(1), 156–172. <https://doi.org/10.1080/11035896309448877>
- Hughes, A. (1977). The topography of vision in mammals of contrasting life style: comparative optics and retinal organization. In F. Crescitelli (Ed.), *The Visual System in Vertebrates* (pp. 615–756). Springer-Verlag.
- Ito, H., & Murakami, T. (1984). Retinal ganglion cells in two teleost species, *Sebastiscus marmoratus* and *Navodon modestus*. *The Journal of Comparative Neurology*, 229(1), 80–96. <https://doi.org/10.1002/cne.902290107>
- Jacobs, M. (1988). *The tropical rain forest; a first encounter*. Berlin: Springer Verlag.
- Januário, M., Viswantha Dham, Y., & Senna, R. C. (1992). Radiação solar dentro e fora de floresta tropical úmida de terra firme (Tucuruí-Pará). *Acta Amazônica*, 22(3), 334–335.
- Joselevitch, C. (2008). Human retinal circuitry and physiology. *Psychology & Neuroscience*, 1(2), 141–165. <https://doi.org/10.3922/j.psns.2008.2.008>
- Kaplan, E., Lee, B. B., & Shapley, R. M. (1990). New Views of Primate Retinal Function. In *Function of the primate retina* (Vol. 9, pp. 273–336). Progress in Retinal Research. [https://doi.org/10.1016/0278-4327\(90\)90009-7](https://doi.org/10.1016/0278-4327(90)90009-7)
- Kardong, K. V. (1983). *The evolution of the venom apparatus in snakes from colubrids to viperids and elapids* (pp. 105–118). Memórias Instituto Butantan.
- Kardong, K. V. (1992). Proximate Factors Affecting Guidance of the Rattlesnake Strike. *Zoo. Jb. Anat*, 122, 233–244.
- Katti, C., Stacey-Solis, M., Coronel-Rojas, N. A., & Davies, W. I. L. (2018). Opsin-based photopigments expressed in the retina of a South American pit viper, *Bothrops atrox* (Viperidae). *Visual Neuroscience*, 35. <https://doi.org/10.1017/s0952523818000056>
- Kawamura, S. (1993). Rhodopsin phosphorylation as a mechanism of cyclic GMP phosphodiesterase regulation by S-modulin. *Nature*, 362(6423), 855–857. <https://doi.org/10.1038/362855a0>
- Klemmer, K. (1968). Methods of classification of venomous snakes. In V. Bucherl, W.; Buckley, E. E.; Deulofeu (Ed.), *Venomous animals and their venoms. Venomous vertebrates* (pp. 275–283). Academic Press.
- Kley, N. J. (2003). Blindsnakes (Typhlopidae). In *Grzimek's Animal life encyclopedia* (2º, pp. 379–385).

- Kolb, H. (2013). Glial cells of the retina. In E. . J. B. Kolb, H.; Nelson, R.; Fernandez (Ed.), *Webvision: the organization of the retina and visual system*. <http://webvision.med.utah.edu/book/part-ii-anatomy-and-physiology-of-the-retina/glial-cells-of-the-retina/>.
- Kolb, Helga, Fernandez, E., & Nelson, R. (2013). *The organization of the retina*. webvision. <http://webvision.med.utah.edu/book/>
- Kraus, F., Mink, D. G., & Brown, W. M. (1996). Crotaline Intergeneric Relationships Based on Mitochondrial DNA Sequence Data. *Copeia*, 1996(4), 763. <https://doi.org/10.2307/1447637>
- Lamb, T. D. (2013). Evolution of phototransduction, vertebrate photoreceptors and retina. *Progress in Retinal and Eye Research*, 36, 52–119. <https://doi.org/10.1016/j.preteyeres.2013.06.001>
- Lee, B. B. (1996). Receptive field structure in the primate retina. *Vision Research*, 36(5), 631–644. [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(95\)00167-0](https://doi.org/10.1016/0042-6989(95)00167-0)
- Lema, T. (2002). *Os répteis do Rio Grande do Sul: atuais e fósseis* (L. Edipucrs (ed.)).
- Lillywhite, H. B.; Henderson, R. W. (1993). Behavioral and functional ecology of arboreal snakes. In *Snakes: ecology and behaviour* (2^o). Elsevier.
