



Facultad de Veterinaria

Trabajo de
Fin de Grado

**Cabeza de las serpientes:
anatomía y aspectos
relacionados**


Carla Rueda Montes

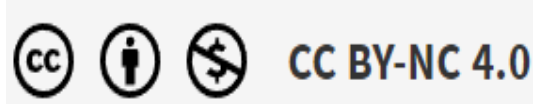
Grado en Veterinaria

Año 2024

Modalidad de trabajo:
Revisión bibliográfica

LICENCIA

Cabeza de las serpientes: anatomía y aspectos relacionados © 2024 by Carla Rueda Montes is licensed under **CC BY-NC 4.0** 



Para ver una copia de esta licencia, visite: <https://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/>

ÍNDICE

1. RESUMEN	4
1. PRESENTACIÓN	6
1.1. INTRODUCCIÓN	6
1.2. OBJETIVOS	7
2. METODOLOGÍA	9
3. EXPOSICIÓN DEL TEMA	10
3.1. INTEGUMENTO	10
3.1.1. <i>PIEL Y ESCAMAS</i>	10
3.1.2. <i>MUDA</i>	13
3.2. CRÁNEO, MANDÍBULA Y MUSCULATURA	14
3.3. CAVIDAD ORAL	18
3.3.1. <i>MUCOSA ORAL</i>	18
3.3.2. <i>DENTICIÓN</i>	19
3.3.3. <i>LENGUA</i>	21
3.3.4. <i>GLÁNDULAS SALIVALES Y GLÁNDULA DEL VENENO</i>	22
3.4. ENCÉFALO Y ÓRGANOS DE LOS SENTIDOS	25
3.4.1. <i>VISTA</i>	27
3.4.2. <i>OÍDO</i>	31
3.4.3. <i>CAVIDAD NASAL Y ÓRGANO VOMERONASAL</i>	33
3.4.4. <i>DETECCIÓN DE RADIACIÓN INFRARROJA</i>	34
3.4.5. <i>GEOLOCALIZACIÓN</i>	37
4. CONCLUSIONES	39
5. BIBLIOGRAFÍA	41

1. RESUMEN

RESUMEN: Las serpientes u ofidios son animales caracterizados por su cuerpo alargado, cubierto de escamas y piel resistente, la cual se renueva periódicamente mediante el proceso de muda o ecdysis. En esta última se desprende la capa más superficial de la epidermis, teniendo lugar varias veces al año. Poseen una musculatura potente y un cráneo muy flexible, formado por huesos de tamaño y peso reducido que, además, se articulan parcialmente unos con otros. Esta característica es fundamental para permitir la ingesta de presas de gran tamaño. En la cavidad oral se encuentran numerosas estructuras, las cuales pueden variar entre especies. Se describen cuatro tipos de dentición en las serpientes, dependiendo de la presencia o ausencia, desarrollo y ubicación de los colmillos. Poseen numerosas glándulas salivales, destacando la glándula del veneno en las especies venenosas. Y, además, cuentan con papilas gustativas que, en conjunto con la lengua y sus movimientos, cooperan con el órgano vomeronasal.

Su sistema nervioso es anatómicamente similar al de los mamíferos, aunque menos desarrollado y con algunas excepciones. Respecto a los órganos de los sentidos, varios de ellos son similares a los de los mamíferos y otros completamente diferentes y exclusivos. El sentido de la vista no está muy desarrollado, pero en algunas especies se va a complementar con varios órganos termorreceptores para detectar presas de sangre caliente. También cuentan con el órgano vomeronasal, muy desarrollado en los ofidios que, coordinado con la lengua bífida, detecta partículas en suspensión en el medio que van a desencadenar distintos comportamientos relacionados con su supervivencia. Carecen de oído externo y oído medio. No obstante, son capaces de detectar estímulos vibratorios transmitidos por el sustrato en contacto con la cabeza. Por último, otro sentido que aún se encuentra en investigación es el de la geolocalización, donde se ha visto que también participan algunos de los sentidos mencionados.

SUMMARY: Snakes or ophidians are animals characterized by their elongated body, covered with scales and resistant skin, which is periodically renewed through the process of moulting or ecdysis. In the latter, the most superficial layer of the epidermis is shed, which takes place several times a year. They have a powerful musculature and a very flexible skull, formed by small, lightweight bones, which also partially articulate with each other. This characteristic is essential to allow the ingestion of large prey. Numerous structures are found in the oral cavity, which may vary between species. Four types of dentition are described in snakes, depending on the presence or absence, development and location of the fangs. They possess numerous salivary glands, with the venom gland prominent in venomous species. They also have taste buds that, together with the tongue and its movements, cooperate with the vomeronasal organ.

Their nervous system is anatomically similar to that of mammals, although less developed and with some exceptions. Regarding the sense organs, several of them are similar to those of mammals and others are completely different and unique. The sense of sight is not highly developed, but in some species it is complemented by several thermoreceptor organs, to detect warm-blooded prey. They also have the vomeronasal organ, highly developed in ophidians, which, coordinated with the forked tongue, detects particles in suspension in the environment that will trigger different behaviours related to their survival. Snakes lack an outer and middle ear. However, they are able to detect vibratory stimuli transmitted by the substrate in contact with the head. Finally, another sense that is still under investigation is that of geolocation, in which some of the aforementioned senses have also been found to be involved.

RESUMO: As serpes ou ofidios son animais caracterizados polo seu corpo alongado, cuberto de escamas e pel resistente, a cal se renova periodicamente mediante o proceso de muda ou ecdise. Posúen unha musculatura potente e un cranio moi flexible, formado por ósos de tamaño e peso reducido que, ademais, se articulan parcialmente uns con outros. Esta característica é fundamental para permitir a inxesta de presas de gran tamaño. Na cavidade oral atópanse numerosas estruturas, que poden variar entre especies. Descríbense catro tipos de dentición nas serpes, dependendo da presenza ou ausencia, desenvolvemento e localización dos cabeiros. Posúen numerosas glándulas salivais, destacando a glándula do veneno nas especies venenosas. E, ademais, contan con papilas gustativas que, en conxunto coa lingua e os seus movementos, cooperan co órgano vomeronasal.

O seu sistema nervioso é anatomicamente similar ao dos mamíferos, aínda que menos desenvolvido e con algunhas excepcións. Respecto aos órganos dos sentidos, varios deles son similares aos dos mamíferos e outros completamente diferentes e exclusivos. O sentido da vista non está moi desenvolvido, pero en algunhas especies completárase con varios órganos termorreceptores para detectar presas de sangue quente. Tamén contan co órgano vomeronasal, moi desenvolto nos ofidios que, coordinado coa lingua bífida, detecta partículas en suspensión no medio que van desencadear distintos comportamentos relacionados coa súa supervivencia. Carecen de oído externo e medio. Con todo, son capaces de detectar estímulos vibratorios transmitidos polo substrato en contacto coa cabeza. Por último, outro sentido que aínda se atopa en investigación é o da xeolocalización, onde tamén participan algúns dos sentidos mencionados.

PALABRAS CLAVE: Ofidios, integumento, espejuelo, cavidade oral, sistema nervioso, órganos de los sentidos, órgano vomeronasal, termorrecepción.

1. PRESENTACIÓN

1.1. INTRODUCCIÓN

Las serpientes u ofidios son animales vertebrados caracterizados por la ausencia de extremidades y su cuerpo alargado, que forman parte de la Clase *Reptilia*. Constituyen el Suborden *Serpentes*, pertenecientes al Orden *Squamata* (escamosos), al Superorden *Lepidosauria* y Subclase *Diapsida*. En la actualidad se conocen alrededor de 8.000 especies de reptiles, de los cuales, aproximadamente 3.800, son serpientes.

Las serpientes se dividen en cinco grandes familias:

- *Boidae* (Boas)
- *Pythonidae* (Pitones)
- *Colubridae* (Culebras)
- *Elapidae* (Cobras, corales y mambas)
- *Viperidae* (Víboras y crótalos)

Las serpientes habitan por todo el planeta exceptuando las regiones polares, algunas islas como Irlanda y Nueva Zelanda, y muchas pequeñas islas del Atlántico y del Pacífico central. Sus hábitats representan una gran variedad de entornos naturales en prácticamente todas las latitudes, incluidos algunos climas extremos. Así, las serpientes pueden agruparse en cinco categorías principales en función de su hábitat: terrestres, excavadoras, arbóreas, de agua dulce y de agua salada. Pese a esta gran variedad de hábitats y estilos de vida, han desarrollado una serie de adaptaciones especiales que les permiten sobrevivir en estos entornos tan diferentes. Algunas de estas son los colores y patrones de camuflaje, la forma y disposición de las escamas, al igual que la presencia de órganos sensoriales, como las fosetas termosensibles o el órgano de Jacobson.

Tienen gran importancia ecológica que, muchas veces, es opacada por los mitos que existen alrededor de ellas. Constituyen una parte importante de los depredadores encargados de mantener el equilibrio de los ecosistemas ya que regulan poblaciones de un gran número de especies. Dentro de estas especies, señalar la importancia de aquellas a las que consideramos plagas o transmisoras de enfermedades como ratones, ratas, topos, caracoles, insectos, etc. A su vez, las serpientes también sirven de alimento a gran variedad de depredadores superiores como aves rapaces, jabalíes, felinos, etc.

Además de la importancia ecológica, ciertos compuestos del veneno de las especies venenosas han servido como modelo para diseñar y desarrollar agentes terapéuticos. Algunos componentes del veneno presentan diversas funciones biológicas que modifican la coagulación sanguínea, la

regulación de la presión arterial o la transmisión de impulsos nerviosos, que han sido la base para el desarrollo de excelentes herramientas farmacológicas.

Pese a la importancia de las serpientes, muchas mueren a manos de los humanos sobre todo por el miedo y desconocimiento. Muchas otras son objeto de persecución y caza con el fin de servir como alimento en algunos países, como trofeo, con fines artesanales o tráfico ilegal. También mencionar su captura y mantenimiento en cautiverio para ser destinadas a la cría y comercialización como nuevos animales de compañía. Y por último y no menos importante, la alteración y destrucción de sus hábitats. Por todo ello, las serpientes se han convertido en un grupo vulnerable del cual hay que tomar conciencia y contribuir a su conservación.

1.2. OBJETIVOS

La siguiente revisión bibliográfica se centra en la región anatómica de la cabeza de los ofidios. El objetivo general de este trabajo es pues, abordar las diferentes estructuras y órganos que conforman la cabeza de las serpientes, describiendo su anatomía general, funciones y, en los casos pertinentes, las características propias y específicas que difieren entre las diversas familias y especies.

Objetivos específicos:

- 1) Analizar la histología de las capas que conforman la piel y las escamas.
 - Conocer los diferentes tipos de escamas cefálicas.
- 2) Detallar cómo se lleva a cabo el patrón de muda o ecdisis.
- 3) Explicar la estructura del cráneo y funcionamiento de la mandíbula.
 - Adaptaciones anatómicas de las serpientes comedoras de huevos.
- 4) Describir las estructuras de la cavidad oral y sus elementos principales.
 - Definir la composición las papilas gustativas, así como su función.
 - Enumerar las características de la dentición y clasificación de las serpientes en base a las diferencias dentarias.
 - Descripción de la lengua, sus movimientos y principales funciones.
 - Definir el número y disposición de las glándulas salivales.
- 5) Detallar la conformación anatómica del encéfalo y sus diferencias con los mamíferos.
- 6) Describir las estructuras anatómicas del ojo.
 - Contribuciones del espejuelo al sentido de la vista.
 - Qué es la glándula de Harder y descripción del conducto lagrimal.

- Diferencias en base a los hábitos diurnos y nocturnos.
 - Influencia del hábitat en el desarrollo de ventajas adaptativas respecto a la superposición binocular.
- 7) Definir las estructuras anatómicas del oído y su funcionamiento.
 - 8) Revelar la importancia del órgano vomeronasal en las serpientes.
 - 9) Explicar la detección de la radiación infrarroja.
 - Detallar los tipos de fosetas faciales: labiales y loreales.
 - 10) Determinar si las serpientes presentan sentido de la geolocalización.

