



**UNIVERSIDADE ESTADUAL DA PARAÍBA**

**CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE**

**DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA**

**CURSO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (BACHARELADO)**

**JEFFERSON NUNES DE OLIVEIRA**

**COMPORTAMENTO LATERALIZADO EM ANFÍBIOS E RÉPTEIS NO MUNDO:  
*STATUS DE CONHECIMENTO E PERSPECTIVAS***

**CAMPINA GRANDE**

**2020**

**JEFFERSON NUNES DE OLIVEIRA**

**COMPORTAMENTO LATERALIZADO EM ANFÍBIOS E RÉPTEIS NO MUNDO:  
*STATUS DE CONHECIMENTO E PERSPECTIVAS***

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado à Coordenação do Curso de Ciências Biológicas da Universidade Estadual da Paraíba como requisito para a obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas.

**Área de concentração:** Zoologia

**Orientador:** Prof. Dr. Rômulo Romeu da Nóbrega Alves

**Segundo Orientador:** Dr. Gindomar Gomes Santana

**CAMPINA GRANDE – PB**

**2020**

É expressamente proibido a comercialização deste documento, tanto na forma impressa como eletrônica. Sua reprodução total ou parcial é permitida exclusivamente para fins acadêmicos e científicos, desde que na reprodução figure a identificação do autor, título, instituição e ano do trabalho.

O48c Oliveira, Jefferson Nunes de.  
Comportamento lateralizado em anfíbios e répteis no mundo [manuscrito] : status de conhecimento e perspectivas / Jefferson Nunes de Oliveira. - 2020.  
104 p. : il. colorido.  
Digitado.  
Trabalho de Conclusão de Curso (Graduação em Ciências Biológicas) - Universidade Estadual da Paraíba, Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, 2020.  
"Orientação : Prof. Dr. Rômulo Romeu da Nóbrega Alves ,  
Coordenação de Curso de Biologia - CCBS."  
"Coorientação: Prof. Dr. Gindomar Gomes Santana ,  
UFPB - Universidade Federal da Paraíba"  
1. Habilidades cognitivas. 2. Lateralização comportamental. 3. Lateralização de funções cerebrais. 4. Respostas lateralizadas. I. Título

21. ed. CDD 597.9

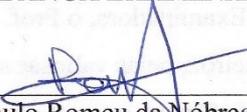
**JEFFERSON NUNES DE OLIVEIRA**

**COMPORTAMENTO LATERALIZADO EM ANFÍBIOS E RÉPTEIS NO MUNDO:  
STATUS DE CONHECIMENTO E PERSPECTIVAS**

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado à  
Coordenação do Curso de Ciências Biológicas da  
Universidade Estadual da Paraíba como requisito para  
a obtenção do título de Bacharel em Ciências  
Biológicas.

Aprovada em: 17 / 03 / 2020

**BANCA EXAMINADORA**

  
\_\_\_\_\_  
Prof. Dr. Rômulo Romeu da Nóbrega Alves (Orientador)  
Universidade Estadual da Paraíba (UEPB)

  
\_\_\_\_\_  
Prof. Dr. José Valberto de Oliveira  
Universidade Estadual da Paraíba (UEPB)

  
\_\_\_\_\_  
Dra. Romilda Narciza Mendonça de Queiroz  
PPGCB/Zoologia– Universidade Federal da Paraíba (UFPB)

A Deus, o qual deposito toda minha confiança. Aos meu pais, que não mediram esforços para que me fosse possível realizar este sonho, e a todos que me ajudaram durante todo esse tempo, DEDICO.

## AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a Deus, do qual provém toda graça e sabedoria. Ele que nunca me abandonou nos momentos de incerteza. D'ele obtive forças para perseverar e seguir em frente durante a caminhada, obrigado Pai.

A toda minha família, e em especial aos meus pais Valmere Nunes de Oliveira e Josimar Antônio de Oliveira, os quais sempre me apoiaram em todas as decisões tomadas, agradeço por toda educação e formação oferecida. Eles me ensinaram na prática valores como a ética e o bom caráter. Agradeço também ao meu irmão Vinícius, com quem tenho um aprendizado contínuo, ensinamentos de um jeito puro e inocente, de uma forma que só as crianças podem oferecer.

Aos professores que participaram de toda a minha formação, em especial ao meu coorientador professor Dr. Gindomar Gomes Santana que com muita paciência e dedicação muito me ajudou a desenvolver este trabalho, além de ter repassado grande parte de seu conhecimento acerca da Herpetologia, ao Dr. Rômulo Romeu da Nóbrega Alves por toda disponibilidade em ajudar sempre que necessário, também agradeço as professoras Maria do Socorro Jerônimo, Dra. Mônica Maria Pereira da Silva, Dra. Joseline Molozzi, Dra. Aline dos Santos De Maman e Dra. Adrienne Barros Teixeira, excelentes profissionais com as quais muito aprendi durante o período de formação escolar e acadêmica.

Agradeço aos membros da Banca Examinadora, o Prof. Dr. José Valberto de Oliveira e a Dra. Romilda Narciza Mendonça de Queiroz, pelas valiosas sugestões e recomendações para a melhoria deste Trabalho de Conclusão de Curso.

Agradeço a todos que fizeram e fazem parte do laboratório de Herpetologia: Estefânia, Mayanne, Adriana, Mikaela, Daniel, Erivágna, Matheus, Rhian, Raony, Eumarquizey, Camila, Amábili, Therlen, Déborah com os quais aprendi muito nas coletas realizadas e em outras atividades realizadas pelo laboratório de Herpetologia (Integrado ao Laboratório de Etnoecologia/UEPB).

A todos que fizeram parte da turma 2014.1 do Bacharelado: Anderson, Sayane, Thiago, Eduardo, Vitória, Stefanny, Betsy, Lucas, Maraísa, Adara, Moacyr, Márcia, Gabriela, Bruna, Marcelo, Júlia, Rafaela, Guilherme, que fizeram com que todos os momentos da graduação se tornassem ainda melhores.

Agradecimento especial a minha namorada Flávia, meu porto seguro, aquela que sempre me apoiou acima de tudo e compreendeu toda ausência, agradeço por inclusive ter me ajudado em várias atividades acadêmicas, o meu muito obrigado, amo você mil milhões!

Ao meu amigo Rodrigo, com quem aprendi muito nos últimos anos, exemplo de pessoa, guerreira e de bom caráter, e que me apoiou muito na decisão de ir em busca deste sonho, meu muito obrigado, você tem um futuro brilhante, irmão!

A todos de minha família do EJC, Acolhidos por Cristo (EJC 2015). Agradeço por todos momentos de alegria, bênçãos e vivência em Deus, ter conhecido cada um de vocês fortaleceu ainda mais minha caminhada. Um agradecimento especial a família vermelhinha, Despertar em Cristo (EJC 2019), Deus não poderia ter escolhido melhor momento para ter dado vocês de presente a mim, amo vocês. E é claro, não posso esquecer da grande família do círculo branco (EJC 2019), me sinto amado e envolvido nos braços de Deus por cada um de vocês, muito obrigado.

A todos que contribuíram de forma direta ou indireta para a realização deste sonho o meu sincero agradecimento...Gratidão!

*“Deus amou os pássaros e inventou às árvores  
O homem amou os pássaros e inventou  
gaiolas” Preservar é preciso! (Jacques Deval).*

## RESUMO

A presença de assimetrias morfológicas e/ou funcionais do sistema nervoso central podem resultar na expressão de lateralização motora e comportamental, tanto em relação ao uso preferencial do campo visual (esquerdo ou direito) e/ou dos membros anteriores e posteriores (esquerdo ou direito). O presente estudo teve por objetivo principal realizar uma revisão da literatura mundial sobre comportamentos lateralizados em espécies de anfíbios e répteis, procurando avaliar o *status* atual de conhecimento, incluindo naturalmente o Brasil. Foram feitas consultas as bases de dados dos indexadores Google Acadêmico, Science Direct, SCielo e Scopus. A amostragem abrangeu o período de 1980 até maio de 2019, correspondendo a quase 39 anos. Estudos sobre lateralização comportamental envolveram 27 espécies Lyssamphibia pertencentes às ordens Anura e Caudata. Nenhuma espécie da ordem Gymnophiona foi testada quanto à presença de comportamentos lateralizados. Um total de 24 espécies de répteis Squamata foram investigadas quanto à exibição de comportamentos lateralizados: 14 espécies de lagartos e três espécies de serpentes. Também já foram testadas sete espécies de Testudines. Nenhum estudo analisado testou a presença de lateralização comportamental em representantes das ordens Crocodylia e Rhynchocephalia, nem para membros da subordem Amphisbaenia. Evidências experimentais obtidas nos trabalhos sugerem que existe uma associação entre comportamentos lateralizados e bem-estar animal, com base na hipótese da valência emocional. Com relação ao *status* de conservação das espécies que foram estudadas quanto à presença de comportamentos lateralizados temos: 40 espécies classificadas na categoria Pouco Preocupante, cinco espécies como Próximo de Ameaçada, duas espécies como Vulneráveis, em Perigo e Criticamente Ameaçadas uma espécie cada, e duas espécies constam como não avaliadas; dados de acordo com a lista vermelha das espécies ameaçadas da IUCN. A quantidade de estudos envolvendo comportamentos lateralizados em espécies de anfíbios e répteis tem crescido consideravelmente nas últimas décadas em muitos países do mundo. Porém, no Brasil, nenhum trabalho tem sido publicado sobre esse tema, apesar do país abrigar a mais rica fauna de anfíbios e a terceira mais rica fauna de répteis do mundo. O principal e mais urgente desafio é despertar o interesse de pesquisadores para que desenvolvam estudos sobre comportamentos lateralizados em espécies de anfíbios e répteis brasileiros, visto que tais dados podem também ser usados como importante ferramenta para a adoção de medidas de bem-estar animal e em estratégias para a conservação de espécies ameaçadas.

**Palavras-Chave:** Habilidades cognitivas. Lateralização comportamental. Lateralização de funções cerebrais. Respostas lateralizadas.

## ABSTRACT

The presence of morphological and/or functional asymmetries of the central nervous system can result in the expression of motor and behavioral lateralization, both in relation to the preferential use of the visual field (left or right) and/or of the anterior and posterior members (left or right). The present research had a goal to carry out a review of the world literature on lateralized behavior in amphibian and reptile species, seeking to assess the current status of knowledge, including Brazil. The databases of the Google Scholar, Science Direct, SCielo and Scopus indexers were consulted. The sampling covered the period from 1980 to May 2019, corresponding to almost 39 years. Studies on behavioral lateralization involved 27 Lyssamphibia species belonging to the orders Anura and Caudata. No species of the order Gymnophiona have been tested for the presence of lateralized behaviors. A total of 24 species of Squamata reptiles were investigated for the display of lateralized behaviors: 14 species of lizards and three species of snakes. Seven species of Testudines have also been tested. No study has tested the presence of behavioral lateralization in representatives of the orders Crocodylia and Rhynchocephalia, nor for members of the suborder Amphisbaenia. Experimental evidence suggests that there is an association between lateralized behaviors and animal welfare, based on the hypothesis of emotional valence. Regarding the conservation status of the tested species regarding the presence of lateralized behaviors, 40 species belong to the Least Concern category, five species close to Endangered, two species to Vulnerable, Endangered and Critically Endangered each, and two species are listed as not evaluated; according to the IUCN Red List of Threatened Species. The number of studies involving lateralized behavior in amphibian and reptile species has grown considerably in recent decades in many countries around the world. However, in Brazil, no work has been published on this topic, despite the fact that the country is home to the richest amphibian fauna and the third richest reptile fauna in the world. The main and most urgent challenge is to awakening arouse the interest of researchers to develop studies on lateralized behavior in species of Brazilian amphibians and reptiles, since such data can also be used as an important tool for the adoption of animal welfare measures. and strategies for the conservation of endangered species.

**Keywords:** Cognitive abilities. Behavioral lateralization. Lateralization of brain functions. Lateralized responses.

## LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1 – Distribuição da produção bibliográfica sobre comportamento lateralizado em espécies de anfíbios entre os países do mundo .....	38
Figura 2 – Teste de reflexo de endireitamento postural em <i>Rhinella marina</i> .....	40
Figura 3 – Exemplos de ataques nos olhos durante encontro agonístico entre espécimes de <i>Rhinella marina</i> .....	41
Figura 4 – Exemplos de comportamentos agonístico e predação em espécimes de <i>Ranoidea caerulea</i> .....	43
Figura 5 – Padrões de natação do girino <i>Litoria latopalmata</i> .....	45
Figura 6 – Arena de testes utilizada para avaliar a ocorrência de lateralização no comportamento de formar agregações em espécies de girinos .....	45
Figura 7 – Lateralização durante o comportamento reprodutivo em <i>Ichthyosaura alpestris</i> .....	47
Figura 8 – Comportamento lateralizado em <i>Ambystoma mexicanum</i> .....	48
Figura 9 – Distribuição da produção bibliográfica sobre comportamento lateralizado em espécies de anfíbios entre os países do mundo .....	54
Figura 10 - Teste de reflexo de endireitamento postural em <i>Testudo hermanni</i> .....	56
Figura 11 - Teste de preferências visuais em relação às respostas sociais em <i>Testudo hermanni</i> .....	57

<b>Figura 12 - Teste de resposta de endireitamento postural lateralizado em indivíduos juvenis das espécies <i>Chelonia mydas</i> e <i>Lepidochelys olivacea</i> .....</b>	<b>58</b>
<b>Figura 13 – Teste de lateralidade visual em lagartos da espécie <i>Podarcis muralis</i> em um labirinto com blocos espalhados .....</b>	<b>61</b>
<b>Figura 14 - Indivíduos de <i>Podarcis hispanicus</i> introduzidos em um labirinto com refúgios anexos dos lados direito e esquerdo .....</b>	<b>63</b>
<b>Figura 15 - Ilustrações que representam o comportamento de enrolamento do corpo observado em Serpentes .....</b>	<b>65</b>

## LISTA DE TABELAS

- Tabela 1 - Lista das espécies de anfíbios estudadas quanto à exibição de comportamentos lateralizados em relação aos usos do campo visual (direito ou esquerdo) e/ou dos membros locomotores (direito ou esquerdo), e lateralidade durante o comportamento reprodutivo, de acordo com a presente revisão da literatura ..... 33**
- Tabela 2 - Lista das espécies de répteis investigadas em relação à exibição de comportamentos lateralizados quanto aos usos do campo visual (direito ou esquerdo) e/ou membros locomotores (direito ou esquerdo), de acordo com a presente revisão da literatura ..... 50**
- Tabela 3 - *Status* de conservação das espécies de anfíbios testadas quanto à exibição de comportamentos lateralizados no que diz respeito aos usos do campo visual (direito ou esquerdo) e/ou membros locomotores (direito ou esquerdo), de acordo com a presente revisão da literatura ..... 69**
- Tabela 4 - *Status* de conservação das espécies de répteis testadas em relação à exibição de comportamentos lateralizados quanto aos usos do campo visual (direito ou esquerdo) e/ou membros locomotores (direito ou esquerdo), de acordo com esta revisão da literatura ..... 71**

## LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

- CAPES** Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior
- CITES** Convenção Sobre o Comércio Internacional de Espécies Selvagens da Fauna e Flora (*Convention On International Trade In Endangered Species Of Wild Fauna And Flora*)
- ICMbio** Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade
- IUCN** União Internacional para a Conservação da Natureza e Recursos Naturais (*International Union for Conservation of Nature*)
- ITIS** Sistema Integrado de Informação Taxonômica (*Integrated Taxonomic Information System*)
- MMA** Ministério do Meio Ambiente

## SUMÁRIO

1	<b>INTRODUÇÃO</b> .....	15
2	<b>OBJETIVOS</b> .....	19
2.1	<b>Objetivo Geral</b> .....	19
2.2	<b>Objetivos Específicos</b> .....	19
3	<b>REFERENCIAL TEÓRICO</b> .....	20
3.1	<b>Conceituando assimetrias do sistema nervoso central e comportamento lateralizado em vertebrados</b> .....	20
3.2	<b>Comportamentos lateralizados em níveis individual e populacional</b> .....	23
3.3	<b>Estudos sobre assimetrias do sistema nervoso central e comportamentos lateralizados em peixes</b> .....	24
3.4	<b>Estudos sobre assimetrias do sistema nervoso central e lateralização comportamental em tetrápodes</b> .....	25
4	<b>MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	30
4.1	<b>Procedimentos para realização da revisão da literatura</b> .....	31
4.2	<b>Análise de Dados</b> .....	31
5	<b>RESULTADOS E DISCUSSÃO</b> .....	32
5.1	<b>Estudos publicados sobre comportamentos lateralizados em espécies de anfíbios</b> .....	32
5.2	<b>Distribuição da produção bibliográfica sobre comportamentos lateralizados em espécies de anfíbios entre os países do mundo</b> .....	38
5.3	<b>Testes comumente usados para investigar comportamentos lateralizados em espécies de anfíbios</b> .....	39
5.3.1	<b>Anfíbios Anuros (<i>fase adulta</i>)</b> .....	39
5.3.2	<b>Anfíbios Anuros (<i>fase larval</i>)</b> .....	43
5.3.3	<b>Caudata</b> .....	46

<b>5.4</b>	<b>Estudos publicados sobre comportamentos lateralizados em espécies de répteis .....</b>	<b>49</b>
<b>5.5</b>	<b>Distribuição da produção bibliográfica sobre comportamentos lateralizados em espécies de répteis entre os países do mundo .....</b>	<b>54</b>
<b>5.6</b>	<b>Testes comumente usados para avaliar comportamentos lateralizados em espécies de répteis .....</b>	<b>55</b>
<b>5.6.1</b>	<b>Testudines .....</b>	<b>55</b>
<b>5.6.2</b>	<b>Squamata .....</b>	<b>59</b>
<b>5.7</b>	<b>Status de conservação das espécies de anfíbios e répteis investigados quanto à presença de comportamentos lateralizados .....</b>	<b>68</b>
<b>5.8</b>	<b>O comportamento lateralizado como ferramenta para avaliar bem-estar animal e subsídio para adoção de estratégias de manejo e conservação de espécies de anfíbios e répteis .....</b>	<b>74</b>
<b>5.9</b>	<b>Distribuição da produção de pesquisas sobre lateralização realizados entre os países no mundo .....</b>	<b>77</b>
<b>6</b>	<b>RECOMENDAÇÕES PARA FUTURAS PESQUISAS .....</b>	<b>79</b>
<b>7</b>	<b>CONSIDERAÇÕES FINAIS .....</b>	<b>81</b>
<b>8</b>	<b>REFERÊNCIAS .....</b>	<b>84</b>

## 1 INTRODUÇÃO

O comportamento lateralizado tem sido relacionado à existência de assimetrias morfológicas e/ou funcionais no sistema nervoso central, observadas principalmente nos hemisférios cerebrais (direito e esquerdo) (BISAZZA; ROGERS; VALLORTIGARA, 1998). A lateralização comportamental pode se manifestar através de vários tipos de respostas motoras, tais como em relação ao uso preferencial do campo visual direito ou esquerdo durante o escape de um predador, forrageamento e exibições agonísticas; ou uso preferencial dos membros anteriores ou posteriores (direito ou esquerdo) na execução de atividades como iniciar uma caminhada, escavar o substrato e manipulação de objetos e alimentos (VALLORTIGARA; ROGERS, 2005; STRÖCKENS; GÜNTÜRKÜN; OCKLENBURG, 2013; VERSACE; VALLORTIGARA, 2015). O comportamento social elicitado a partir do reconhecimento da própria imagem refletida em um espelho também pode ser lateralizado (SOVRANO; QUARESMINI; STANCHER, 2018); assim como a produção de vocalizações na comunicação entre coespecíficos (OCKLENBURG; HUGDAHL; WESTERHAUSEN, 2013).

O processamento separado de funções entre os hemisférios cerebrais pode produzir vantagens e desvantagens para os indivíduos. Uma das vantagens da lateralização cerebral é a capacidade de realizar distintas tarefas simultaneamente, sem haver conflitos na execução das mesmas. Isso possibilita uma maior capacidade neural (ou seja, a realização de processamentos simultâneos das informações e economia de circuitos neurais) e evita funções cerebrais redundantes (LEVY, 1977; ROGERS; ZUCCA; VALLORTIGARA, 2004; VALLORTIGARA; ROGERS, 2005; BONATI et al., 2010; BONATI; CSERMELY, 2013; SOVRANO; QUARESMINI; STANCHER, 2018). Por exemplo, o lagarto *Podarcis muralis* (Laurenti, 1768) (família Lacertidae) exibe comportamento visual lateralizado em relação à detecção da aproximação de um predador. Indivíduos dessa espécie utilizam preferencialmente o campo visual esquerdo (sob controle do hemisfério cerebral direito) para vigiar a aproximação de seus predadores e realiza o escape correndo preferencialmente pelo lado direito; e simultaneamente usam preferencialmente o campo visual direito (sob controle do hemisfério cerebral esquerdo) para explorar o ambiente e procurar presas (MARTÍN et al., 2010; BONATI et al., 2010; BONATI; CSERMELY, 2013).

O comportamento lateralizado também pode ser desvantajoso na medida que torna a resposta em nível populacional mais previsível para o predador, possibilitando que este último desenvolva novas estratégias para antecipar os movimentos de fuga de suas presas. Se um grupo de animais responde à aproximação de predadores e fogem na mesma direção, isso aumentaria as chances de sucesso de captura de seus predadores. Contudo, a lateralização comportamental em nível populacional parece ser uma estratégia estável evolutivamente, pois teria favorecido a coordenação e cooperação em atividades envolvendo indivíduos que possuem assimetrias em nível cerebral (hemisférios direito e esquerdo exercendo funções distintas) e exibem comportamentos lateralizados em nível individual (ROGERS, 2002a; VALLORTIGARA; ROGERS, 2005; GHIRLANDA; FRASNELLI; VALLORTIGARA, 2008).

De modo geral, estudos abordando assimetrias morfológicas e/ou assimetrias funcionais do sistema nervoso central e lateralização comportamental nos vários grupos de vertebrados contribuem para melhor entender a origem evolutiva e os padrões de distribuição dessas características entre os táxons de vertebrados atuais e como ocorre o processamento cerebral de informações sensoriais e se manifestam as consequentes respostas comportamentais lateralizadas nos indivíduos (e.g., VALLORTIGARA; ROGERS, 2005; STANCHER; SOVRANO; VALLORTIGARA, 2018) bem como o processamento da aprendizagem de tarefas dentro de vários contextos de interações sociais (e.g., KARENINA et al., 2017; FORRESTER; TODD, 2018).

Assimetrias morfológicas e funcionais do sistema nervoso central e comportamentos lateralizados associados as mesmas mostram-se amplamente distribuídos entre os vertebrados (BISAZZA; ROGERS; VALLORTIGARA, 1998; VALLORTIGARA; ROGERS, 2005; MANNS; STRÖCKENS, 2014) e, mais recentemente, começaram a ser investigadas nos invertebrados (FRASNELLI, 2013; ROMANO et al., 2016; NIVEN; FRASNELLI, 2018).

Em relação aos vertebrados, a maioria dos estudos realizados envolvem principalmente espécies de aves (GUNTURKÜN, 1985; FRANKLIN; LIMA 2001; ROMANO et al., 2015; STOR et al., 2019), peixes (BISAZZA; CANTALUPO; VALLORTIGARA, 1997; SOVRANO; DADDA; BISAZZA, 2005; KARENINA; GILJOV; MALASHICHEV, 2012; FERRARI et al., 2015; TAKEUCHI et al., 2016) e mamíferos (MARINO; STOWE, 1997; LIPPOLIS et al., 2005; DELFOUR; MARTEN, 2006; KARENINA et al., 2017); incluindo os

seres humanos (SELTZER; FORSYTHE; WARD, 1990; IGLÓI et al., 2010; STRÖCKENS; GÜNTÜRKÜN; OCKLENBURG, 2013; VERSACE; VALLORTIGARA, 2015) e várias espécies de primatas não humanos (HUMLE; MATSUZAWA, 2009; MARCHANT; MCGREW, 2013; QUARESMINI et al., 2014).

Comparativamente, no entanto, ainda persiste uma grande lacuna de conhecimento sobre assimetrias cerebrais (morfológicas e/ou funcionais) e comportamentos lateralizados associados em espécies de anfíbios e répteis (ROGERS, 2002c; STANCHER; SOVRANO; VALLORTIGARA, 2018). Relativamente poucas espécies de anfíbios têm sido testadas quanto à exibição de comportamentos lateralizados (e.g., GREEN, 1997; MALASHICHEV; NIKITINA, 2002; ROBINS; ROGERS, 2006); e em relação aos répteis os estudos têm sido dirigidos principalmente a algumas espécies de lagartos (e.g., DECKEL, 1995; BONATI; CSERMELY; SOVRANO, 2013; BONATI et al., 2017; FROHNWEISER et al., 2017) e quelônios (e.g., STANCHER et al., 2006; MALASHICHEV, 2016; PELLITTERI-ROSA; GAZZOLA, 2018).

O número relativamente reduzido de publicações sobre comportamentos lateralizados envolvendo espécies de anfíbios e répteis se mostra bastante evidente, apesar desses animais figurarem entre os grupos de vertebrados mais diversificados e amplamente distribuídos na Terra. Além disso, capturar, observar e manter em cativeiro indivíduos de um grande número de espécies de anfíbios e répteis também se mostram tarefas relativamente fáceis e pouco onerosas (ROBINS, 1997; ROBINS et al., 1998; GOUCHIE; ROBERTS; WASSERSUG, 2008a), o que, em princípio, poderia facilitar operacionalmente a aplicação de testes para avaliar a presença de lateralização comportamental visual e/ou motora nesses animais.

Em nível mundial, atualmente, são reconhecidas 8125 espécies de anfíbios distribuídas entre as ordens Anura (7172 espécies), Caudata (739 espécies) e Gymnophiona (214 espécies) (AMPHIBIAWEB, 2020) e os répteis são representados por 10793 espécies distribuídas entre suas ordens do seguinte modo: Squamata com 10417 espécies (sendo 6512 lagartos, 3709 Serpentes e 196 Amphisbaenia), Testudines com 351 espécies, Crocodylia com 24 espécies e Rhynchocephalia com uma única espécie (UETZ; FREED; HOŠEK, 2019). Atualmente, o Brasil ocupa o primeiro lugar em riqueza de espécies de anfíbios com 1136 espécies os quais são representados por (Anura: 1093 espécies; Caudata: 5 espécies e Gymnophiona: 38 espécies)

(SEGALLA et al., 2019); e também possui a terceira mais rica fauna de répteis do mundo, representada por 753 espécies de Squamata (405 Serpentes, 276 “lagartos” e 72 Amphisbaenia), 36 espécies de Testudines e seis espécies de Crocodylia, totalizando 795 espécies (COSTA; BÉRNILS, 2018). Contudo, não existem estimativas atuais sobre o número de espécies desses grupos de vertebrados que efetivamente foram estudadas quanto à exibição de comportamentos lateralizados, quer seja em relação ao uso do campo visual e/ou membros locomotores.

Aqui cabe esclarecer que a conhecida classe Reptilia constitui, na verdade, um agrupamento parafilético de acordo com os pressupostos da Sistemática Filogenética. A condição parafilética dos répteis decorre da não inclusão das Aves como seu grupo irmão. Apesar de não possuir valor filogenético, o termo répteis continua sendo utilizado na literatura mundial por força da tradição (BENTON, 2005; KARDONG, 2011) e por isso será empregado no presente estudo.

Diante da riqueza de espécies e diversidade de linhagens evolutivas extraordinárias que caracterizam os anfíbios e répteis, mostra-se necessário saber o quão representativo é o número de espécies estudadas em relação à presença de lateralização comportamental no uso do campo visual e/ou membros locomotores, dentro de cada um desses grupos de vertebrados, e averiguar se o *status* atual de conhecimento permite ou não o estabelecimento de padrões gerais sobre a origem e evolução da lateralização comportamental nesses animais.

Portanto, o presente estudo teve por objetivo realizar uma revisão da literatura, em nível mundial, visando avaliar o *status* atual de conhecimento sobre comportamentos lateralizados quanto aos usos preferenciais do campo visual (direito ou esquerdo) e/ou dos membros locomotores anteriores e posteriores (direito ou esquerdo) em espécies de anfíbios e répteis, determinar quantas espécies, ordens e famílias têm sido mais comumente estudadas, verificar quais tipos de comportamentos lateralizados são mais comumente testados, discutir a aplicação de estudos sobre lateralização comportamental como ferramenta para avaliar o nível de bem-estar animal e também seu potencial para subsidiar estratégias de manejo e conservação de espécies; e finalmente indicar as tendências e perspectivas para estudos futuros.

## 2 OBJETIVOS

### 2.1 Objetivo Geral

O presente estudo teve por objetivo realizar uma revisão da literatura, em nível mundial, para avaliar o *status* atual de conhecimento das pesquisas sobre comportamentos lateralizados envolvendo o uso preferencial do campo visual (direito ou esquerdo) e/ou dos membros locomotores (direito ou esquerdo) na execução de atividades rotineiras e interações sociais, aplicadas a espécies de anfíbios e répteis.