- Lisney, T. J., Stecyk, K., Kolominsky, J., Schmidt, B. K., Corfield, J. R., Iwaniuk, A. N., & Wylie, D. . (2013). Ecomorphology of eye shape and retinal topography in waterfowl (Aves: Anseriformes: Anatidae) with different foraging modes. *J. Comp. Physiol*, 385–402.
- Litherland, L., Collin, S. P., & Fritsches, K. A. (2009). Eye growth in sharks: Ecological implications for changes in retinal topography and visual resolution. *Visual Neuroscience*, 26(4), 397–409. <https://doi.org/10.1017/S0952523809990150>
- Liu, Y., Ding, L., Lei, J., Zhao, E., & Tang, Y. (2012). Eye size variation reflects habitat and daily activity patterns in colubrid snakes. *Journal of Morphology*, 273(8), 883–893. <https://doi.org/10.1002/jmor.20028>
- Livingstone, M. S., & Hubel, D. H. (1987). Psychophysical evidence for separate channels for the perception of form, color, movement, and depth. *J. Neurosci.*, 7(3416–3468).
- Locket, N. A. (1985). The multiple bank rod fovea of *Bajacalifornia drakei*, an alepocephalid deep-sea teleost. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences*, 224(1234), 7–22. <https://doi.org/10.1098/rspb.1985.0018>
- Lucas, R. J., Allen, A. E., Milosavljevic, N., Storchi, R., & Woelders, T. (2020). Can We See with Melanopsin? *Annual Review of Vision Science*, 6(1), 1–16. <https://doi.org/10.1146/annurev-vision-030320-041239>
- Ma, J., Znoiko, S., Othersen, K. L., Ryan, J. C., Das, J., Isayama, T., Kono, M., Oprian, D. D., Corson, D. W., Cornwall, M. C., Cameron, D. A., Harosi, F. I., Makino, C. L., & Crouch, R. K. (2001). A Visual Pigment Expressed in Both Rod and Cone Photoreceptors. *Neuron*, 32(3), 451–461. <https://doi.org/10.1016/S0896->

6273(01)00482-2

- Malmstrom, T. (2006). Pupil shapes and lens optics in the eyes of terrestrial vertebrates. *Journal of Experimental Biology*, 209(1), 18–25. <https://doi.org/10.1242/jeb.01959>
- Marques, O. A. V., Eterovic, A. ., & Sazima, I. (2001). *Serpentes da Mata Atlântica: Guia ilustrado para a serra do mar*. Holos.
- Marques, Otavio A.V., & Sazima, I. (2003). Historia natural das serpentes. In *Animais peçonhentos no Brasil: biologia, clinica e terapeutica dos acidentes* (pp. 62–71). Sarvier.
- Marques, O. A. V., & Sazima, I. (2004). História Natural dos répteis da Estação Ecológica Juréia. In W. Marques, O. A. V.; Duleba (Ed.), *Estação Ecológica Juréia-Itatins: Ambiente Físico, Flora e Fauna* (pp. 257–277). Holos.
- Martins, M., Marques, O. A. V., & Sazima, I. (2002). Ecological and phylogenetic correlates of feeding habits in Neotropical pitvipers (Genus Bothrops). *Biology of the Vipers*, 307–328.
- Martins, Marcio, Araujo, 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(4), 529–538. <https://doi.org/10.1017/S0952836901001030>
- Martins, Marcio, Marques, O. A. V. ., & Sazima, I. (2002). Ecological and phylogenetic correlates of feeding habits in Neotropical pitvipers (Genus Bothrops). *Biology of the Vipers*, 307–328.
- Martins, Marcio, Marques, O. A. V., & Sazima, I. (2008). How to be arboreal and diurnal and still stay alive: microhabitat use, time of activity, and defense in neotropical forest snakes. *South American Journal of Herpetology*, 3(1), 58–67. [https://doi.org/10.2994/1808-9798\(2008\)3\[58:htbaad\]2.0.co;2](https://doi.org/10.2994/1808-9798(2008)3[58:htbaad]2.0.co;2)
- Masland, R. H., & Howard. (2001). The fundamental plan of the retina Richard. *Nature Publishing Group*, 4(9), 877–886.