2. METODOLOGÍA

Para la elaboración de esta revisión bibliográfica, se siguieron los criterios PRISMA (Page et al., 2021) expuestos a continuación. En la siguiente tabla (Tabla 1) se recogen los criterios de elegibilidad de la revisión:

Tabla 1. Criterios de elegibilidad

Criterios de inclusión
Contenido anatómico y fisiológico general
Contenido anatómico y fisiológico específico de ciertas especies
Patologías y aspectos relacionados
Suborden <i>Serpentes</i> u <i>Ophidia</i>
Que contenga datos evolutivos
Comparativa con otros individuos del orden <i>Squamata</i>
Margen temporal que incluya desde 1995 hasta la fecha actual
Idiomas: español e inglés
Disponibilidad en línea o con acceso en la Biblioteca Intercentros (Lugo)
Criterios de exclusión
Estudios sin relación con el tema principal pero que se incluyan a las serpientes
Que no presenten objetivos con fines anatómicos
Contenido centrado en otras regiones anatómicas que no sean la cabeza

Se llevó a cabo una búsqueda metódica de la información en diferentes bases de datos, como PubMed, Iacobus, Web of Science y Google Académico. Los principales términos de búsqueda fueron: (1) Serpiente; (2) Snake; (3) Reptiles; (4) *Ophidia*; (5) Anatomy; (6) Head; (7) Herpetology. Con dichos términos, las estrategias de búsqueda fueron: 1. (1), (2), (3) y (4) por individual; 2. (2) + (5); 3. (2) + (6); 4. (2) + (5) + (6); etc. Además, se incluyeron filtros como el margen temporal, indicado en los criterios de inclusión, y disponibilidad para acceder online. Cabe mencionar que, durante la realización de este trabajo, se encontraron otros documentos (sin emplear los buscadores mencionados) que cumplen los criterios, por lo que también se incluyeron en este estudio.

Para la selección de aquellos documentos válidos que cumplieren los criterios de inclusión en esta revisión, se llevó a cabo la lectura del ‘Abstract’ o resumen. En caso de resultar de interés, se procedió con su lectura completa para decidir si incluirlo en el trabajo. Finalmente, todos aquellos documentos válidos fueron cargados en el gestor de bibliografía ‘Mendeley’ para facilitar el manejo de la información asociada.

3. EXPOSICIÓN DEL TEMA

3.1. INTEGUMENTO

3.1.1. PIEL Y ESCAMAS

La piel de los reptiles consiste en dos estratos principales, la epidermis, el más externo, y la dermis en el interior (Halliday & Adler, 2007).

La epidermis está formada por seis capas que, desde la más externa a la más interna son: Oberhäuten (término alemán que significa estrato superior de la piel), capa β , capa de mesos, capa α , tejido lacunar y capa clara (Girling & Raiti, 2004; Swadźba et al., 2009; Klein et al., 2010).

Durante la maduración de la epidermis, la capa Oberhäuten se fusiona con la capa β , dando como resultado un estrato homogéneo sin límites celulares que corresponde a la superficie exterior en contacto con el medio ambiente. Existen diferentes tipos de β queratinas de las cuales una de ellas corresponde a proteínas ricas en glicina-prolina que, en asociación con haces de queratina α , son las responsables del endurecimiento de la epidermis. Estas proteínas se sintetizan de manera temporal en las capas Oberhäuten y capa β (Klein et al., 2010). La queratina epidérmica tiene como función principal reforzar y aumentar la resistencia mecánica de la epidermis (Alibardi, 2013).

Las siguientes capas son denominadas capas α debido a su contenido en queratina α . Estas son la capa mesos, compuesta por 2-10 capas de células aplanadas, y la propia capa α , que consta de varias capas de células queratinizadas, en número variable según la especie y la influencia estacional. Por último, el tejido lacunar y la capa clara (similares entre sí) conforman a la parte más interna de la epidermis. Esta última capa se encuentra sobre el estrato germinativo (Klein et al., 2010).

En una disposición normal, las escamas suelen replegarse caudalmente de modo que se solapan parcialmente. La porción subyacente entre las escamas, denominada región interescamosa, consta mayoritariamente de queratina α , la cual es mucho más elástica (Bright et al., 2003; Girling & Raiti, 2004). La epidermis localizada en esta región comparte la mayoría de las capas con respecto a la región superficial de las escamas, sin embargo, posee una capa β irregular con numerosos pliegues y muy fina y, por lo tanto, carece de gran parte de las queratinas β responsables de la rigidez. El Oberhäuten es delgado y su superficie irregular, mientras que la capa mesos y capa α son muy delgadas y difíciles de distinguir (Close & Cundall, 2014; Han & Young, 2018). Por lo tanto, el límite de una escama estará definido por el punto donde la capa β pase de ser gruesa y lisa a muy fina, irregular y plegada (Close & Cundall, 2014). Esto permite que, pese a que las escamas son partes gruesas de la piel, estas están separadas entre sí por unos pliegues de piel

interescamosa que aporta elasticidad y flexibilidad a la piel, haciéndola distensible, posibilitando así, que la circunferencia máxima de la serpiente aumente (Rivera et al., 2005; Halliday & Adler, 2007). Este hecho es de vital importancia sobre todo en aquellas especies que se alimentan con presas grandes, también conocido como macrofagia (Rivera et al., 2005).

Respecto a las escamas, no son estructuras que puedan mudarse completamente, sino que se trata de una lámina epidérmica continua (Halliday & Adler, 2007). La gran variabilidad de formas, tamaños, distribución u ornamentación que pueden presentar tanto en diferentes partes de la cabeza como del cuerpo, son de gran valor para la clasificación y diferenciación de especies (Halliday & Adler, 2007; Cañas et al., 2016). Además, existe diversidad estructural de las escamas, sobre todo en sus capas más finas, donde han sido descritos patrones de hoyos, proyecciones y crestas denominados microdermatoglifos. Estos rasgos también han sido utilizados como caracteres taxonómicos (Han & Young, 2018).

En la región de la cabeza, las escamas normalmente suelen ser grandes y similares a placas no superpuestas entre sí, aunque hay excepciones, como en las boas, la pitón o las víboras, en las que suelen ser de pequeño tamaño (Halliday & Adler, 2007).

Existen varios tipos de escamas cefálicas de interés que se pueden identificar claramente, como las siguientes (Figura 1): escamas parietales, temporales, frontales, prefrontales, rostrales, internasales, prenasales, postnasales, supralabiales, infralabiales, loreales, preoculares, postoculares y supraoculares (Sánchez et al., 2018).

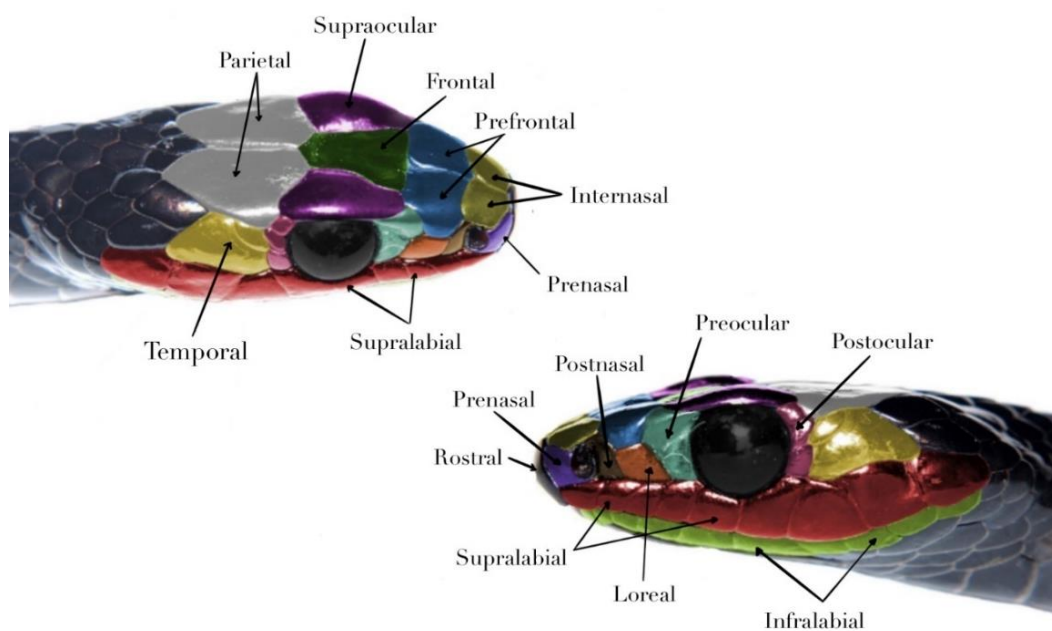


Figura 1. Escamas cefálicas (Modificada de Carlos et al., 2018). Cada escama está representada con un color y su respectivo nombre.

Respecto a las escamas cefálicas, cabe mencionar la existencia del espejuelo, escama modificada y transparente que se encuentra cubriendo el ojo y conectado a las escamas periorbitales a través de una zona de transición (denominada región de bisagra) ubicada en el borde del mismo (Da Silva et al., 2015). Histológicamente está conformado por tres capas: la capa epitelial externa, el estroma y la capa epitelial interna (Lauridsen et al., 2014; Da Silva et al., 2015; Hellebuyck & Solanes Vilanova, 2023).

- La capa epitelial externa cuenta con una o más capas de células basales planas cubiertas por queratina. Esta queratina está formada por dos a cuatro capas alternas de queratina β y α , dependiendo del ciclo de muda en el que se encuentre. Una capa de queratina β y una capa de queratina α dan lugar a lo que se conoce como 'generación'. En la fase de muda se forma una nueva generación debajo de la ya existente y, una vez completada, se eliminará la externa.
- El estroma contiene fibras de colágeno laminares dispuestas en capas paralelas y entrelazadas con vasos sanguíneos, fibroblastos y fibras nerviosas.
- La capa epitelial interna es una única capa germinal de células cúbicas planas con vesículas y microvellosidades (considerada la continuación de la conjuntiva palpebral). Se encuentra separada del estroma subyacente por una membrana basal. El borde libre que delimita el espacio entre el espejuelo y la córnea es considerado equivalente al endotelio corneal o epitelio posterior.

El espesor de estas capas varía de unas serpientes a otras, reflejando la adaptación evolutiva a su hábitat natural. Los espejuelos más finos se encuentran en especies arbóreas y terrestres, mientras que los más gruesos aparecen en especies acuáticas y excavadoras (Hellebuyck & Solanes Vilanova, 2023).

La capa principal que se encuentra subyacente a la epidermis es la dermis. Esta, a su vez, está compuesta por dos capas primarias distintas en grosor, distribución del colágeno y contenido en elastina (Close & Cundall, 2014):

- La dermis superficial está compuesta principalmente por fibras de colágeno dispuestas de manera perpendicular y poco empaquetadas, con abundantes fibroblastos. Esta región suele estar mucho más vascularizada e inervada que las capas más profundas. Además, su contenido en elastina es relativamente bajo.
- La dermis profunda también está compuesta por fibras de colágeno, pero, a diferencia de la anterior, estas fibras son más gruesas y orientadas transversalmente. Respecto a la elastina, su contenido es mucho más abundante y su densidad aumenta con la profundidad hasta terminar en una banda transversal gruesa denominada 'lámina elástica'.

Los componentes de la dermis son un componente clave para la extensibilidad de la piel. El estiramiento de la piel tiene lugar por la realineación del colágeno y tensión de la elastina, siendo esta última la responsable del replegamiento de la piel y retorno a su estado de reposo tras un periodo prolongado de estiramiento (Close & Cundall, 2014).

Destacar que la pigmentación de las serpientes depende de la interacción entre las células pigmentarias (cromatóforos) y su capa córnea refringente (Cañas et al., 2016). Es en la dermis donde se localizan la mayoría de los cromatóforos que pueden ser de diferentes tipos: los melanóforos (responsables del color negro y cuyo pigmento es la melanina), los guanóforos (que aportan un color blanco-azulado y cuyo pigmento es la guanina), los lipóforos (de color amarillo gracias al contenido en carotenoides) y los alóforos (con color rojo-anaranjado) (Girling & Raiti, 2004; Halliday & Adler, 2007; Cañas et al., 2016).

Por último, bajo la dermis se encuentra la hipodermis, conformando la capa más profunda de la piel (Cañas et al., 2016).

3.1.2.MUDA

En las serpientes, la descamación de la piel, denominada muda o ecdisis, suele ser completa, siendo el patrón de desprendimiento desde craneal a caudal, comenzando en la cabeza (Beynon et al., 1994). En la cabeza se inicia el desprendimiento, alrededor de la cavidad oral, frotando las mandíbulas para ayudar a eliminar las capas sueltas de piel (Bright et al., 2003). Este proceso supone la renovación completa de la epidermis (Klein et al., 2010).