### 2.2 Objetivos Específicos

1. Compilar a literatura publicada sobre comportamentos lateralizados em relação aos usos do campo visual e/ou dos membros locomotores em espécies de anfíbios e répteis; e determinar como se encontra distribuída essa produção bibliográfica entre os países do mundo;
2. Determinar o número de espécies, gêneros, famílias e ordens de anfíbios e répteis testadas quanto à exibição de comportamentos lateralizados em relação ao uso preferencial do campo visual (direito ou esquerdo) e/ou membros locomotores (direito ou esquerdo);
3. Evidenciar, com base em estudos experimentais prévios, os testes mais comumente usados para avaliar a presença de lateralização comportamental em espécies de anfíbios e répteis;
4. Verificar o *status* de conservação de cada uma das espécies de anfíbios e répteis testadas em relação à presença de comportamentos lateralizados;
5. Discutir o valor de estudos sobre comportamentos lateralizados como ferramenta complementar para avaliar as condições de bem-estar de espécimes de anfíbios e répteis vivendo em cativeiro e em seus habitats naturais; e
6. Discutir as linhas de pesquisa atualmente exploradas em estudos sobre comportamentos lateralizados em espécies de anfíbios e répteis; bem como fazer recomendações em relação à realização de pesquisas futuras.

### 3 REFERENCIAL TEÓRICO

#### 3.1 Conceituando assimetrias do sistema nervoso central e comportamento lateralizado em vertebrados

Sistemas nervosos centrais se encontram amplamente distribuídos nos vertebrados, bem como em alguns invertebrados (ALQADAH et al., 2018). Os hemisférios cerebrais são regiões de extrema importância para o funcionamento do SNC (sistema nervoso central), estes consistem em duas regiões divididas pelo plano mediano do corpo, ambos são interligados através do corpo caloso esta estrutura que por sua vez, possui função de estabelecer o intercâmbio de informações entre os dois hemisférios (NASS; GAZZANIGA, 1987). Cada hemisfério cerebral é responsável por controlar o lado oposto do corpo, ou seja, o hemisfério esquerdo é responsável por controlar ações realizadas do lado direito do organismo, enquanto que o hemisfério direito é especializado em controlar todo o lado esquerdo do organismo (BISAZZA; ROGERS; VALLORTIGARA, 1998).

A lateralização cerebral foi por bastante tempo considerada um caráter exclusivo dos seres humanos, entretanto, diante dos vários estudos publicados, é possível afirmar que, o comportamento lateralizado foi detectado em pelo menos um representante de cada classe de vertebrados existentes atualmente (BISAZZA; ROGERS; VALLORTIGARA, 1998).

A lateralização está associada principalmente a comportamentos essenciais e rotineiros dos indivíduos, a exemplo do forrageamento e captura de presas, fuga de predadores, respostas influenciadas pelo medo, comportamentos reprodutivos, entre outros (VALLORTIGARA; ROGERS, 2005).

Cada hemisfério cerebral exerce controle parcial ou total sobre a realização de tarefas, como também a expressão de emoções específicas (ROGERS, 2002c). Comportamentos como por exemplo, a discriminação e captura de presas (em peixes e sapos), forrageamento com discriminação e/ou manipulação de itens alimentares (nas aves) e abordagem com a manipulação de objetos (em aves e macacos) são controlados por ações do hemisfério cerebral esquerdo, e comportamentos a exemplo da detecção de predadores (em peixes e pintinhos domésticos), escape de predadores (em girinos, peixes, sapos e pintinhos domésticos), além de emoções a exemplo do medo (em pintinhos domésticos e ratos), além da agressividade (em

sapos, lagartos, pintinhos domésticos e macacos) são controlados pelo hemisfério cerebral direito (VALLORTIGARA; ROGERS, 2005).

É teorizado que nos vertebrados o hemisfério cerebral esquerdo está intimamente envolvido no controle de respostas que requerem decisões a partir de alternativas, este hemisfério deve ser capaz de inibir respostas antes da tomada de decisão mais apropriada e isto inclui inibir estímulos oriundos do hemisfério direito. Por outro lado, se acredita que o hemisfério cerebral direito é responsável por controlar respostas intensas, incluindo a expressão de emoções, o processamento de informações contidas no ambiente circundante e ações de fuga e de ataque a presas (ROGERS, 2002c).

Tratando especificamente de seres humanos, acredita-se que, o hemisfério cerebral esquerdo é especializado em controlar o sistema motor e a linguagem (este último principalmente em indivíduos destros), enquanto que, o hemisfério cerebral direito é o principal responsável pelas funções espaciais perceptuais (NASS; GAZZANIGA, 1987). A hipótese da valência emocional também destaca a diferenciação entre os hemisférios cerebrais, enquanto que as emoções consideradas positivas são processadas a partir do hemisfério esquerdo, e as emoções negativas por sua vez, são processadas a partir do hemisfério direito (DAVIDSON, 2003; SANTOS; QUAGLIA, 2017).

Referente a estruturação do cérebro, além dos hemisférios cerebrais, o epítalamo é considerado uma importante estrutura do SNC dos vertebrados, localizado no interior do diencéfalo, o epítalamo é uma pequena região formada a partir de dois conglomerados neuronais organizados de formas distintas: As habenulas e o complexo pineal. Vários estudos realizados em vertebrados relatam importantes assimetrias com relação aos núcleos habenulares e o complexo pineal, levando em consideração a sua estrutura, como também, diferenças na conectividade neuronal, neuroquímica e expressão gênica (CONCHA; WILSON, 2001).

As habenulas são núcleos duplos que se localizam dorsalmente no diencéfalo, estes são órgãos fotossensíveis e aparentemente podem influenciar o comportamento do animal (ANDREW, 2009). Se demonstra grande interesse no estudo das habenulas, pois muitos vertebrados apresentam assimetrias com relação ao tamanho destas estruturas e dos circuitos neurais entre os lados esquerdo e direito do SNC. Atualmente existem evidências que demonstram a importância dessa estrutura, a mesma está associada a regulação do

comportamento adaptativo nos vertebrados (AIZAWA, 2012). Nos anfíbios, os núcleos habelunares aparentemente estão relacionados com a reprodução, por exemplo, é observado que, rãs machos e fêmeas da espécie *Pelophylax lessonae* (Camerano, 1882) (família Ranidae) apresentaram aumento das habenulas durante a primavera, época do ano em que estes animais estão sexualmente ativos (KEMALI; GUGLELMOTTI; FIORINO, 1990).

A arquitetura habenular de peixes e anfíbios são semelhantes, a maior distinção ocorre em relação ao modo em que estas estruturas se encontram dispostas nos lagartos, curiosamente foi descoberto que, durante o início do desenvolvimento a orientação das habenulas do peixe-zebra (espécie modelo) ocorre de forma semelhante ao que é observado nos mamíferos (AIZAWA, 2012). Os núcleos habelunares apresentam tamanho assimétrico em tubarões, em alguns peixes teleósteos, e em alguns anfíbios e répteis em geral, grande parte das aves e dos mamíferos apresentam habenulas simétricas, entretanto certas espécies fogem à regra e apresentaram núcleos assimétricos (BISAZZA; ROGERS; VALLORTIGARA, 1998; CONCHA; WILSON, 2001).

O complexo pineal é formado pelos órgãos pineal e parapineal, o órgão pineal já foi descrito em grande parte dos vertebrados, porém são poucas as assimetrias associadas a esta estrutura, entretanto, o órgão parapineal por vezes apresenta conectividade assimétrica e também posicionamento assimétrico. Este órgão já foi estudado em lampreias, peixes teleósteos, celacantos, e em alguns répteis, entretanto, não existe conhecimento da presença deste órgão em anfíbios adultos, peixes cartilagosos, aves e mamíferos (CONCHA; WILSON, 2001). O complexo pineal nos anfíbios é formado por um órgão frontal e um órgão pineal, o órgão frontal está localizado sob a pele entre os olhos do anuro e apresenta fotorreceptores e neurônios que enviam axônios até o órgão pineal no interior do crânio (VAN DE KAMER, 1965). Nos répteis, o órgão pineal junto com o olho parietal formam o complexo pineal, o olho parietal é encontrado em indivíduos da ordem Rhynchocephalia e em algumas espécies de lagartos. Os órgãos pineais nos répteis apresentam células receptoras rudimentares capazes de realizarem atividades secretoras, aparentemente esta estrutura possui função fotoneuroendócrina (TOSINI, 1997).

O olho parietal é estruturado de forma semelhante aos olhos laterais de outros vertebrados, ele possui fotorreceptores bastante desenvolvidos e células ganglionares que

transmitem as informações para o cérebro com eficácia (ENGBRETSON, 1992). Pouco se conhece sobre a relação das assimetrias presentes na região do epítalamo e as assimetrias no comportamento dos animais, entretanto, é possível que estudos genéticos e comportamentais nestes animais elucidem diversos questionamentos em relação ao surgimento e consequências destas assimetrias sobre os vertebrados (CONCHA; WILSON, 2001).

### **3.2 Comportamentos lateralizados em níveis individual e populacional**

A lateralização comportamental nos indivíduos podem ser classificada em dois tipos: Lateralização de nível individual e a de nível populacional. A primeira também é denominada de antisimetria, e ocorre quando o referido comportamento está presente na maioria dos indivíduos de uma população, porém, estatisticamente o comportamento não é dominante na população (ROGERS, 2002c). Conforme Vallortigara, Rogers e Bisazza (1999) espécies que possuem hábito de vida solitário estão mais propensas a apresentarem lateralização de nível individual. O estudo realizado por Bonati, Csermely e Romani (2008) demonstrou a presença de lateralização em nível individual em lagartos da espécie *Podarcis muralis*. Lagartos dessa espécie exibem uso preferencial do campo visual quando atacam suas presas.

Em relação à lateralização a nível populacional, também conhecida por assimetria direcional (WIPER, 2017) a mesma ocorre quando a maioria dos indivíduos de uma mesma população apresentam preferências para uma mesma direção (BISAZZA; ROGERS; VALLORTIGARA, 1998; ROGERS, 2002c). É hipotetizado que a lateralização a nível populacional surja da necessidade de um organismo individualmente assimétrico manter um contexto social com outros organismos individualmente assimétricos, em outras palavras, organismos podem apresentar comportamentos semelhantes e se unirem de forma dependente uns aos outros a fim de buscar, por exemplo, maior proteção para o grupo contra os ataques de predadores (ROGERS, 2002c; GHIRLANDA; VALLORTIGARA, 2004).

Conforme Ghirlanda e Vallortigara (2004), para muitas funções, os vertebrados apresentam comportamento lateralizado a nível populacional. O estudo realizado por Ströckens, Güntürkün e Ocklenburg (2013) demonstrou que (51,26%) de 119 espécies pertencentes a 5 classes de Vertebrados (Peixes, Anfíbios, Répteis, Aves e Mamíferos), apresentaram comportamento lateralizado em relação ao uso dos membros a nível populacional.

Indivíduos de uma mesma espécie podem apresentar os dois níveis de lateralização, estes podem exibir a lateralização a nível individual e lateralização a nível populacional ao mesmo tempo, a exemplo do estudo realizado por Hook-Costigan e Rogers (1995) em que observaram às atividades de um grupo de saguis comuns *Callithrix jacchus*, e foi constatada a presença de viés individual significativo em ações de alimentação espontânea, enquanto nas funções relacionadas a preferência do uso do olho foi observado que a maioria dos indivíduos apresentaram preferências significativas para o uso do campo visual direito, indicando um viés de lateralização de nível populacional neste grupo de saguis.

### **3.3 Estudos sobre assimetrias do sistema nervoso central e comportamentos lateralizados em peixes**

Diversos estudos sobre o comportamento lateralizado foram realizados em peixes, estes animais apresentam uma grande diversidade (POUGH; HEISER; JANIS, 2008), além disso, podem ser peças chave que auxiliem em estudos sobre a evolução da lateralidade nos vertebrados, Vallortigara e Bisazza (2002) supõem que provavelmente os padrões de lateralização dos vertebrados permaneceram sem alterações neste grupo ao decorrer do tempo.

Rogers (1989) sugere que, a direção da lateralização em animais de modo de vida solitário não é tão importante, entretanto a lateralização populacional pode de fato influenciar fortemente a interação social e a estruturação de um grupo, neste caso o cardume. Peixes podem ser lateralizados a nível individual ou populacional. No estudo realizado por Reddon e Hurd (2008) foi observada a lateralização a nível individual em peixes ciclídeos da espécie *Archocentrus nigrofasciatus* e também foi encontrada uma correlação entre a lateralização cerebral, a personalidade e o sexo dos animais. No estudo, fêmeas não-agressoras se apresentaram acentuadamente mais lateralizadas do que machos não-agressores, entretanto, levando em consideração indivíduos agressores, os machos se mostraram mais lateralizados que as fêmeas. Bisazza e Vallortigara (1997) descreveram a lateralização de nível populacional em machos da espécie *Gambusia holbrooki*, os indivíduos desta espécie em sua maioria nadaram preferencialmente no sentido horário após serem introduzidos em um ambiente na presença de predadores.

O comportamento de fuga e de predação em peixes estão diretamente associados a lateralidade. Muitos peixes apresentam comportamento lateralizado durante o escape

(BISAZZA; CANTALUPO; VALLORTIGARA, 1997). Peixes de recifes de corais apresentaram acentuação da lateralidade quando expostos a áreas de grande risco de predação (FERRARI et al., 2015). De forma similar alguns peixes oriundos de áreas de alto e baixo risco de predação que foram expostos a diversas situações de experiências visuais (predadores vivos, objetos) apresentaram o uso lateralizado de um dos olhos (BROWN; GARDNER; BRAITWAITE, 2004). Se tratando da influência da lateralidade sobre o comportamento de predação, em alguns peixes ciclídeos a direção de ataque está intimamente ligada ao grau de assimetria da boca do animal, aqueles animais que apresentaram maior assimetria bucal obtiveram maior sucesso nas taxas de predação e conseqüentemente apresentaram alimentação mais eficiente (TAKEUCHI et al., 2016).

A exposição de peixes a grandes quantidades de dióxido carbono (CO<sub>2</sub>) promove uma série de disfunções e afetam a lateralidade, Domenici et al. (2011) observou que, larvas de peixe de recife de coral expostas a níveis altos de CO<sub>2</sub> tomaram decisões repetitivas, o dióxido de carbono pode afetar diretamente as funções cerebrais e o desempenho cognitivo das larvas de peixe e conseqüentemente é possível que haja o comprometimento da lateralização nestes animais. Welch et al. (2014) de forma semelhante observou que a quantidade de dióxido de carbono elevado afetou a lateralização comportamental em peixes juvenis oceânicos. Estudos como estes são sempre preponderantes, devido as mudanças climáticas e a crescente quantidade de CO<sub>2</sub> dissolvido nos oceanos (KROEKER et al., 2013) que ameaça de diversas formas o equilíbrio dos ecossistemas marinhos.

### **3.4 Estudos sobre assimetrias do sistema nervoso central e lateralização comportamental em tetrápodes**

A lateralização é amplamente distribuída e pode ser observada em vários representantes de todas as classes de tetrápodes (CLAPHAM, 1995; SOYMAN; YILMAZ; CANBEYLI, 2018; GOLLER; SUTHERS, 1995; MAGAT; BROWN, 2009). Grande parte dos trabalhos realizados com os Tetrapoda ocorreram em indivíduos pertencentes a classe dos mamíferos, neste amplo e diversificado grupo foram realizados inúmeros trabalhos e que levaram em consideração grande parte das ordens desta classe de animais, a lateralização foi detectada em **Primates**: Nos primatas humanos, foi demonstrado que, em uma população de caçadores-coletores da Tanzânia, 96% dos indivíduos utilizaram a mão direita ao manusearem

ferramentas, além disso, foram realizadas descobertas que provaram o funcionamento lateralizado do hipocampo humano (CAVANAGH et al., 2016). Se tratando dos primatas não-humanos, foi observada a presença de comportamento social lateralizado em Chimpanzés e Gorilas (QUARESMINI et al., 2014). **Carnívoros:** Lateralização do uso das patas em Cães (WELLS, 2003), e lateralidade motora em Gatos (WELLS; MILLSOPP, 2009). **Roedores:** Ratos que apresentaram um viés a nível individual no ato de girar a cabeça (SOYMAN; YILMAZ; CANBEYLI, 2018). **Perissodáctilos:** Cavalos apresentaram lateralização motora (uso das patas) e sensorial (utilização das narinas) (McGREEVY; ROGERS, 2005). **Artiodáctilos:** Ovelhas apresentaram lateralidade ao escolherem uma direção ao saírem de labirintos (ANDERSON; MURRAY, 2013), lateralização visual em Vacas (PHILLIPS et al., 2015). **Cetáceos:** A dominância do uso do olho direito/hemisfério cerebral esquerdo no processamento de informações visuoespaciais em Golfinhos-nariz-de-garrafa (KILIAN; VON FERSEN; GÜNTÜRKÜN, 2000), assimetrias comportamentais em Baleias (CLAPHAM, 1995), e ainda, lateralidade de nível populacional em Baleias Jubarte nos comportamentos de rotação e de alimentação (CANNING et al., 2011).

Estudos sobre comportamento lateralizado em aves são bem representativos e diversificados. O cérebro das aves apresenta um grande número de lateralizações relacionadas principalmente a sua função e estrutura, são encontrados vários tipos de assimetrias comportamentais neste grupo (ROGERS, 1996). Foi observado por exemplo, que as aves utilizam seus olhos como unidades independentes, e cada olho é responsável por inspecionar uma diferente área do ambiente (BISAZZA; ROGERS; VALLORTIGARA, 1998), o uso preferencial dos olhos durante o comportamento de vigilância em pássaros (FRANKLIN; LIMA 2001) lateralização em respostas emitidas durante situações de medo (KOBOROFF; KAPLAN; ROGERS, 2008) e situações de agressividade influenciando a lateralização na utilização do pé durante o forrageamento e manipulação de objetos (MAGAT; BROWN, 2009) e ainda, assimetrias funcionais a exemplo da lateralização no controle do canto nos pássaros (GOLLER; SUTHERS, 1995).

A lateralidade nas aves também pode ser fortemente influenciada pela luz, principalmente quando a luminosidade se apresenta de forma incisiva ou ausente durante os períodos de incubação, alguns pintinhos que foram incubados com a forte exposição a luz se apresentaram lateralizados e conseqüentemente obtiveram ótimo desempenho em atividades

como, forrageamento e vigilância de predadores em comparação a pintinhos incubados no escuro (DHARMARETNAM; ROGERS, 2005), em um estudo semelhante, foi demonstrado que pombos expostos a luz durante o período embrionário apresentaram lateralização visual, e esta lateralidade foi responsável por modular os sistemas visuoperceptivos e visuomotor nestes animais (SKIBA; DIEKAMP; GÜNTÜRKÜN, 2002).

Grande parte dos estudos sobre comportamento lateralizado realizados nos Lissamphibia envolveram principalmente indivíduos pertencentes a ordem Anura, alguns representantes da ordem Caudata também se mostraram lateralizados, entretanto devido à escassez de estudos realizados, os dados e informações obtidos referentes a este grupo estão distantes do ideal em comparação com outros grupos, e de forma também preocupante, na literatura não foram encontradas publicações que levam em consideração o comportamento lateralizado em representantes da ordem Gymnophiona.

Os estudos realizados nos Anura apresentaram enfoque com relação a lateralização do uso do campo visual direito e esquerdo (durante ações agressivas contra coespecíficos ou presas e também defesa dos ataques oriundos de outros indivíduos), além do uso preferencial dos membros locomotores anteriores e posteriores, esquerdos e direitos. A maioria dos estudos foram realizados com ênfase em anfíbios anuros adultos, todavia, existem importantes dados sobre trabalhos realizados com anuros em sua fase larval, os girinos apesar de não possuírem membros exibem diversos tipos de lateralização desde as primeiras fases de seu desenvolvimento, a exemplo da lateralização visual (exposição diante espelhos, visualização de coespecíficos e apresentação de réplicas de predadores reais) e além disso, lateralizações motoras no ato de girar o corpo após a captura de ar na superfície da água. Com relação aos estudos realizados nos indivíduos da ordem Caudata, a presença de lateralidade foi notada durante o comportamento de cortejo, durante o comportamento sexual na transferência de espermatóforos (cápsula contendo espermatozóides), além da lateralização visual durante a captura de presas e no comportamento de escape.

Estudos sobre a lateralização com enfoque na classe Reptilia são relativamente escassos (STANCHER et al., 2006). Às pesquisas com a relação ao comportamento lateralizado neste grupo iniciaram apenas no final do século XX, entretanto, esta linha de pesquisa vem se consolidando ao longo do tempo. Répteis são bastante diversificados, e por este motivo

apresentam distintos planos corporais, variadas formas de locomoção, diferentes tipos de habitat e conseqüentemente estes e outros fatores influenciam ou são influenciados pelo comportamento lateralizado nestes animais.

Os répteis são considerados peças-chave para a compreensão do surgimento da lateralização cerebral nos vertebrados, apesar dos répteis modernos apresentarem marcantes distinções em relação aos seus ancestrais, eles muito provavelmente preservaram características importantes, a exemplo de estruturas cognitivas (SOVRANO; QUARESMINI; STANCHER, 2018). Estes e outros fatores reforçam a necessidade da realização de novos estudos sobre a lateralização em répteis, principalmente com relação à caracteres evolutivos intrínsecos aos vertebrados.

De modo geral, os estudos com indivíduos pertencentes a classe Reptilia levaram em consideração principalmente a lateralização motora, visual e reprodutiva, por ser um grupo bastante diversificado os testes variaram de acordo com às especificidades de cada animal. As metodologias mais utilizadas foram, o teste de endireitamento postural (método também utilizado nos anfíbios anuros) o enfoque das análises foi de observar os viés lateralizado da utilização dos membros anteriores ou posteriores e/ou membros esquerdos ou direitos durante ações de correção postural em representantes da ordem dos Testudines, além de experimentos que adotaram uma arena de testes retangular contendo espelhos na região interior, os quais refletiam a imagem do animal e simulavam a presença de coespecíficos (SOVRANO; QUARESMINI; STANCHER, 2018), o teste de submersão e inversão (MALASHICHEV, 2016), e nos lagartos a lateralidade visual durante ações de busca de refúgio (escape), predação, captura de presas e ações agressivas contra coespecíficos foram observadas e representam grande interesse para os pesquisadores, por fim mas não menos importante, nas serpentes foram estudadas de forma contundente a lateralidade reprodutiva e comportamental com relação ao ato de enrolar seu corpo.

Pressões seletivas e/ou outros fatores ambientais atuam sobre a maioria dos indivíduos de uma população, ocasionando assim a escolha de uma direção específica, a exemplo do estresse agudo, que afetou diretamente a lateralização de indivíduos da espécie *Anolis carolinensis* durante ações agressivas, no estudo 13 organismos foram individualmente acondicionados em gaiolas, a posteriori os animais foram inseridos em outras gaiolas juntos de

outros indivíduos machos, o que ocasionou lutas por território e altos picos de estresse, normalmente os lagartos *Anolis* utilizam preferencialmente o olho esquerdo em respostas agressivas, porém neste estudo os animais afetados pelo estresse, apresentaram redução na agressão mediada pelo olho esquerdo, entretanto, a agressão associada ao uso do olho direito não se modificou (DECKEL, 1998).

Apesar de poucos estudos em relação ao tema, fatores hormonais também podem influenciar a lateralização dos organismos, agindo principalmente sobre a determinação da direção que o indivíduo é lateralizado, por exemplo, pintinhos quando incubados na escuridão normalmente não desenvolvem assimetrias estruturais e comportamentais acentuadas, quando estes são incubados na presença de luz artificial, a lateralização do campo visual se torna bastante marcante, os hormônios esteroides e corticosteroides realizam o mesmo papel da luz nos pintinhos quando estes são incubados em completa escuridão (CONCHA; BIANCO; WILSON, 2012), além disso, hormônios a exemplo dos corticoides podem influenciar diretamente às assimetrias cerebrais funcionais em humanos (OCKLENBURG et al., 2016).

Estudos com enfoque no desenvolvimento do comportamento lateralizado ao decorrer da evolução são relativamente escassos e conseqüentemente são pouco discutidos, lacunas no conhecimento a respeito de como a lateralização teria evoluído nos vertebrados ainda persistem. Conforme Stancher, Sovrano e Vallortigara (2018) estudiosos consideraram a evolução do comportamento lateralizado a partir de duas hipóteses: A primeira hipótese sugere que a lateralização foi herdada de um ancestral comum, enquanto a segunda hipótese implica que às assimetrias surgiram mais de uma vez ao decorrer da evolução dos vertebrados. Vallortigara et al., (1998) sugere que a lateralização cerebral encontrada em pássaros e mamíferos surgiu em um ancestral comum. Vallortigara e Rogers (2005) ressaltam que já foram observadas assimetrias em diversos animais incluindo indivíduos ectotérmicos e endotérmicos (caráter plesiomórfico) corroborando com a hipótese de que a lateralização é um caráter herdado a partir de um vertebrado ancestral comum. Para Bonati, Csermely e Romani (2008) a hipótese mais aceita é que, a lateralização nos vertebrados foi transmitida a partir de um ancestral comum, e esta característica por sua vez foi preservada durante toda a evolução, e de acordo com Malashichev (2006) o grau de lateralização evoluiu em diversas linhagens de vertebrados como resultado da adição de novas características assimétricas a lateralizações pré-existentes.

## 4 MATERIAL E MÉTODOS

### 4.1 Procedimentos para realização da revisão da literatura

A revisão bibliográfica sistemática consiste em uma pesquisa acerca de um determinado tema utilizando a literatura como fonte principal de dados. Este tipo de revisão é de grande importância, pois possibilita compilar informações disponíveis em vários estudos publicados e que podem apresentar dados coincidentes e/ou conflitantes. Isso permite obter uma grande quantidade de dados, os quais são fundamentais para subsidiar novas sínteses sobre o *status* de conhecimento de determinado tema e sugerir novos direcionamentos para futuras pesquisas (FIGUEIREDO, 1990; SAMPAIO; MANCINI, 2007; BOTELHO; CUNHA; MACEDO, 2011).

Foi considerado para esta revisão da literatura o período compreendido a partir de 1980 até maio de 2019, correspondendo a quase 39 anos. Foram incluídos nesta revisão os artigos e capítulos de livros que tratavam sobre a lateralização visual (preferência em relação ao uso do campo direito ou esquerdo) e/ou motora (uso preferencial dos membros locomotores anteriores e posteriores, direito ou esquerdo) em espécies de anfíbios e répteis, em nível mundial. Todas as informações obtidas a partir dos artigos e capítulos de livros examinados foram organizadas em planilhas em formato Excel para análises posteriores.

As pesquisas bibliográficas foram realizadas durante o período de janeiro de 2018 a maio de 2019, estas foram realizadas acessando as bases de dados dos seguintes indexadores: Google Acadêmico, Science Direct, SCielo e Scopus. Foram utilizadas palavras-chave e expressões em Inglês, tais como: “Behavioral lateralization”, “Behavioral lateralization in reptiles”, “Lateralized behaviour in lizards”, “Lateralized behaviour in turtles and tortoises”, “Behavioral lateralization in amphibians”, “Lateralized behavior in anurans”, “Lateralized behavior in tadpoles”, bem como suas versões em Português.

Os nomes científicos das espécies de anfíbios e répteis listadas nesta revisão da literatura foram atualizados de acordo com o *Integrated Taxonomic Information System* (ITIS) (2020), *The Amphibians Species of the World* (FROST, 2019) e *The Reptiles Database* (UETZ; FREED; HOSÊK, 2019).

Foram verificados os *status* de conservação de cada uma das espécies de anfíbios e répteis testadas para lateralização comportamental e listadas no presente estudo, visto que os dados já disponíveis na literatura sobre comportamentos lateralizados visual e motor em espécies de anfíbios e répteis podem contribuir também para avaliação das condições de bem-estar animal (boas ou más), quer seja de espécimes mantidos em cativeiro (zoológicos e biotérios) ou daqueles livres na natureza (por exemplo, reintroduzidos ou translocados recentemente) e, nesse último caso, fornecer subsídios adicionais para aumentar a eficiência de estratégias de manejo e conservação de populações ameaçadas de extinção.

Para a finalidade da conservação foram realizadas consultas à Lista Vermelha de Espécies Ameaçadas da IUCN (Unidade Internacional para a Conservação da Natureza e Recursos Naturais) (2019), o Livro Vermelho da Fauna Brasileira Ameaçada de Extinção (2018) publicado pelo Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade do Ministério do Meio Ambiente; e também os Apêndices I, II e III da CITES (Convenção sobre o Comércio Internacional de Espécies da Fauna e da Flora Silvestre Ameaçada de Extinção) (2020).