- Mass, A. M., & Supin, A. Y. (2003). Retinal topography of the harp seal *Pagophilus groenlandicus*. *Brain, Behavior and Evolution*, 62(4), 212–222. <https://doi.org/10.1159/000073273>
- Mathges, L. M., Zhao, K., & Herbest, L. (2020). Photoreceptors in skate are arranged to allow for a broad horizontal field of view. *Journal of Comparative Neurology*, 528(4).
- McBee, J. K., Palczewski, K., Baehr, W., & Pepperberg, D. R. (2001). Confronting complexity: The interlink of phototransduction and retinoid metabolism in the vertebrate retina. *Progress in Retinal and Eye Research*, 20(4), 469–529. [https://doi.org/10.1016/S1350-9462\(01\)00002-7](https://doi.org/10.1016/S1350-9462(01)00002-7)
- McDiarmid, R. W. ., Campbell, J. A. ., & Touré, T. (1999). *Snake species of the world: a taxonomic and geographical reference*. (The Herpet).

- Mebs, D. (1999). *Snake venom composition and evolution of Viperidae*. (pp. 145–148). Kaupia.
- Melgarejo, A. R. (2003). Serpentes peçonhentas do Brasil. In *Animais peçonhentos no Brasil: biologia, clínica e terapêutica dos acidentes* (pp. 33–61).
- Ministério da Saúde, F. N. de S. (2001). *Manual de diagnóstico e tratamento de acidentes ofídicos*.
- Mitchell, D. E., Giffin, F., & Timney, B. (1977). A behavioural technique for the rapid assessment of the visual capabilities of kittens. *Perception*, 6(2), 181–193. <https://doi.org/10.1068/p060181>
- Miyazaki, T., Iwami, T., & Meyer-Rochow, V. B. (2011). The position of the retinal area centralis changes with age in *Champscephalus gunnari* (Channichthyidae), a predatory fish from coastal Antarctic waters. *Polar Biology*, 34(8), 1117–1123. <https://doi.org/10.1007/s00300-011-0969-2>
- Moiseenkova, V., Bell, B., Motamedi, M., Wozniak, E., & Christensen, B. (2003). Wide-band spectral tuning of heat receptors in the pit organ of the copperhead snake (Crotalinae). *American Journal of Physiology - Regulatory Integrative and Comparative Physiology*, 284(2) (53-2), 598–606. <https://doi.org/10.1152/ajpregu.00024.2002>
- Moore, B. A., Tyrrell, L. P., Kamilar, J. M., Collin, S. P., Dominy, N. J., Hall, M. I., Heesy, C. P., Lisney, T. J., Loew, E. R., Moritz, G. L., Nava, S. S., Warrant, E., Yopak, K. E., & Fernández-Juricic, E. (2017). Structure and Function of Regional Specializations in the Vertebrate Retina. In *Evolution of Nervous Systems* (pp. 351–372). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-804042-3.00008-7>
- Moraes, R. A. De. (2008). *Variações em caracteres morfológicos e ecológicos em populações de Bothrops jararaca (Serpentes: Viperidae) no estado de São Paulo*. Universidade de São Paulo.
- Moroney, M. K., & Pettigrew, J. D. (1987). Some observations on the visual optics of kingfishes (Aves, Caraciformes, Alcedinidae). *J. Comp. Physiol*, 160, 137–149.
- Münch, T. A. (2010). Information processing: Ganglion cells. In *Encyclopedia of the Eye*. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-374203-2.00198-6>
- Muniz, M. R. (2004). *Estudo do regime de luz nas quatro principais formações fitogeográficas no estado de São Paulo durante o inverno do ano de 2003*. Universidade de Campinas.
- Mushinsky, H. R. ., Hebrard, J. J. ., & Vodopich, D. S. (1982). Ontogeny of Water Snake Foraging Ecology. *Ecological Society of America*, 63(6), 1624–1629.
- Nagy, K. A. (2005). Field metabolic rate and body size. *Journal of Experimental Biology*, 208(9), 1621–1625. <https://doi.org/10.1242/jeb.01553>
- Nelson, R. (2013). Ganglion Cell Physiology. In Helga Kolb, E. Fernandez, & R. Nelson (Eds.), *The organization of the retina*. Webvision.