Durante el proceso de muda se pierde una generación epidérmica madura y completa, constituida por las capas anteriormente mencionadas en el apartado 4.1.1 (Swadźba et al., 2009). La capa de queratina antigua no se mudará hasta que la nueva capa se haya formado por completo (Bright et al., 2003). La generación de la nueva epidermis comienza durante la denominada fase de reposo y, posteriormente, tendrá lugar la fase de renovación en la que se irá conformando y madurando (Swadźba et al., 2009). Se libera fluido linfático y enzimas proteolíticas entre la capa recién formada y la ya existente para crear un plano de escisión (Girling & Raiti, 2004). En consecuencia, aparecen zonas de hendidura translúcidas entre la capa existente y la nueva para que puedan separarse con facilidad (Bright et al., 2003). Finalmente, la capa clara termina por separarse del Oberhäuten, produciéndose su desprendimiento (Swadźba et al., 2009).

Este proceso puede llevarse a cabo varias veces al año, siendo más frecuente en animales jóvenes, además de estar influenciado por varios factores, como son la duración de la fase de reposo, la temperatura ambiental, el estado de nutrición, el estado reproductivo, así como la actividad de la

hormona tiroidea y los esteroides (Halliday & Adler, 2007; Swadźba et al., 2009; Cazalot et al., 2015).

En los días previos a la muda, los colores del individuo se atenúan y la cobertura del ojo de la serpiente (espejuelo) adquiere una tonalidad azulada y opaca como resultado de la acumulación de capas nuevas y viejas de la epidermis a medida que se disgregan (Bright et al., 2003; Halliday & Adler, 2007; Hellebuyck & Solanes Vilanova, 2023). Además, una vez formada la nueva superficie de epidermis, comienza a difundir linfa que, cuya actividad enzimática local, dará como resultado la formación de nuevas zonas de escisión. La aparición de estas zonas precede a la eliminación de la epidermis antigua (Cazalot et al., 2015).

Comentar que, en la muda del espejuelo, aumenta la actividad metabólica de la córnea para que tenga lugar la generación de una nueva cobertura. Por lo tanto, esta perfusión vascular transitoria desencadena la acumulación de líquido entre el antiguo y nuevo espejuelo, lo que facilita su desprendimiento (Cazalot et al., 2015).

Justo antes de que suceda la muda, el espejuelo se aclara volviendo a la normalidad (Halliday & Adler, 2007) y la circulación de la piel comienza a ingurgitarse, tensando la piel y, por ende, causando su rotura (O'Malley, 2005).

3.2. CRÁNEO, MANDÍBULA Y MUSCULATURA

Las serpientes poseen los cráneos más articulados de todos los reptiles (O'Malley, 2005). Son, en su mayoría, extremadamente flexibles gracias a la presencia de huesos de tamaño y peso reducidos que, además, sólo se articulan parcialmente unos con otros (Halliday & Adler, 2007). Cabe destacar que en las serpientes ciegas, cuya dieta es a base de invertebrados pequeños y de cuerpo blando, su cráneo es mucho más rígido (Halliday & Adler, 2007).

El cráneo (Figura 2), consta de una unidad craneal rígida formada por los huesos frontales, posfrontales, parietales, paraesfenoides, basioccipitales, supraoccipitales, exoccipitales, opistóticos y proóticos. El resto de los huesos se encuentran articulados de forma móvil, como son: prefrontales, el complejo del hocico (premaxilares, nasales, septomaxilares y vómers), el paladar (maxilares, palatinos, pterigoideos y ectopterigoideos) y la mandíbula (conformada por dos hemimandíbulas que contienen los huesos dentarios, espleniales, angulares y huesos compuestos) (Andjelković et al., 2017; Strong et al., 2021).

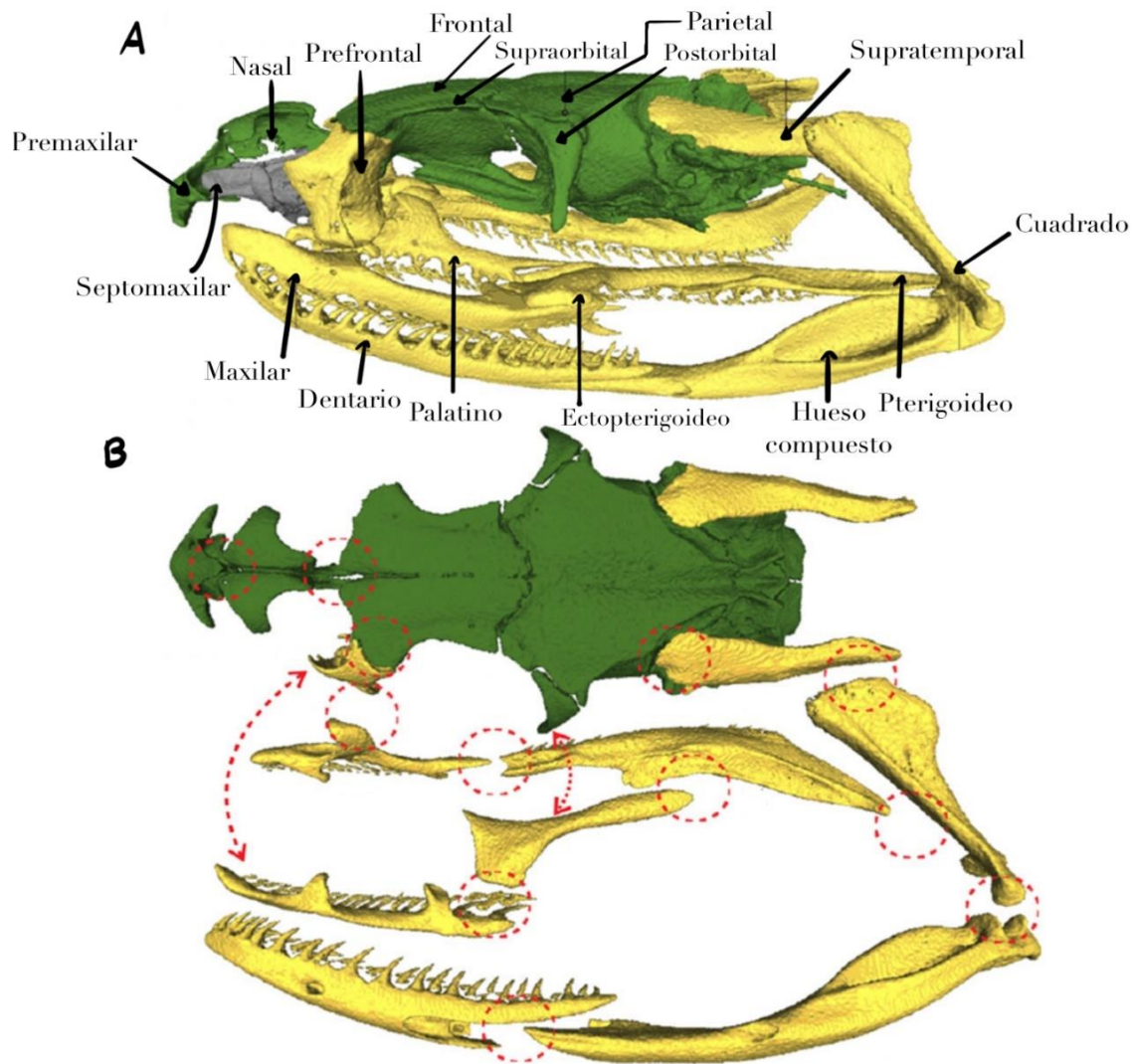


Figura 2. Modelo 3D del cráneo de *N. natrix* (modificado de Andjelković et al., 2017). (A) vista dorsolateral, (B) esquema de los elementos esqueléticos del cráneo y sus articulaciones móviles señalizadas con círculos y flechas.

Carecen de arco temporal, tabique interorbital, cavidad para el oído medio y sínfisis mandibular (O'Malley, 2005).

Poseen un único cóndilo occipital (superficie articular de la parte posterior del cráneo que articula con la primera vértebra de la columna vertebral), lo que explica la gran movilidad de su cabeza (Martín Ortí et al., 2004; Halliday & Adler, 2007).

Las serpientes presentan articulaciones flexibles entre los huesos de la cavidad oral y el cráneo que se articulan entre sí mediante uniones lábiles de gran elasticidad (Martín Ortí et al., 2004). La flexibilidad en las articulaciones asociada a la enorme potencia de la musculatura mandibular justifica su capacidad de sujetar e ingerir presas mucho más grandes en relación a su tamaño (Beynon et al., 1994; Martín Ortí et al., 2004). Este fenómeno se denomina kinesis y permite desarticular tanto el maxilar como las dos hemimandíbulas en relación con el cráneo (Girling &

Raiti, 2004; Beynon et al., 1994). Tampoco existe fusión rígida entre las dos hemimandíbulas rostralmente (formando la sínfisis mandibular), ya que aparecen unidas de forma laxa por un ligamento elástico, permitiendo así una mayor apertura de la boca y que ambas hemimandíbulas puedan moverse por separado (Girling & Raiti, 2004). Como resultado de este mecanismo, se permite el desplazamiento del maxilar y de la mandíbula en relación con el (Beynon et al., 1994). Una de las hemimandíbulas sostiene la presa, mientras que la otra se desliza rostralmente para conseguir un nuevo agarre. Esta serie de movimientos se les denomina 'Paseo pterigopalatino'. Tras la ingesta de la presa, la serpiente bosteza ampliamente para recolocar las mandíbulas en su posición. En aquellos casos en los que se ingiere una presa de gran tamaño, la glotis y la tráquea se desplazan hacia la parte rostral de la cavidad oral para que el aire pueda continuar ventilando los pulmones (Bright et al., 2003; Jackson, 2003) .

Existe una articulación en la parte posterior de la mandíbula en posición caudal a la articulación atlanto-occipital que permite su apertura y cierre (Beynon et al., 1994). Esta articulación está formada por el hueso cuadrado, el cual se articula con la mandíbula y el arco palatomaxilar (O'Malley, 2005). En relación con el hueso cuadrado, este es mucho más alargado, inclinándose hacia caudal y lateral otorgando a las víboras más evolucionadas la característica forma triangular de su cabeza (O'Malley, 2005). Este hueso es el responsable de la gran apertura de la mandíbula ya que no hay presente una articulación tèmoro-mandibular.

Es importante señalar que el tamaño del cuerpo juega un papel fundamental en la dieta de las serpientes. Las serpientes de mayor tamaño poseen una abertura oral más grande que les permite consumir presas más voluminosas, mientras que aquellas de menor tamaño tendrán que buscar otras alternativas. Dentro de estas alternativas se encuentra la inclusión de huevos en la dieta. El hábito de comer huevos surge al alimentarse primero del animal ponedor de los mismos, pues los huevos comparten señales químicas con el animal progenitor. Este hecho permite a las serpientes reconocer los huevos como alimento adecuado en su dieta. Sin embargo, no todas las serpientes están adaptadas para consumir huevos, pues la forma ovoide y los amplios diámetros transversales de estos suponen un obstáculo para aquellas serpientes con una abertura oral muy estrecha (Barends & Maritz, 2022).

Como curiosidad, cabe mencionar el mecanismo de alimentación y adaptaciones anatómicas de estas serpientes comedoras de huevos como por ejemplo *Dasypeltis spp.* Estas serpientes presentan el esófago craneal muy unido a las, aproximadamente, treinta primeras vértebras presacras (O'Malley, 2005). Estas están modificadas ya que poseen procesos vertebrales ventrales adaptados para romper la cáscara del huevo (Beynon et al., 1994). En primer lugar, comprueban el estado del huevo con la lengua para asegurarse de que está fresco y, posteriormente, ingerirlo completo. Utilizan los extremos puntiagudos de los procesos vertebrales ventrales comentados

anteriormente para romper la cáscara mediante la acción de bandas musculares longitudinales (O'Malley, 2005). Finalmente, el contenido del huevo es expelido dentro del estómago mientras que la cáscara triturada es regurgitada (Beynon et al., 1994; Bright et al., 2003; O'Malley, 2005).

Como se indicó con anterioridad, las serpientes han evolucionado para adquirir la capacidad de ingerir presas enteras y, además, de gran tamaño. Como consecuencia, la musculatura de la mandíbula adquiere un papel fundamental. Los músculos implicados pueden dividirse en cuatro grupos: aductores y abductores de la mandíbula, transportadores y retractores palatinos. La siguiente tabla (Tabla 2), recoge dichos grupos musculares, así como los músculos pertenecientes a cada uno, inervación y funciones (Girling & Raiti, 2004; Jackson, 2003; Johnston, 2014).