#### **4.2 Análises dos dados**

Os dados compilados a partir dessa revisão da literatura foram analisados usando estatística descritiva (valores em frequências absolutas e percentuais e representação em gráficos em pizza) (ZAR, 2014).

## 5 RESULTADOS E DISCUSSÃO

### *5.1 Estudos publicados sobre comportamentos lateralizados em espécies de anfíbios*

Nesta revisão de literatura foram compiladas 32 publicações sobre comportamentos lateralizados referentes ao uso preferencial do campo visual (direito ou esquerdo) e/ou dos membros locomotores anteriores e posteriores (direito ou esquerdo), e comportamento lateralizado durante a reprodução, envolvendo um total de 27 espécies de anfíbios, distribuídas do seguinte modo: 22 espécies de Anuros pertencentes a 16 gêneros, distribuídos entre dez famílias (totalizando 27 publicações) e 5 espécies da ordem Caudata pertencentes a quatro gêneros, distribuídos entre duas famílias (correspondendo a seis publicações). Nenhuma espécie de Gymnophiona foi investigada quanto à exibição de comportamentos lateralizados (Tabela 1).

Dentre as famílias de anfíbios anuros, os Ranidae apresentaram o maior número de espécies investigadas quanto à presença de comportamentos lateralizados no que diz respeito aos usos do campo visual e/ou dos membros locomotores ( $n = 6$  espécies), seguidas pelos Bufonidae, Bombinatoridae e Pipidae, cada uma delas com três espécies; e as demais famílias com uma a duas espécies testadas (Tabela 1). Entre os Caudata, o maior número de espécies estudadas quanto à exibição de comportamentos lateralizados pertence à família Salamandridae (quatro espécies pertencentes a três gêneros) (Tabela 1).

Os dados obtidos nesta revisão da literatura indicam claramente que os números de espécies, gêneros e famílias de anuros e caudados investigados quanto à exibição de comportamentos lateralizados constituem sub-representações da riqueza de espécies, gêneros e famílias atualmente reconhecidas como pertencentes a esses dois grandes grupos de anfíbios. Até o presente momento, somente 0,3% (22 das 7172) espécies, 3,5% dos gêneros (16 dos 454) e 18,5% (10 das 54) famílias de anuros e apenas 0,7% das espécies (5 das 739), 5,9% dos gêneros (4 dos 68) e 20% (2 das 10) famílias de caudados foram investigadas quanto à manifestação de comportamentos lateralizados. Constatou-se também que as espécies de Gymnophiona (cecílias) têm sido totalmente negligenciadas nesses estudos. Os anfíbios atualmente estão divididos em: Lissamphibia (anfíbios atuais) compostos por 7172 espécies de Anura (distribuídas em 454 gêneros e 54 famílias), 739 espécies de Caudata (distribuídas em

68 gêneros e dez famílias) e 214 espécies de Gymnophiona (distribuídas em 33 gêneros e dez famílias), totalizando 8125 espécies (AMPHIBIAWEB, 2020).

**Tabela 1.** Lista das espécies de anfíbios estudadas quanto à exibição de comportamentos lateralizados em relação aos usos do campo visual (direito ou esquerdo) e/ou dos membros locomotores (direito ou esquerdo), de acordo com a presente revisão da literatura.

Ordens/famílias	Espécies	Referências
<b>Anura</b>		
Bufonidae	<i>Bufo bufo</i> (Linnaeus, 1758)	VALLORTIGARA et al. (1998); BISAZZA et al. (1996; 1997, 2002); ROBINS et al. (1998); LIPPOLIS et al. (2002); DADDA; SOVRANO; BISAZZA (2003); ZECHINI et al. (2017).
	<i>Bufo viridis</i> (Laurenti, 1768)	VALLORTIGARA et al. (1998); ROBINS et al. (1998); LIPPOLIS et al. (2002); BISAZZA et al. (2002); MALASHICHEV; NIKITINA (2002); SOVRANO (2007).
	<i>Rhinella marina</i> (Linnaeus, 1758)	BISAZZA et al. (1996); ROBINS et al. (1998); LIPPOLIS et al. (2002); ROBINS; ROGERS (2002b, 2004; 2006).
<b>Bombinatoridae</b>		
	<i>Bombina bombina</i> (Linnaeus, 1761)	MALASHICHEV; NIKITINA (2002).
	<i>Bombina orientalis</i> (Boulenger, 1880)	GOREE; WASSERSUG (2001); ZECHINI et al. (2017).
	<i>Bombina variegata</i> (Linnaeus, 1758)	BISAZZA et al. (2002)

Tabela 1 (Continuação).

Ceratophryidae	<i>Ceratophrys ornata</i> (Bell, 1843)	MALASHICHEV (2006).
Leptodactylidae	<i>Leptodactylus melanonotus</i> (Hallowell, 1861)	BRIGGS-GONZALEZ; GONZALEZ (2016).
Microhylidae	<i>Microhyla ornata</i> (Duméril e Bibron, 1841)	YAMASHITA, NAITOH; WASSERSUG (2000).
Pelodryadidae	<i>Litoria latopalmata</i> Günther, 1867	ROGERS (2002b)
	<i>Ranoidea caerulea</i> (White, 1790)	ROGERS (2002b); ROBINS; ROGERS (2006); MALASHICHEV (2006).
Pelobatidae	<i>Pelobates fuscus</i> (Laurenti, 1768)	MALASHICHEV (2006).
Pipidae	<i>Xenopus borealis</i> (Parker, 1936)	ZECHINI et al. (2017).
	<i>Xenopus laevis</i> (Daudin, 1802)	WASSERSUG; NAITOH; YAMASHITA (1999); KOSTYLEV; MALASHICHEV (2007); GOUCHIE; ROBERTS; WASSERSUG (2008a, 2008b); GILJOV; KARENINA; MALASHICHEV (2009); ZECHINI et al. (2017).
	<i>Xenopus tropicalis</i> (Gray, 1864)	ZECHINI et al. (2017).
Phyllomedusidae	<i>Agalychnis callidryas</i> (Cope, 1862)	BRIGGS-GONZALEZ; GONZALEZ (2016).

Tabela 1 (Continuação).

Ranidae	<i>Lithobates catesbeianus</i> (Shaw, 1802)	WASSERSUG; NAITOH; YAMASHITA (1999).
	<i>Lithobates pipiens</i> (Schreber, 1782)	BAUER (1993).
	<i>Lithobates sylvaticus</i> (LeConte, 1825)	OSEEN; NEWHOOK; WASSERSUG (2001); LUCON- XICCATO et al. (2016).
	<i>Nidirana daunchina</i> (Chang, 1933)	FANG et al. (2014); XUE et al. (2015).
	<i>Pelophylax lessonae</i> (Camerano, 1882)	BISAZZA et al. (2002); MALASHICHEV (2006).
	<i>Rana temporaria</i> Linnaeus, 1758	BISAZZA et al. (2002); MALASHICHEV (2006); ZECHINI et al. (2017).
<b>Caudata</b>		
Ambystomatidae	<i>Ambystoma mexicanum</i> (Schaw e Nodder, 1798)	IZVEKOV et al. (2018), OGNEVAJA et al. (2018).
Salamandridae	<i>Ichthyosaura alpestris</i> (Laurenti, 1768)	MARZONA; GIACOMA (2002).
	<i>Lissotriton italicus</i> (Peracca, 1898)	MARZONA; GIACOMA (2004).
	<i>Lissotriton vulgaris</i> (Linnaeus, 1758)	GREEN (1997)
	<i>Pleurodeles waltl</i> (Michahelles, 1830)	GILJOV; KARENINA; MALASHICHEV (2009).

A lacuna de conhecimento sobre o comportamento lateralizado nos anfíbios ressalta o tamanho do desafio para determinar o quão amplamente se encontra distribuída a lateralização entre as espécies e linhagens de anfíbios; e isso impõe limitações ao estabelecimento de padrões sobre a evolução de comportamentos lateralizados dentro desse grupo de vertebrados. Apesar dessas limitações, tem sido sugerido que existe um padrão básico comum de lateralização comportamental presente no ancestral dos Chordata e que esse caráter comportamental é amplamente distribuído entre os grupos atuais de vertebrados, apesar de ter sido perdido secundariamente em alguns deles (BISAZZA; ROGERS; VALLORTIGARA, 1998; VALLORTIGARA, ROGERS; BISAZZA, 1999; ROGERS, 2002c; ROGERS, 2014; ROGERS; VALLORTIGARA, 2015).

O fato da maioria dos estudos sobre comportamentos lateralizados envolverem espécies de anuros parece refletir a grande riqueza de espécies, distribuição geográfica relativamente ampla das espécies investigadas e a existência de adaptações morfológicas relacionadas às formas corporais típicas (sapos, rãs e pererecas), tipos de locomoção (andadores, saltadores e escaladores), posição lateral dos olhos e assimetrias morfológicas internas. Em conjunto, esses atributos tanto facilitam a obtenção de espécimes quanto fornecem suporte para que sejam testadas várias hipóteses relacionadas à influência da morfologia na exibição de comportamentos lateralizados. Por exemplo, a presença de assimetrias morfológicas (sobreposição das cartilagens do epicoracóide direito e esquerdo na cintura peitoral) em espécies de anuros foi testada como um fator capaz de influenciar a manifestação de comportamentos lateralizados em relação ao uso preferencial dos membros anteriores (direito ou esquerdo) (MALASHICHEV; NIKITINA, 2002; ROBINS; ROGERS, 2002; KOSTYLEV; MALASHICHEV, 2007).

Semelhantemente, o número e posição dos espiráculos (ou opérculos) dos girinos foram testados para avaliar se essas estruturas estavam associadas à exibição de lateralização comportamental no sentido que os girinos giram durante a natação (se à direita ou à esquerda) depois engolfar o ar atmosférico (WASSERSUG; NAITOH; YAMASHITA, 1999; WASSERSUG; YAMASHITA, 2002; MALASHICHEV; WASSERSUG, 2004; ZECHINI et al. (2017).

Também em contribui o fato de que algumas características comportamentais dos anuros, tais como a produção de vocalizações de anúncio e formação de agregações durante a estação reprodutiva (AICHINGER, 1987; GOTTSBERGER; GRUBERT, 2004), facilitam a captura de espécimes adultos e suas larvas (girinos) em campo. Além disso, a manutenção de espécimes adultos e girinos em cativeiro mostra-se relativamente fácil e pouco onerosa (ROBINS, 1997; BISAZZA et al., 1997; ROBINS et al., 1998; GOUCHIE; ROBERTS; WASSERSUG, 2008a).

O interesse maior em investigar a existência de comportamentos lateralizados em espécies de anuros parece ser também estimulado pelo fato de que a maioria de suas espécies passa por dois estágios distintos ao longo de seu desenvolvimento ontogenético, ou seja uma fase larval aquática (chamada girino) e a fase adulta terrestre. Esse traço de sua história de vida permite avaliar possíveis alterações, por exemplo, na expressão de comportamentos lateralizados associados às extraordinárias mudanças morfoecológicas que esses anfíbios sofrem (WASSERSUG; YAMASHITA, 2002; MALASHICHEV; ROBINS, 2018).

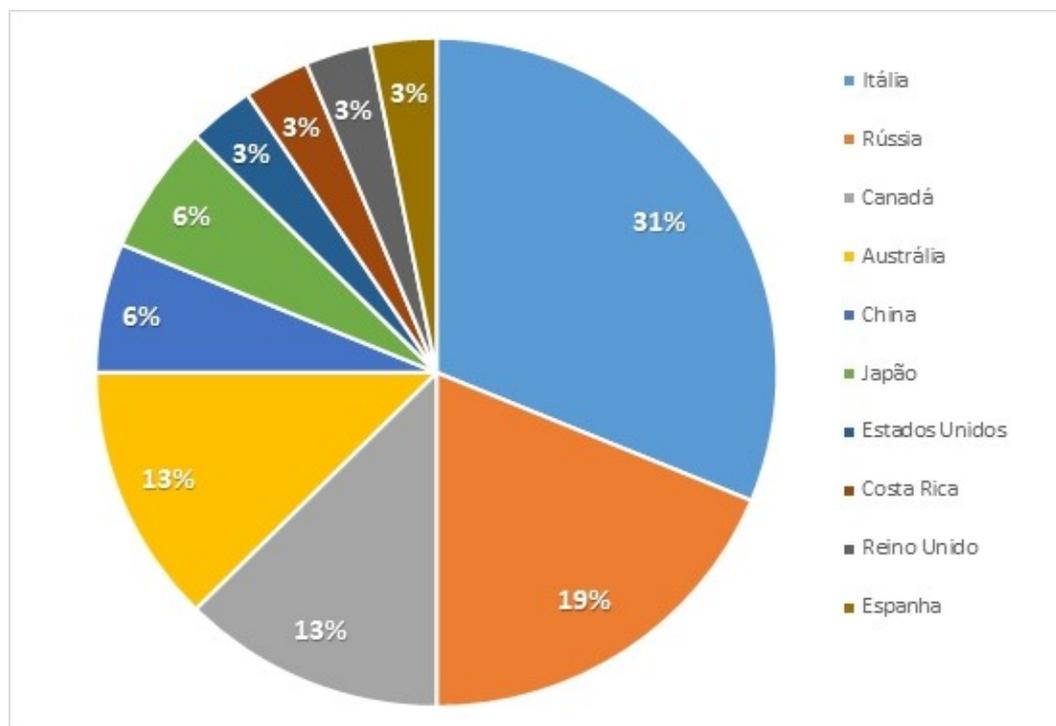
Conjuntamente, todas essas características tornam os anfíbios anuros bons modelos para estudar a origem e distribuição de comportamentos lateralizados associados aos usos do campo visual e/ou dos membros locomotores (BISAZZA et al., 1997; WASSERSUG; NAITOH; YAMASHITA, 1999; WASSERSUG; YAMASHITA, 2002; MALASHICHEV, 2006; SOVRANO, 2007; MALASHICHEV; ROBINS, 2018).

Contrariamente, os Caudata (salamandras e tritões) e as Gymnophiona (cecílias ou cobras-cegas) são grupos menos diversificados e apresentam distribuição geográfica mais restrita quando comparados aos anfíbios anuros (WIENS, 2007; POUGH; HEISER; JANIS, 2008; VITT; CALDWELL, 2014; AMPHIBIAWEB, 2020). Em parte, isso pode explicar o baixo número de publicações envolvendo espécies de salamandras e tritões (GREEN, 1997; MARZONA; GIACOMA, 2002, 2004; GILJOV; KARENINA; MALASHICHEV, 2009; OGNEVAJA et al., 2018; IZVEKOV et al., 2018). O fato das cecílias não possuírem os membros locomotores (ápodes), seus olhos serem vestigiais e a maioria de suas espécies adotar hábito de vida fossorial (POUGH; HEISER; JANIS, 2008; VITT; CALDWELL, 2014) também podem explicar a ausência de estudos sobre comportamentos lateralizados envolvendo espécies desse grupo de anfíbios (STRÖCKENS; GÜNTÜRKÜN; OCKLENBURG, 2013).

## 5.2 Distribuição da produção bibliográfica sobre comportamentos lateralizados em espécies de anfíbios entre os países do mundo

Conforme indicado na Figura 1, considerando o total de publicações sobre comportamentos lateralizados envolvendo espécie de anfíbios (n = 32 publicações), os países que concentram as maiores produções bibliográficas sobre esse tema, até o presente momento, são a Itália (n = 10 estudos; 31%), Rússia (n = 6 estudos; 19%), Canadá (n = 4 estudos; 13%) e Austrália (n = 4 estudos; 13%), respectivamente.

**Figura 1.** Distribuição da produção bibliográfica sobre comportamentos lateralizados em espécies de anfíbios entre os países do mundo, de acordo com a presente revisão da literatura.



**Fonte:** Elaborado pelo próprio autor.

No Brasil nenhum estudo foi publicado abordando comportamentos lateralizados em espécies de anfíbios nos últimos 39 anos, de acordo com a presente revisão da literatura. Essa lacuna de conhecimento absoluta persiste apesar do Brasil possuir a mais especiosa fauna de anfíbios do mundo (SEGALLA et al., 2019). Aparentemente isso reflete o desinteresse de zoólogos, ecólogos e etólogos em investir nessa importante e instigante linha de pesquisa. Por outro lado, aqueles que se interessarem em desenvolver estudos nessa linha de pesquisas terão relativa facilidade para obter espécimes de anuros para testá-los quanto à exibição de

comportamentos lateralizados e presumivelmente espaço em revistas científicas da área de comportamento animal para publicar os resultados de seus experimentos, tendo em vista a ausência de informações na literatura sobre lateralização comportamental em espécies da fauna de anfíbios brasileira.

### ***5.3 Testes comumente usados para investigar comportamentos lateralizados em espécies de anfíbios***

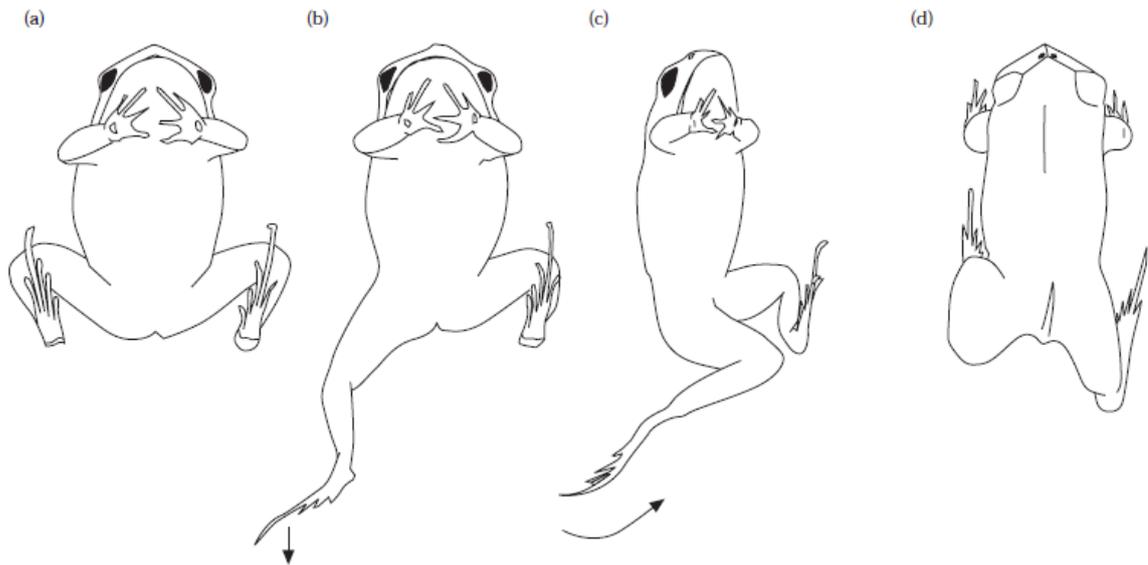
A seguir são apresentados e discutidos alguns testes comumente utilizados para avaliar a exibição de comportamentos lateralizados em relação ao uso preferencial dos membros locomotores anteriores e posteriores (direito ou esquerdo) e/ou campo visual (direito ou esquerdo) durante a execução de certas tarefas rotineiras ou em interações sociais (por exemplo, encontros agonísticos e reconhecimento de coespecíficos), envolvendo espécies de Lissamphibia pertencentes às ordens Anura e Caudata.

#### ***5.3.1 Anfíbios Anuros (fase adulta)***

Um dos testes mais utilizados para verificar a presença de comportamento lateralizado motor em anfíbios anuros é denominado teste de limpeza do focinho (BISAZZA et al., 1997). Neste teste, uma pequena fita de papel umedecida é fixada no focinho de cada espécime de anuro. Em seguida, ele é colocado no centro de uma arena circular e o observador registra as frequências com que cada membro anterior (direito ou esquerdo) é usado para remover a fita de papel. Desse modo, é possível determinar se um dos membros anteriores é preferencialmente utilizado para realizar a limpeza do focinho, ou seja, se existe lateralização comportamental (BISAZZA et al., 1997; MALASHICHEV; NIKITINA, 2002).

Outro teste empregado para avaliar a presença de lateralização comportamental em anfíbios anuros adultos é o reflexo de endireitamento postural (Figura 2). Neste teste, cada anuro é colocado em decúbito dorsal e o observador registra as frequências com que os membros locomotores anteriores e posteriores (direito ou esquerdo) são usados para iniciar o retorno à posição anatômica natural. Se houver uma preferência maior do que 50% no uso de um dos membros locomotores (direito ou esquerdo), considera-se que a espécie exibe lateralização comportamental na execução dessa tarefa motora (ROBINS et al., 1998; MALASHICHEV; NIKITINA, 2002).

**Figura 2.** Experimento para testar a presença de lateralização comportamental no reflexo de endireitamento postural em *Rhinella marina*. Observa-se uso preferencial dos membros posteriores no endireitamento postural. (a) O animal é colocado em decúbito dorsal. (b) A seta curta mostra a utilização do membro posterior esquerdo em contato com a superfície plana. (c) A seta longa mostra uma leve flexão do membro posterior esquerdo afastando-se do solo. (d) O animal conclui o processo de endireitamento, exemplificando o importante uso dos membros posteriores.



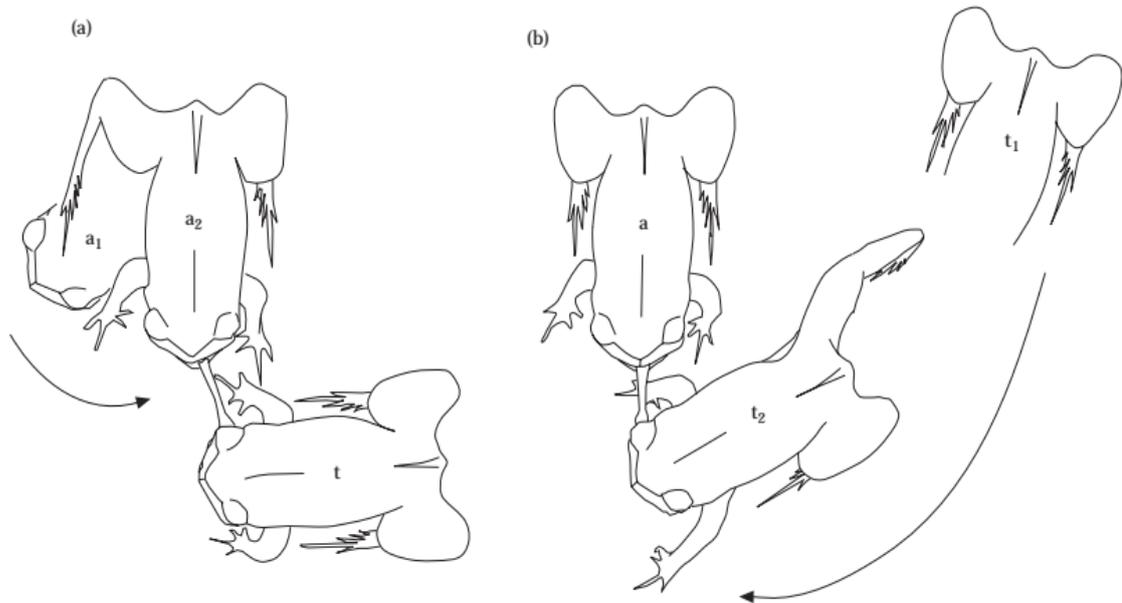
**Fonte:** ROBINS et al. (1998).

A lateralização comportamental em relação ao uso do campo visual pode ser testada através da observação de respostas agressivas durante encontros entre indivíduos coespecíficos (encontros agonísticos). Robins et al. (1998) testaram se esse comportamento é lateralizado em espécimes de *Rhinella marina* (Linnaeus, 1758) (Família Bufonidae) (Tabela 1). Neste teste (Figura 3), conjuntos formados por dois indivíduos adultos foram colocados no centro de uma arena, separados um do outro; e o observador registrou as frequências com as quais cada campo visual (direito ou esquerdo) do anuro agressor foi usado quando ele desferia ataques (batidas com a língua) em seu rival. De acordo com os resultados obtidos, o anuro agressor usou preferencialmente seu campo visual esquerdo (sob controle do hemisfério cerebral direito) para desferir ataques no olho direito do anuro rival (ROBINS et al., 1998).

Contrariamente, Malashichev e Nikitina (2002) sugeriram não haver lateralização comportamental motora em relação à execução das tarefas limpeza do focinho e reflexo de endireitamento postural em espécimes de *Bombina bombina* (Linnaeus, 1761) (Família Bombinatoridae) (Tabela 1). Isso sugere que possivelmente alguns comportamentos

lateralizados, a exemplo destes aqui citados, não se encontram distribuídos igualmente entre as distintas linhagens de anfíbios anuros.

**Figura 3.** Exemplos de ataques nos olhos durante encontro agonístico entre espécimes de *Rhinella marina*. (a) Ataque lateral (batida com a língua) no qual o agressor sai da posição a1 para a2 (usando seu campo visual esquerdo) e ataca o anuro rival visando atingir seu olho direito. (b) Ataque na linha média (batida com a língua) desferido no anuro rival movendo-se da posição t1 para t2, passando no campo visual esquerdo do agressor.



**Fonte:** ROBINS et al. (1998).

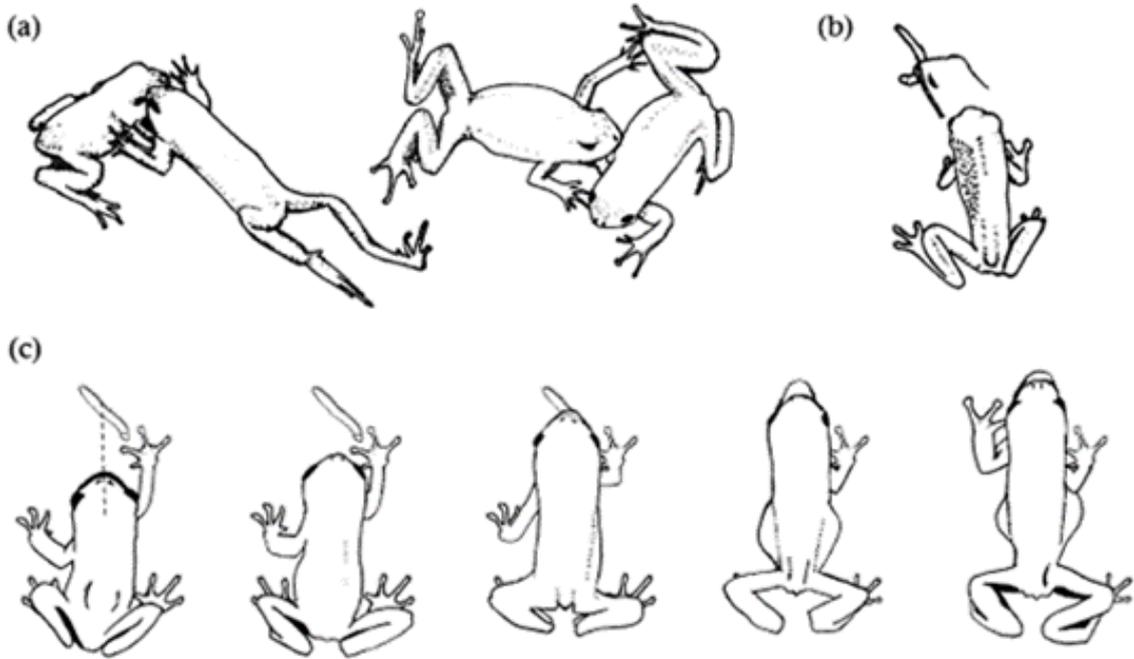
A presença de comportamento lateralizado em relação ao uso do campo visual foi investigada em indivíduos da espécie *Ranoidea caerulea* (White, 1790) (Família Pelodyadidae) (ROBINS; ROGERS, 2006) (Tabela 1). Para essa finalidade foi observado se havia preferência no uso do campo visual (direito ou esquerdo) durante encontros agonísticos entre anuros coespecíficos e por ocasião da captura de presas (alimentação). Para cada contexto comportamental (resposta agressiva ao rival e captura de presas) foram considerados como lado (direito ou esquerdo) aquele em que cada anuro girava para direcionar o ataque ao anuro rival ou à presa; e definidos como ataques na linha média aqueles em que o anuro se lançava diretamente ao longo de uma linha média visual (Figura 4). As frequências dos ataques em cada lado foram registradas para testar se havia preferência significativa por um dos lados no uso campo visual. Os resultados indicaram que a resposta agressiva ao rival coespecífico é lateralizada, sendo o campo visual esquerdo usado preferencialmente.

Relatos iguais haviam sido feitos previamente por Vallortigara et al. (1998) para as espécies de bufonídeos *Bufo bubo* e *Bufo viridis*; e por Lippolis et al. (2002) em relação a espécimes de *B. viridis*, *B. bufo* e *Rhinella marina* (Tabela 1). Todas essas espécies exibiram respostas de escape e defesa mais fortemente elicitadas quando o estímulo de agressão foi apresentado no campo visual esquerdo. De acordo com Rogers (2002c), o processamento de estímulos de escape do predador e respostas de medo estão sob controle do hemisfério cerebral direito, o qual processa as respostas aos estímulos captados pelo campo visual esquerdo.