- Newman, E. A., & Hartline, P. H. (1981). Integration of Visual and Infrared Information in Bimodal Neurons of the Rattlesnake Optic Tectum. *Science*, 213(April), 789–791. <https://doi.org/10.1126/science.7256281>
- Newman, E. A., & Hartline, P. H. (1982). The infrared “vision” of snakes. *Scientific American*, 246(3), 116–127. <https://doi.org/10.1038/scientificamerican0382-116>
- Peichl, L. (1992). Topography of ganglion cells in the dog and wolf retina. *The Journal of Comparative Neurology*, 324(4), 603–620. <https://doi.org/10.1002/cne.903240412>
- Perry, V. H., & Cowey, A. (1985). The ganglion cell and cone distributions in the monkey’s retina: Implications for central magnification factors. *Vision Research*, 25(12), 1795–1810. [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(85\)90004-5](https://doi.org/10.1016/0042-6989(85)90004-5)
- Pettigrew, J. D., Dreher, B., Hopkins, C. S., McCall, M. J., & Brown, M. (1998). Peak density and distribution of ganglion cells in the retinae of Microchiropteran Bats: Implications for Visual Acuity. *Brain Behav. Evol.*, 32, 39–56.
- Pettigrew, J. D., Dreher, B., Hopkins, C. S., McCall, M. J., Brown, M., & Dreher, B. (1988). Peak density and distribution of ganglion cells in the retinae of microchiropteran bats: Implications for visual acuity. *Brain, Behavior and Evolution*, 32(1), 39–56. <https://doi.org/10.1159/000116531>
- Pettigrew, John D., & Manger, P. R. (2008). Retinal ganglion cell density of the black rhinoceros (*Diceros bicornis*): Calculating visual resolution. *Visual Neuroscience*, 25(2), 215–220. <https://doi.org/10.1017/S0952523808080498>
- Potier, S., Mitkus, M., Bonadonna, F., Duriez, O., Isard, P. F., Dulaurent, T., Mentek, M., & Kelber, A. (2017). Eye Size, Fovea, and Foraging Ecology in Accipitriform Raptors. *Brain, Behavior and Evolution*, 90(3), 232–242. <https://doi.org/10.1159/000479783>
- Pyron, R. A., Burbrink, F. T., Colli, G. R., de Oca, A. N. M., Vitt, L. J., Kuczynski, C. A., & Wiens, J. J. (2011). The phylogeny of advanced snakes (Colubroidea), with discovery of a new subfamily and comparison of support methods for likelihood trees. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2010.11.006>
- Ramón y Cajal, S. (1983). *La rétine des vertébrés* (pp. 17–257). La cellule.
- Reinert, H. K. (1993). Habitat selection in snakes. In *snakes: Ecology and evolutionary Biology* (pp. 201–240). McMillan Publishing Company.
- Reymond, L. (1987). Spatial visual acuity of the falcon, *Falco berigora*: A behavioural, optical and anatomical investigation. *Vision Research*, 27(10), 1859–1874. [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(87\)90114-3](https://doi.org/10.1016/0042-6989(87)90114-3)
- Richard, B. A., & Wainwright, P. C. (1995). Scaling the feeding mechanism of largemouth bass (*Micropterus salmoides*): Kinematics of prey capture. *Journal of Experimental Biology*, 198(2), 419–433.
- Robinson, M.P.; Motta, P. J. (2002). Patterns of growth and the effects of scale on the feeding kinematics of the nurse shark (*Ginglymostoma cirratum*). *Journal of Zoology*, 256(4), 449–462.

- Rowe, M. H., & Stone, J. (1980). The interpretation of variation in the classification of nerve cells. *Brain Behav. Evol.*, *17*, 123–151.
- Salomao, M. D. G., Almeida Santos, S. M., & Puerto, G. (1995). Activity Pattern of *Crotalus durissus* (Viperidae, Crotalinae): Feeding, Reproduction and Snakebite. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, *30*(2), 101–106. <https://doi.org/10.1080/01650529509360946>
- Sannan, N. S., Gregory-Evans, K., Kusumi, K., & Gregory-Evans, C. Y. (2018). *Anolis carolinensis* as a model to understand the molecular and cellular basis of foveal development. *Experimental Eye Research*, *173*, 138–147.