Tabla 2. Musculatura de la mandíbula

Grupo muscular	Músculos	Inervación	Funciones
Aductores de la mandíbula	Aductor externo (superficial, medio y profundo), aductor posterior y <i>levator anguli oris</i>	N. Trigémino	Aducción de la mandíbula Compresión de la glándula del veneno
Abductores de la mandíbula	Depresor mandibular, <i>costo-mandibularis</i> , retractor cuadrado	N. Trigémino	Abducción de la mandíbula
Transportadores palatinos	Elevador pterigoideo y transportador pterigoideo	N. Trigémino	Erección de los colmillos Solenoglifos y Paseo pterigopalatino
Retractores palatinos	Retractor pterigoideo y pterigoideo accesorio	N. Trigémino	Paseo pterigopalatino

El cráneo de las serpientes también puede desempeñar un papel fundamental en ciertos tipos de locomoción. Por ejemplo, en el caso de las serpientes excavadoras puede actuar como una cuña o pala al entrar en contacto con el sustrato. Al combinar la anatomía con este comportamiento locomotor en un marco biomecánico, clarifica los mecanismos responsables de la excavación que pueden variar dependiendo del tamaño del individuo y las características del sustrato. Este papel en la locomoción también es importante en las especies acuáticas, ya que la forma de la cabeza tendrá efecto sobre las fuerzas hidrodinámicas involucradas en su desplazamiento (Tingle et al., 2024).

3.3. CAVIDAD ORAL

3.3.1. MUCOSA ORAL

La mucosa oral la conforma un epitelio columnar simple con abundantes células mucosas, sustentada por una fina capa de tejido conectivo (Cundall et al., 2012).

Las serpientes cuentan con papilas gustativas, sobre todo en serpientes más evolucionadas (*Crotalus*) y en algunos escolecofidios (*Scolecophidia*). El número de papilas gustativas es escaso y se restringen al surco palatino, especialmente en los pliegues dérmicos alrededor de las aberturas pares del órgano de Jacobson. También han sido descritas en serpientes marinas y en una serpiente colúbrida (*Elaphe quadrivirgata*), en las cuales se distribuyen a lo largo de las filas de dientes (Lillywhite, 2014).

Las células de las papilas gustativas se clasificaron en cuatro tipos en base a las diferencias en su citoplasma (Nishida et al., 1999):

- Tipo I: caracterizadas por su citoplasma oscuro y pequeños gránulos apicales.
- Tipo II: presentan un citoplasma transparente, rico en filamentos intermedios y mayor tamaño que las células Tipo I.
- Tipo III: reciben fibras intragemales por lo que fueron identificadas con función gustativa. Su citoplasma es claro y con vesículas dispersas.
- Tipo IV o basales: a diferencia de las anteriores, su núcleo ocupa una gran proporción del citoplasma.

El epitelio oral está provisto de numerosas terminaciones nerviosas, las cuales se encuentran densamente distribuidas alrededor de las papilas. Por lo tanto, se sostiene la idea de que las papilas pueden recibir información en relación con el dolor, la temperatura y percepciones mecánicas.

Además de esto, es probable que el órgano de Jacobson esté en coordinación con las papilas para transmitir información química, sobre todo de las sustancias que estén dentro del alcance de la lengua (Nishida et al., 1999; Lillywhite, 2014).

3.3.2.DENTICIÓN

Los dientes de las serpientes son puntiagudos, muy afilados y se curvan hacia caudal (Halliday & Adler, 2007; Bright et al., 2003). Han evolucionado principalmente para agarrar y sujetar a su presa, en vez de masticar, ya que las tragan enteras (Halliday & Adler, 2007; Bright et al., 2003).

Los dientes son pleurodontos, es decir, se encuentran anclados en posición dorsomedial en la mandíbula mientras que en el maxilar están en posición ventrolateral (Bright et al., 2003). Estos se suelen reemplazar periódicamente durante toda la vida pues no son muy fuertes y a menudo se rompen, siendo deglutidos con alguna presa (Girling & Raiti, 2004; Bright et al., 2003).

Normalmente, la mayoría de las especies cuentan con seis filas de dientes, una fila en cada una de las hemimandíbulas, una fila en cada hueso maxilar y una fila en cada hueso palatino (Beynon et al., 1994; O'Malley, 2005) .

LeBlanc et al. (2023) llevaron a cabo un estudio sobre el mecanismo de resorción dental en las serpientes. En este estudio se pone de manifiesto que las serpientes han desarrollado una manera distinta de reemplazo de los dientes con respecto al resto de vertebrados. Estos últimos ponen en evidencia una reabsorción dental externa, caracterizada por la presencia de un hoyo visible en la base de la dentina asociado a la formación del nuevo diente. La principal hipótesis expone que la presión ejercida por el diente de reemplazo inicia la actividad odontoclástica, dando lugar a la reabsorción radicular externa. Por el contrario, esta asociación entre el diente de reemplazo y el reclutamiento de los odontoclastos no existe en las serpientes. En estas, la reabsorción tiene lugar a nivel interno del diente pues la actividad odontoclástica se localiza dentro de la pulpa. La reorganización de la pulpa acontece poco después de que el diente funcional esté completamente adherido a la mandíbula, incluso antes de que termine por formarse por completo un nuevo diente de reemplazo. De este modo, supone una ventaja para las serpientes debido a que se mantiene un suministro continuo de dientes funcionales y se minimiza la etapa edéntula (sin piezas dentarias), siendo esta última, según estimaciones recientes, de tres semanas. Por último, mencionar la importancia de este modo de reemplazo en las especies venenosas, donde la necesidad de mantener los dientes funcionales, y en especial los colmillos, es determinante para su supervivencia.

A continuación, se expone una clasificación de las serpientes basada en las diferencias dentarias (Figura 3) (O'Malley, 2005; Cañas et al., 2016):

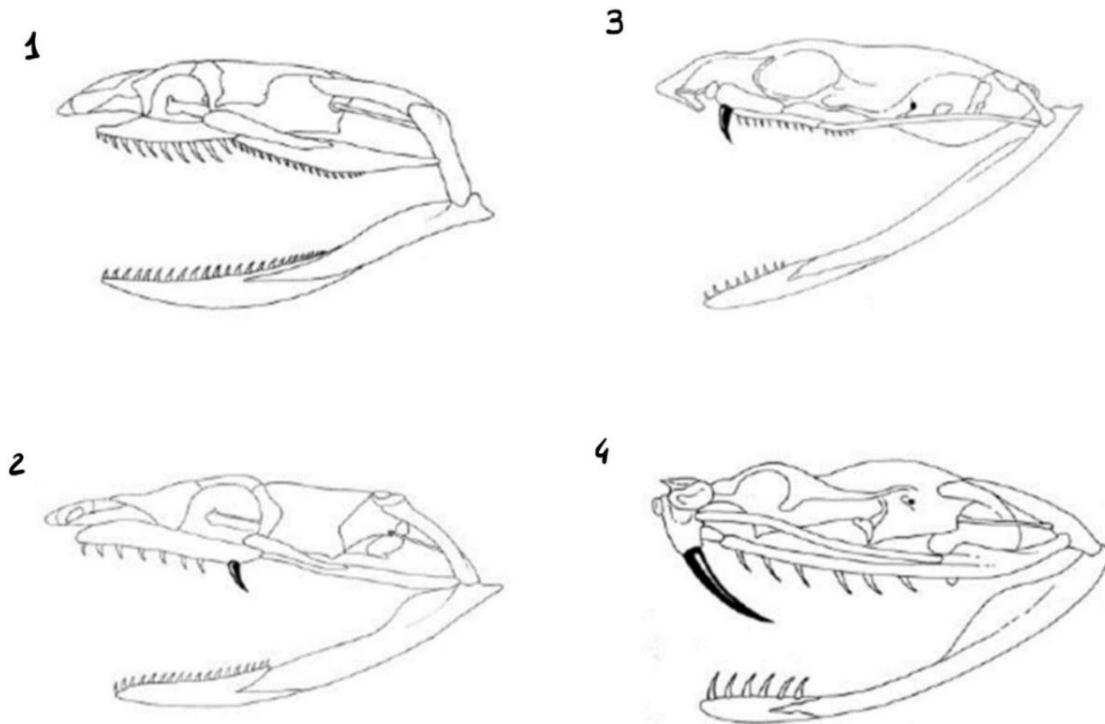


Figura 3. Tipos de dentición en las serpientes. (1) Aglifa, (2) Opistoglifa, (3) Proteroglifa y (4) Solenoglifa (modificada de Pittman, 2010).

- Serpientes Aglifas: poseen numerosos dientes de pequeño tamaño orientados caudalmente, no son venenosas por lo que carecen de colmillos. Dependiendo de la ubicación de los dientes, se describen tres categorías (Pittman, 2010):
 - Amphidonte: presentan dientes en el maxilar y en ambas hemimandíbulas. Pertenecen a esta categoría, por ejemplo, la familia *Boidae*.
 - Supradonte: únicamente poseen dientes en el maxilar. Pertenece a esta categoría la familia *Typhlopidae*.
 - Infradonte: únicamente poseen dientes en las hemimandíbulas. Pertenece a esta categoría la familia *Leptotyphlopidae*.
- Serpientes Opistoglifas: disponen de dientes modificados (colmillos) situados en la parte caudal del maxilar. Los colmillos son acanalados, presentando una hendidura en su superficie por la que fluye el veneno. En la parte anterior del maxilar se encuentran dientes de pequeño tamaño dispuestos en filas, al igual que en las hemimandíbulas. Dentro de este grupo se encuentran las familias *Colubridae* y *Dipsadinae*.

- Serpientes Proteroglifas: pertenecen a este grupo la familia de los elápidos (cobra, mamba y coral), además de las serpientes marinas. Presentan dos pequeños y finos colmillos en la parte frontal del maxilar que están comunicados con la glándula del veneno, pero carecen de movimiento. También cuentan con un número reducido de dientes en el resto de los maxilares. Dentro de las diferentes especies de cobras, la cobra escupidora posee un orificio en los colmillos orientado de tal forma que les permite proyectar el veneno a la altura de los ojos del enemigo (Bright et al., 2003).
- Serpientes Solenoglifas: a diferencia de las anteriores, poseen dos grandes colmillos bien desarrollados y móviles, situados en la parte anterior del maxilar. En reposo, estos colmillos se encuentran replegados horizontalmente bajo el paladar, en un área denominada diastema. Estos, a su vez, cuentan con un conjunto de músculos y ligamentos especializados en su base que intervienen en su desplazamiento anterior en el momento del ataque. Cuando la boca se abre, el músculo pterigoides se contrae empujando el palatopterigoides, dando lugar a la elevación de los colmillos. Se les conoce como colmillos replegables (Bright et al., 2003) y esta adaptación permite minimizar el contacto con la presa. Esto supone una ventaja ya que reducen el riesgo de exposición de su cráneo que, en comparación con otras especies, posee una osificación más reducida y vulnerable. Pertenecen a este grupo los vipéridos y crotálicos, los grupos más letales de serpientes venenosas.

En la anterior clasificación se observa que las especies venenosas presentan dientes especializados más grandes en comparación al resto, ranurados o huecos, llamados colmillos que inoculan el veneno durante la mordedura (Beynon et al., 1994; Bright et al., 2003).

3.3.3.LENGUA

La lengua de las serpientes es delgada y bífida, muy móvil y puede retraerse dentro de una vaina (en la que permanece en reposo) cuya apertura se observa rostroventralmente a la glotis (Bright et al., 2003; Girling & Raiti, 2004). Las serpientes la proyectan para muestrear el ambiente a través del agujero o fosa lingual sin necesidad de abrir la boca (O'Malley, 2005). Los movimientos característicos que realizan al exteriorizar la lengua y sacudirla suavemente se denominan "Silbido" (Pittman, 2010). Estos movimientos son de tres tipos y están adaptados a la recogida de estímulos químicos volátiles y no volátiles (Daghfous et al., 2012):

- Extensiones simples hacia abajo: la lengua realiza un movimiento simple que consiste en sobresalir hacia abajo desde la boca y retraerse sin realizar oscilaciones. Siempre toca el sustrato por lo que este movimiento prevalece en presencia de estímulos volátiles y, sobre

todo, no volátiles. Es útil para la evaluación de alimentos, en el rastreo, durante la investigación de presas y en la búsqueda de parejas para aparearse.