Contudo, em relação ao comportamento de ataque às presas (alimentação), os espécimes de *R. caerulea* não exibiram preferência pelo uso do campo visual direito ou esquerdo (Figura 4) (ROBINS; ROGERS, 2006). No entanto, estudos prévios relataram que indivíduos das espécies *B. bufo* e *B. viridis* (VALLORTIGARA et al., 1998) e *Rhinella marina* (ROBINS; ROGERS, 2004) apresentaram lateralização comportamental durante a captura de suas presas, usando preferencialmente seu campo visual direito nessa atividade (sob controle do hemisfério cerebral esquerdo) para ataca-las.

Alguns estudos têm demonstrado que existe lateralização neural no processamento de respostas elicitadas pelas vocalizações produzidas pelos anuros (comunicação acústica), ou seja, se o som vem do lado esquerdo ou direito (WILCZYNSKI; RYAN, 2010; BEE; CHRISTENSEN-DALSGAARD, 2016). Poucos estudos têm investigado a lateralização comportamental nas respostas à localização das fontes sonoras (vocalizações) na comunicação acústica intra e interespecífica em anfíbios anuros (BAUER, 1993; FANG et al., 2014; XUE et al., 2016). Com base na análise de eletroencefalogramas de fêmeas da espécie *Nidirana daunchina* (Chang, 1933) (Família Ranidae) (Tabela 1), estimuladas pelo canto de anúncio de machos coespecíficos (vocalizações gravadas), foi sugerido que existe predominância no uso do ouvido (abertura timpânica) direito, sob controle do hemisfério cerebral esquerdo, no processo de seleção dos machos pelas fêmeas (FANG et al., 2014).

**Figura 4.** Exemplos de comportamentos agonístico e predação em espécimes de *Ranoidea caerulea*. (a) Dois exemplos nos quais o anuro agressor usa seu campo visual esquerdo para se aproximar e atacar seu rival (alvo). (b) Exemplo de um ataque lateral mostrando a localização da presa no campo visual esquerdo do anuro antes do ataque. (c) Exemplo de ataque predatório na linha média do campo de visão do anuro, lateralizado para o uso do campo visual direito



Fonte: ROBINS; ROGERS (2006).

### 5.3.2 Anfíbios Anuros (fase larval)

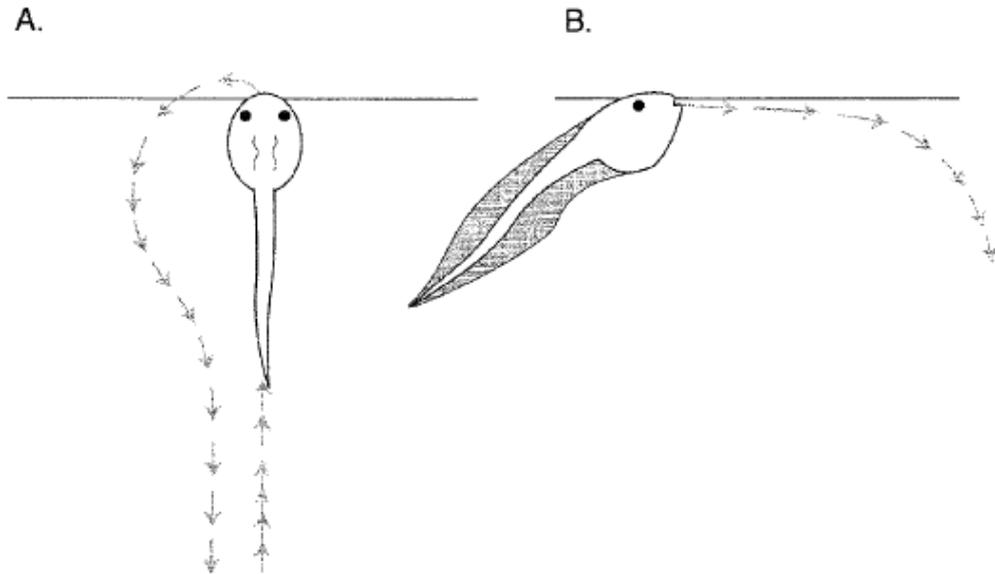
Os girinos (fase larval do desenvolvimento ontogenético da maioria dos anfíbios anuros) são um bom modelo para estudos sobre comportamentos lateralizados visual e/ou motor, pois são encontrados e capturados com relativa facilidade em corpos d'água temporários e permanentes durante a estação reprodutiva dos anuros adultos, podem ser mantidos em laboratório de maneira relativamente simples e principalmente apresentam marcantes assimetrias morfológicas externas em seu corpo, tais como a quantidade e localização de seus espiráculos (responsáveis por eliminar a água que entra pela boca). Inicialmente os espiráculos foram considerados como envolvidos na determinação de lateralização comportamental no que diz respeito ao sentido do giro que os girinos realizam, se para o lado direito ou esquerdo, ao submergir depois de engolfar o ar da superfície (WASSERSUG; NAITOH; YAMASHITA, 1999; WASSERSUG; YAMASHITA, 2002; BISAZZA et al., 2002; ROGERS, 2002b). Porém, estudos posteriores têm demonstrado que assimetrias morfológicas (por exemplo, diferenças na localização dos espiráculos) não estão ligadas à exibição de comportamentos lateralizados em

girinos. Sugere-se que a lateralização comportamental em girinos é melhor explicada por relações de parentesco filogenético entre suas espécies (WASSERSUG; YAMASHITA, 2002; BRIGGS-GONZALEZ; GONZALEZ, 2016).

De acordo com Wassersug, Naitoh e Yamashita (2002), quando girinos da espécie *Lithobates catesbeianus* (Shaw, 1802) (Família Ranidae) (Tabela 1) nadavam para a superfície para engolfar o ar atmosférico, eles giraram preferencialmente para o lado esquerdo durante o mergulho de retorno para o fundo. Por sua vez, Rogers (2002b) demonstrou que em girinos da espécie *Litoria latopalmata* (Günther, 1867) (Família Pelodyadidae) (Tabela 1), o giro do corpo após engolfar o ar atmosférico também ocorria preferencialmente para o lado esquerdo, ao passo que o escape de um predador foi dirigido predominantemente para o lado direito (Figura 5). Para maiores detalhes sobre a aplicação do teste de preferência comportamental quanto ao sentido de giro corporal (se para o lado direito ou esquerdo) consulte os artigos de Wassersug, Naitoh e Yamashita (1999), Oseen, Newhook e Wassersug (2001) e Wassersug e Yamashita (2002).

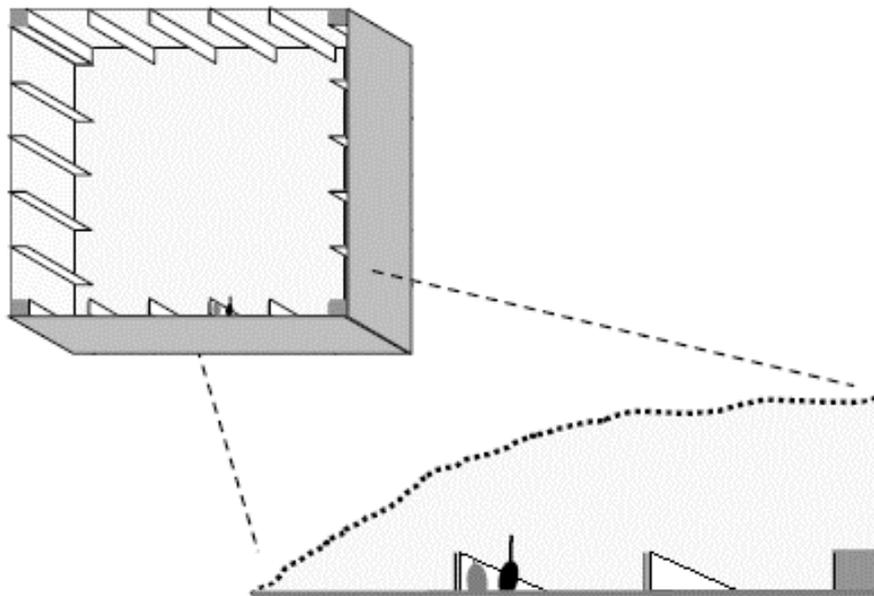
A existência de lateralização também tem sido investigada dentro de contextos comportamentais que envolvem interações sociais, como aqueles observados no reconhecimento de coespecíficos e formação de agregações de indivíduos coespecíficos. Esses comportamentos podem ser testados usando um aquário com espelhos dispostos paralelamente, em posição vertical, no interior de um aquário (Figura 6), tal como proposto nos experimentos delineados por Bisazza et al. (2002). Usando o aparato indicado na (Figura 5), Bisazza e colaboradores testaram se havia lateralização na formação de agregações entre girinos coespecíficos, pertencentes às espécies *Bufo bufo*, *Bufo viridis*, *Rana temporaria*, *Pelophylax lessonae* e *Bombina variegata* (Tabela 1). De acordo com esses autores, os girinos das cinco espécies inspecionam seus coespecíficos com o lado esquerdo do corpo, observando-os preferencialmente com o campo visual esquerdo. Contudo, a lateralização quanto ao uso do campo visual esquerdo pode diminuir à medida que a atividade locomotora e motivação social são reduzidas, como observado em girinos de *Bufo bufo* (DADDA; SOVRANO; BISAZZA, 2003).

**Figura 5.** Padrões de natação de girino de *Litoria latopalmata* durante (A) o consumo de ar na superfície da água e (B) natação de escape a partir de um objeto próximo acima da água. Movimento de retorno à esquerda ou à direita. As setas indicam o deslocamento do girino por unidade de tempo; as setas mais próximas indicam natação mais lenta.



**Fonte:** (ROGERS, 2002b).

**Figura 6.** Esquema da arena (aquário com espelhos dispostos paralelamente na vertical) utilizada para realização de testes para avaliar a ocorrência de lateralização no comportamento de formar agregações em espécies de girinos.



**Fonte:** BISAZZA et al. (2002).

### 5.3.3 Caudata

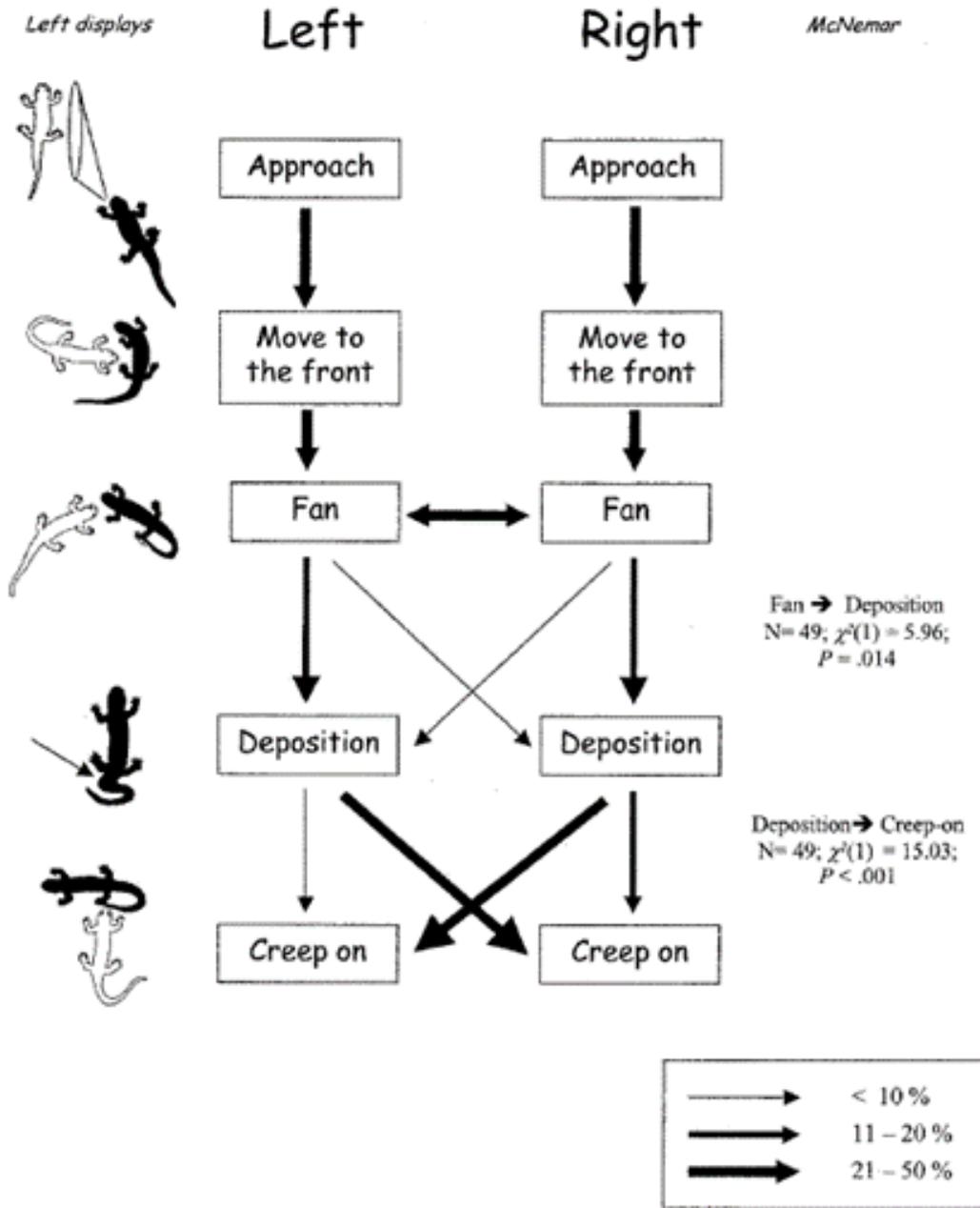
Estudos publicados sobre comportamentos lateralizados em espécies de anfíbios da ordem Caudata são bastante escassos. Na presente revisão da literatura foram registrados somente sete artigos, nos quais foram investigadas cinco espécies de caudados (Tabela 1) (GREEN, 1997; MARZONA; GIACOMA, 2002, 2004; GILJOV; KARENINA; MALASHICHEV, 2009; OGNEVAJA et al., 2018 e IZVEKOV et al., 2018).

A existência de lateralização no comportamento sexual foi demonstrado pela primeira vez em uma população da espécie de tritão *Lissotriton vulgaris* (Linnaeus, 1758) (Família Salamandridae) por Green (1997). De acordo com esse autor, os machos de *L. vulgaris* giram seu corpo preferencialmente para a esquerda quando realizam a transferência de espermatozoides para a fêmea. Essa assimetria comportamental parece estar mais provavelmente associada à presença de assimetria morfológica entre os núcleos habenular direito e esquerdo do cérebro, previamente demonstrada em espécies de *Lissotriton* (GREEN, 1997).

A ocorrência de lateralização também foi testada em relação ao comportamento de corte em duas espécies de tritões: *Ichthyosaura alpestris* (Laurenti, 1768) (MARZONA; GIACOMA, 2002) (Figura 7) e *Lissotriton italicus* (Peracca, 1898) (MARZONA; GIACOMA, 2004), pertencentes à família Salamandridae (Tabela 1).

Nenhum dos machos de ambas espécies exibiu comportamento lateralizado em relação à preferência por um dos lados de seu próprio corpo (direito ou esquerdo), quando realizavam suas exibições de corte para atrair as fêmeas de suas respectivas espécies. Não houve lateralização comportamental quer seja em nível individual ou populacional (Figura 7) (MARZONA; GIACOMA, 2002, 2004). Consulte os referidos artigos para obter os detalhes sobre a aplicação deste teste para avaliar a presença de lateralização comportamental.

**Figura 7.** Diagrama mostrando os percentuais de exibições para os lados direito e esquerdo feitas por machos de *Ichthyosaura alpestris* durante a corte (machos em preto; fêmeas em branco).



Fonte: MARZONA; GIACOMA (2002).

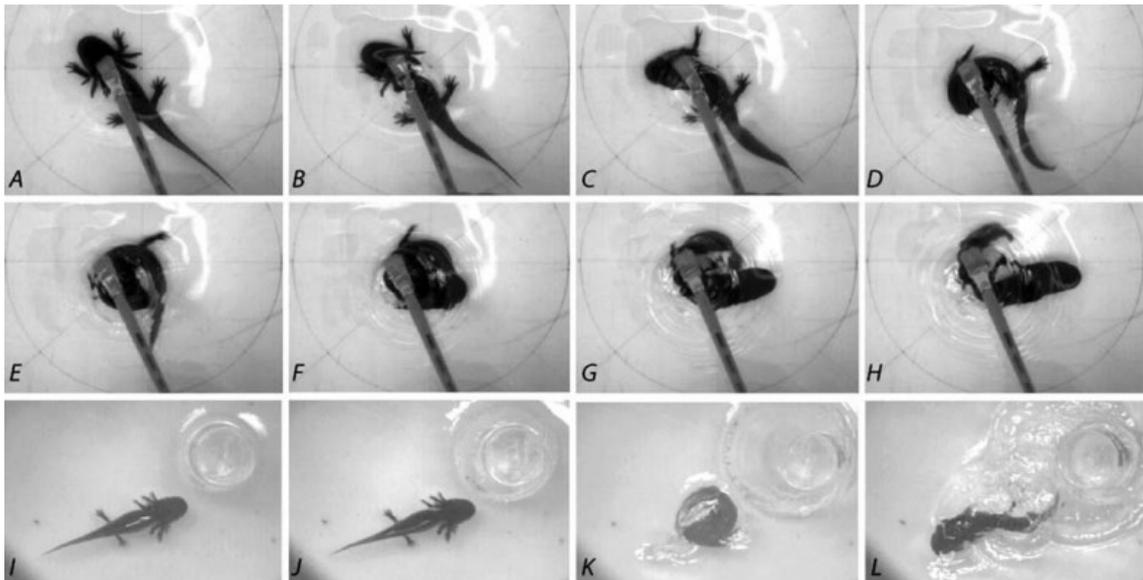
A lateralização visual em caudados foi exemplificada em um estudo realizado com indivíduos da espécie *Pleurodeles waltl* (Michahelles, 1830) (Salamandridae), os animais foram introduzidos em um aparato de testes com dois compartimentos adjacentes, um do lado direito e outro do lado esquerdo, presas foram dispostas em ambos compartimentos a fim de testar qual o olho mais utilizado durante situações predatórias. Grande parte dos indivíduos de

*P. waltl* detectaram as presas utilizando preferencialmente o olho direito, os ataques foram direcionados em sua maioria buscando as presas localizadas do lado direito (GILJOV; KARENINA; MALASHICHEV, 2009).

De forma semelhante Ognevaja et al. (2018) observaram a lateralização visual em relação a direção das ações predatórias de *Ambystoma mexicanum* (Shaw & Nodder, 1798) (Ambystomatidae) contra presas, os resultados indicaram que, os axolotes detectaram suas presas com maior frequência utilizando o campo visual direito.

Um outro estudo levando em consideração indivíduos de *A. mexicanum* evidenciou a presença de lateralização durante a fuga em salamandras, após serem assustados, os axolotes realizaram curvas preferencialmente para o lado esquerdo (Figura 8), também foi demonstrada lateralização durante a escolha e captura de presas, nos testes os animais apresentaram preferências em capturar presas localizadas no lado direito, e ainda a presença de lateralização na detecção de imagens refletidas em espelhos. Neste teste os animais inspecionaram a sua própria imagem utilizando preferencialmente o olho esquerdo, o estudo realizado levou em consideração larvas de *A. mexicanum* sexualmente maduras e imaturas (IZVEKOV et al., 2018).

**Figura 8.** (A-H) mostram a movimentação do axolote *Ambystoma mexicanum* após ser assustado, a estimulação foi realizada a partir da utilização de um pincel. (I-L) mostram a queda de um peso à frente do animal evocando o comportamento de escape do mesmo, em ambos os casos, os axolotes giraram inicialmente para o lado esquerdo.



Fonte: IZVEKOV et al. (2018).

#### 5.4 Estudos publicados sobre comportamentos lateralizados em espécies de répteis

Foi registrado um total de 33 publicações sobre comportamentos lateralizados quanto ao uso do campo visual (direito ou esquerdo) e/ou dos membros locomotores anteriores e posteriores (direito ou esquerdo) na execução de tarefas rotineiras e interações sociais envolvendo espécies de répteis (Testudines e Squamata). Essa produção bibliográfica mostrou-se distribuída do seguinte modo entre as ordens e famílias de répteis: Testudines (seis publicações envolvendo sete espécies pertencentes a sete gêneros, distribuídos entre cinco famílias; e Squamata: 25 publicações (lagartos com 22 publicações, abrangendo 14 espécies pertencentes a 12 gêneros, distribuídas em oito famílias); e serpentes com três publicações sobre três espécies pertencentes a dois gêneros, distribuídos entre duas famílias). Nenhuma publicação foi encontrada em relação às espécies de Amphisbaenia (Ordem Squamata) e ordens Crocodylia (jacarés, crocodilos e gaviais) e Rhynchocephalia (tuataras) (Tabela 2).

Em termos de número de espécies, gêneros e famílias, tanto os répteis Testudines quanto os Squamata se mostraram sub-representados em estudos sobre comportamentos lateralizados visual e/ou locomotor; tal como foi observado para os anfíbios nesta revisão da literatura. O presente cenário aparentemente não difere muito daquele relatado em revisões de literatura sobre comportamentos lateralizados em espécies de vertebrados (ROGERS, 2002c; WIPER, 2017). Particularmente em relação às espécies de quelônios aquáticas, Malashichev (2016) e Smith, Rettig e Iverson (2017) chamaram a atenção para o fato de que esses testudíneos ainda permanecem sub-representados em estudos sobre lateralização comportamental, o que dificulta o estabelecimento de padrões gerais sobre a presença de assimetrias comportamentais dentro desse grupo de répteis.

**Tabela 2.** Lista das espécies de répteis investigadas em relação à exibição de comportamentos lateralizados quanto aos usos do campo visual (direito ou esquerdo) e/ou membros locomotores (direito ou esquerdo), de acordo com a presente revisão da literatura.

Ordens/famílias	Espécies	Referências
<b>Testudines</b>		
Cheloniidae	<i>Chelonia mydas</i> (Linnaeus, 1758)	MALASHICHEV (2016).
	<i>Lepidochelys olivacea</i> (Eschscholtz, 1829)	MALASHICHEV (2016).
Dermochelyidae	<i>Dermochelys coriacea</i> (Vandelli, 1761)	SIEG et al. (2010).
Emyidae	<i>Emys orbicularis</i> (Linnaeus, 1758)	PELLITTERI-ROSA; GAZZOLA (2018).
	<i>Chrysemys picta</i> (Schneider, 1783)	SMITH; RETTIG; IVERSON (2017).
Kinosternidae	<i>Sternotherus odoratus</i> (Latreille in Sonnini & Latreille, 1801)	SMITH; RETTIG; IVERSON (2017).
Testudinidae	<i>Testudo hermanni</i> (Gmelin, 1789)	STANCHER et al. (2006); SOVRANO; QUARESMINI; STANCHER (2018).
<b>Squamata</b>		
Agamidae	<i>Pogona vitticeps</i> (Ahl, 1926)	FROHNWIESER et al. (2017).
	<i>Ctenophorus ornatus</i> (Gray, 1845)	ROBINS et al. (2005).

Tabela 2 (continuação).

Chamaeleonidae	<i>Chamaeleo chameleon</i> (Linnaeus, 1758)	LUSTIG; KETTER-KATZ; KATZIR (2012a, 2012b, 2013a, 2013b).
Dactyloidae	<i>Anolis carolinensis</i> (Voight, 1832)	DECKEL (1995, 1998).
	<i>Anolis sagrei</i> (Duméril e Bibron, 1837)	DECKEL (1995).
Diplodactylidae	<i>Hoplodactylus duvaucelii</i> (Duméril & Bibron, 1836)	SELIGMANN (2002).
Lacertidae	<i>Podarcis hispanicus</i> (Steindachner, 1870)	GARCÍA-MUÑOZ; GOMES; CARRETERO (2012).
	<i>Ptyodactylus guttatus</i> (Heyden, 1827)	SION (2017).
Scincidae	<i>Tiliqua scincoides</i> (White, 1790)	MANCERA et al. (2017).
	<i>Podarcis muralis</i> (Laurenti, 1768)	BONATI; CSERMELY; ROMANI (2008); BONATI et al. (2010); MARTÍN et al. (2010); CSERMELY; BONATI; ROMANI (2010); CSERMELY et al. (2011); BONATI; CSERMELY (2011); BONATI; CSERMELY; SOVRANO (2013); BONATI; CSERMELY (2013).
	<i>Zootoca vivípara</i> (Lichtenstein, 1823)	BONATI et al. (2017).

Tabela 2 (continuação).

Phrynosomatidae	<i>Urosaurus ornatus</i> (Baird e Girard, 1852)	HEWS; WORTHINGTON (2001).
	<i>Sceloporus virgatus</i> (Smith, 1938)	HEWS; CASTELLANO; HARA (2004).
Phyllodactylidae	<i>Tarentola angustimentalis</i> (Steindachner, 1891)	GARCÍA-MUÑOZ et al. (2013).
	<i>Ptyodactylus guttatus</i> (Heyden, 1827)	SION (2017).
Scincidae	<i>Tiliqua scincoides</i> (White, 1790)	MANCERA et al. (2017).
<b>Serpentes</b>		
Colubridae	<i>Thamnophis sirtalis</i> (Linnaeus, 1758)	SHINE et al. (2000).
Viperidae	<i>Agkistrodon contortrix</i> (Linnaeus, 1766)	HEATWOLE; KING; LEVINE (2007).
	<i>Agkistrodon piscivorus</i> (Lacépède, 1789)	ROTH (2003); HEATWOLE; KING; LEVINE (2007).

Fonte: Elaborado pelo próprio autor.

Os dados obtidos nesta revisão da literatura também indicaram que, até o presente momento, nenhuma das espécies de anfisbenas, tuatara e crocodilianos foi testada no que diz respeito à manifestação de comportamentos lateralizados. Especificamente em relação aos crocodilianos, Ströckens, Güntürkün e Ocklenburg (2013) afirmaram que nenhuma das espécies desse grupo de répteis havia sido estudada quanto à lateralização comportamental no uso dos membros locomotores. Conforme se pode perceber, todos esses grupos de répteis continuam sendo negligenciados em estudos sobre comportamentos lateralizados.

Comparando os números de espécies, gêneros e famílias de répteis que foram estudadas em relação à exibição de comportamentos lateralizados (Tabela 2) com o número total de cada um desses táxons atualmente reconhecidos. Testudines: 351 espécies pertencentes a oitenta e nove gêneros, distribuídos entre quatorze famílias (destes apenas 2% das espécies, 7% dos gêneros e 35% das famílias foram levadas em consideração nos estudos sobre lateralidade.

Squamata: Lagartos com 6512 espécies pertencentes a quinhentos e cinquenta e quatro gêneros, distribuídos entre 37 famílias; e Serpentes com 3709 espécies pertencentes a quatrocentos e cinquenta e cinco gêneros, distribuídos entre 26 famílias (destes apenas 0,16% das espécies, 1,3% dos gêneros e 15% das famílias foram testadas em relação ao comportamento lateralizado).

Amphisbaenia com 196 espécies pertencentes a vinte gêneros, distribuídos entre seis famílias. Crocodylia com 25 espécies pertencentes a nove gêneros, distribuídos entre três famílias e Rhynchocephalia com um gênero monoespecífico pertencente a uma única família; totalizando 10793 espécies de répteis (UETZ; FREED; HOŠEK, 2019). Podemos constatar o quão esse grupo de vertebrados encontra-se sub-representado em estudos sobre lateralização comportamental.

Também merece destaque o fato de que mesmo o Brasil possuindo a terceira maior riqueza de espécies de répteis entre todos os países do mundo (COSTA; BÉRNILS, 2018), nenhum estudo sobre lateralização comportamental foi publicado no país até o presente momento, de acordo com esta revisão da literatura.

Entre os répteis Squamata, a espécie de lagarto *Podarcis muralis* (Laurenti, 1768) é a mais bem estudada em relação à exibição de comportamentos lateralizados (Tabela 2), tendo sido demonstrados nos seguintes contextos comportamentais: escape de predação (BONATI et al., 2010; BONATI; SOVRANO; CSERMELY, 2013; BONATI; CSERMELY, 2013), exploração do ambiente e captura de presas (BONATI; CSERMELY; ROMANI, 2008; BONATI; CSERMELY, 2011, 2013).