- Sawaya, R. J., Marques, O. A. V., & Martins, M. (2008). Composition and natural history of a Cerrado snake assemblage at Itirapina, São Paulo state, southeastern Brazil. *Biota Neotropica*, *8*(2), 127–149. <https://doi.org/10.1590/S1676-06032008000200015>
- Sazima, I. & Haddad, C. F. B. (1992). Répteis da Serra do Japi: Notas sobre a historia natura. In L. P. Morellato (Ed.), *História Natural da Serra do Japi- ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil* (pp. 212–237).
- Sazima, I. (1991). *Caudal luring in two neotropical pitvipers, Bothrops jararaca and Bothrops jararacacussu* (pp. 245–248). Copeia.
- Sazima, I. (1992). Natural history of jararaca pitviper, *Bothrops jararaca* in southeastern, Brazil. *Systematic Biology*, *42*(4), 596. <https://doi.org/10.2307/2992495>
- Sazima, I. (2006). Theatrical frogs and crafty snakes: predation of visually-signalling frogs by tail-luring and ambushing pitvipers. *Aqua (Miradolo Terme)*, *11*(3), 117–124.
- Sazima, I., & Marques, O. A. V. (2007). A reliable customer: Hunting site fidelity by an actively foraging neotropical colubrid snake. *Herpetological Bulletin*, *99*, 36–38.
- Scartozzoni, R. R. (2005). *Morfologia de serpentes aquáticas neotropicais : um estudo comparativo*. Universidade de São Paulo.
- Schott, R. K., Müller, J., Yang, C. G. Y., Bhattacharyya, N., Chan, N., Xu, M., Morrow, J. M., Ghenu, A.-H., Loew, E. R., Tropepe, V., & Chang, B. S. W. (2016). Evolutionary transformation of rod photoreceptors in the all-cone retina of a diurnal garter snake. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *113*(2), 356–361. <https://doi.org/10.1073/pnas.1513284113>
- Schott, R. K., Van Nynatten, A., Card, D. C., Castoe, T. A., & Chang, B. S. W. (2018). Shifts in selective pressures on snake phototransduction genes associated with photoreceptor transmutation and dim-light ancestry. *Molecular Biology and Evolution*, *35*(6), 1376–1389. <https://doi.org/10.1093/molbev/msy025>
- Shand, J., Chin, S. M., Harman, A. M., Moore, S., & Collin, S. P. (2000). Variability in the Location of the Retinal Ganglion Cell Area Centralis Is Correlated with Ontogenetic Changes in Feeding Behavior in the Black Bream, *Acanthopagrus butcheri* (Sparidae, Teleostei). *Brain Behavior and Evolution*, *55*(4), 176–190.
- Sillman, A. J.; Johnson, J. L. & Loew, E. R. (2001). Retinal photoreceptors and visual

- pigments in *Boa constrictor imperator*. *J. Exp Zool*, 290: 359-365.
- Sillman, A. J., Carver, J. K., & Loew, E. R. (1999). The photoreceptors and visual pigments in the retina of a boid snake, the ball python (*Python regius*). *The Journal of Experimental Biology*, 202 (Pt 14), 1931–1938. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/10377274>
- Sillman, A. J., Govardovskii, V. I., Rohlich, P., Southard, J. A., & Loew, E. R. (1997). The photoreceptors and visual pigments of the garter snake (*Thamnophis sirtalis*): a microspectrophotometric, scanning electron microscopic and immunocytochemical study. *Journal Of Comparative Physiology A Neuroethology Sensory Neural And Behavioral Physiology*, 181, 89–101. <https://doi.org/10.1007/s003590050096>
- Simões, B. F., Sampaio, F. L., Loew, E. R., Sanders, K. L., Fisher, R. N., Hart, N. S., Hunt, D. M., Partridge, J. C., & Gower, D. J. (2016). Multiple rod–cone and cone–rod photoreceptor transmutations in snakes: evidence from visual opsin gene expression. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1823), 20152624. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.2624>
- Simões, B. F., Sampaio, F. L., Jared, C., Antoniazzi, M. M., Loew, E. R., Bowmaker, J. K., Rodriguez, A., Hart, N. S., Hunt, D. M., Partridge, J. C., & Gower, D. J. (2015). Visual system evolution and the nature of the ancestral snake. *Journal of Evolutionary Biology*, 28(7), 1309–1320. <https://doi.org/10.1111/jeb.12663>
- Singer, M. (1954). The staining of basophilic components. *Journal of Histochemistry & Cytochemistry*, 2(5), 322–333. <https://doi.org/10.1177/2.5.322>
- Snyder, A.W. & Miller, W. H. (1977). Photoreceptor diameter and spacing for highest resolving power. *J Opt Soc Am*, 227–244.