- Oscilaciones únicas: la lengua es exteriorizada y comienza con un movimiento ascendente seguido de un movimiento descendente. Finalizado el movimiento, se retrae hacia el interior de la boca con la punta bífida curvada hacia abajo. Esto se debe a que, con frecuencia, al final del movimiento descendente suele palpar el sustrato.
- Múltiples oscilaciones: movimiento similar al anterior, pero con más de una oscilación. El número de oscilaciones realizadas varía entre 2-12 y, la lengua se va alargando con cada oscilación realizada. Normalmente, al final de los movimientos descendentes también toca el sustrato.

Estos movimientos oscilatorios aumentan el gradiente de velocidad de las capas de aire alrededor de la lengua y, en consecuencia, la velocidad de difusión molecular en el líquido seromucoso que recubre su superficie. Por lo tanto, debido a que estos movimientos aumentan la exposición de la lengua, van a prevalecer en presencia de estímulos químicos volátiles (Daghfous et al., 2012).

La lengua ha perdido la mayor parte de sus capacidades mecánicas para ayudar en la masticación del alimento, sin embargo, ha adquirido una especialización quimiosensorial (Beynon et al., 1994; Girling & Raiti, 2004). Además, participa activamente en la olfacción ya que introduce de manera continua partículas en suspensión hacia el interior de la cavidad bucal (Martín Orti et al., 2004).

Cabe destacar el papel que posee la secreción lagrimal junto a la lengua en la olfacción. El conducto nasolagrimal desemboca en la cavidad oral cerca del orificio que comunica con el órgano de Jacobson (u órgano vomeronasal). Por lo tanto, la lengua entra en contacto con la secreción lagrimal, que contribuye a retener las partículas en suspensión introducidas en la cavidad oral (Martín Orti et al., 2004).

En el apartado 4.4.3 'Cavidad nasal y órgano vomeronasal' se profundizará más en relación a la función quimiosensorial y el papel de la lengua en ella.

3.3.4. GLÁNDULAS SALIVALES Y GLÁNDULA DEL VENENO

Las serpientes poseen hasta ocho glándulas salivales distintas que secretan moco, principalmente las glándulas supra e infralabiales, supra y sublinguales y premaxilares, incluidas las glándulas del veneno (Figura 4) (Girling & Raiti, 2004; de Oliveira et al., 2024).

Las funciones de estas glándulas son producir una secreción que contribuye a la lubricación y a humedecer la cavidad oral y a las presas que ingieren. Su secreción presenta actividad antimicrobiana y son las responsables de la producción de veneno (Beynon et al., 1994; Girling & Raiti, 2004). Sin embargo, cuentan con escasa actividad proteolítica (Beynon et al., 1994; Girling & Raiti, 2004; de Oliveira et al., 2024). Cabe mencionar que las especies de hábitats marinos pueden poseer, además, glándulas salinas cuya función es la excreción de cloruro de sodio concentrado (de Oliveira et al., 2024).

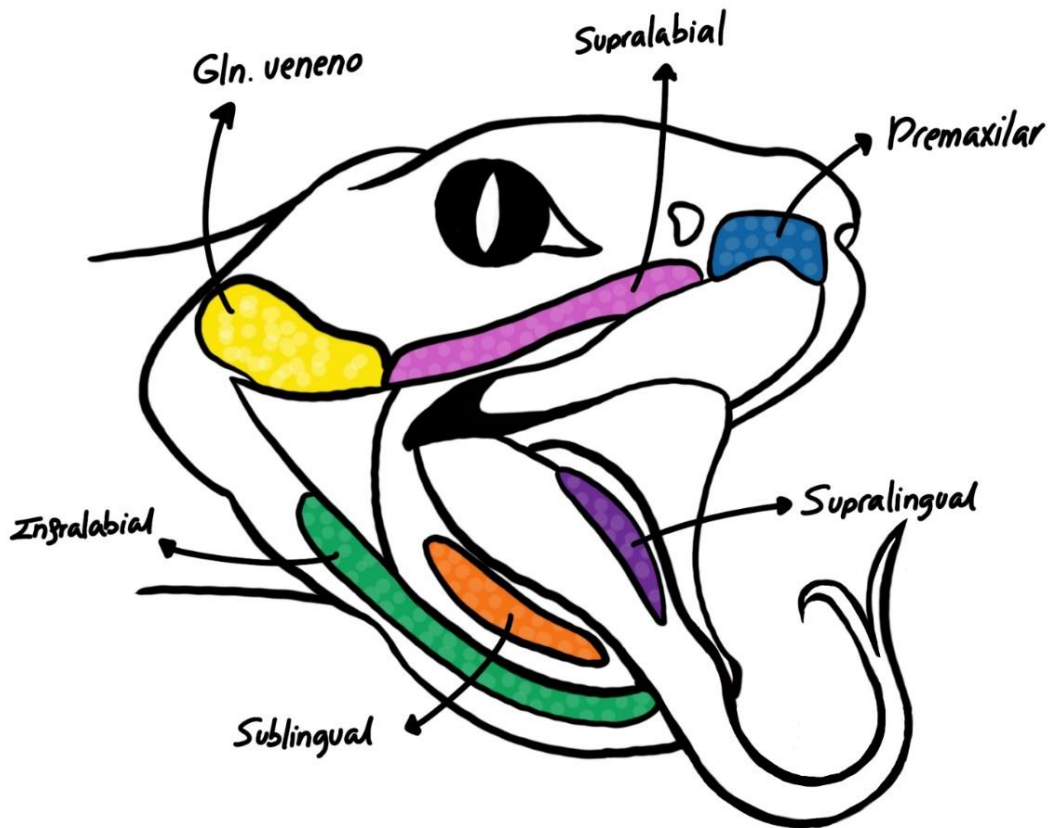


Figura 4. Representación de las glándulas salivales. Figura propia basada en T. N. W. Jackson et al., 2017.

Las glándulas supralabiales, que son pares, se localizan a lo largo del margen lateral de cada maxilar, bajo las escamas labiales, y se extienden desde la región rostral hasta la parte posterior de la cavidad oral. La forma y tamaño de estas glándulas están estrechamente relacionados con las glándulas del veneno en aquellas especies que las presentan (de Oliveira et al., 2024).

El par de glándulas infralabiales se encuentra lateralmente a las mandíbulas, extendiéndose a lo largo de su superficie externa, desde la región posterior de la cavidad oral hasta la parte anterior de la mandíbula (Parpinelli et al., 2013; de Oliveira et al., 2024). Por lo general, están más desarrolladas que las glándulas supralabiales (de Oliveira et al., 2024).

Cabe mencionar que estas glándulas infralabiales sufrieron un desarrollo y especialización en las serpientes *Dipsadinae*, especialmente en lo referido al tipo de secreción producida. Estas son una subfamilia de las serpientes *Colubridae* que incluye los géneros *Geophis*, *Atractus*, *Adelphicos*, *Ninia*, *Sibynomorphus*, *Sibon* y *Dipsas*. Se las conoce como “goo-eaters”, ya que su alimentación se basa en la ingesta de invertebrados blandos y viscosos como moluscos (caracoles y babosas) y anélidos. Como consecuencia de este tipo de dieta, la secreción de las glándulas infralabiales es principalmente serosa. El análisis de esta secreción en *Sibynomorphus newwiedi*, demuestra que causa parálisis y muerte en las babosas. Otro estudio en *Sibynomorphus mikanii* revela niveles elevados de proteínas en la secreción de las glándulas infralabiales con gran efecto proteolítico sobre los moluscos. Por lo tanto, la función principal de lubricación y humectar difiere en esta subfamilia como consecuencia de un proceso evolutivo asociado a las características de la dieta (de Oliveira et al., 2008).

Respecto a las glándulas supralinguales, estas se localizan dorsalmente a la vaina lingual (Parpinelli et al., 2013), mientras que las glándulas sublinguales se encuentran en el suelo de la cavidad oral, extendiéndose desde la parte anterior de la mandíbula hasta la región posterior de la glotis (de Oliveira et al., 2024).

La glándula premaxilar, en último lugar, está ubicada a nivel del hueso premaxilar hasta su unión lateral con los maxilares, en la región más anterior de la cavidad oral ocupando el área recubierta externamente por la escama rostral. Sus conductos confluyen de forma independiente y medial en la zona más anterior de la cavidad oral, entre la escama rostral y el epitelio de la boca (de Oliveira et al., 2024).

Solo unas 700 especies de ofidios son venenosas, por lo que poseen glándulas del veneno que suelen ser glándulas labiales modificadas (Bright et al., 2003; Girling & Raiti, 2004). Estas glándulas producen veneno, un compuesto rico en enzimas proteolíticas que utilizan para reducir a sus presas sin tener que librar una batalla (Bright et al., 2003) y, además, actúa sobre el cuerpo de la presa facilitando su digestión (Beynon et al., 1994; Bright et al., 2003). En aquellas serpientes con colmillos frontales la glándula es alargada, discurriendo desde la parte posterior del maxilar hasta la comisura labial, separada de las glándulas labiales y situándose bajo el ojo (O'Malley, 2005). Dicha glándula forma parte del complejo denominado ‘Aparato del veneno’ (Figura 5) (Martín Orti et al., 2004; Parpinelli et al., 2013). Este consta de la propia glándula, los conductos de evacuación del veneno y elementos del esqueleto y musculatura (aductor externo) que facilitan la liberación del veneno producido mediante la compresión de la glándula (Martín Orti et al., 2004). En las serpientes opistoglifas, las glándulas labiales caudales se modifican dando lugar a una glándula encapsulada y situada bajo el ojo, también productora de veneno, denominada glándula de Duvernoy (O'Malley, 2005). Estas serpientes no son muy venenosas por

lo que el objetivo principal del veneno producido será, principalmente, la incapacitación de la presa (O'Malley, 2005).

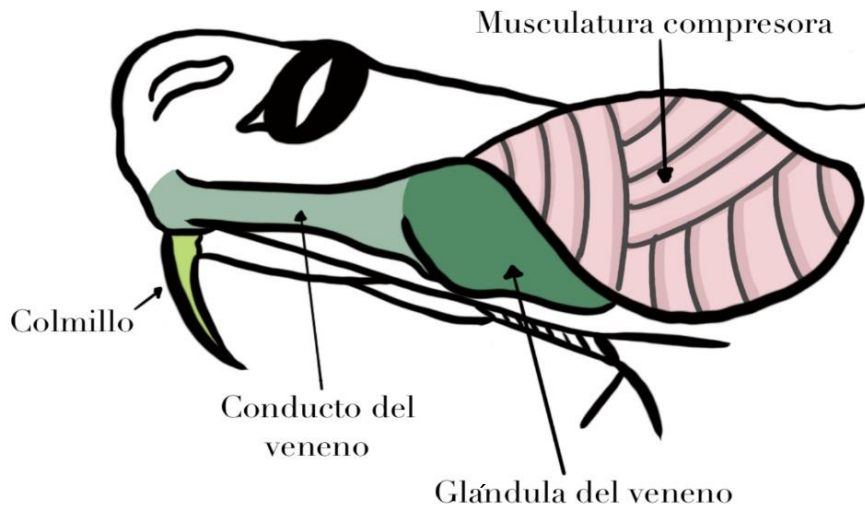


Figura 5. Esquema del 'Aparato del veneno' y sus componentes. Figura propia basada en Mukherjee, 2021.

3.4. ENCÉFALO Y ÓRGANOS DE LOS SENTIDOS

El encéfalo de las serpientes posee dos regiones principales, el prosencéfalo y el tronco del encéfalo (Girling & Raiti, 2004). Este último comprende dos grandes hemisferios cerebrales con una formación de centros neuronales que emergen hacia la superficie formando el neopalio y, en el interior, dos grandes cuerpos estriados y dos bulbos olfatorios alargados en posición rostral (Girling & Raiti, 2004; Cañas et al., 2016). Además, presentan dos lóbulos ópticos muy desarrollados y un cerebelo en la masa cefálica posterior (Cañas et al., 2016).

Al igual que los mamíferos, poseen 12 pares de nervios craneales con funciones similares a estos (Girling & Raiti, 2004).

Relativo al encéfalo, se aprecia el gran tamaño de los hemisferios cerebrales que, aunque relativamente más reducidos que los de las aves y mamíferos, están mucho más desarrollados que los de los anfibios, tal y como corresponde en la escala filogenética (Beynon et al., 1994).