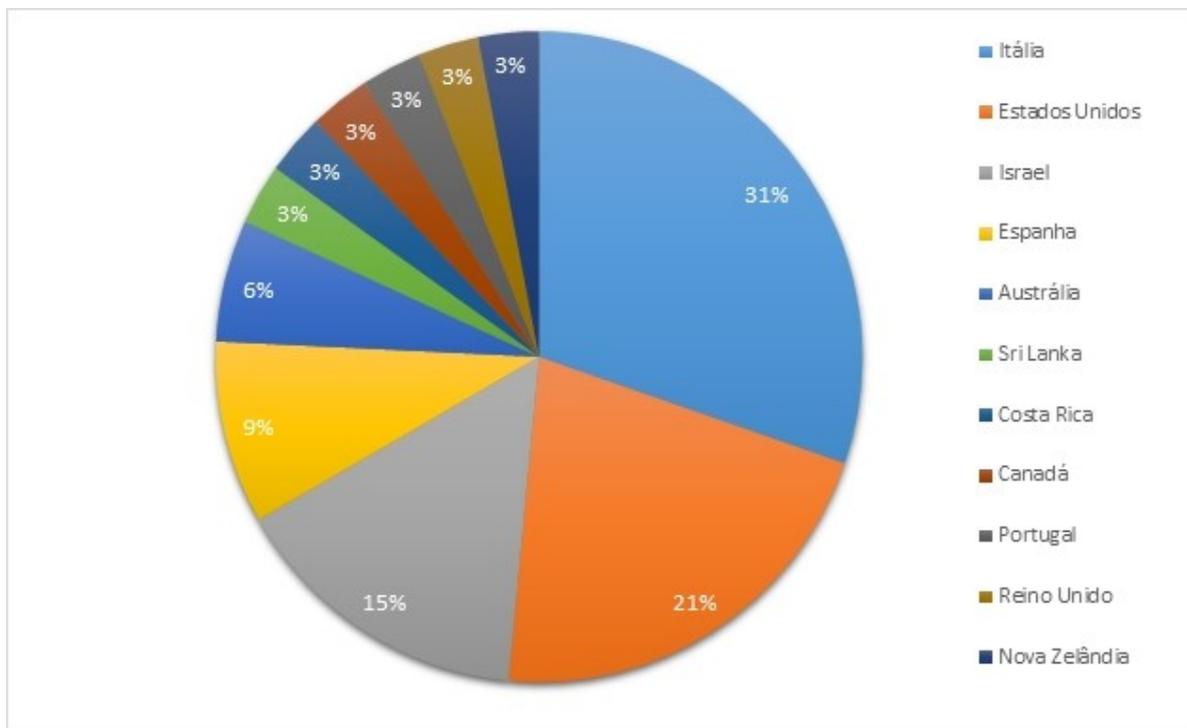
Por sua vez, o testudíneo mais investigado em estudos sobre comportamentos lateralizados é o jabuti *Testudo hermanni* (Gmelin, 1789) (Família Testudinidae) (Tabela 2). Indivíduos dessa espécie demonstraram comportamentos lateralizados em relação ao reflexo de

endireitamento postural ,os animais quando colocados em decúbito dorsal, retornam à posição anatômica natural usando preferencialmente o membro anterior direito (STANCHER et al., 2016) e também a lateralidade visual (uso preferencial do campo visual esquerdo) ao observarem sua imagem refletida diante de espelhos, entretanto, na ausência de espelhos o campo visual direito foi o mais utilizado (SOVRANO; QUARESMINI; STANCHER, 2018).

### 5.5 Distribuição da produção bibliográfica sobre comportamentos lateralizados em espécies de répteis entre os países do mundo

Conforme indicado na Figura 9, considerando o total de publicações sobre comportamentos lateralizados (n = 33 publicações) envolvendo espécie de répteis, os países com as maiores produções bibliográficas sobre esse tipo de pesquisa comportamental são a Itália (n = 10 estudos; 31%), Estados Unidos (n = 7 estudos; 21%) e Israel (n =5 estudos; 15%).

**Figura 9.** Distribuição da produção bibliográfica sobre comportamentos lateralizados em espécies de répteis entre os países do mundo, de acordo com a presente revisão da literatura.



**Fonte:** Elaborado pelo próprio autor

Nos últimos 39 anos no Brasil não foram publicados estudos abordando a lateralização em répteis, conforme foi constatado nesta revisão da literatura. Apesar do país possuir a terceira maior fauna de répteis do mundo (COSTA; BÉRNILS, 2018), a inexistência de publicações sobre o tema parece refletir um claro desinteresse de zoólogos, ecólogos e etólogos brasileiros em desenvolver estudos nessa linha de pesquisa.

## ***5.6 Testes comumente usados para avaliar comportamentos lateralizados em espécies de répteis***

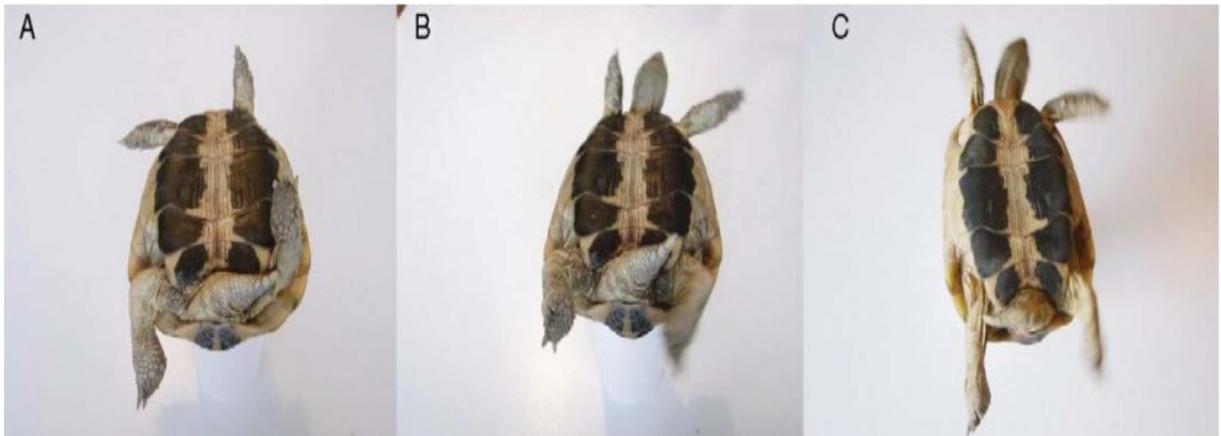
### ***5.6.1 Testudines***

Ações como, lutas entre indivíduos machos devido à disputas por fêmeas ou por territórios, caminhadas em terrenos irregulares e cópulas, sejam no ambiente natural ou em cativeiro, podem levar os Testudines a sofrerem tombamentos, e assim, estão propensos a permanecerem por muito tempo com sua “carapaça virada para baixo” em contato com o solo (decúbito dorsal), dessa forma estão suscetíveis a diversos problemas a exemplo de, mudanças bruscas de temperatura, desidratação, dificuldades na respiração (devido a compressão de seus pulmões) e maior suscetibilidade ao ataque predadores (STANCHER et al. 2006; POLO-CAVIA; LÓPEZ; MARTÍN, 2012). Por estes motivos, estudos sobre comportamento lateralizado em Testudines são de grande relevância, pois a obtenção de dados sobre assimetrias motoras e visuais nestes organismos podem auxiliar no desenvolvimento de novas estratégias para a preservação e conservação de espécies que se encontram ameaçadas ou em risco de extinção.

*Testudo hermanni* (Gmelin, 1789), foi a primeira espécie de quelônio a ser estudada em pesquisas de comportamento lateralizado (STANCHER et al. 2006). Os testes motores adotados foram semelhantes aos realizados em anfíbios anuros, o principal teste utilizado foi o de endireitamento postural, e consistiu em posicionar os indivíduos em decúbito dorsal sobre uma arena de testes uniformemente preenchida por areia. Os indivíduos estudados utilizaram as patas buscando o solo para auxiliar no processo de endireitamento, posteriormente os organismos utilizaram suas patas anteriores e posteriores (exceto uma das patas traseiras, que permaneceu completamente imóvel durante as fases da correção postural), além de movimentar a cabeça de forma lenta em busca da correção de sua postura (Figura 10). Os animais observados

realizaram a correção de sua postura preferencialmente para o lado direito, esta característica foi considerada como lateralização de nível populacional.

**Figura 10.** (A) Inicialmente o indivíduo da espécie *Testudo hermanni* busca alcançar o solo com o uso dos membros anteriores e posteriores. (B-C) mostram a contínua movimentação das patas (exceto uma das patas traseiras que permanece a todo tempo imóvel) e da cabeça, a fim de auxiliar o animal a retornar a sua posição endireitada.



**Fonte:** STANCHER et al. (2006).

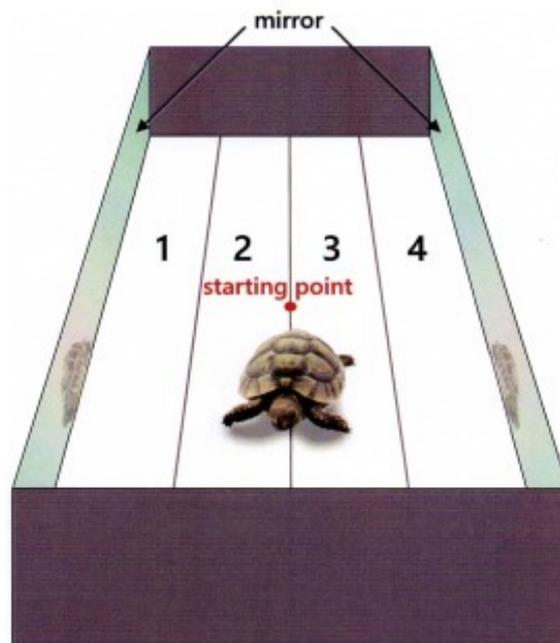
Posteriormente indivíduos da espécie *T. hermanni* foram novamente estudados em relação a preferências no uso dos membros, e ainda foi realizada uma nova abordagem com enfoque nas lateralizações visuais, Sovrano, Quaresmini e Stancher (2018) realizaram um estudo pioneiro no qual evidenciaram a lateralização para estímulos sociais em tartarugas, os testes foram realizados em um aparelho retangular com a presença espelhos durante o primeiro experimento, enquanto que no segundo experimento os espelhos foram removidos (Figura 11).

O experimento I (arena com espelhos presentes nas paredes laterais) mostrou que as tartarugas utilizaram preferencialmente o campo visual esquerdo, principalmente quando os indivíduos ocupavam áreas próximas aos espelhos, em relação a utilização dos membros locomotores na arena testes com a presença de espelhos, os indivíduos apresentaram preferências em utilizar a pata direita ao iniciar sua caminhada. Em contraste, no experimento II (arena com ausência de espelhos nas paredes laterais) os indivíduos não apresentaram viés significativo para o uso do campo visual nem tampouco viés de lateralização para o uso da pata.

O estudo indicou que *T. hermanni* utilizou preferencialmente o olho esquerdo em atividades sociais devido a especialização do hemisfério direito do cérebro em captar e decifrar

estímulos sociais, e quando os espelhos estavam ausentes, as tartarugas ampliaram sua visão buscando escapar da arena de testes, função associada ao uso do hemisfério esquerdo, responsável pelo desenvolvimento de ações alternativas.

**Figura 11.** Esquema da arena utilizada no teste de preferências visuais em relação às respostas sociais em *Testudo hermanni*, no experimento (I) espelhos foram posicionados nas paredes laterais da arena, no experimento (II) os espelhos foram removidos permanecendo apenas às paredes brancas e sem a reflexão de imagens.



**Fonte:** SOVRANO; QUARESMINI; STANCHER (2018).

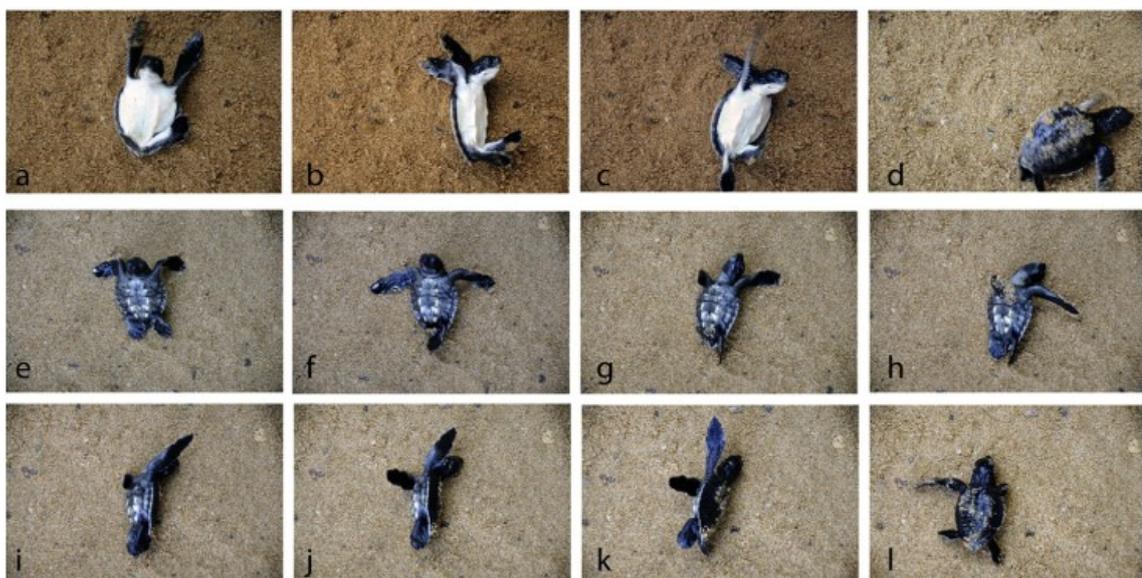
Foram realizados três estudos sobre comportamento lateralizado em testudíneos marinhos, as pesquisas envolveram as espécies *Chelonia mydas* (Linnaeus, 1758), *Lepidochelys olivacea* (Eschscholtz, 1829) (ambas pertencentes à família Cheloniidae) e a espécie *Dermochelys coriacea* (Vandelli, 1761) (família Dermochelyidae).

Dois testes foram utilizados para determinar a lateralização em indivíduos de *C. mydas* e *L. olivacea*, o teste de submersão por inversão e o teste de resposta de endireitamento. O primeiro consistiu na ação de capturar tartarugas juvenis com as mãos, posteriormente o pesquisador dispôs a tartaruga com a carapaça virada tocando a superfície de um tanque com água e quando o animal estava parcialmente submerso, foi observado qual nadadeira fora a mais utilizada para soltar a sua mão e qual a utilizada para a realização do giro, entretanto, o teste de resposta de endireitamento resultou em dados mais concretos, o mesmo consistiu em posicionar

a tartaruga em decúbito dorsal sob uma bacia coberta por uma camada de areia, logo após, os experimentadores observaram quais nadadeiras foram preferencialmente utilizadas durante o correção postural (Figura 12). Como resultado, foi observado que as duas espécies apresentaram lateralização em relação ao endireitamento postural, no qual *C. mydas* se endireitou preferencialmente para o lado direito, enquanto *L. olivacea* preferencialmente se endireitou para o lado esquerdo. As nadadeiras anteriores foram utilizadas para auxiliar no endireitamento postural, com a função de obter apoio sobre o solo, enquanto que as nadadeiras posteriores foram movimentadas de forma contínua, auxiliando no processo de correção da postural (MALASHICHEV, 2016).

*Dermochelys coriacea* (Vandelli, 1761), (família Dermochelyidae) também foi testada em relação a apresentação de assimetrias motoras, o estudo realizado consistiu na observação do uso das nadadeiras de fêmeas no momento de cobrir o ninho escavado durante a postura dos ovos. As observações realizadas durante a oviposição de *D. coriacea* comprovaram que a maioria das fêmeas desta espécie utilizaram preferencialmente às nadadeiras posteriores para cobrir o seu ninho (SIEG et al., 2010).

**Figura 12.** (a-d) Teste de resposta de endireitamento postural lateralizado em indivíduo juvenil da espécie *Chelonia mydas*, o indivíduo movimenta suas nadadeiras de modo síncrono buscando o atrito com o solo auxiliando no processo de retorno a posição normal. (e-i) Teste de endireitamento postural em indivíduo juvenil da espécie *Lepidochelys olivacea*, o processo de correção postural inicia com o indivíduo levantando o corpo, posteriormente com uso dos membros anteriores e o pescoço, o indivíduo consegue retornar a posição de decúbito ventral.



Fonte: MALASHICHEV (2016).

### 5.6.2 *Squamata*

#### a) Lagartos

Em relação às pesquisas sobre comportamento lateralizado em lagartos, os representantes da família Lacertidae foram os mais bem representados nos estudos, totalizando 3 espécies e cerca de 10 estudos, às outras famílias foram representadas por uma ou duas espécies (Tabela 2). Grande parte das pesquisas foram realizados com enfoque nas lateralizações visuais, os animais em sua maioria foram expostos a situações de estresse, a exemplo de respostas agressivas contra coespecíficos (DECKEL; 1995; HEWS; WORTHINGTON, 2001; HEWS; CASTELLANO; HARA, 2004), respostas agressivas contra presas (ROBINS et al., 2005; BONATI; CSERMELY; ROMANI, 2008) como também a lateralização visual ao escolherem direções para refúgio (MARTÍN et al., 2010; GARCÍA-MUÑOZ; GOMES; CARRETERO, 2012; GARCÍA-MUÑOZ et al., 2013).

Indivíduos de *Anolis carolinenses* e *Anolis sagrei* (família Dactyloidae), foram estudados com relação ao uso do olho esquerdo durante ações agressivas. Inicialmente os indivíduos foram mantidos três dias isolados e posteriormente, machos da mesma espécie de *Anolis* foram dispostos em uma única gaiola a fim de serem observadas respostas agressivas apresentadas entre os organismos. Foram constatadas respostas agressivas, nas quais grande parte das ações foram mediadas pelo olho esquerdo, demonstrando a existência da lateralização do uso preferencial do campo visual esquerdo em *A. carolinenses* e *A. sagrei* quando estes exibem respostas extremamente agressivas como ameaças de mordida e realização de mordidas reais. Este foi o primeiro estudo a observar a lateralização do hemisfério cerebral direito de lagartos diante da realização ações agressivas (DECKEL, 1995).

Indivíduos machos de *Urosaurus ornatus* (Baird & Girard, 1852) (família Phrynosomatidae) foram testados a partir da hipótese de que estes apresentariam lateralidade acerca do uso do campo visual esquerdo durante ações agressivas. Os pesquisadores realizaram encontros entre indivíduos machos e testaram se ações agressivas ocorreriam quando o estímulo visual foi realizado no campo visual esquerdo ou campo visual direito. Como resultado, os machos de *U. ornatus* apresentaram maior uso do campo visual esquerdo durante às agressões a machos invasores em comparação a utilização do campo visual direito. O referido estudo é

caracterizado por ser um dos pioneiros em estudos de lateralidade cerebral em vertebrados livres (HEWS; WORTHINGTON, 2001).

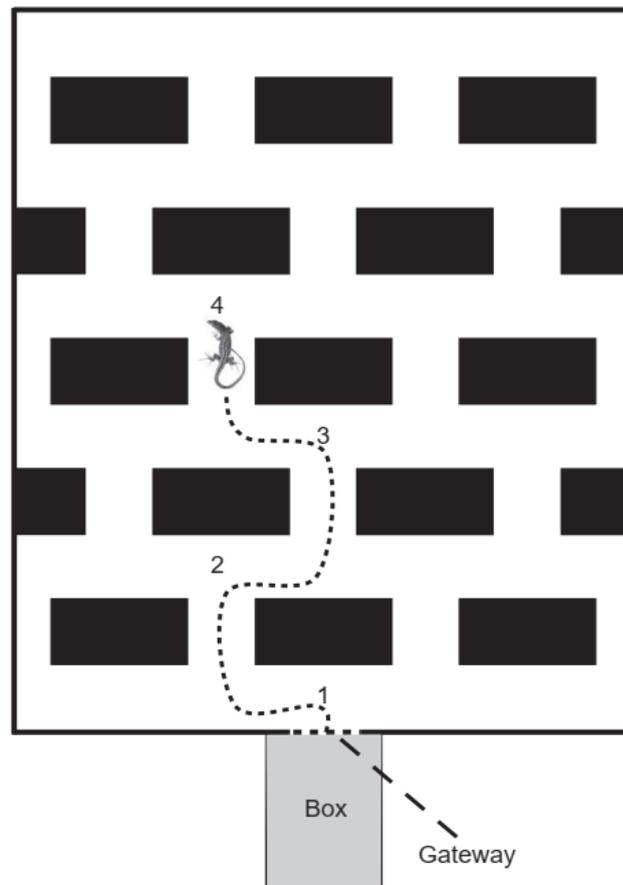
Fêmeas de *Sceloporus virgatus* (Smith, 1938) (família Phrynosomatidae), foram testadas com relação ao uso do campo visual em ações de rejeição a indivíduos machos. O teste realizado em campo consistiu em apresentar machos de *S. virgatus* para fêmeas que já haviam realizado acasalamentos, estas por sua vez, evitaram às aproximações com certa agressividade. Ensaios foram realizados de maneira que o macho foi apresentado a fêmea em seu campo visual esquerdo, campo visual direito e campo visual frontal. De fato, o campo visual esquerdo foi o mais utilizado durante respostas agressivas, quando comparado com uso do campo visual direito. O referido estudo foi um dos pioneiros em descrever o viés lateralizado em relação a respostas agressivas demonstradas por fêmeas, logo, demonstrou que esse tipo de lateralização não é sexualmente dimórfica, pois muitos indivíduos machos pertencentes ao gênero *Sceloporus* também apresentaram viés lateralizado para o uso do campo visual esquerdo em respostas agressivas (HEWS; CASTELLANO; HARA, 2004).

Indivíduos de *Ctenophorus ornatus* (Gray, 1845) (família Agamidae) foram observados durante ataques predatórios a larvas da farinha e posteriormente em ataques realizados contra grilos, os pesquisadores buscaram visualizar a lateralização durante a predação de suas presas utilizando o olho direito ou esquerdo. *Ctenophorus ornatus* apresentou viés significativo para uso do hemisfério visual direito (hemisfério cerebral esquerdo) em vista que este hemisfério do cérebro é o principal responsável por ações predatórias, além disto, foi observado que a utilização do hemisfério visual direito aumentou gradativamente a partir do momento que a sociabilidade com as presas também aumentou. O referido estudo foi pioneiro em relatar a lateralização nas respostas predatórias em Répteis, além disso, o estudo forneceu dados que sustentam a hipótese de que a lateralização haveria surgido nos vertebrados a partir de um ancestral comum lateralizado (ROBINS et al., 2005).

A espécie *Podarcis muralis* (Laurenti, 1768) (família Lacertidae) foi testada acerca da utilização do campo visual em um contexto predatório. O teste realizado consistiu na apresentação de presas (larvas da farinha) para os lagartos, o estudo mostrou que a maioria dos indivíduos utilizaram preferencialmente o campo visual direito no momento da captura das presas, porém a lateralização a nível populacional foi considerada muito baixa (BONATI;

CSERMELY; ROMANI, 2008), de forma semelhante, a lateralização do uso do olho direito durante ações predatórias também foi encontrada em no estudo realizado por Csermely, Bonati e Romani (2010). A lateralização também foi observada em indivíduos de *P. muralis* a partir de um contexto anti-predatório num ambiente natural. Os lagartos utilizaram preferencialmente o olho esquerdo/hemisfério cerebral direito ao monitorar o ambiente antes de deixarem um local em que os mesmos haviam se refugiado, instantes após evitarem predadores fictícios (MARTÍN et al., 2010). Durante o escape, os indivíduos evadiram-se preferencialmente para o lado direito utilizando preferencialmente o olho direito (BONATI et al., 2010). Durante a exploração de um novo ambiente, os indivíduos se mostraram lateralizados ao utilizarem de forma contundente o olho esquerdo (Figura 13) (CSERMELY et al., 2011; BONATI; CSERMELY; SOVRANO, 2013).

**Figura 13.** Lagartos da espécie *Podarcis muralis* foram introduzidos em um labirinto com blocos espalhados (ambiente até então inexplorado pelos mesmos), e posteriormente se observou a direção escolhida ao entrar no labirinto e as mudanças de direção durante a exploração.



**Fonte:** CSERMELY et al. (2011).

O trabalho realizado por Bonati e Csermely (2013) englobou os trabalhos anteriormente citados, e foi possível constatar, a lateralização para utilização do olho direito na detecção de presas (contexto predatório), controle exercido pelo olho esquerdo na detecção de estímulos anti-predatórios e ainda, o viés lateralizado do olho esquerdo na exploração de um novo ambiente.

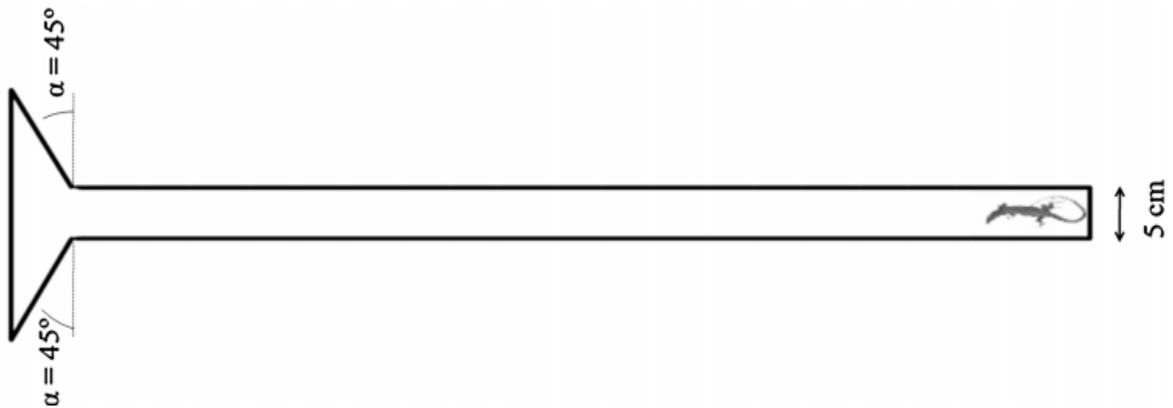
Os trabalhos realizados com indivíduos de *P. muralis* reforçam a hipótese da lateralização dos hemisférios cerebrais com relação ao processamento de distintas atividades (BISAZZA; ROGERS; VALLORTIGARA, 1998), no estudo realizado por Bonati, Csermely e Romani (2008), Csermely, Bonati e Romani (2010) os organismos utilizaram o campo visual direito/hemisfério cerebral esquerdo para a realização de ataques contra suas presas, enquanto que Martín et al. (2010) demonstraram a utilização do campo visual esquerdo/hemisfério cerebral direito em comportamentos de vigilância.

Cinco diferentes populações da espécie *Podarcis hispanicus* (Steindachner, 1870) (família Lacertidae) foram estudadas acerca da lateralização em ocasiões de refúgio. Os animais foram acondicionados em um labirinto, no qual em seu ápice haviam acopladas duas espécies de câmaras para refúgio, uma a direita e outra à esquerda (Figura 14). De todas às populações estudadas, apenas três foram consideradas lateralizadas, em sua maioria, os animais se refugiaram preferencialmente para o lado direito, enquanto às populações restantes não apresentaram preferências significativas. Levando em consideração organismos a nível individual, os lagartos em sua maioria se refugiaram preferencialmente para o lado direito (GARCÍA-MUÑOZ; GOMES; CARRETERO, 2012).

Indivíduos de *Tarentola angustimentalis* (Steindachner, 1891) (família Phyllodactylidae) foram expostos a uma simulação de ataque predatório estando acondicionados em um labirinto em forma de “T”, os pesquisadores observaram qual direção foi preferencialmente escolhida ao chegarem ao fim do labirinto. Das 5 populações de *T. angustimentalis* estudadas, apenas duas mostraram ser lateralizadas, ambas escolheram se deslocar para o lado direito para fugir do labirinto, enquanto às outras três populações observadas não apresentaram preferências, é importante frisar que, quatro das cinco populações estudadas apresentaram o membro anterior esquerdo, maior que o direito, essa característica

pode estar correlacionada com a facilidade no ato de virar o corpo (GARCÍA-MUÑOZ et al., 2013).

**Figura 14.** Labirinto com refúgios anexos dos lados direito e esquerdo. O teste consistiu em alocar indivíduos de *Podarcis hispanicus* na entrada do labirinto e posteriormente os mesmos foram induzidos a fugir após ações dos observadores. Ao alcançarem o fim do tubo os lagartos obrigatoriamente necessitaram se refugiar para o lado esquerdo ou direito.



**Fonte:** GARCÍA-MUÑOZ; GOMES; CARRETERO (2012).

Nos estudos realizados em *Anolis carolinenses*, *Anolis sagrei*, *Urosaurus ornatus* e *Sceloporus virgatus*, foi possível observar dados análogos em relação a preferências visuais, essas informações fortalecem a hipótese de preferência do uso do hemisfério visual esquerdo em respostas agressivas contra indivíduos de sua própria espécie (HEWS; WORTHINGTON, 2001), o que subsidia a hipótese da existência de especialização do hemisfério cerebral direito quando se trata de respostas agressivas a coespecíficos, característica também observada em outros vertebrados a exemplo de: Babuínos da espécie *Theropithecus gelada* que utilizaram preferencialmente o campo visual esquerdo em lutas, ameaças e abordagens (CASPERD; DUNBAR, 1996), assim como o “sapo verde” *Ranoidea caerulea* (ROBINS; ROGERS, 2006), apesar destes animais apresentarem diferenças marcantes em relação às estruturas cerebrais e vieses comportamentais, aparentemente às especializações foram conservadas ao decorrer da evolução (VALLORTIGARA; ROGERS; BISAZZA, 1999).