- Specht, G., Mesquita, E. P., & Santos, F. A. (2008). Breeding biology of Laughing Falcon *Herpetotheres cachinnans* (Linnaeus, 1758) (Falconidae) in southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Ornitologia*, 16(2), 155–159.
- Strader, C., Fong, T., & Tota, M. (1994). Structure and function of G protein-coupled receptors. *Annual Review of Biochemistry*, 63, 101–132. <http://www.annualreviews.org/doi/pdf/10.1146/annurev.bi.63.070194.000533>
- Szél, Á., Lukáts, Á., Fekete, T., Szepessy, Z., & Röhlich, P. (2000). Photoreceptor distribution in the retinas of subprimate mammals. *Journal of the Optical Society of America A*, 17(3), 568. <https://doi.org/10.1364/josaa.17.000568>
- Tancred, E. (1981). The distribution and sizes of ganglion cells in the retinas of five Australian marsupials. *Journal of Comparative Neurology*, 196(4), 585–603. <https://doi.org/10.1002/cne.901960406>
- Toft, C. A. (1985). Resource Partitioning in Amphibians and Reptiles. *Copeia*, 1985(1), 1. <https://doi.org/10.2307/1444785>
- Tozetti, Alexandro M., & Martins, M. (2008). Habitat use by the South-American rattlesnake (*Crotalus durissus*) in south-eastern Brazil. *Journal of Natural History*, 42(19–20),

1435–1444. <https://doi.org/10.1080/00222930802007823>

- Tozetti, Alexandro Marques. (2006). *Uso do ambiente, atividade e ecologia alimentar da cascavel (Crotalus durissus) em área de Cerrado na região de Itirapina, SP*. Universidade de São Paulo.
- Tozetti, Alexandro Marques, & Martins, M. (2013). Daily and seasonal activity patterns of free range South-American rattlesnake (*Crotalus durissus*). *Anais Da Academia Brasileira de Ciências*, 85(3). <https://doi.org/10.1590/S0001-37652013005000043>
- Turci, L. C. B., Albuquerque, S. de, Bernarde, P. S., & Miranda, D. B. (2009). Uso do hábitat, atividade e comportamento de *Bothriopsis bilineatus* e de *Bothrops atrox* (Serpentes: Viperidae) na floresta do Rio Moa, Acre, Brasil. *Biota Neotropica*, 9(3), 197–206. <https://doi.org/10.1590/S1676-06032009000300020>
- Tyrrell, L.P., Fernández-Juricic, E. (2015). Sensory Systems And Escape Behavior. In D. T. Cooper, W.E., Blumstein (Ed.), *Escaping from Predators: An Integrative View of Escape Decisions* (pp. 322–342).
- Uetz, P., Freed, P., & Hošek, J. (2020). *The Reptile Database*. reptile-database.org
- Underwood, G. (1967). A Comprehensive Approach to the Classification of Higher Snakes. *Herpetologica*, 23(2), 161–168. <https://www.jstor.org/stable/3891250>
- Van Dyke, J. U., & Grace, M. S. (2010). The role of thermal contrast in infrared-based defensive targeting by the copperhead, *Agkistrodon contortrix*. *Animal Behaviour*, 79(5), 993–999. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2010.01.012>
- Van Essen, D. C., Anderson, C. H., & Felleman, D. J. (1992). Information processing in the primate visual system: an integrated systems perspective. *Science*, 255, 419–423.