Respecto a los bulbos olfatorios accesorios (vinculados al sentido vomeronasal) están bastante desarrollados en las especies terrestres debido a su relación con el acecho a las presas (Beynon et al., 1994). Los centros nerviosos que se ocupan de la información visual están particularmente desarrollados en los *Colubridae*, lo que pone en evidencia la importancia de la vista en dicho entorno (Beynon et al., 1994).

El cerebelo desempeña un papel fundamental en el mantenimiento del equilibrio y postura, por lo que se encuentra mucho más desarrollado en especies acuáticas y arbóreas, debido a su desplazamiento en tres dimensiones. Por lo tanto, muestra variaciones en el desarrollo según el estilo de vida y entorno de las diferentes especies. No obstante, sigue siendo de menor tamaño en comparación con el de los reptiles con extremidades (Beynon et al., 1994).

La médula espinal es bastante larga y la falta de extremidades le confiere un diámetro constante. Es la sede de gran parte de la actividad reflexiva y autónoma, a pesar de estar bajo el control del encéfalo a través de multitud de conexiones. Una serpiente decapitada puede moverse, incluso a veces con movimientos relativamente complejos (Beynon et al., 1994).

El encéfalo de las serpientes es, anatómicamente, similar al de los mamíferos, pero con las siguientes excepciones:

- Presenta una cresta ventricular dorsal (DVR) que sobresale de la pared lateral del prosencéfalo. Se cree que funciona de manera similar al neocórtex en los mamíferos, participando en la recepción de información sensorial del ojo, oído, olfato y piel y, a su vez, transmitiendo información a la corteza, al hipotálamo y vías motoras (Girling & Raiti, 2004).
- Los hemisferios cerebrales engloban una formación encefálica típica de las serpientes y algunos lagartos: un núcleo esférico donde se proyecta la información obtenida por los bulbos olfatorios accesorios (Beynon et al., 1994). Estos últimos son los encargados de recibir la información del órgano vomeronasal y transmitirla al DVR (Girling & Raiti, 2004).
- Epitálamo que contiene el cuerpo parietal y el órgano pineal (complejo parietal-pineal) (Girling & Raiti, 2004).
- El tronco del encéfalo, particularmente el cerebelo, tiene una función similar a la de los mamíferos, pero algo menos desarrollado, al tratarse de especies que carecen de extremidades (Girling & Raiti, 2004). Como excepción, cabría mencionar y destacar el mayor tamaño del cerebelo en las especies marinas y arborícolas. Este hecho está relacionado principalmente por estar vinculado con la postura y equilibrio (Cañas et al., 2016).
- Solamente cuentan con dos meninges, la piamadre y la duramadre, siendo el espacio entre ellas el espacio subdural (Girling & Raiti, 2004)

3.4.1.VISTA

El sentido de la vista radica en el ojo. El globo ocular (Figura 6) es esférico y está revestido por una esclerótica fibrosa, compuesta enteramente por tejido conectivo denso modelado (Beynon et al., 1994).

Respecto a la córnea, no existe la membrana de Descemet. Esta es una membrana basal de las células endoteliales de la córnea cuyo papel es fundamental en el mantenimiento de la integridad y translucencia corneal (Beynon et al., 1994).

La retina es avascular, por lo que los nutrientes van a ser suministrados gracias a la membrana vascular de la retina (Beynon et al., 1994). Esta membrana se encuentra en la coroides, ubicada entre la retina y la esclerótica. La membrana vascular consta de una red de vasos que discurre por el cuerpo vítreo posterior y abandona el ojo por el nervio óptico (Beynon et al., 1994; Girling & Raiti, 2004). La retina contiene dos tipos de fotorreceptores, los conos y los bastones. Los bastones son más sensibles en condiciones de poca luz, mientras que los conos permiten ver los colores (Tadić, 2023). La mayoría de las serpientes poseen retinas con ambos tipos de fotorreceptores, los cuales se encontrarán en las proporciones correspondientes relativas a sus hábitos nocturnos o diurnos (Girling & Raiti, 2004; Tadić, 2023).

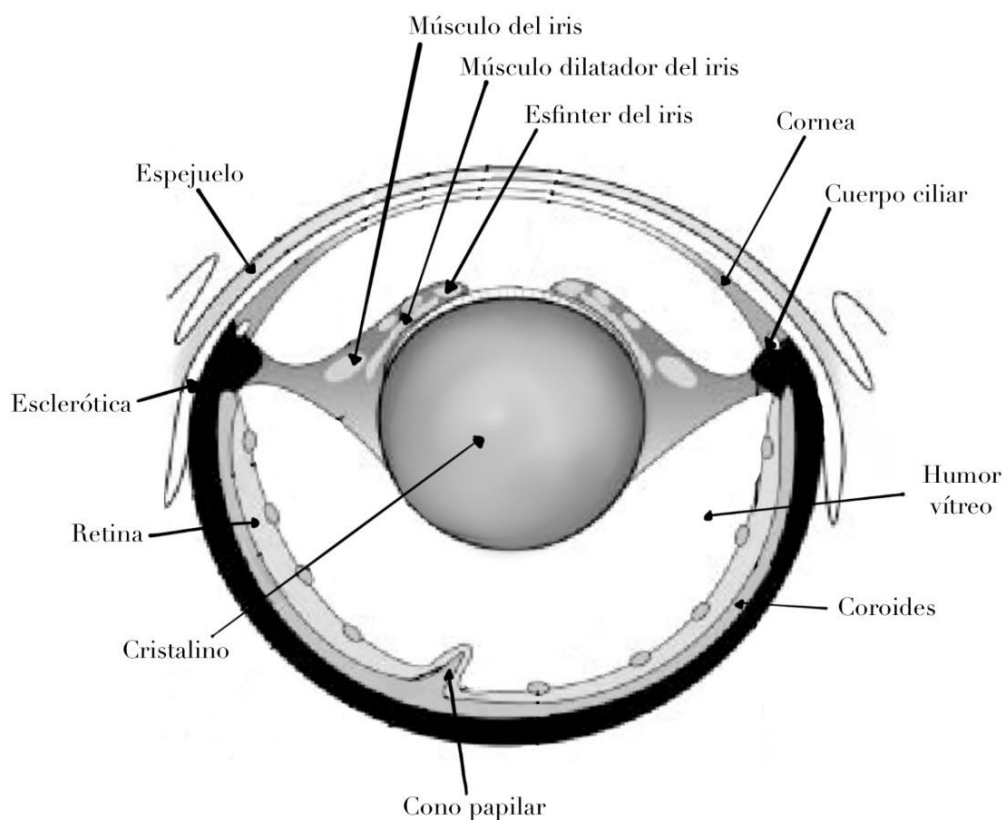


Figura 6. Esquema del ojo de las serpientes con todos sus componentes (modificado de Caprette et al., 2004).

Las serpientes no presentan párpados móviles ni tercer párpado (Girling & Raiti, 2004). Esto se debe a la fusión concéntrica de los tejidos mesenquimales del párpado superior e inferior durante la etapa embrionaria, formando una escama transparente denominada espejuelo, una versión modificada de las escamas presentes en el resto del cuerpo (Beynon et al., 1994; Girling & Raiti, 2004; Hellebuyck & Solanes Vilanova, 2023). Desde un punto de vista evolutivo, las serpientes ancestrales cuya vida era simplemente subterránea y excavadora, desarrollaron esta estructura principalmente para la protección del ojo (Hellebuyck & Solanes Vilanova, 2023). El espejuelo protege la córnea, mantiene la humedad y, al igual que otras escamas de la cabeza y del cuerpo, presenta una serie de microfosetas sensibles al calor (Girling & Raiti, 2004). También contribuye a la refracción, siendo la principal superficie refractiva ya que el potencial de refracción es equivalente al del cristalino en aquellas especies que no poseen espejuelo y, por ende, el papel de la córnea en la refracción es irrelevante. Además de esto último, actúa como un filtro óptico capaz de reducir el paso de la radiación ultravioleta con longitudes de onda cortas en las especies diurnas (Hellebuyck & Solanes Vilanova, 2023). Sus capas exteriores se desprenden durante cada ciclo de ecdisis y, previo a la muda, se torna de un color gris-azulado (Girling & Raiti, 2004; Halliday & Adler, 2007). También mencionar que las serpientes, junto con los geckos, son los únicos taxones donde el espejuelo aparece en todas las especies indistintamente de su hábitat (Hellebuyck & Solanes Vilanova, 2023).

El espejuelo es ópticamente transparente pese a estar bien vascularizado, por lo que son necesarias una serie de adaptaciones para minimizar la pérdida de claridad. Los vasos sanguíneos presentes en el espejuelo poseen paredes transparentes y una distribución espacial y densidad específicas. Está demostrado que durante la estimulación visual estos vasos permanecen contraídos durante periodos de tiempo más largos que durante las fases de reposo, en las cuales suelen estar más dilatados. Estos ciclos de dilatación y constricción tienen el objetivo de afectar lo menos posible a la claridad visual (Hellebuyck & Solanes Vilanova, 2023).

Entre el espejuelo y la córnea se encuentra un área muy estrecha rellena de líquido similar a las lágrimas. Este procede de la glándula serosa de Harder, ya que las serpientes carecen de glándulas lagrimales. Esta se encuentra en la órbita dorsonasal, medial y posterior al ojo y que, mediante varios conductos, drena el líquido en dicho espacio. Como se indicó en el apartado 4.3.3., la secreción de la glándula de Harder también desempeña un importante papel en la función quimiosensorial, además de ser la principal responsable de la producción de esta película lagrimal para mantener la humedad ocular (O'Malley, 2005; Hellebuyck & Solanes Vilanova, 2023)

El líquido contenido en el espacio limitado entre el espejuelo y la córnea se drena a través del conducto lagrimal. Este conducto posee un recorrido muy tortuoso hacia rostral y medial, entre la cara caudal de los huesos maxilar y palatino. Discurre entre el vómer y el cartílago hipocoanal y

desemboca en la cavidad oral, medial a la apertura del conducto del órgano vomeronasal (Hellebuyck & Solanes Vilanova, 2023). Cualquier daño en este sistema puede predisponer al desarrollo de trastornos y afecciones del espejuelo, del espacio delimitado entre este y la córnea e, incluso, al acúmulo de líquido en este espacio, pues no puede desbordar por los márgenes del ojo (Beynon et al., 1994; Hellebuyck & Solanes Vilanova, 2023).

Los ojos de las serpientes tienen capacidad de acomodación, es decir, pueden enfocar las imágenes (Figura 7). La acomodación se lleva a cabo mediante la contracción de los músculos del cuerpo ciliar, los cuales modifican la curvatura de la lente o cristalino. Sin embargo, las serpientes poseen un cuerpo ciliar reducido, por lo que el enfoque se logra por el movimiento de los músculos del iris que comprimen y aumentan la presión en el compartimento posterior del cuerpo vítreo, dando lugar al desplazamiento anterior del cristalino (Bauchot & Chaumeton, 1994; Girling & Raiti, 2004; Da Silva et al., 2015).

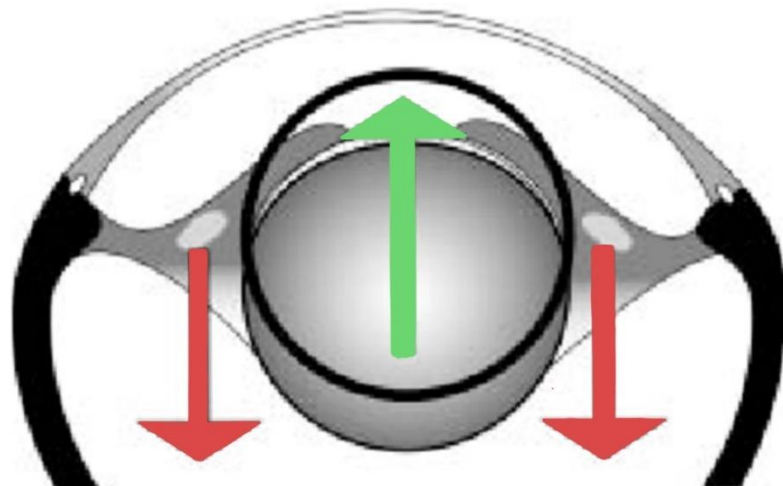


Figura 7. Las serpientes son capaces de enfocar mediante el desplazamiento del cristalino hacia delante (flecha de color verde), gracias al aumento de presión sobre el humor vítreo debido a la contracción del músculo del iris (flechas rojas) (modificado de Caprette et al., 2004).