O uso do campo visual esquerdo em ações agressivas não foi considerada uma característica sexualmente dimórfica em lagartos, Hews e Worthington (2001) demonstraram que lagartos machos da espécie *Urosaurus ornatus* utilizaram de forma significativa o hemisfério visual esquerdo para estas ações, enquanto fêmeas de *Sceloporus virgatus* (ataques

agressivos contra indivíduos machos) caracterizando um comportamento semelhante ao que foi apresentado por machos da mesma espécie no estudo realizado por Hews, Castellano e Hara (2004).

*Ctenophorus ornatus* e *Podarcis muralis* utilizaram preferencialmente o campo visual direito nos testes que consistiram na exposição dos animais a situações em que os mesmos deveriam realizar ataques agressivos contra presas, o olho direito se mostrou dominante nessas ocasiões pois, o hemisfério cerebral esquerdo é o responsável por comandar ataques predatórios (ROBINS et al., 2005, e além disso, este hemisfério cerebral também é responsável por controlar respostas detalhadas em relação a alimentação (VALLORTIGARA et al., 1998). O uso preferencial do olho direito também foi observado em indivíduos das espécies *P. hispanicus* (GARCÍA-MUÑOZ; GOMES; CARRETERO, 2012) e *T. angustimentalis* (GARCÍA-MUÑOZ et al., 2013) estes evadiram preferencialmente para o lado direito quando foram expostos a situações em que foi necessário a escolha de um refúgio, este comportamento também pode ser explicado, pois em muitos vertebrados, o hemisfério cerebral esquerdo parece ser especializado para exercer controle de respostas que exigem a tomada decisão diante de alternativas (ROGERS; 2002b, 2002c).

Vale salientar que, indivíduos de *P. muralis* utilizaram preferencialmente o olho esquerdo para observar o ambiente antes de abandonar o seu refúgio após ameaças de predadores (MARTÍN et al., 2010), de forma semelhante alguns indivíduos do gênero *Anolis*, (DECKEL, 1995) e indivíduos das espécies *U. ornatus* (HEWS; WORTHINGTON, 2001) e *S. virgatus* (HEWS; CASTELLANO; HARA, 2004) monitoraram seus agressores coespecíficos utilizando preferencialmente o olho esquerdo, deste modo, a partir de todas às observações, é hipotetizado que, enquanto o olho esquerdo/hemisfério cerebral direito monitora ameaças de predadores e agressores, o olho direito/hemisfério cerebral esquerdo pode trabalhar livremente na busca de um possível refúgio (GARCÍA-MUNHOZ; GOMES; CARRETERO, 2012; GARCÍA-MUNHOZ et al., 2013).

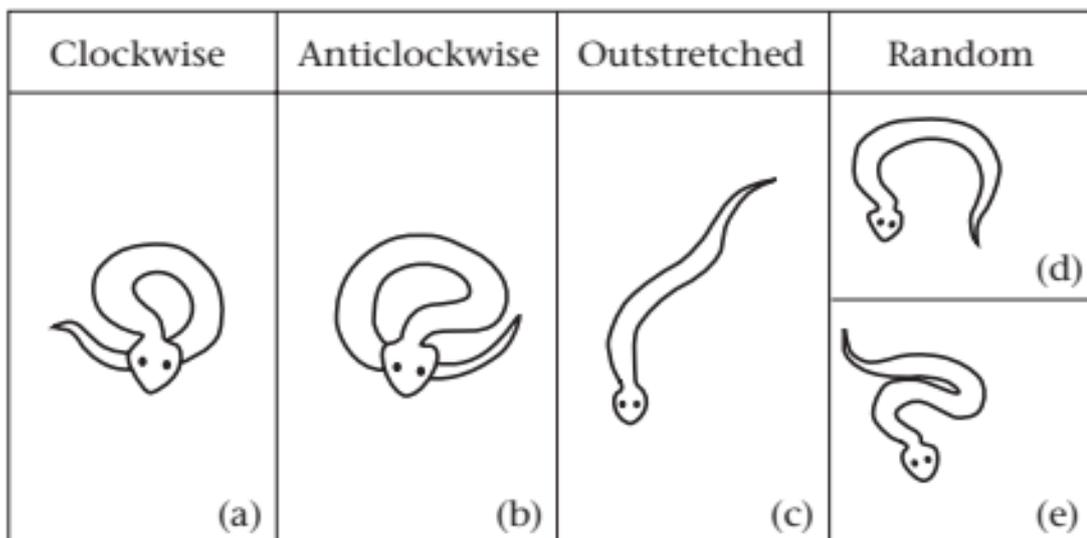
## **b) Serpentes**

Apesar de serem escassos, é percebido que a realização de trabalhos sobre comportamento lateralizado em serpentes vem aumentando consideravelmente ao longo dos anos, principalmente após a virada do século XX para o XXI. Observar a lateralidade em

serpentes aparenta ser algo bastante complexo devido à ausência de membros externos ao corpo, além disso, sua língua pode apenas ser projetar para frente e seus movimentos de aberturas oculares não podem ser observados devido a coberturas fixas cornificadas presente em cada olho. A direção do enrolamento da serpente em torno do seu próprio corpo configura umas das melhores formas de se observar a lateralização nestes animais (HEATWOLE; KING; LEVINE, 2007). A lateralidade também pode ser observada nos hábitos reprodutivos, pois os indivíduos machos possuem dois órgãos copulatórios (hemipênis) um em cada lado do corpo, no qual um destes pode ser utilizado de forma mais frequente em relação ao outro (SHINE et al., 2000).

A serpente *Agkistrodon piscivorus leucostoma* (Troost, 1836) (família Viperidae), popularmente conhecida por “boca de algodão” foi avaliada acerca de seu comportamento lateralizado no ato de enrolar-se, os pesquisadores observaram o modo em que às serpentes realizaram enrolamento do seu corpo, esta ação foi classificada em três tipos: enrolamento no sentido horário, no sentido anti-horário ou sentido aleatório (Figura 15). Serpentes boca de algodão apresentaram lateralização a nível individual e populacional, no qual foi observado que, os subgrupos de adultos e fêmeas apresentaram viés significativo para enrolar-se no sentido horário (ROTH, 2003).

**Figura 15.** Ilustrações que representam o comportamento de enrolamento do corpo observado em Serpentes (A) Enrolamento corporal no sentido horário, (B) Enrolamento corporal no sentido anti-horário, (C) Postura estendida e (D-E) Posturas realizadas de modo aleatório.



**Fonte:** (ROTH, 2003).

O trabalho realizado por Heatwole, King e Levine (2007) seguiu o mesmo método de pesquisa utilizado por Roth (2003). O estudo consistiu em testes com relação a lateralização no enrolamento corporal da espécie *Agkistrodon contortrix* (Linnaeus, 1766), e a subespécie *Agkistrodon piscivorus piscivorus* (família Viperidae) os pesquisadores buscaram observar se os indivíduos de ambas espécies enrolariam seu corpo preferencialmente em sentido horário ou anti-horário. Os dados obtidos não foram suficientes para determinar um sentido preferencial de enrolamento nas espécies estudadas, os autores afirmam que a existência de lateralidade no enrolamento de Serpentes não foi totalmente comprovada e se esta ocorre, provavelmente é de maneira muito fraca. A ausência de resultados conclusivos nos estudos com *A. contortrix* e *A. p. piscivorus* diferiu das respostas obtidas em estudos com *A. p. leucostoma*, isto pode estar relacionado com a pequena quantidade de indivíduos utilizados, o estudo de Roth (2003) utilizou 30 indivíduos de uma única espécie, enquanto que no segundo estudo foram utilizados 22 indivíduos contemplando duas diferentes espécies. Um maior número de observações devem ser realizadas com intuito de testar a lateralidade em *A. contortrix* e *A. p. piscivorus* a fim de demonstrá-la de forma mais robusta (HEATWOLE; KING; LEVINE, 2007).

O viés lateralizado no comportamento enrolamento corporal das serpentes pode estar intrinsecamente relacionado com a anatomia e fisiologia específicas destes animais do que propriamente estar atrelado a assimetrias do sistema nervoso central, em alguns casos às serpentes podem apresentar órgãos reduzidos ou no caso de órgãos pares, um destes pode ser perdido a exemplo dos pulmões, em algumas serpentes fêmeas o oviduto direito é maior que o esquerdo, assim como, um dos ovários e/ou ovidutos podem estar ausentes (GREENE, 1997), deste modo, estes organismos podem apresentar diversas formas de enrolamento a fim de atender suas necessidades fisiológicas e de proteção. Estudos futuros são necessários para se explicar e entender como outros mecanismos podem influenciar o enrolamento do corpo nas serpentes, pesquisas semelhantes podem auxiliar no desenvolvimento de estratégias de conservação destas espécies, como também, servir de ferramenta para avaliação do grau de bem-estar dos indivíduos, sejam eles livres na natureza ou encontrados em zoológicos e parques.

Indivíduos de *Thamnophis sirtalis parietalis* (Say, 1823) espécie popularmente conhecida como “cobra de liga” (família Colubridae), foram estudados com relação a apresentação de assimetrias morfológicas no sistema reprodutor e além disso, foram observadas

se haviam preferências no uso do hemipênis localizados nos lados direito ou esquerdo do corpo. Pesquisadores realizaram observações por um ano, principalmente durante às estações de acasalamento. Dissecções em indivíduos machos mostraram que, estruturas do lado direito são maiores (largura do hemipênis, testículo e rim) em comparação ao lado esquerdo, já o comprimento entre os órgãos copulatórios direito e esquerdo não diferiram significativamente. Com relação ao uso preferencial do hemipênis direito *versus* esquerdo, nas observações realizadas em campo não foram encontradas preferências significativas, da mesma forma, em acasalamentos ocorridos nas arenas de testes não foram obtidos dados que apoiam a hipótese da preferência da utilização de um único órgão copulatório, porém, foi observado que a temperatura influenciou a cópula nestes animais, no qual em temperaturas frias a utilização do hemipênis direito e esquerdo foram semelhantes, enquanto que em temperaturas quentes foi perceptível a utilização preferencial do órgão copulatório direito (SHINE et al., 2000). Trabalhos como este reforçam a importância de conhecer a fundo os hábitos específicos de cada espécie, as informações obtidas auxiliam os profissionais habilitados à desenvolverem ações de cuidado e bem-estar animal, os quais percebendo variações de comportamento a exemplo dos comportamentos reprodutivos, podem adotar medidas a fim de tornar o ambiente propício para a sobrevivência e qualidade de vida para os indivíduos.

### **c) Crocodilos, Tuataras e Anfisbenas**

Na literatura consultada não foram encontrados estudos sobre o comportamento lateralizado realizados com representantes das ordens Crocodylia e Rhyncocephalia (Tuataras) e da subordem Amphisbaenia, devido às posições filogenéticas que estes grupos ocupam com relação aos Testudines e Squamata, se faz necessário uma maior atenção acerca dos estudos sobre a lateralidade, pesquisas podem evidenciar se às distâncias filogenéticas e os variados habitats influenciam os padrões de lateralidade destes indivíduos, levando em consideração a posição ocupada pelos Crocodilianos formando o grupo dos Archosauria juntamente com às Aves (POUGH; JANIS; HEISER, 2008), compreender a lateralidade nos Crocodylia pode auxiliar a explicar como o comportamento lateralizado teria evoluído e como se modificou ao decorrer do tempo levando em consideração o tempo de evolução entre os Lepidosauria (Squamata e Ryncocephalia) e os Archosauria.

### 5.7 Status de conservação das espécies de anfíbios e répteis investigados quanto à presença de comportamentos lateralizados

Os dados sobre o *status* de conservação foram obtidos a partir da lista vermelha de espécies ameaçadas emitida pela Unidade Internacional para a Conservação da Natureza (IUCN, 2019), das 27 espécies de Anfíbios (Anura e Caudata) estudadas, 24 (88,8%) estão classificadas com o *status* de pouco preocupante, enquanto que, o anuro *Ceratophrys ornata* e o caudado *Pleurodeles waltl* foram classificados com o *status* de Próximo de Ameaçados (7,4%), de forma preocupante o axolote *Ambystoma mexicanum* apresentou *status* de criticamente ameaçado (3,70%) (Tabela 3). Em relação aos Répteis, das 24 espécies estudadas, 16 (66,6%) foram classificadas com o *status* de pouco preocupante, (12,4%) dos indivíduos estão incluídos na categoria de quase ameaçada (*Testudo hermanni*, *Hoplodactylus duvaucelii* e *Emys orbicularis*), as espécies de Tartaruga (*Lepidochelys olivacea* e *Demorhchelys coriacea*) foram classificadas com o *status* de Vulnerável (8,4%), a espécie *Chelonia mydas* está classificada com *status* de Em Perigo (4,2%) e não foram obtidas informações nos bancos de dados acerca do *status* de conservação duas espécies (8,4%) *Anolis sagrei* e *Ptyodactylus guttatus* (Tabela 4).

O panorama observado a partir da observação dos *status* de conservação apresentado, requer certa preocupação e reforça a necessidade de estudos sobre a lateralização destas espécies em ambiente natural ou em cativeiro, auxiliando na tomada de decisões e no desenvolvimento de medidas mitigadoras com o objetivo de evitar o agravamento da situação preocupante em que se encontram as espécies abordadas, denota atenção a condição do axolote (*A. mexicanum*) criticamente ameaçado de extinção, por ser uma espécie endêmica a perda de habitat a partir do crescimento do perímetro urbano produz fortes impactos sobre a população (ZAMBRANO et al., 2007).

Nos répteis a situação de alerta se refere principalmente as tartarugas, no qual *L. olivacea* e *D. coriacea* foram classificadas com o *status* de vulnerável e *Chelonia mydas* classificada com *status* de Em Perigo, a poluição dos mares e a caça exploratória são alguns dos principais fatores que influem para o decréscimo da população de tartarugas (BUGONI; KRAUSE; PETRY, 2001; BREI; PÉREZ-BARAHONA; STROBL, 2016), obter informações acerca do comportamento lateralizado destes animais é de grande importância para a sua

conservação, principalmente em ambientes controlados, a exemplo de locais utilizados para a reabilitação, no qual os cuidadores obtendo acesso a informações sobre suas preferências motoras podem produzir um plano de manejo adequado para cada espécie.

**Tabela 3:** *Status* de conservação das espécies de anfíbios testadas quanto à exibição de comportamentos lateralizados no que diz respeito aos usos do campo visual (direito ou esquerdo) e/ou membros locomotores (direito ou esquerdo), de acordo com a presente revisão da literatura. O *status* de conservação de cada espécie obedece à Lista Vermelha de Espécies Ameaçadas (IUCN, 2019), o Livro Vermelho da Fauna Brasileira Ameaçada de Extinção (MMA, 2019) e os Apêndices I, II e III da CITES (CITES, 2020). Abreviaturas: IUCN (*International Union for Nature Conservation*); MMA (Ministério do Meio Ambiente), CITES (*Convention on International Trade in Endangered Species of Wild-Fauna and Flora*), LC (Menos Preocupante), EN (Em Perigo), NT (Próximo de Ameaçada), VU (vulnerável), CR (Criticamente Ameaçada), NE (Não Avaliada) e NC (Não consta).

Ordens/Famílias	Espécies	IUCN	MMA	CITES
<b>Anura</b>				
Bufonidae	<i>Bufo bufo</i> (Linnaeus, 1758)	LC	-	-
	<i>Bufo viridis</i> (Laurenti, 1768)	LC	-	-
	<i>Rhinella marina</i> (Linnaeus, 1758)	LC	LC	-
Bombinatoridae	<i>Bombina bombina</i> (Linnaeus, 1761)	LC	-	-
	<i>Bombina orientalis</i> (Boulenger, 1880)	LC	-	-
	<i>Bombina variegata</i> (Linnaeus, 1758)	LC	-	-
Ceratophryidae	<i>Ceratophrys ornata</i> (Bell, 1843)	NT	NT	-
Leptodactylidae	<i>Leptodactylus melanonotus</i> (Hallowell, 1861)	LC	-	-
Microhylidae	<i>Microhyla ornata</i> (Duméril & Bibron, 1841)	LC	-	-

Tabela 3 (continuação).

Pelodryadidae	<i>Litoria latopalmata</i> (Günther, 1867)	LC	-	-
	<i>Ranoidea caerulea</i> (White, 1790)	LC	-	-
Pelobatidae	<i>Pelobates fuscus</i> (Laurenti, 1768)	LC	-	-
Pipidae	<i>Xenopus laevis</i> (Daudin, 1802)	LC	-	-
	<i>Xenopus borealis</i> (Parker, 1936)	LC	-	-
	<i>Xenopus tropicalis</i> (Gray, 1864)	LC	-	-
Phyllomedusidae	<i>Agalychnis callidryas</i> (Cope, 1862)	LC	-	-
Ranidae	<i>Lithobates catesbeianus</i> (Shaw, 1802)	LC	-	-
	<i>Lithobates pipiens</i> (Schreber, 1782)	LC	-	-
	<i>Lithobates sylvaticus</i> (LeConte, 1825)	LC	-	-
	<i>Nidirana daunchina</i> (Chang, 1933)	LC	-	-
	<i>Pelophylax lessonae</i> (Camerano, 1882)	LC	-	-
	<i>Rana temporaria</i> (Linnaeus, 1758)	LC	-	-
<b>Caudata</b>				
Salamandridae	<i>Ichthyosaura alpestris</i> (Laurenti, 1768)	LC	-	-
	<i>Lissotriton italicus</i> (Peracca, 1898)	LC	-	-
	<i>Lissotriton vulgaris</i> (Linnaeus, 1758)	LC	-	-

Tabela 3 (continuação).

	<i>Pleurodeles waltl</i> (Michahelles, 1830)	NT	-	-
Ambystomatidae	<i>Ambystoma mexicanum</i> (Schaw & Nodder, 1798)	CR	-	II

Fonte: Elaborado pelo próprio autor.

**Tabela 4.** Status de conservação das espécies de répteis testadas em relação à exibição de comportamentos lateralizados quanto aos usos do campo visual (direito ou esquerdo) e/ou membros locomotores (direito ou esquerdo), de acordo com esta revisão da literatura. O status de conservação de cada espécie obedece à Lista Vermelha de Espécies Ameaçadas (IUCN, 2019), o Livro Vermelho da Fauna Brasileira Ameaçada de Extinção (MMA, 2019) e os Apêndices I, II e III da CITES (CITES, 2020). Abreviaturas: IUCN (*International Union for Nature Conservation*); MMA (Ministério do Meio Ambiente), CITES (*Convention on International Trade in Endangered Species of Wild-Fauna and Flora*), LC (Pouco Preocupante), EN (Em Perigo), NT (Próximo de Ameaçada), VU (Vulnerável), CR (Criticamente Ameaçada), NE (Não Avaliada) e NC (Não consta).

Ordens/Famílias	Espécies	IUCN	MMA	CITES
<b>Testudines</b>				
Testudinidae	<i>Testudo hermanni</i> (Gmelin, 1789)	NT	-	-
Kinosternidae	<i>Sternotherus odoratus</i> (Latreille in Sonnini & Latreille, 1801)	LC	-	-
Cheloniidae	<i>Chelonia mydas</i> (Linnaeus, 1758)	EN	VU	-
	<i>Lepidochelys olivacea</i> (Eschscholtz, 1829)	VU	EN	-
Dermochelyidae	<i>Dermochelys coriacea</i> (Vandelli, 1761)	VU	CR	I
Emydidae	<i>Emys orbicularis</i> (Linnaeus, 1758)	NT	-	-

Tabela 4 (continuação).

<b>Squamata</b>				
	<i>Chrysemys picta</i> (Schneider, 1783)	LC	-	-
Agamidae	<i>Pogona vitticeps</i> (Ahl, 1926)	LC	-	-
	<i>Ctenophorus ornatus</i> (Gray, 1845)	LC	-	-
Chamaeleonidae	<i>Chamaeleo chamaeleon</i> (Linnaeus, 1758)	LC	-	-
Dactyloidea	<i>Anolis carolinensis</i> (Voight, 1832)	LC	-	-
	<i>Anolis sagrei</i> (Duméril & Bibron, 1837)	NC	-	-
Diplodactylidae	<i>Hoplodactylus duvaucelii</i> (Duméril & Bibron, 1836)	NT	-	-
Lacertidae	<i>Podarcis hispanicus</i> (Steindachner, 1870)	LC	-	-
	<i>Podarcis muralis</i> (Laurenti, 1768)	LC	-	-
	<i>Zootoca vivipara</i> (Lichtenstein, 1823)	LC	-	-
Phrynosomatidae	<i>Urosaurus ornatus</i> (Baird e Girard, 1852)	LC	-	-
	<i>Sceloporus virgatus</i> (Smith, 1938)	LC	-	-
Phyllodactylidae	<i>Tarentola angustimentalis</i> (Steindachner, 1891)	LC	-	-

Tabela 4 (continuação).

	<i>Ptyodactylus guttatus</i> (Heyden, 1827)	NC	-	-
Scincidae	<i>Tiliqua Scincoides</i> (White, 1790)	LC	-	-
<b>Serpentes</b>				
Colubridae	<i>Thamnophis sirtalis</i> (Linnaeus, 1758)	LC	-	-
Viperidae	<i>Agkistrodon contortrix</i> (Linnaeus, 1766)	LC	-	-
	<i>Agkistrodon piscivorus</i> (Lacépède, 1789)	LC	-	-

**Fonte:** Elaborado pelo próprio autor.

Em princípio, as informações já disponíveis na literatura sobre comportamentos lateralizados visual e/ou motor, envolvidos na percepção de aproximação de predadores (ROBINS et al., 1998; VALLORTIGARA et al., 1998; LIPPOLIS et al., 2002; MARTÍN et al., 2010; IZVEKOV et al., 2018) buscas por presas (ROBINS; ROGERS, 2004, 2006; ROBINS et al., 2005; BONATI; CSERMELY; ROMANI, 2008; GILJOV; KARENINA; MALASHICHEV, 2009; CSERMELY; BONATI; ROMANI, 2010; IZVEKOV et al., 2018; OGNEVAJA et al., 2018) exploração de novos ambientes (CSERMELY et al., 2011; BONATI; CSERMELY; SOVRANO, 2013), reconhecimento de coespecíficos (DECKEL, 1995; HEWS; WORTHINGTON, 2001; HEWS; CASTELLANO; HARA, 2004; ROBINS; ROGERS, 2006; DADDA; SOVRANO; BISAZZA, 2003; e aproximação de parceiros para o acasalamento (GREEN, 1997; MARZONA; GIACOMA, 2002; 2004) poderiam ser incluídas em formulários para avaliar possíveis alterações nos padrões normais desses comportamentos lateralizados e, assim, promover melhores condições de bem-estar animal e aumentar as chances de sucesso de estratégias para conservação de populações ameaçadas, tais como reintroduções e translocações de indivíduos (HENNIG; DUNLAP, 1978; SHEPHERDSON, 1994; GRIFFITHS; PAVAJEAU, 2008; WARWICK et al., 2013).

### **5.8 O comportamento lateralizado como ferramenta para avaliar bem-estar animal e subsídio para adoção de estratégias de manejo e conservação de espécies de anfíbios e répteis**

Fatores tais como estresse, exposição a predadores, ameaças oriundas de coespecíficos, dentre outros, influenciam o comportamento de vários animais. É hipotetizado que, um indivíduo em estado de tranquilidade, apresenta atividade dominante do hemisfério cerebral esquerdo, porém, quando estes animais exibem emoções a exemplo de medo ou agressividade o hemisfério cerebral direito passa a exercer domínio sobre às atividades (ROGERS, 2010). No presente trabalho de revisão já foram mencionadas espécies de anfíbios e répteis que exibiram comportamentos lateralizados influenciados pelo medo ou agressividade, assim fornecendo elementos que suportam a referida hipótese.

Tem sido relatado que algumas espécies costumam utilizar preferencialmente os membros ou campo visual localizado no lado esquerdo do corpo tal como observado em girinos das espécies *Bufo bufo* e *Bufo viridis* que utilizaram o olho esquerdo simulações de coespecíficos (BISAZZA et al., 2002), e em indivíduos adultos dessas duas espécies somando a *Rhinella marina*, que utilizaram o olho esquerdo em respostas a predadores (LIPPOLIS et al., 2002). O mesmo tem sido observado para as espécies *Ranoidea caerulea* (ROBINS; ROGERS, 2006) (Anura) e os répteis *Testudo hermanni* (SOVRANO; QUARESMINI; STANCHER, 2018), *Anolis carolinensis* e *Anolis sagrei* (DECKEL, 1995), *Urosaurus ornatus* (HEWS; WORTHINGTON, 2001) e *Sceloporus virgatus* (HEWS; CASTELLANO; HARA, 2004).

A hipótese da valência emocional propõe que, emoções positivas (surpresa, alegria) são processadas apenas pela região pré-frontal a esquerda do cérebro, em contraste, emoções negativas (medo, raiva) são processadas pela região pré-frontal a direita do cérebro (DAVIDSON, 2003; SANTOS; QUAGLIA, 2017). Esta hipótese é semelhante e dá suporte ao que hipotetizou Rogers (2010), ambas proposições se configuram como um bom parâmetro para estudar a relação entre o comportamento lateralizado e o bem-estar animal, auxiliando pesquisadores a compreenderem até que ponto às diferentes emoções influenciam o comportamento dos animais e quais os principais comportamentos são apresentados pelos indivíduos quando expostos a situações desconfortáveis.

Picos de estresse podem exigir maior processamento referente ao hemisfério cerebral direito, porém, vale salientar que, não tão somente situações estressantes demandam maior uso

do hemisfério direito, mas também é possível que o estresse crônico ocasione um domínio contínuo deste hemisfério, reconhecer o uso preferencial dos hemicampos visuais, como também, às preferências do uso de membros pode auxiliar a identificar animais volúveis e ainda, aqueles que apresentam maiores probabilidades de sofrerem com altos níveis de estresse ao decorrer do seu desenvolvimento (ROGERS, 2010). Também foi possível observar os efeitos do estresse sobre a lateralização, em estudos desenvolvidos a partir de indivíduos do gênero *Anolis*, no qual inicialmente apresentaram respostas agressivas lateralizadas preferencialmente mediadas pelo olho esquerdo em condições de não-estresse, entretanto em situações estressantes, às assimetrias cerebrais funcionais diminuíram de forma significativa (OCKLENBURG et al., 2016).

Ambas hipóteses são baseadas em estudos realizados em humanos, porém, às características apresentadas podem ser observadas de forma semelhante em répteis e anfíbios, é hipotetizado que, a lateralização emocional é um caráter universal nos vertebrados, estudos e descobertas sobre a lateralização auxiliam no desenvolvimento de novas estratégias que resultam em melhorias no bem-estar animal (LELIVELD; LANGBEIN; PUPPE, 2013). Por exemplo, o manejo répteis e anfíbios selvagens ameaçados de extinção pode ser realizado de forma adequada por profissionais e pesquisadores que já obtiveram conhecimento prévio sobre o hemisfério cerebral/campo visual responsável por processar informações de medo e agressividade, os quais devem ser evitados a fim de impedir o aumento dos níveis de estresse nos animais, vale salientar que, cuidados especiais devem ser tomados principalmente quando os animais se encontram nos estágios iniciais de vida, como exemplo, foi demonstrado em roedores que, a exposição a situações estressantes nas fases pré-natal e pós natal ocasionou comportamentos semelhantes a depressão, expressão de agressividade excessiva, e ainda, alterações em outros comportamentos sociais (NEUMANN; VEENEMA; BEIDERBECK, 2010).

Répteis e outros animais tendem a demonstrar mudanças de comportamento, indicando possíveis perturbações, lesões ou doenças. A maioria dos répteis vivem de forma livre na natureza, porém, quando acondicionados em cativeiro apresentam certas dificuldades na adaptação, que por sua vez, afetam a sua saúde física, comportamental e psicológica, assim, estes animais tendem a apresentar movimentos estereotipados (movimentos repetitivos ou movimentos sem motivação aparente), um exemplo clássico e frequentemente observado em

zoológicos é ação dos animais se moverem de um lado para o outro do recinto sem direção aparentemente pré-determinada e de forma contundente (WARWICK et al., 2013).

Alguns lagartos da espécie *Anolis carolinensis* que habitavam recintos vazios, sem locais para refúgio, demonstraram estresse acumulado durante os 3 primeiros dias de confinamento, os quais podem apresentar imobilidade tônica, ou seja, uma reação logo após uma contenção manual, além de sintomas como: Imobilidade física, tremor nas extremidades, fechamento ocular e diminuição da vocalização (HENNIG; DUNLAP, 1978). De fato, recintos com baixa complexidade influenciam negativamente a sobrevivência dos animais e afetam diretamente o bem-estar animal (MORGAN; TROMBORG, 2007).