- Vanzolini, P. E., Costa, A. M. M. R., & V., L. J. (1980). *Répteis das caatingas* (pp. 249–250). . eye. *J. Anim. Behav.*
- Vanzolini, PAULO E., & Calleffo, M. E. V. (2002). A taxonomic bibliography of the South American snakes of the *Crotalus durissus* complex (Serpentes, Viperidae). *Anais Da Academia Brasileira de Ciências*, 74(1), 37–83. <https://doi.org/10.1590/S0001-37652002000100005>
- Vidal, N. (2002). Colubroid Systematics: Evidence For An Early Appearance Of The Venom Apparatus Followed By Extensive Evolutionary Tinkering. *Journal of Toxicology: Toxin Reviews*, 21(1–2), 21–41. <https://doi.org/10.1081/TXR-120004740>
- Vidal, N., Delmas, A.-S., David, P., Cruaud, C., Couloux, A., & Hedges, S. B. (2007). The phylogeny and classification of caenophidian snakes inferred from seven nuclear protein-coding genes. *Comptes Rendus Biologies*, 330(2), 182–187. <https://doi.org/10.1016/j.crv.2006.10.001>
- Viitala, J., Korpimäki, E., Palokangas, P., & Koivula, M. (1995). Attraction of kestrels to vole scent marks visible in ultraviolet light. In *Nature* (Vol. 373, Issue 6513, pp. 425–427). <https://doi.org/10.1038/373425a0>

- Walls, G. L. (1942). *The vertebrate eye and its adaptive radiation*. Cranbrook Institute of Science,. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.7369>
- Warrel, D. A. (2004). Snakebites in Central and South America: epidemiology, clinical features, and clinical management. In W. W. Campbell, J. A.; Lamar (Ed.), *The venomous reptiles of the Western Hemisphere*. (pp. 709–761).
- Wassle, H., & Boycott, B. B. (1991). Functional architecture of the mammalian retina. *Physiological Reviews*, *71*(2), 447–480. <https://doi.org/10.1152/physrev.1991.71.2.447>
- Wong, R. O. (1989). Morphology and distribution of neurons in the retina of the American garter snake *Thamnophis sirtalis* [published erratum appears in *J Comp Neurol* 1989 Nov 22;289(4):708]. *J.Comp.Neurol.*, *283*(4), 587–601.
- Yokoyama, S.; & Starmer, W. T. (1996). *Evolution of the G-protein-coupled receptor superfamily* (pp. 93–119). Human Genome Evolution.
- Yokoyama, S. (2000). Molecular evolution of vertebrate visual pigments. *Progress in Retinal and Eye Research*, *19*(4), 385–419. <https://doi.org/10785616>
- Yokoyama, Shozo;, & Yokoyama, R. (1996). Adaptive Evolution of Photoreceptors and Visual Pigments in Vertebrates. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *27*(1), 543–567. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.27.1.543>
- Yokoyama, Shozo. (1997). Molecular Genetic Basis of Adaptive Selection: Examples From Color Vision in Vertebrates. *Annual Review of Genetics*, *31*(1), 315–336. <https://doi.org/10.1146/annurev.genet.31.1.315>
- Yokoyama, Shozo. (2002). Molecular evolution of color vision in vertebrates. *Gene*, *300*(1–2), 69–78. [https://doi.org/10.1016/S0378-1119\(02\)00845-4](https://doi.org/10.1016/S0378-1119(02)00845-4)
- Yokoyama, Shozo. (2008). Evolution of Dim-Light and Color Vision Pigments. *Annual Review of Genomics and Human Genetics*, *9*(1), 259–282. <https://doi.org/10.1146/annurev.genom.9.081307.164228>
- Zelanis, A., Tashima, A. K., Rocha, M. M. T., Furtado, M. F., Camargo, A. C. M., Ho, P. L., & Serrano, S. M. T. (2010). Analysis of the Ontogenetic Variation in the Venom Proteome/Peptidome of *Bothrops jararaca* Reveals Different Strategies to Deal with Prey. *Journal of Proteome Research*, *9*(5), 2278–2291. <https://doi.org/10.1021/pr901027r>