La visión es importante en la percepción de una serpiente. No obstante, durante su evolución, la vista se habría convertido en un sentido prescindible cuando vivían bajo tierra. Las serpientes más primitivas que en la actualidad viven bajo la superficie como las especies excavadoras (*Typhlopidae* y *Leptotyphlopidae*) presentan ojos pequeños, prácticamente afuncionales y cubiertos de gruesas escamas (Bauchot & Chaumeton, 1994; Halliday & Adler, 2007).

Cabe mencionar que, según el estilo de vida de las serpientes, los ojos varían de tamaño y las pupilas de forma, estas últimas pudiendo ser redondeadas, elípticas o incluso horizontales en algunas especies arborícolas. Y, a diferencia de los lagartos, las serpientes poseen tanto conos como bastones en sus retinas (O'Malley, 2005).

Las especies cazadoras diurnas presentan ojos mucho más grandes, pupilas redondas y lente amarilla, además de que parecen tener buena visión de los colores (Bauchot & Chaumeton, 1994; Halliday & Adler, 2007). Su retina está compuesta íntegramente de conos, garantizando una visión del color que funciona con luz intensa (Bauchot & Chaumeton, 1994). Las especies crepusculares, en cambio, presentan un cristalino más pálido y su retina contiene conos y bastones, lo que les permite ver en condiciones de escasa luminosidad (Bauchot & Chaumeton, 1994). Por último, las especies nocturnas poseen pupilas verticales capaces de contraerse hasta convertirse en una hendidura estrecha para proteger la retina de la luz (Halliday & Adler, 2007). Además, su cristalino es incoloro y la retina contiene principalmente bastones, encargados de la visión nocturna (Bauchot & Chaumeton, 1994).

Este patrón no debe generalizarse, ya que existen numerosas excepciones, como por ejemplo (Bauchot & Chaumeton, 1994):

- Las Víboras europeas son especies diurnas y, sin embargo, sus pupilas son verticales y su retina contiene bastones y conos.
- Tanto en las pitones crepusculares como en las nocturnas, sus pupilas son redondas y la retina contiene gran cantidad de conos y bastones.

En el medio acuático, las serpientes acuáticas deben hacer frente a un índice de refracción alto que posee el agua en comparación con la superficie de sus ojos. Para ello, estas serpientes son capaces de enfocar bajo el agua contrayendo la pupila hasta alcanzar el tamaño de un alfiler (Tadić, 2023).

Las serpientes cuentan con visión binocular, es decir, tienen la capacidad de emplear ambos ojos de manera coordinada y simultánea para percibir una sola imagen tridimensional del entorno, lo que les va a permitir apreciar tanto la distancia como la profundidad (Bauchot & Chaumeton, 1994). Los ojos de la mayoría de las serpientes están posicionados lateralmente, permitiendo entre 30° y 40° de superposición binocular, es decir, visión estereoscópica. Sin embargo, cuatro géneros de serpientes arbóreas (*Ahaetulla*, *Oxybelis*, *Thelotornis* y *Uromacer*) alcanzan hasta los 46° (Tadić, 2023). Estas serpientes cuentan con cabezas delgadas y alargadas, ojos con pupilas horizontales en forma de ojo de cerradura y dos depresiones situadas en la parte anterior del ojo que se extienden hasta la punta del hocico (Bauchot & Chaumeton, 1994; Tadić, 2023). Estas características ayudan a ampliar el campo visual sin obstruir el alcance de la visión. Esta visión binocular de 46° representa una ventaja adaptativa para aquellas serpientes que tienen movilidad tridimensional (Bauchot & Chaumeton, 1994).

A pesar de su importancia, la visión rara vez funciona aisladamente en la percepción de una serpiente, sino que precede o es complementaria a otra función sensorial (Bauchot & Chaumeton, 1994).

3.4.2. OÍDO

Las serpientes no presentan una estructura de oído externo compleja como en los mamíferos ni visible externamente. Tampoco poseen oído medio, tuba auditiva (o trompa de Eustaquio), membrana timpánica ni tímpano. A pesar de ello, el oído interno (Figura 8) sí está presente, generalmente organizado como el de otros vertebrados y bien desarrollado.

Durante muchos años se pensó que las serpientes eran sordas. Sin embargo y debido al desarrollo del oído interno, se dedujo que estas eran capaces de detectar estímulos vibratorios transmitidos por el sustrato en contacto con la cabeza. Por lo tanto, aunque el pensamiento de que las serpientes son sordas es erróneo, su audición está limitada a bajas frecuencias (entre 50 a 1.000 Hz) (O'Malley, 2005).

Estos estímulos vibratorios presentes en el suelo, en el aire o en el agua son transmitidos contra el hueso cuadrado que los transfiere al hueso *columella auris* (equivalente evolutivo del estribo) (Ackerman, 1998; Tadić, 2023). El extremo distal de la *columella* se articula a través de un elemento cartilaginoso con el hueso cuadrado, crucial para la transmisión de las vibraciones. Por otro lado, el extremo proximal de la *columella* contacta con la ventana oval (o *fenestra ovalis*) de la cóclea, a quien transfiere, en última instancia, dichas vibraciones (Bauchot & Chaumeton, 1994; Tadić, 2023).

Respecto al oído interno, este consiste en una estructura ósea formada por los canales semicirculares y el canal coclear que encierran un laberinto relleno de líquido perilinfático. El canal coclear contiene células ciliadas (al igual que en mamíferos) ubicadas sobre la membrana basilar, una membrana sensible a las vibraciones (Lillywhite, 2014). Será la energía del movimiento vibratorio de la *columella* contra la ventana oval la que produzca ondas de vibración sobre el líquido perilinfático del canal coclear (Ackerman, 1998). El movimiento del líquido provocará desplazamientos en la membrana basilar que, a su vez, estimulará a las células sensoriales. La estimulación de las células ciliadas da lugar a impulsos nerviosos que serán enviados a través de los nervios auditivos (Ackerman, 1998; Lillywhite, 2014). Esta información se integra en el telencéfalo (Tadić, 2023).

Debido a que las serpientes poseen dos hemimandíbulas que pueden moverse independientemente, dependiendo de la dirección de la que provengan las vibraciones se

estimulará antes un lado que el otro. Esto es importante para que la serpiente discrimine la dirección de la fuente de vibración (Lillywhite, 2014).

En las serpientes acuáticas se demostró, experimentalmente, que el mesencéfalo responde con potenciales eléctricos a los movimientos vibratorios y a las modificaciones de presión en el agua. Este hecho les permite detectar los movimientos producidos por los peces al nadar, pese a su baja sensibilidad (Lillywhite, 2014).

Por otro lado, se encuentra el sistema vestibular, formado por el utrículo, el sáculo y los canales semicirculares. Estos presentan células ciliadas vestibulares que son estimuladas mediante estructuras fluidas y sólidas adheridas a sus extremos que cambian de posición en el espacio. Son las responsables del sentido del equilibrio y de la orientación (Ackerman, 1998; Lillywhite, 2014).

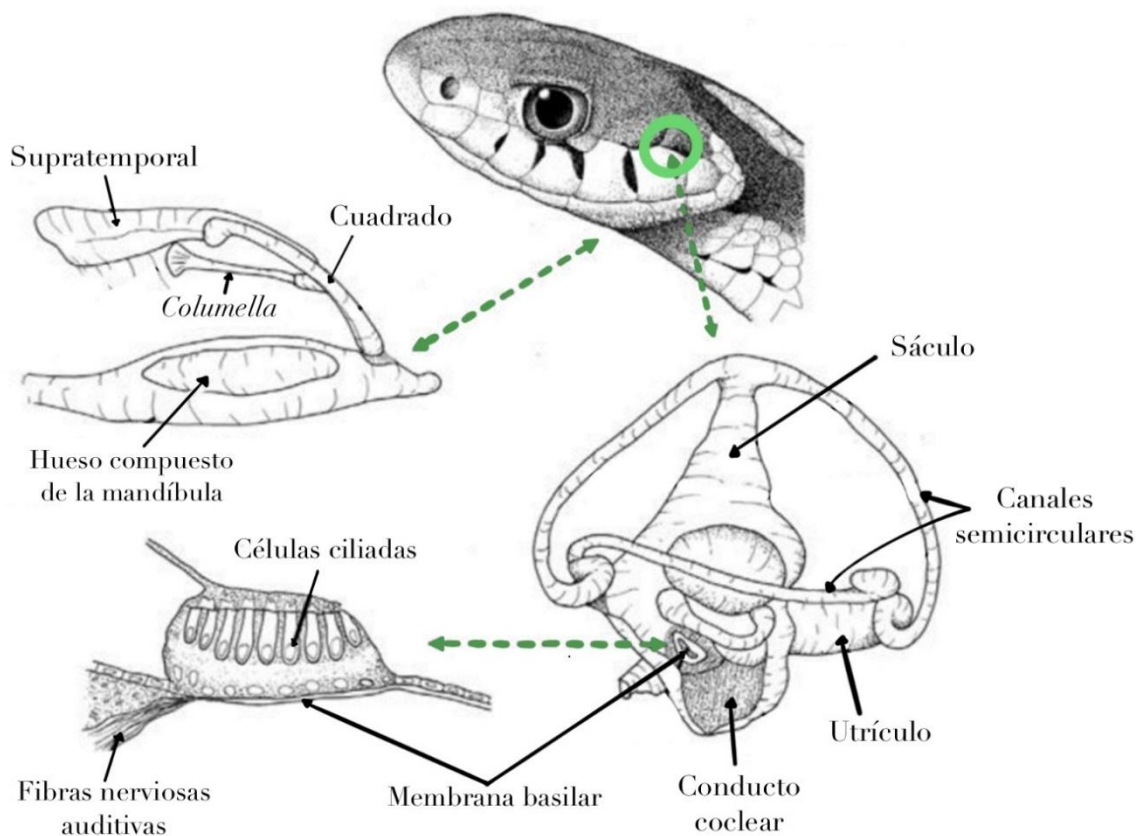


Figura 8. Esquema del aparato auditivo de una serpiente con sus elementos representados individualmente (modificado de Lillywhite, 2014). El círculo de color verde señala la localización del oído interno.

3.4.3.CAVIDAD NASAL Y ÓRGANO VOMERONASAL

La percepción olfativa de las serpientes es difícil de evaluar pues, a menudo, suelen estar ligadas con otros sentidos como la visión o el órgano vomeronasal. Sin embargo, el gran volumen de los centros nerviosos olfativos refleja que las serpientes son animales macrosmáticos, es decir, que la percepción de sustancias químicas volátiles juega un papel fundamental en su comportamiento (Bauchot & Chaumeton, 1994).

Detectan la información olfativa gracias a la presencia de células sensoriales que se encuentran dentro de la cavidad nasal (Girling & Raiti, 2004). Este epitelio sensorial u olfatorio cubre la parte posterior del *cavum*, una de las tres áreas que conforman la cavidad nasal junto con el vestíbulo y el área preorbitaria (Bauchot & Chaumeton, 1994).

El grado de sensibilidad del olfato recibe la ayuda del órgano vomeronasal, también conocido como órgano de Jacobson (Halliday & Adler, 2007). Este último es un derivado del saco nasal embrionario que, posteriormente, da lugar a un órgano olfatorio formado por un par de cavidades recubiertas de epitelio sensitivo (Girling & Raiti, 2004; O'Malley, 2005). Este está situado cerca de la cavidad nasal y conecta con la cavidad oral a través de un par de conductos estrechos que se abren en el techo del paladar (Tadić, 2023).

Las serpientes utilizan su lengua bífida para transportar las partículas del olor (Bright et al., 2003; Girling & Raiti, 2004). Esta es proyectada dentro y fuera de la cavidad oral a distintos ritmos, recogiendo moléculas no volátiles del sustrato y partículas químicas de olor (Bauchot & Chaumeton, 1994; Bright et al., 2003). Posteriormente, introducen la lengua en la cavidad oral y presionan la punta bifurcada hacia las dos pequeñas aberturas del órgano de Jacobson, situadas en el techo del paladar (Bauchot & Chaumeton, 1994; Bright et al., 2003; Halliday & Adler, 2007).