A apresentação de movimentos estereotipados de forma prolongada e repetitiva indica que o local em que o animal está inserido não fornece às condições apropriadas para uma sobrevivência adequada (BROOM, 1983; MANTECA; SALAS, 2015). Movimentos estereotipados são frequentemente evidenciados por animais acondicionados em ambiente monótonos, restritos e/ou quando expostos a situações de alta ansiedade (presença de predadores ou ameaças de humanos) além de novos estímulos (HINDE, 1970 *apud* Broom, 1983), a escassez de alimento e a remoção de companheiros sociais também são fatores que podem ocasionar a expressão de movimentos estereotipados (BROOM, 1983). As estereotípias comuns podem variar de acordo com o grupo taxonômico, como também, estes comportamentos podem ser acentuadamente distintos entre espécies de um mesmo grupo taxonômico (MANTECA; SALAS, 2015).

O estresse crônico é um dos principais efeitos que o cativeiro produz sobre répteis e em outros animais, esses fatores podem ocasionar uma série de comportamentos que normalmente ocorrem com pouca ou nenhuma frequência na natureza, a exemplo do: Aumento das taxas de agressão, retardo no desenvolvimento, impactos na reprodução, isolamento social, diminuição da vocalização ou exacerbada atividade vocal, hiperatividade, hipoatividade, anorexia, dentre outros comportamentos (MORGAN; TROMBORG, 2007; WARWICK et al., 2013). A superlotação em si, é um dos problemas mais graves e que são identificados regularmente em zoológicos, esta condição causa desconforto e estresse nos animais, Almazan; Rubio e Agoramoorthy (2005) realizaram um levantamento e analisaram as condições estruturais de

alguns zoológicos e houve a constatação de que todos os locais visitados apresentaram problemas relacionados à superlotação.

### ***5.9 Distribuição da produção de pesquisas sobre lateralização realizados entre os países no mundo***

Se tratando dos estudos desenvolvidos em um contexto mundial, é observado que a realização de pesquisas se apresenta bem distribuída dentro da maioria dos continentes (exceto América do Sul e Antártida), foi notado que grande parte destes trabalhos foram realizados em países do hemisfério Norte. Somando as porcentagens dos trabalhos realizados, a Europa foi o continente que mais contribuiu com a realização de estudos, o grande investimento em pesquisa, a expressiva quantidade de pesquisadores e especialistas no tema da lateralização e excelentes condições de trabalho são alguns dos fatores que possivelmente resultam esses números.

A distribuição mundial dos trabalhos realizados em anfíbios se mostrou bastante diversificada, estes animais podem ser encontrados em quase todos os locais do planeta, os continentes que mais contribuíram com estudos sobre a lateralização foram a Europa e América do Norte (novamente destacamos a ausência de estudos realizados na América do Sul, região que apresenta rica biodiversidade de anfíbios), atualmente a Itália é o país que mais contribui com estudos sobre a tema, 10 estudos no total (31% dos estudos publicados) (Figura 1). Entretanto, a quantidade de trabalhos realizados está longe do ideal, pois os anfíbios em geral são brutalmente afetados pelas mudanças climáticas (CAREY; ALEXANDER, 2003), perturbações ambientais e causas naturais, a exemplo da ação do Fungo *Batrachochytrium dendrobatidis* que causam micoses fatais em populações de anuros (FISHER; GARNER; WALKER, 2009), dezenas de indivíduos são rapidamente dizimados e espécies podem ser extintas em um curto espaço de tempo, deste modo, reconhecer os comportamentos lateralizados normais ou estereotipados destes animais é de grande auxílio a fim preservar toda a biodiversidade de anuros e o ecossistema em que os mesmos estão inseridos.

Devido a sua condição de ectotermia, os répteis são encontrados com maior frequência em regiões tropicais, de clima temperado e até em desertos (POUGH; JANIS; HEISER, 2008), deste modo, a prevalência dos trabalhos consultados foram realizados nos continentes da Europa e América do Norte, de forma semelhante ao cenário observado no anfíbios, a Itália é o país que mais contribui com estudos sobre lateralidade em répteis (31% dos estudos) (Figura

9), a ausência de estudos realizados em regiões próximas aos polos do planeta Terra foi um resultado de certa forma esperado vide às condições climáticas que, em tese, não são as mais favoráveis para sobrevivência de animais ectotérmicos.

Grande parte dos trabalhos envolvendo o comportamento lateralizado desenvolvidos em território brasileiro envolveram Mamíferos humanos e não-humanos. Souza, Tudella e Teixeira (2011) investigaram a lateralização em crianças que possuíam cinco meses de vida, os quais foram observados comportamentos realizados na busca e alcance de alvos estáticos. Nos estudos realizados em mamíferos não-humanos, foram analisadas, por exemplo, duas populações distintas do Boto-cinza, foi observada a tendência de indivíduos da espécie *Sotalia guianensis* em executarem ações preferencialmente para o lado direito ou esquerdo (BORDON, 2004). Cavalos foram estudados em relação a lateralidade motora e sensorial a nível populacional e individual (PILATE; SILVA; ANDRIOLO, 2011). Além destes, também foram analisados os traços de lateralidade demonstradas pelo roedor *Trinomys yonenagae* (rabo-de-facho) (DIAS, 2015) espécie endêmica do Nordeste brasileiro e ameaçada de extinção (IUCN, 2019).

Dados oficiais mostram que, no Brasil 80 espécies de répteis (11% de todos os répteis brasileiros) se encontram categorizadas com o *status* de ameaçada e ainda, 41 espécies de anfíbios (4,2% de todos os anfíbios brasileiros) são consideradas ameaçadas de extinção (ICMBio, 2018a), entretanto, a nível de Brasil não foram encontrados estudos científicos publicados nas bases de dados, abordando a temática do comportamento lateralizado, devido a este cenário, a ausência de pesquisas sobre o comportamento lateralizado constitui uma situação preocupante para a ciência brasileira, pois, lacunas sobre o tema persistem, comportamentos específicos de algumas espécies continuam desconhecidas, e estas informações poderiam fomentar o desenvolvimento de estratégias que auxiliam a conservação de espécies brasileiras, com atenção primordial com relação aos organismos endêmicos e/ou aqueles que se encontram ameaçados de extinção.

## 6 RECOMENDAÇÕES PARA FUTURAS PESQUISAS

Diversas pesquisas foram realizadas levando em consideração os anfíbios em suas fases juvenil e adulta, entretanto, os anfíbios pertencentes às ordens Caudata foram estudados apenas com relação ao comportamento sexual e de cortejo, além da lateralidade visual, entretanto, não foram encontrados estudos referentes a lateralidade motora e uso preferencial dos membros, estudos sobre o tema podem subsidiar ações de conservação destes animais, de modo particular a espécie *Ambystoma mexicanum* que está classificada com o *status* de criticamente ameaçada. Por sua vez, a ordem Gymnophiona não foi representada nos estudos sobre lateralidade, de modo semelhante aos Caudata, a baixa quantidade de estudos está relacionada a baixa riqueza de espécies além da peculiar distribuição geográfica, todavia, apesar desses fatores, às gimnofionas podem ser testadas a partir de observações referentes ao comportamento enrolamento lateralizado do corpo, de modo especial durante a fase de proteção dos ovos após a ovoposição, este comportamento é facilmente observado quando a deposição dos ovos ocorrer em ambiente terrestre (CRUMP, 1996).

Nos bancos de dados pesquisados foram obtidas informações de apenas um estudo realizado em espécies de lagartos que foram estudados levando em consideração a lateralização motora e o viés lateralizado referente ao uso dos membros (SELIGMANN, 2002), entretanto, é de grande interesse a realização de novos estudos sobre a temática, a fim de fornecer dados concretos para subsidiar o desenvolvimento de estratégias de conservação destes indivíduos, pois, um viés motor pode ser suficiente para afetar às preferências dos lados escolhidos pelos animais durante ações de escape, como também, os diferentes tamanhos dos membros direito/esquerdo e anteriores/posteriores destes animais podem afetar diretamente a direção escolhida para a fuga (GARCÍA-MUÑOZ et al., 2013).

Ao tratarmos dos estudos sobre comportamento lateralizado em serpentes, é importante ressaltar a baixa quantidade de estudos publicados, além disso, também de forma preocupante, o último trabalho realizado sobre este tema se refere ao ano de 2007, é necessário atualização dos estudos, como também, a abordagem de outras espécies e uma maior quantidade de famílias para maior representação deste grupo a fim de se obter dados mais concretos, ao mesmo tempo, novos trabalhos podem explicar se o sexo, idade e o tamanho do corpo das serpentes modificam os padrões durante o comportamento predatório, além do mais, outros tipos de presa podem ser

disponibilizados, a exemplo de animais que são encontrados no ambiente natural e que já fazem parte da dieta corriqueira das serpentes.

Retratando sobre outros répteis, relatamos aqui a ausência de estudos avaliando a lateralização em Anfisbenídeos, Crocodilianos e Tuataras, por serem consideradas peças-chaves no auxílio da compreensão da evolução dos reptilianos, representantes destes grupos devem ser estudados e avaliados em relação a apresentação de um viés lateralizado. Crocodilianos e Tuataras podem ser avaliados em testes que identificam lateralizações motoras e visuais. Inclusive alguns dos testes realizados em lagartos podem ser adaptados a fim de serem utilizados em estudos com estes grupos. Contudo, as anfisbenas por serem ápodes e por apresentarem visão limitada, sugere-se a realização de pesquisas com a utilização de testes anteriormente já trabalhados em serpentes, como por exemplo, testar preferência no sentido de enroscamento do corpo.

Quelônios terrestres foram estudados a partir de testes motores e visuais, entretanto, os dados são insuficientes em comparação a quantidade de espécies existentes, de modo especial, a lateralização visual necessita de um maior aprofundamento, é sugerida a realização de estudos de preferências visuais em contextos predatórios e anti-predatórios. Os testudines marinhos foram principalmente estudados referente a lateralidade motora, a exemplo de testes como o endireitamento reflexo e uso preferencial das patas, entretanto, não foram realizados estudos referentes ao viés lateralizado na utilização dos campos visuais, este tema necessita ser abordado principalmente no contexto de realização de ataques predatórios, além da realização de novos trabalhos correlacionados a comportamentos anti-predatórios.

## 7 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Muitos estudos já abordaram de forma pontual a temática do comportamento lateralizado e trouxeram grande contribuição para a ciência, diversas metodologias de estudos foram utilizadas e várias respostas concretas foram obtidas, no cerne destes estudos se ressalta a realização de diversas e importantes revisões de literatura, aqui destacamos o estudo realizado por Rogers (2002c) é caracterizado como o primeiro trabalho revisão realizado a nível mundial tendo como base estudos sobre a lateralização comportamental nos vertebrados. Quase duas décadas se passaram desde a publicação deste estudo, entretanto, apesar das fortes evidências obtidas, ainda não é possível afirmar de forma concreta que de fato existe um padrão de lateralidade para todos os grupos de vertebrados, uma vez que, a partir da análise dos resultados obtidos, vários destes grupos ainda são considerados sub-representados, o número de espécies, gêneros e famílias que já foram estudados são uma mínima parcela diante de toda a riqueza dos grupos de répteis e anfíbios viventes.

A compilação de estudos já publicados nos concede visualizar um cenário preocupante quando comparamos a quantidade total de anfíbios e répteis viventes e o percentual de espécies, famílias e gêneros que foram estudadas. Ressaltamos mais uma vez o panorama da realização de estudos realizados em anfíbios (menos de 1% de todas as espécies de anuros e de caudados, além de 2% de todas as espécies de testudíneos e 0,16% da grande riqueza de espécies dos Squamata estão representadas nestes trabalhos), dados como estes fornecem subsídios para reafirmarmos categoricamente que os respectivos grupos estão sub-representados e se reforça a necessidade de abranger outras espécies em novos estudos a fim de comprovar a ocorrência do padrão de lateralidade nos vertebrados.

Alguns temas inerentes aos estudos sobre lateralização requerem maior aprofundamento, como por exemplo, é necessário uma minuciosa observação com relação às mudanças da expressão do comportamento lateralizado em anuros principalmente nas fases de pré-metamorfose e pós-metamorfose, aqui já foi discutido que a morfologia não influencia diretamente esses comportamentos, entretanto em certas fases do desenvolvimento a lateralização aparentemente desaparece e ainda, em determinados casos, o comportamento pode retornar e ser expresso de forma acentuada ou de forma atenuada em posteriores fases do desenvolvimento, como também o comportamento pode deixar de se expressar, informações como estas auxiliam os pesquisadores a reconhecerem os comportamentos que são intrínsecos

a cada espécie desde o início do desenvolvimento, às informações obtidas devem auxiliar principalmente nas tomadas de decisões cabíveis para proporcionar o bem-estar animal e qualidade de vida para indivíduos acondicionados em cativeiro ou até aqueles que vivem livres na natureza.

Rogers (2002b) hipotetizou que algumas diferenças com relação ao viés de giro nos girinos podem estar ligadas às grandes modificações entre populações que foram criadas em cativeiro X populações selvagens. É provável que às pressões do ambiente influenciem os fatores genéticos dos indivíduos e conseqüentemente o comportamento de cada população, estudos necessitam ser realizados com o intuito de se observar quais os efeitos que cada ambiente específico exerce sobre a lateralização e se os diferentes comportamentos apresentados pelas populações são estatisticamente distintos, às pesquisas além de comparar os resultados de trabalhos realizados em girinos, também podem avaliar os comportamentos em anfíbios anuros adultos e répteis selvagens ou criados em cativeiro.

Ainda neste contexto, o autor indaga a relação dos estudos sobre comportamento lateralizado e o estresse, em nossa revisão observamos que, animais testados em ambiente naturais tendem a apresentar menos estresse em comparação a aqueles testados em condições de laboratório ou em cativeiro. O estresse pode influenciar às respostas lateralizadas, resultados obtidos através de pesquisas que comparem às respostas de animais pertencentes a uma mesma espécie que são testados em diferentes ambientes (natural x laboratório) podem ser bastante conclusivos, se de fato for comprovada a hipótese de que estresse influencia fortemente a lateralização, às metodologias até então adotadas em trabalhos sobre lateralização podem necessitar sofrer modificações a fim de se adequarem às condições específicas de cada espécie e cada ambiente em que as mesmas estão inseridas.

Estudos sobre comportamento lateralizado realizados no Brasil e no Mundo ainda são poucos, diante da imensa biodiversidade de anuros e répteis descritos. Foi constatada a ausência de estudos principalmente com relação às espécies de anuros ameaçadas, no Brasil são 41 espécies consideradas ameaçadas de extinção (ICMbio, 2018b) entretanto, nenhuma dessas espécies foi avaliada em território brasileiro, é de caráter emergencial estudá-las a fim de desenvolver e executar estratégias propícias para a conservação de cada espécie, do mesmo modo, são poucos os estudos realizados com enfoque em anuros e répteis considerados

endêmicos, estas espécies necessitam de atenção especial, uma vez que qualquer mudança encontrada na expressão do comportamento lateralizado é de suma importância para que os pesquisadores compreendam possíveis problemas enfrentados por estas indivíduos, esse processo de concepção pode ser facilitado a partir de um conhecimento prévio baseado em pesquisas científicas.

Por fim, após a análise dos estudos realizados, é notada a ausência da realização de estudos principalmente em animais que habitam ambientes pouco explorados, a exemplo da Floresta Amazônica, regiões de deserto, ambientes oceânicos, além de continentes que apresentam baixa produção bibliográfica em relação a esta temática, a exemplo da América do Sul e África, novas metodologias podem ser desenvolvidas a fim de se observar outros exemplos de lateralidade que até então são desconhecidas, contribuindo assim para o desenvolvimento e maior difusão dos estudos sobre comportamento lateralizado em anfíbios e répteis.

## REFERÊNCIAS

- AICHINGER, M. Annual activity patterns of anurans in a seasonal neotropical environment. **Oecologia**, v. 71, n. 4, p. 583-592, 1987.
- AIZAWA, Hidenori. Habenula and the asymmetric development of the vertebrate brain. **Anatomical Science International**, v. 88, n. 1, p.1-9, 2012.
- ALMAZAN, Ronnel R.; RUBIO, Roberto P.; AGORAMOORTHY, Govindasamy. Welfare Evaluations of Nonhuman Animals in Selected Zoos in the Philippines. **Journal of Applied Animal Welfare Science**, v. 8, n. 1, p.59-68, 2005.
- ALQADAH, Amel et al. Asymmetric development of the nervous system. **Developmental Dynamics**, v. 247, n. 1, p. 124-137, 2018.
- AMPHIBIAWEB. Disponível em: <https://amphibiaweb.org/>. University of California, Berkeley, CA, USA. Acesso em: 06 mar. 2020.
- ANDERSON, Dean M.; MURRAY, Leigh W. Sheep laterality. **Laterality: Asymmetries of Body, Brain and Cognition**, v. 18, n. 2, p. 179-193, 2013.
- ANDREW, R. J. Origins of asymmetry in the CNS. **Seminars in Cell & Developmental Biology**. Academic Press. v. 20, n. 4, p 485-490, 2009.
- BAUER, Richard H. Lateralization of neural control for vocalization by the frog (*Rana pipiens*). **Psychobiology**, v.21, n. 3, p.243-248, 1993.
- BEE, Mark A.; CHRISTENSEN-DALSGAARD, Jakob. Sound source localization and segregation with internally coupled ears: the treefrog model. **Biological cybernetics**, v. 110, n. 4-5, p. 271-290, 2016.
- BENTON, Michael. J. **Vertebrate paleontology**. 3ed. Edition. Blackwell Science Ltd. 476p. 2005.

BISAZZA, Angelo et al. Right-pawedness in toads. **Nature**. v. 379, p. 408, 1996.

BISAZZA, Angelo; CANTALUPO, Claudio; VALLORTIGARA, Giorgio. Lateral asymmetries during escape behavior in a species of teleost fish (*Jenynsia lineata*). **Physiology & Behavior**, v. 61, n. 1, p.31-35, 1997.

BISAZZA, Angelo et al. Pawedness and Motor Asymmetries in Toads. **Laterality: Asymmetries of Body, Brain and Cognition**, v. 2, n. 1, p.49-64, 1997.

BISAZZA, Angelo; VALLORTIGARA, Giorgio. Rotational Swimming Preferences in Mosquitofish: Evidence for Brain Lateralization?. **Physiology & Behavior**, v. 62, n. 6, p.1405-1407, 1997.

BISAZZA, Angelo; ROGERS, L J.; VALLORTIGARA, Giorgio. The Origins of Cerebral Asymmetry: A Review of Evidence of Behavioural and Brain Lateralization in Fishes, Reptiles and Amphibians. **Neuroscience & Biobehavioral Reviews**, v. 22, n. 3, p.411-426, 1998.

BISAZZA, Angelo et al. Frogs and toads in front of a mirror: lateralisation of response to social stimuli in tadpoles of five anuran species. **Behavioural Brain Research**, v. 134, n. 1-2, p.417-424, 2002.

BONATI, Beatrice; CSERMELY, Davide.; ROMANI, Romano. Lateralization in the predatory behaviour of the common wall lizard (*Podarcis muralis*). **Behavioural Processes**, v. 79, n. 3, p.171-174, 2008.

BONATI, B. et al. Lateralization in the escape behaviour of the common wall lizard (*Podarcis muralis*). **Behavioural Brain Research**, v. 207, n. 1, p.1-6, 2010.

BONATI, Beatrice; CSERMELY, Davide. Complementary lateralisation in the exploratory and predatory behaviour of the common wall lizard (*Podarcis muralis*). **Laterality: Asymmetries of Body, Brain and Cognition**, v. 16, n. 4, p. 462-470, 2011.

BONATI, Beatrice; CSERMELY, Davide. Lateralization in lizards: Evidence of presence in several contexts. In: **Behavioral Lateralization in Vertebrates**. Springer, Berlin, Heidelberg, p. 25-38, 2013.

BONATI, Beatrice.; CSERMELY, Davide.; SOVRANO, Valeria A. Looking at a predator with the left or right eye: Asymmetry of response in lizards. **Laterality: Asymmetries of Body, Brain and Cognition**, v. 18, n. 3, p.329-339, 2013.

BONATI, Beatrice et al. How Ecology Could Affect Cerebral Lateralization for Explorative Behaviour in Lizards. **Symmetry**, v. 9, n. 8, p.1-9, 2017.

BORDON, D. G. **Ocorrência da lateralidade no comportamento de superfície do Boto-cinza, *Sotalia guianensis* (CETACEA: DELPHINIDAE), no complexo estuarino lagunar de Cananéia - SP e na Baía das Laranjeiras – PR**. Curitiba, 2004. p. 1-28. Monografia (Graduação em Ciências Biológicas) - Universidade Federal do Paraná.

BOTELHO, Louise Lira Roedel; DE ALMEIDA CUNHA, Cristiano Castro; MACEDO, Marcelo. O método da revisão integrativa nos estudos organizacionais. **Gestão e sociedade**, v. 5, n. 11, p. 121-136, 2011.

BREI, Michael; PÉREZ-BARAHONA, Agustín; STROBL, Eric. Environmental pollution and biodiversity: Light pollution and sea turtles in the Caribbean. **Journal of Environmental Economics and Management**, v. 77, p. 95-116, 2016.

BRIGGS-GONZALEZ, Venetia S.; GONZALEZ, Sergio C. Lateralized Turning Biases in Two Neotropical Tadpoles. **Ethology**, v. 122, n. 7, p.582-587, 2016.

BROOM, D. M. Stereotypies as Animal Welfare Indicators. **Indicators Relevant to Farm Animal Welfare**, v. 23, p.81-87, 1983.

BROWN, C.; GARDNER, C.; BRAITHWAITE, Victoria A. Population variation in lateralized eye use in the poeciliid *Brachyrhaphis episcopi*. **Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**, v. 271, p. 455-457, 2004.

BUGONI, Leandro; KRAUSE, Lígia; PETRY, Maria Virgínia. Marine debris and human impacts on sea turtles in southern Brazil. **Marine pollution bulletin**, v. 42, n. 12, p. 1330-1334, 2001.

CANNING, Claire et al. Population-level lateralized feeding behaviour in North Atlantic humpback whales, *Megaptera novaeangliae*. **Animal Behaviour**, v. 82, n. 4, p. 901-909, 2011.

CAREY, Cynthia; ALEXANDER, Michael A. Climate change and amphibian declines: is there a link? **Diversity and distributions**, v. 9, n. 2, p. 111-121, 2003.

CASPERD, Julia M.; DUNBAR, Robin. I .M. Asymmetries in the visual processing of emotional cues during agonistic interactions by gelada baboons. **Behavioural Processes**, v. 37, n. 1, p.57-65, 1996.

CAVANAGH, Tammany et al. Hadza handedness: Lateralized behaviors in a contemporary hunter–gatherer population. **Evolution and Human Behavior**, v. 37, n. 3, p. 202-209, 2016.

CITES. **Appendices I, II and III**. 2019. 75 p. Disponível em: [www.cites.org](http://www.cites.org). Acesso em: 07 mar. 2020.

CONCHA, Miguel L.; WILSON, Stephen W. Asymmetry in the epithalamus of vertebrates. **The Journal of Anatomy**, v. 199, n. 1-2, p. 63-84, 2001.

CONCHA, Miguel L.; BIANCO, Isaac H.; WILSON, Stephen W. Encoding asymmetry within neural circuits. **Nature Reviews Neuroscience**, v. 13, n. 12, p. 832-840, 2012.

COSTA, Henrique C.; BÉRNILS, Renato S. Répteis do Brasil e suas Unidades Federativas: Lista de espécies. **Herpetologia Brasileira**, v. 7, n. 1, p.11-57, 2018.

CLAPHAM, Phillip J. et al. Do humpback whales exhibit lateralized behaviour?. **Animal Behaviour**, v. 50, n. 1, p. 73-82, 1995.

- CRUMP, Martha L. Parental care among the amphibia. **Advances in the Study of Behavior**. Academic Press, v. 26, p. 109-144, 1996.
- CSERMELY, D.; BONATI, B.; ROMANI, R. Lateralisation in a detour test in the common wall lizard (*Podarcis muralis*). **Laterality**, v. 15, n. 5, p. 535-547, 2010.
- CSERMELY, Davide et al. Is the *Podarcis muralis* lizard left-eye lateralised when exploring a new environment?. **Laterality**, v. 16, n. 2, p. 240-255, 2011.
- DADDA, Marco; SOVRANO, Valeria Anna; BISAZZA, Angelo. Temporal pattern of social aggregation in tadpoles and its influence on the measurement of lateralised response to social stimuli. **Physiology & Behavior**, v. 78, n. 2, p.337-341, 2003.
- DAVIDSON, Richard J. Affective neuroscience and psychophysiology: Toward a synthesis. **Psychophysiology**, v. 40, n. 5, p. 655-665, 2003.
- DECKEL, A. Wallace. Laterality of aggressive responses in *Anolis*. **Journal Of Experimental Zoology**, v. 272, n. 3, p.194-199, 1995.
- DECKEL, A. Wallace. Hemispheric Control of Territorial Aggression in *Anolis carolinensis*: Effects of Mild Stress. **Brain, Behavior and Evolution**, v. 51, n. 1, p.33-39, 1998.
- DELFOUR, F.; MARTEN, K. Lateralized visual behavior in bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) performing audio–visual tasks: The right visual field advantage. **Behavioural Processes**, v. 71, n. 1, p.41-50, 2006.
- DHARMARETNAM, M.; ROGERS, L. J. Hemispheric specialization and dual processing in strongly versus weakly lateralized chicks. **Behavioural brain research**, v. 162, n. 1, p. 62-70, 2005.
- DIAS, L. D. **Comportamento de Lateralidade Motora no *Trinomys yonenagae* (Echimyidae)**. 44 f. Dissertação (Mestrado em Neurociência e Comportamento) Instituto de Psicologia – USP, Ribeirão Preto, 2015.

DOMENICI, Paolo et al. Elevated carbon dioxide affects behavioural lateralization in a coral reef fish. **Biology Letters**, v. 8, n. 1, p. 78-81, 2011.

ENGBRETSON, Gustav A. Neurobiology of the lacertilian parietal eye system. **Ethology Ecology & Evolution**, v. 4, n. 1, p. 89-107, 1992.

FANG, Guangzhan et al. Right ear advantage for vocal communication in frogs results from both structural asymmetry and attention modulation. **Behavioural Brain Research**, v. 266, p.77-84, 2014.

FERRARI, Maud C.O. et al. The effects of background risk on behavioural lateralization in a coral reef fish. **Functional Ecology**, v. 29, n. 12, p.1553-1559, 2015. FIGUEIREDO, Nice. Da importância dos artigos de revisão da literatura. **Revista Brasileira de Biblioteconomia e Documentação**, São Paulo, v. 23, n. 1/4, p.131-135, 1990.

FISHER, Matthew C.; GARNER, Trenton WJ; WALKER, Susan F. Global emergence of *Batrachochytrium dendrobatidis* and amphibian chytridiomycosis in space, time, and host. **Annual review of microbiology**, v. 63, p. 291-310, 2009.

FORRESTER, Gillian.; TODD, Brendan. A Comparative Perspective on lateral biases and social behavior. In: FORRESTER, Gillian et al. **Cerebral Lateralization and Cognition: Evolutionary and Developmental Investigations of Behavioral Biases**. Academic Press, 2018. Cap. 14. p. 377-395.

FRANKLIN, William E.; LIMA, Steven L. Laterality in avian vigilance: Do sparrows have a favourite eye? **Animal Behaviour**, v. 62, n. 5, p.879-884, 2001.

FRASNELLI, Elisa. Brain and behavioral lateralization in invertebrates. **Frontiers In Psychology**, v. 4, p.1-10, 2013.

FROHNWIESER, A. et al. Lateralized Eye Use Towards Video Stimuli in Bearded Dragons (*Pogona vitticeps*). **Animal Behavior and Cognition**, v. 4, n. 3, p.340-348, 2017.

FROST, Darrel R. **Amphibian Species of the World**. 2019. Disponível em: <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>. Acesso em: 17 maio 2019.

GARCÍA-MUÑOZ, Enrique; GOMES, Verónica; CARRETERO, Miguel A. Lateralization in refuge selection in *Podarcis hispanicus* at different hierarchical levels. **Behavioral Ecology**, v. 23, n. 5, p.955-959, 2012.

GARCÍA-MUÑOZ, Enrique et al. Lateralization in escape behaviour at different hierarchical levels in a gecko: *Tarentola angustimentalis* from eastern Canary Islands. **Plos One**, v. 8, n. 11, p.1-7, 2013.

GHIRLANDA, Stefano; VALLORTIGARA, Giorgio. The evolution of brain lateralization: A game-theoretical analysis of population structure. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 271, n. 1541, p. 853-856, 2004.

GHIRLANDA, Stefano; FRASNELLI, Elisa; VALLORTIGARA, Giorgio. Intraspecific competition and coordination in the evolution of lateralization. **Philosophical Transactions Of The Royal Society B: Biological Sciences**, v. 364, n. 1519, p.861-866, 2008.

GILJOV, Andrey N.; KARENINA, Karina A.; MALASHICHEV, Yegor B. An eye for a worm: lateralisation of feeding behaviour in aquatic anamniotes. **Laterality: Asymmetries of Body, Brain and Cognition**, v. 14, n. 3, p. 273-286, 2009.

GOLLER, Franz; SUTHERS, Roderick A. Implications for lateralization of bird song from unilateral gating of bilateral motor patterns. **Nature**, v. 373, n. 6509, p. 63, 1995.

GOREE, Bianca D.; WASSERSUG, Richard J. Are Archeobatrachian Anurans Ambidextrous? Assessing handedness in *Bombina orientalis*. **Journal of Herpetology**, v. 35, n. 3, p.538-541, 2001.

GOTTSBERGER, Brigitte; GRUBER, Edith. Temporal partitioning of reproductive activity in a neotropical anuran community. **Journal of tropical ecology**, v. 20, n. 3, p. 271-280, 2004.

GOUCHIE, Gillian M.; ROBERTS, Lesley. F; WASSERSUG, Richard J. Effects of available cover and feeding schedule on the behavior and growth of the juvenile African clawed frog (*Xenopus laevis*). **Lab Animal**, v. 37, n. 4, p.165-169, 2008(a).

GOUCHIE, Gillian M; ROBERTS, Lesley. F; WASSERSUG, Richard. J. The effect of mirrors on African clawed frog (*Xenopus laevis*) larval growth, development, and behavior. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 62, n. 11, p.1821-1829, 2008(b).

GREEN, Andy J. Asymmetrical turning during spermatophore transfer in the male smooth newt. **Animal Behaviour**, v. 54, n. 2, p.343-348, 1997.

GREENE, Harry W. Classification And General Biology. In: GREENE, Harry W. **Snakes The Evolution of Mystery in Nature**. London: University Of California Press, 1997. Cap. 1. p. 11-35.

GRIFFITHS, Richard A.; PAVAJEAU, Lissette. Captive breeding, reintroduction, and the conservation of amphibians. **Conservation Biology**, v. 22, n. 4, p. 852-861, 2008.

GÜNTÜRKÜN, Onur. Lateralization of visually controlled behavior in pigeons. **Physiology & Behavior**, v. 34, n. 4, p.575-577, 1985.

HEATWOLE, Harold; KING, Peter; LEVINE, Samuel G. Laterality in coiling behaviour of snakes: Another interpretation. **Laterality: Asymmetries of Body, Brain and Cognition**, v. 12, n. 6, p.536-542, 2007.

HENNIG, Charles W.; DUNLAP, William P. Tonic immobility in *Anolis carolinensis*: Effects of time and conditions of captivity. **Behavioral Biology**, v. 23, n. 1, p.75-86, 1978.

HEWS, Diana K.; WORTHINGTON, R. Andrew. Fighting from the Right Side of the Brain: Left Visual Field Preference during Aggression in Free-Ranging Male Tree Lizards (*Urosaurus ornatus*). **Brain, Behavior And Evolution**, v. 58, n. 6, p. 356-360, 2001.

HEWS, Diana K.; CASTELLANO, Michael; HARA, Erina. Aggression in females is also lateralized: left-eye bias during aggressive courtship rejection in lizards. **Animal Behaviour**, v. 68, n. 5, p.1201-1205, 2004.

HOOKE-COSTIGAN, M. A; ROGERS, Lesley J. Hand, Mouth and Eye Preferences in the Common Marmoset (*Callithrix jacchus*). **Folia Primatologica**, v. 64, n. 4, p.180-191, 1995.

HUMLE, Tatyana.; MATSUZAWA, Tetsuro. Laterality in hand use across four tool-use behaviors among the wild chimpanzees of Bossou, Guinea, West Africa. **American Journal Of Primatology**, v. 71, n. 1, p. 40-48, 2009.

IGLÓI, K. et al. Lateralized human hippocampal activity predicts navigation based on sequence or place memory. **Proceedings Of The National Academy Of Sciences**, v. 107, n. 32, p.14466-14471, 2010.

Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade. 2018(a). Livro Vermelho da Fauna Brasileira Ameaçada de Extinção: Volume IV - Répteis. *In*: Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade. (Org.). **Livro Vermelho da Fauna Brasileira Ameaçada de Extinção**. Brasília: ICMBio. 252p.

Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade. 2018(b). Livro Vermelho da Fauna Brasileira Ameaçada de Extinção: Volume V - Anfíbios. *In*: Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (Org.). **Livro Vermelho da Fauna Brasileira Ameaçada de Extinção**. Brasília: ICMBio. 128p.

IUCN. **The IUCN Red List of Threatened Species**. 2020. Disponível em: <http://www.iucnredlist.org>. Acesso em: 05 mar. 2020.

IZVEKOV, Evgeny I. et al. Pattern of lateralized behaviors in a caudate amphibian, *Ambystoma mexicanum*. **Russian Journal of Herpetology**, v. 25, n. 1, 2018.

KARDONG, K.V. **Vertebrados: Anatomia Comparada, Função e Evolução**. 5ed. Editora Roca LTDA. São Paulo. 913p. 2011.

- KARENINA, Karina A; GILJOV, Andrey N; MALASHICHEV, Yegor B. Eye as a key element of conspecific image eliciting lateralized response in fish. **Animal Cognition**, v. 16, n. 2, p. 287-300, 2012.
- KARENINA, Karina A et al. Lateralization of mother–infant interactions in a diverse range of mammal species. **Nature ecology & evolution**, v. 1, n. 2, p. 30, 2017.
- KEMALI, M; GUGLIELMOTTI, V; FIORINO, L. The asymmetry of the habenular nuclei of female and male frogs in spring and in winter. **Brain research**, v. 517, n. 1-2, p. 251-255, 1990.
- KILIAN, Annette; VON FERSEN, Lorenzo; GÜNTÜRKÜN, Onur. Lateralization of visuospatial processing in the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*). **Behavioural Brain Research**, v. 116, n. 2, p. 211-215, 2000.
- KOBOROFF, Adam; KAPLAN, Gisela; ROGERS, Lesley J. Hemispheric specialization in Australian magpies (*Gymnorhina tibicen*) shown as eye preferences during response to a predator. **Brain Research Bulletin**, v. 76, n. 3, p. 304-306, 2008.
- KOSTYLEV, M. A.; MALASHICHEV, Y. B. Correlation of the shoulder girdle asymmetry with the limb skeleton asymmetry in *Xenopus laevis*. In: **Doklady Biological Sciences**. MAIK Nauka/Interperiodica, 2007. p. 374-376.
- KROEKER, Kristy J. et al. Impacts of ocean acidification on marine organisms: quantifying sensitivities and interaction with warming. **Global change biology**, v. 19, n. 6, p. 1884-1896, 2013.
- LELIVELD, Lisette M.C.; LANGBEIN, Jan; PUPPE, Birger. The emergence of emotional lateralization: Evidence in non-human vertebrates and implications for farm animals. **Applied Animal Behaviour Science**, v. 145, n. 1-2, p.1-14, 2013.
- LEVY, Jerre. The Mammalian Brain And The Adaptive Advantage of Cerebral Asymmetry. **Annals of the New York Academy of Sciences**, v. 299, n. 1, p.264-272, 1977.

- LIPPOLIS, Giuseppe et al. Lateralisation of predator avoidance responses in three species of toads. **Laterality: Asymmetries of Body, Brain and Cognition**, v. 7, n. 2, p.163-183, 2002.
- LIPPOLIS, Giuseppe et al. Lateralisation of escape responses in the stripe-faced dunnart, *Sminthopsis macroura* (Dasyuridae: Marsupialia). **Laterality: Asymmetries of Body, Brain and Cognition**, v. 10, n. 5, p.457-469, 2005.
- LUCON-XICCATO, Tyrone et al. Prenatal exposure to predation affects predator recognition learning via lateralization plasticity. **Behavioral Ecology**, v.8, n. 1, p. 253-259, 2016.
- LUSTIG, Avichai; KETER-KATZ, Hadas; KATZIR, Gadi. Threat perception in the chameleon (*Chamaeleo chameleon*): Evidence for lateralized eye use. **Animal Cognition**, v. 15, n. 4, p.609-621, 2012(a).
- LUSTIG, Avichai; KETTER-KATZ, Hadas; KATZIR, Gadi. Visually Guided Avoidance in the Chameleon (*Chamaeleo chameleon*): Response Patterns and Lateralization. **Plos One**, v. 7, n. 6, p.1-14, 2012(b).
- LUSTIG, Avichai; KETTER-KATZ, Hadas; KATZIR, Gadi. Relating Lateralization of Eye Use to Body Motion in the Avoidance Behavior of the Chameleon (*Chamaeleo chameleon*). **Plos One**, v. 8, n. 8, p.1-10, 2013(a).
- LUSTIG, Avichai; KETTER-KATZ, Hadas; KATZIR, Gadi. Lateralization of visually guided detour behaviour in the common chameleon, *Chamaeleo chameleon*, a reptile with highly independent eye movements. **Behavioural Processes**, v. 100, p.110-115, 2013(b).
- MAGAT, Maria; BROWN, Culum. Laterality enhances cognition in Australian parrots. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 276, n. 1676, p. 4155-4162, 2009.
- MALASHICHEV, Yegor B.; NIKITINA, Natalja G. Preferential limb use in relation to epicoracoid overlap in the shoulder girdle of toads. **Laterality: Asymmetries of Body, Brain and Cognition**, v. 7, n. 1, p.1-18, 2002.

MALASHICHEV, Yegor B.; WASSERSUG, Richard J. Left and right in the amphibian world: which way to develop and where to turn?. **BioEssays**, v. 26, n. 5, p. 512-522, 2004.

MALASHICHEV, Yegor B. One-sided limb preference is linked to alternating-limb locomotion in anuran amphibians. **Journal of Comparative Psychology**, v. 120, n. 4, p. 401, 2006.

MALASHICHEV, Yegor B. Asymmetry of righting reflexes in sea turtles and its behavioral correlates. **Physiology & Behavior**, v. 157, p.1-8, 2016.

MALASHICHEV, Yegor; ROBINS, Andrew Lateralized Motor Responses In Anuran Amphibians-An Overview Of Methods And Perspectives Of Studies. **Biological Communications**, v. 63, n. 4, p. 210 – 242, 2018.

MANCERA, Karen. et al. The effects of acute exposure to mining machinery noise on the behaviour of eastern blue-tongued lizards (*Tiliqua scincoides*). **Animal Welfare**, v. 26, n. 1, p.11-24, 2017.

MANNS, Martina; STRÖCKENS, Felix. Functional and structural comparison of visual lateralization in birds - similar but still different. **Frontiers In Psychology**, v. 5, p.1-10, 2014.

MANTECA, Xavier; SALAS, Marina. Stereotypies As Animal Welfare Indicators. **Zoo Animal Welfare Education Centre**, v. 2, p.1-2, 2015.

MARCHANT, Linda F.; MCGREW, William C. Handedness is more than laterality: lessons from chimpanzees. **Annals Of The New York Academy Of Sciences**, v. 1288, n. 1, p.1-8, 2013.

MARINO, Lori; STOWE, Jennifer. Lateralized behavior in two captive bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). **Zoo Biology**, v. 16, n. 2, p.173-176, 1997.

MARTÍN, José et al. Lateralization When Monitoring Predators in the Wild: A Left Eye Control in the Common Wall Lizard (*Podarcis muralis*). **Ethology**, v. 116, n. 12, p.1226-1233, 2010.

MARZONA, Elena; GIACOMA, Cristina. Display lateralisation in the courtship behaviour of the alpine newt (*Triturus alpestris*). **Laterality: Asymmetries of Body, Brain and Cognition**, v. 7, n. 3, p. 285-295, 2002.

MARZONA, Elena; GIACOMA, Cristina. *Triturus italicus*: Analysis of lateralisation in the courtship behaviour. **Italian Journal of Zoology**, v. 71, p. 155-158, 2004.

McGREEVY, P. D.; ROGERS, L. J. Motor and sensory laterality in thoroughbred horses. **Applied Animal Behaviour Science**, v. 92, n. 4, p. 337-352, 2005.

MORGAN, Kathleen N.; TROMBORG, Chris T. Sources of stress in captivity. **Applied Animal Behaviour Science**, v. 102, n. 3-4, p.262-302, 2007.

NASS, Ruth D.; GAZZANIGA, Michael S. Cerebral lateralization and specialization in human central nervous system. **Handbook of physiology, sect**, v. 1, P. 701-761, 1987.

NEUMANN, Inga D; VEENEMA, Alexa H; BEIDERBECK, Daniela I. Aggression and anxiety: social context and neurobiological links. **Frontiers In Behavioral Neuroscience**, v. 4, p.1-16, 2010.

NIVEN, Jeremy; ELISA, Frasnelli. Insights into the evolution of lateralization from the insects. In: FORRESTER, Gillian et al. **Cerebral Lateralization and Cognition: Evolutionary and Developmental Investigations of Behavioral Biases**. Academic Press, 2018. Cap. 1. p. 3-25.

OCKLENBURG, Sebastian; HUGDAHL; Kenneth; WESTERHAUSEN, René. Structural white matter asymmetries in relation to functional asymmetries during speech perception and production. **Neuroimage**, v. 83, p. 1088-1097, 2013.

OCKLENBURG, Sebastian et al. Stress and laterality – The comparative perspective. **Physiology & Behavior**, v. 164, p.321-329, 2016.

OGNEVAJA, Ekaterina et al. Mirrors inhibit growth and stimulate lateralized response to prey in larvae of the Mexican axolotl *Ambystoma mexicanum*. **Biological Communications**, v. 63, n. 2, p.133-139, 2018.

OSEEN, Kerri L.; NEWHOOK, Lesley K. D; WASSERSUG, Richard J. Turning bias in Woodfrog (*Rana sylvatica*) tadpoles. **Herpetologica**, v. 57, n. 4, p. 432-437, 2001.

PELLITTERI-ROSA, Daniele.; GAZZOLA, Andrea. Context-dependent behavioural lateralization in the European pond turtle, *Emys orbicularis* (Testudines, Emydidae). **The Company of Biologists**, v. 221, n. 20, p. 8, 2018.

PHILLIPS, C. J. C. et al. Lateralization of behavior in dairy cows in response to conspecifics and novel persons. **Journal of dairy science**, v. 98, n. 4, p. 2389-2400, 2015.

PILATE, Vinícius José; SILVA, Camila Neves; ANDRIOLO, Artur. Lateralidade motora e sensorial em cavalos das raças Mangalarga Marchador e Brasileiro de Hipismo. **Revista Brasileira de Zootecias**, v 13, n. 1,2,3, p 41-48, 2011.

POLO-CAVIA, Nuria; LÓPEZ, Pilar; MARTÍN, José. Effects of body temperature on righting performance of native and invasive freshwater turtles: Consequences for competition. **Physiology & Behavior**, v. 108, p.28-33, 2012.

POUGH, F. Harvey; JANIS, Christine M.; HEISER, John B. Ectothermia: Um acesso de baixo custo à vida. **A vida dos vertebrados**. 4. ed. São Paulo: Atheneu, 2008. Cap. 14. p. 364-371.

QUARESMINI, Caterina et al. Social environment elicits lateralized behaviors in gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*) and chimpanzees (*Pan troglodytes*). **Journal of Comparative Psychology**, v. 128, n. 3, p.276-284, 2014.

REDDON, Adam R.; HURD, Peter L. Aggression, sex and individual differences in cerebral lateralization in a cichlid fish. **Biology letters**, v. 4, n. 4, p. 338-340, 2008.

ROBINS, Andrew. An improved method for housing laboratory frogs and toads using a miniature ecosystem. **ANZCCART News**, v. 10, n. 2, p. 4-5, 1997.

ROBINS, Andrew et al. Lateralized agonistic responses and hindlimb use in toads. **Animal Behaviour**, v. 56, n. 4, p.875-881, 1998.

ROBINS, Andrew; ROGERS, Lesley J. Limb preference and skeletal asymmetry in the cane toad, *Bufo marinus* (Anura: Bufonidae). **Laterality: Asymmetries of Body, Brain and Cognition**, v. 7, n. 3, p. 261-275, 2002.

ROBINS, Andrew; ROGERS, Lesley J. Lateralized prey-catching responses in the cane toad, *Bufo marinus*: analysis of complex visual stimuli. **Animal Behaviour**, v. 68, n. 4, p. 767-775, 2004.

ROBINS, Andrew et al. Lateralized predatory responses in the ornate dragon lizard (*Ctenophorus ornatus*). **NeuroReport**, v. 16, n. 8, p. 849-852, 2005.

ROBINS, Andrew; ROGERS, Lesley J. Lateralized visual and motor responses in the green tree frog, *Litoria caerulea*. **Animal Behaviour**, v. 72, n. 4, p.843-852, 2006.

ROGERS, Lesley J. Laterality in animals. **International Journal of Comparative Psychology**, v. 3, n. 1, p.5-25, 1989.

ROGERS, Lesley. Behavioral, structural and neurochemical asymmetries in the avian brain: a model system for studying visual development and processing. **Neuroscience & Biobehavioral Reviews**, v. 20, n. 3, p. 487-503, 1996.

ROGERS, Lesley J. Advantages and disadvantages of lateralization. In: ROGERS, L. J.; ANDREWS, R. J. **Comparative vertebrate lateralization**. Cambridge University Press, 2002(a). Cap. 4. p. 126 – 154.

ROGERS, Lesley J. Lateralized brain function in anurans: Comparison to lateralization in other vertebrates. **Laterality: Asymmetries of Body, Brain and Cognition**, v. 7, n. 3, p. 219-239, 2002(b).

ROGERS, Lesley J. Lateralization in vertebrates: Its early evolution, general pattern, and development. **Advances In The Study Of Behavior**, p.107-161, 2002(c).

ROGERS, Lesley J; ZUCCA, Paolo; VALLORTIGARA, Giorgio. Advantages of having a lateralized brain. **Proceedings Of The Royal Society Of London. Series B: Biological Sciences**, v. 271, n. 6, p. 420-422, 2004.

ROGERS, Lesley J. Relevance of brain and behavioural lateralization to animal welfare. **Applied Animal Behaviour Science**, v. 127, n. 1-2, p.1-11, 2010.

ROGERS, Lesley J. Asymmetry of brain and behavior in animals: Its development, function, and human relevance. **Genesis**, v. 52, n. 6, p. 555-571, 2014.

ROGERS, Lesley; VALLORTIGARA, Giorgio. When and why did brains break symmetry?.**Symmetry**, v. 7, n. 4, p. 2181-2194, 2015.

ROMANO, Maria et al. Individual and population-level sex-dependent lateralization in yellow-legged gull (*Larus michahellis*) chicks. **Behavioural Processes**, v. 115, p.109-116, 2015.

ROMANO, Donato et al. Lateralized courtship in a parasitic wasp. **Laterality: Asymmetries of Body, Brain and Cognition**, v. 21, n. 3, p.243-254, 2016.

ROTH, Eric D. 'Handedness' in snakes? Lateralization of coiling behaviour in a cottonmouth, *Agkistrodon piscivorus leucostoma*, population. **Animal Behaviour**, v. 66, n. 2, p. 337-341, 2003.

SAMPAIO, R. F.; MANCINI, M. C. Estudos de revisão sistemática: um guia para síntese criteriosa da evidência científica. **Revista brasileira de fisioterapia**, v. 11, n. 1, p. 83-89, 2007.

SANTOS, Esther Sampaio; QUAGLIA, Maria Amélia Cesari. Hipóteses do Hemisfério Direito e da Valência no Processamento de Faces Emocionais. **Psicologia, Saúde & Doenças**, v. 18, n. 1, p.150-156, 2017.

SEGALLA, Magno V. et al. Brazilian amphibians: list of species. **Herpetologia Brasileira**, v. 8, n. 1, p.65-96, 2019.

SELIGMANN, Hervé. Behavioural and morphological asymmetries in hindlimbs of *Hoplodactylus duvaucelii* (Lacertilia: Gekkonomorpha: Gekkota: Diplodactylinae).

**Laterality: Asymmetries of Body, Brain and Cognition**, v. 7, n. 3, p. 277-283, 2002.

SELTZER, Charles; FORSYTHE, Chris; WARD, Jeannette P. Multiple measures of motor lateralization in human primates (*Homo sapiens*). **Journal Of Comparative Psychology**, v. 104, n. 2, p.159-166, 1990.

SHEPHERDSON, D. The role of environmental enrichment in the captive breeding and reintroduction of endangered species. In: **Creative Conservation**. Springer, Dordrecht, 1994. p. 167-177.

SHINE, R. et al. Are snakes right-handed? Asymmetry in hemipenis size and usage in gartersnakes (*Thamnophis sirtalis*). **Behavioral Ecology**, v. 11, n. 4, p.411-415, 2000.

SIEG, Annette E. et al. Population level “flipperedness” in the eastern Pacific leatherback turtle. **Behavioural Brain Research**, v. 206, n. 1, p.135-137, 2010.

SION, Guy. Foot-preference underlies bite-scar asymmetry in the gecko *Ptyodactylus guttatus*. **Laterality: Asymmetries of Body, Brain and Cognition**, v. 23, n. 2, p.129-151, 2017.

SKIBA, Martina; DIEKAMP, Bettina; GÜNTÜRKÜN, Onur. Embryonic light stimulation induces different asymmetries in visuoperceptual and visuomotor pathways of pigeons. **Behavioural brain research**, v. 134, n. 1-2, p. 149-156, 2002.

SMITH, Geoffrey R.; RETTIG, Jessica E.; IVERSON, John B. Is righting response lateralized in two species of freshwater turtles?. **Behaviour**, v. 154, n. 9-10, p. 1069-1079, 2017.

SOUZA, Rosana; TUDELLA, Eloisa; TEXEIRA, Luis. Preferência manual na ação de alcançar em bebês em função da localização espacial do alvo. **Psicologia: Reflexão e Crítica**, v. 24, n. 2, p. 318-324, 2011.

- SOVRANO, Valeria Anna; DADDA, Marco; BISAZZA, Angelo. Lateralized fish perform better than nonlateralized fish in spatial reorientation tasks. **Behavioural Brain Research**, v. 163, n. 1, p.122-126, 2005.
- SOVRANO, Valeria Anna. A note on asymmetric use of the forelimbs during feeding in the European green toad (*Bufo viridis*). **Laterality**, v. 12, n. 5, p. 458-463, 2007.
- SOVRANO, Valeria Anna; QUARESMINI, Caterina; STANCHER, Gionata. Tortoises in front of mirrors: Brain asymmetries and lateralized behaviours in the tortoise (*Testudo hermanni*). **Behavioural Brain Research**, v. 352, p.183-186, 2018.
- SOYMAN, Efe; YILMAZ, Guzin Duygu; CANBEYLI, Resit. Head-turning asymmetry: A novel lateralization in rats predicts susceptibility to behavioral despair. **Behavioural brain research**, v. 338, p. 47-50, 2018.
- STANCHER, Gionata et al. Lateralized righting behavior in the tortoise (*Testudo hermanni*). **Behavioural Brain Research**, v. 173, n. 2, p.315-318, 2006.
- STANCHER, Gionata; SOVRANO, Valeria Anna; VALLORTIGARA, Giorgio. Motor asymmetries in fishes, amphibians, and reptiles. In: FORRESTER, Gillian et al. **Cerebral Lateralization and Cognition: Evolutionary and Developmental Investigations of Behavioral Biases**. Academic Press, 2018. Cap. 2. p. 33-51.
- STOR, Thaís et al. Lateralization (handedness) in Magellanic penguins. **Peerj**, v. 7, p.1-25, 2019.
- STRÖCKENS, Felix; GÜNTÜRKÜN, Onur; OCKLENBURG, Sebastian. Limb preferences in non-human vertebrates. **Laterality: Asymmetries of Body, Brain and Cognition**, v. 18, n. 5, p.536-575, 2013.
- TAKEUCHI, Yuichi et al. Acquisition of Lateralized Predation Behavior Associated with Development of Mouth Asymmetry in a Lake Tanganyika Scale-Eating Cichlid Fish. **Plos One**, v. 11, n. 1, p.1-17, 2016.

TOSINI, Gianluca. The pineal complex of reptiles: physiological and behavioral roles. **Ethology Ecology & Evolution**, v. 9, n. 4, p. 313-333, 1997.

UETZ, P.; FREED, P.; HOŠEK, J. **The Reptile Database**. 2019. Disponível em: <http://www.reptile-database.org>. Acesso em: 17 maio 2019.

VALLORTIGARA, Giorgio. et al. Complementary right and left hemifield use for predatory and agonistic behaviour in toads. **NeuroReport**, v. 9, n. 14, p.3341–3344, 1998.

VALLORTIGARA, Giorgio; ROGERS, Lesley J; BISAZZA, Angelo. Possible evolutionary origins of cognitive brain lateralization. **Brain Research Reviews**, v. 30, n. 2, p.164-175, 1999.

VALLORTIGARA, Giorgio; BISAZZA, Angelo. How Ancient is Brain Lateralization. In: ROGERS, Lesley J; ANDREW, Richard J. **Comparative Vertebrate Lateralization**. New York: Cambridge University Press, 2002. Cap. 1. p. 9-69.

VALLORTIGARA, Giorgio; ROGERS, Lesley J. Survival with an asymmetrical brain: Advantages and disadvantages of cerebral lateralization. **Behavioral And Brain Sciences**, v. 28, n. 04, p.575-588, 2005.

VAN DE KAMER, J. C. Histological structure and cytology of the pineal complex in fishes, amphibians and reptiles. **Structure and Function of the Epiphysis Cerebri**, v. 10, p. 30, 1965.

VERSACE, Elisabetta; VALLORTIGARA, Giorgio; Forelimb preferences in human beings and other species: multiple models for testing hypotheses on lateralization. **Frontiers In Psychology**, v. 6, p.1-9, 2015.

VITT, Laurie J; CALDWELL, Janalee P. **Herpetology: An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles**. 4. ed. Academic Press In Elsevier, 2014. 757p.

WARWICK, Clifford et al. Assessing reptile welfare using behavioural criteria. **In Practice**, v. 35, n. 3, p.123-131, 2013.

WASSERSUG, Richard J.; NAITOH, Tomio; YAMASHITA, Masamichi. Turning bias in tadpoles. **Journal of Herpetology**, v. 33, n. 4, p. 543-548, 1999.

WASSERSUG, Richard J.; YAMASHITA, Masamichi. Assessing and interpreting lateralised behaviours in anuran larvae. **Laterality: Asymmetries of Body, Brain and Cognition**, v. 7, n. 3, p.241-260, 2002.

WELCH, Megan J. et al. Effects of elevated CO<sub>2</sub> on fish behaviour undiminished by transgenerational acclimation. **Nature Climate Change**, v. 4, n. 12, p. 1086, 2014.

WELLS, Deborah L. Lateralised behaviour in the domestic dog, *Canis familiaris*. **Behavioural processes**, v. 61, n. 1-2, p. 27-35, 2003.

WELLS, Deborah L.; MILLSOPP, Sarah. Lateralized behaviour in the domestic cat, *Felis silvestris catus*. **Animal Behaviour**, v. 78, n. 2, p. 537-541, 2009.

WIENS, John J. Global patterns of diversification and species richness in amphibians. **The American Naturalist**, v. 170, n. S2, p. S86-S106, 2007.

WILCZYNSKI, Walter; RYAN, Michael J. The behavioral neuroscience of anuran social signal processing. **Current opinion in neurobiology**, v. 20, n. 6, p. 754-763, 2010.

WIPER, Mallory L. Evolutionary and mechanistic drivers of laterality: a review and new synthesis. **Laterality: Asymmetries of Body, Brain and Cognition**, v. 22, n. 6, p. 740-770, 2017.

XUE, F. et al. The biological significance of acoustic stimuli determines ear preference in the music frog. **Journal of Experimental Biology**, v. 218, n. 5, p.740-747, 2015.

YAMASHITA, Masamichi; NAITOH, Tomio; WASSERSUG, Richard J. Startle Response and Turning Bias in *Microhyla* Tadpoles. **Zoological Science**, v. 17, n. 2, p.185-189, 2000.

ZAMBRANO, L. et al. A population matrix model and population viability analysis to predict the fate of endangered species in highly managed water systems. **Animal Conservation**, v. 10, n. 3, p. 297-303, 2007.

ZAR, J. H. Biostatistical Analysis. Fifth Edition. **Pearson**. London. p. 751, 2014.

ZECHINI, Luigi et al. Turning into frogs: Asymmetry in forelimb emergence and escape direction in metamorphosing anurans. **Laterality: Asymmetries of Body, Brain and Cognition**, v. 22, n. 6, p. 641-653, 2017