Las células sensoriales, mencionadas con anterioridad, reaccionan al contacto con dichas moléculas mediante impulsos nerviosos que llegan a los bulbos olfatorios accesorios a través de los nervios vomeronasales (Bauchot & Chaumeton, 1994; Halliday & Adler, 2007). A continuación, la información es trasladada al núcleo esférico, amígdala lateral y corteza lateral, que se sospecha como posible centro de procesamiento de esta información (Tadić, 2023). De esta manera, el órgano vomeronasal recibe información tanto gustativa como táctil, la cual se integra y tendrá como respuesta un comportamiento definido (Martín Orti et al., 2004).

El órgano vomeronasal también está presente en lagartos y otros mamíferos, pero en ningún otro animal está tan perfeccionado como en las serpientes. Aunque ha sido considerado un componente del sentido del olfato, se diferencia por la naturaleza del estímulo y los centros nerviosos que participan, además de los numerosos comportamientos que desencadena en las serpientes (Bauchot & Chaumeton, 1994).

Estos comportamientos intervienen tanto en la detección de presas como en la exploración del entorno, pero también favorecen otros como las relaciones entre congéneres y la formación de agregaciones (ayudan en el apareamiento) (Bauchot & Chaumeton, 1994).

Por último, cabe mencionar que la función vomeronasal no es la única que interviene en estos comportamientos, pero, dado que participan otros sentidos como el olfato, la vista o la detección de calor, es la que prevalece en la mayoría de los ofidios (Bauchot & Chaumeton, 1994).

3.4.4. DETECCIÓN DE RADIACIÓN INFRARROJA

Algunas serpientes presentan órganos capaces de detectar pequeños cambios de temperatura como la que emiten los animales de sangre caliente o incluso otros reptiles que hayan aumentado la temperatura de su cuerpo (Halliday & Adler, 2007). Esta información térmica puede emplearse para localizar presas o depredadores, identificar áreas de alimentación adecuadas o incluso localizar zonas apropiadas para el descanso y la termorregulación (Safer & Grace, 2004). Estos órganos se denominan fosetas faciales y contienen células termorreceptoras, que son células especializadas del sistema nervioso que detectan la radiación infrarroja (Girling & Raiti, 2004; Halliday & Adler, 2007).

Las fosetas constan de dos cámaras separadas por una delgada membrana termosensible. La cámara posterior se encuentra revestida por densos conjuntos de terminaciones sensoriales (Bauchot & Chaumeton, 1994; Pittman, 2010). Las fosetas están ricamente inervadas mediante las ramas oftálmicas, mandibular y maxilar del nervio trigémino (O'Malley, 2005). A través del nervio trigémino se transmite la información al núcleo del tracto trigémino descendente lateral, núcleo del tronco del encéfalo exclusivo en las serpientes que detectan imágenes infrarrojas (Safer & Grace, 2004). Posteriormente es enviada a través del tectum óptico al lóbulo óptico, donde será procesada. La imagen visual y la obtenida por la detección infrarroja se superponen, permitiendo a la serpiente saber con exactitud donde se encuentra la presa (Pittman, 2010). Además, en la región óptica se encuentran neuronas multimodales capaces de procesar simultáneamente ambas informaciones (Bauchot & Chaumeton, 1994).

Estas cámaras están conectadas al exterior a través de un poro, que se abre rostralmente al ojo, y sirve para equalizar la presión a cada lado de la membrana y percibir la temperatura ambiente (Halliday & Adler, 2007).

Respecto a la membrana termosensible, está muy vascularizada. Esta vascularización además de aportar O₂, funciona como un mecanismo de intercambio de calor que lo elimina eficazmente de los receptores (Cadena et al., 2013). Esta membrana también puede enfriarse gracias a

alteraciones en la respiración, debido a la pérdida de agua por evaporación (Tadić, 2023). Las serpientes son capaces de modificar su patrón de respiración (profundidad o duración) en respuesta a estímulos biológicamente relevantes, como por ejemplo el olor de la presa. Esta respuesta va a proporcionar un mayor enfriamiento tanto de las fosetas como del área alrededor de las mismas, pudiendo enfriarse hasta 2,6°C por debajo de la temperatura corporal. Además, considerando que la membrana termosensible es muy delgada, los cambios de temperatura tendrán lugar con brevedad (Cadena et al., 2013; Tadić, 2023). Este conjunto de mecanismos capaces de modificar la temperatura en la membrana tiene el potencial de mejorar el flujo de calor entre las presas endotérmicas y los receptores térmicos, afecta al funcionamiento óptimo de los receptores y reduce la formación de imágenes térmicas residuales (Cadena et al., 2013; Tadić, 2023).

Los receptores son sensibles a cambios muy reducidos de temperatura (0,002°C), por lo que el estímulo más leve puede generar un mensaje que es enviado al encéfalo (Bauchot & Chaumeton, 1994; Girling & Raiti, 2004). Sin embargo, se ha podido observar que la humedad ambiental influye en la capacidad de detectar estos pequeños cambios de temperatura. La humedad ambiental baja mejora la capacidad para detectar estos cambios, mientras que una mayor humedad, la atenúa. Esto se debe a que cuanto más humedad haya, mayor temperatura presentarán las fosetas (Cadena et al., 2013).

Las fosetas presentan una serie de características respecto a su funcionamiento (Schraft et al., 2019). Detectan, principalmente, el contraste térmico en lugar de la temperatura absoluta. Mediante estudios de análisis ópticos y de transferencia de calor, muestran que las imágenes infrarrojas son bastante borrosas, aunque en la imagen neuronal se mejora tanto la nitidez como el contraste. Y, además, la respuesta neuronal de este sistema sensorial es fásica, es decir, responde especialmente a la tasa de cambio que al nivel absoluto de una señal. Todo ello sugiere que los contrastes fuertes y los cambios repentinos en la escena térmica van a ser detectados con mayor facilidad, por lo que las serpientes deberán seleccionar temperaturas de fondo frescas y homogéneas. Las mayores tasas de éxito de ataque se producen cuando el contraste térmico entre el objetivo y el fondo es elevado y positivo, es decir, el objetivo o presa es más cálido que el fondo o entorno.

Por lo tanto, las fosetas faciales además de ser órganos termorreceptores, también conforman un complejo sistema de imágenes espaciales empleado para analizar el ambiente térmico de manera análoga a la información visual (Safer & Grace, 2004).

Las fosetas faciales difieren entre distintos grupos y pueden ser fosetas labiales o bien fosetas loreales (Figura 9):

- Las fosetas labiales se sitúan a lo largo de los labios superiores y, a veces, también en los inferiores (Girling & Raiti, 2004). Se encuentran en la mayoría de las boas y pitones, presentándose como cavidades poco profundas y cuyo patrón varía en número de unas especies a otras (Girling & Raiti, 2004; Halliday & Adler, 2007). En las boas, las fosetas se sitúan entre escamas adyacentes, mientras que en las pitones se encuentran en el interior de las escamas (Halliday & Adler, 2007).
- Por otro lado, las fosetas loreales se localizan entre los ojos y las narinas, una a cada lado de la cabeza (Girling & Raiti, 2004; Halliday & Adler, 2007). Las presentan la subfamilia *Crotalinae* y, a diferencia de las anteriores, son cavidades profundas cerradas por una fina membrana con más de 7000 terminaciones sensoriales, mucho más desarrolladas que en boas y pitones (Bauchot & Chaumeton, 1994; Girling & Raiti, 2004). Cabe destacar que, en los Crótalos, además de detectar mínimos aumentos de temperatura, también pueden indicar con precisión tanto la posición como el alcance de un objeto comparándolo con la información recibida en ambos lados de la cabeza (Halliday & Adler, 2007).

Pese a que las fosetas loreales son una estructura anatómica que permite la discriminación de las serpientes crotalinas de otras víboras, cabe la posibilidad de que los miembros del género *Bitis* y otras víboras no crotales como, por ejemplo, la subfamilia *Causinae*, puedan disponer de capacidad de obtención de imágenes infrarrojas. Estas serpientes no poseen fosetas, sino que presentan sacos supranasales debajo de las respectivas escamas. Algunos estudios han demostrado que los patrones de ramificación nerviosa presentes en dichos sacos son similares a los encontrados en las fosas labiales de las serpientes boidas. En consecuencia, se refuerza la hipótesis de que los sacos supranasales puedan contribuir a la detección de la radiación infrarroja (Safer & Grace, 2004).

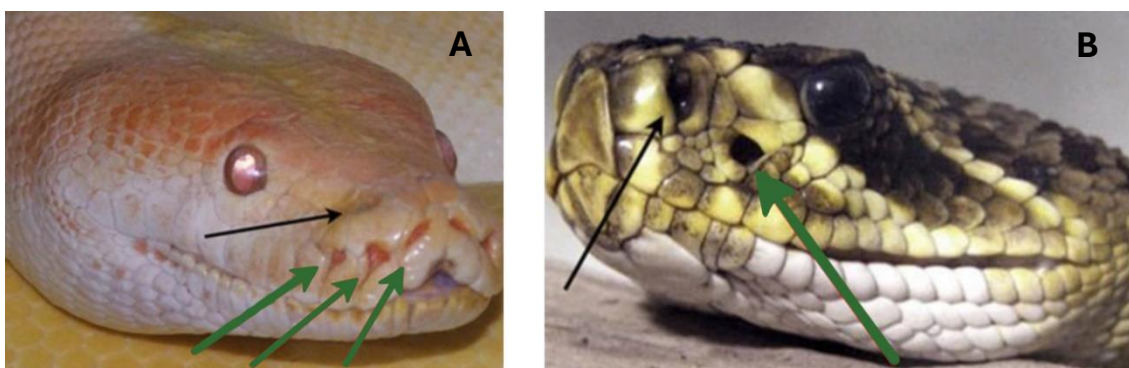


Figura 9. Una pitón (A) con fosetas labiales, y una serpiente de cascabel (B) con fosetas loreales. En ambas imágenes, las fosetas faciales se encuentran señaladas por flechas de color verde. Las flechas de color negro señalan las fosas nasales (Modificado de Serpent nirvana, 2006)

3.4.5. GEOLOCALIZACIÓN

Las migraciones estacionales de serpientes entre hábitats, la explotación de recursos muy espaciados o el regreso a sus áreas originales de las que fueron desplazadas, demuestra que las serpientes son capaces de orientarse en la naturaleza. Además, la forma en que se mueven a través del entorno es un componente fundamental que tiene amplias implicaciones en el estado nutricional, en la búsqueda de pareja, en el éxito de apareamiento e incluso, en la reducción de la exposición en zonas hostiles y con riesgo de depredación. Sin embargo, cabe mencionar que la aptitud para orientarse dependerá tanto de la especie como del medio en el que se encuentre.

La visión es, probablemente, el sentido más importante sobre todo para los desplazamientos cortos. Sin embargo, es posible que no opere de manera aislada y que influyan otros sentidos como la quimiorrecepción (Bauchot & Chaumeton, 1994).

A continuación, se exponen varios estudios que demuestran la presencia y el funcionamiento del sentido de la orientación en diferentes especies de serpientes y cómo difiere entre ellas.

Pittman et al. (2014) llevaron a cabo un estudio realizado en el Sur de Florida en pitones birmanas (*Python molurus bivittatus*). Estudiaron el movimiento de seis de ellas, que fueron trasladadas entre 20 y 36 kilómetros de sus lugares de captura. Cinco de las seis regresaron próximas al lugar de captura original, dentro de un rango de 5 km. Esto pone de manifiesto que las pitones birmanas poseen un sentido de navegación y de “brújula”, pues sus movimientos fueron más rectos, más rápidos y mostraron una estructura de trayectoria indicativa de un movimiento orientado. También se evidenció que mantuvieron movimientos orientados durante escalas de tiempo relativamente largas, demostrando el mantenimiento de sus objetivos de movimiento a largo plazo. Aparte de este sentido de la navegación, otras posibles señales subyacentes podrían incluir señales olfativas cambiantes a través del espacio. Además, respecto al sentido de la “brújula”, puede lograrse su confiabilidad mediante la utilización de señales como la luz magnética e información celeste, olfativa o polarizada.

Otro estudio realizado por Maritz y Alexander (2016) en *Bitis schneideri*, o víbora enana de Namaqua, demuestra que los individuos mantienen una direccionalidad a gran escala pero escogen rutas a escala fina debido, probablemente, a la visión de su entorno inmediato. La visión se encontrará limitada por el rango de percepción, variable entre especies. Por lo tanto, las modificaciones del movimiento a escala fina supondrán un aumento de la distancia para un viaje determinado en un 17% aproximadamente. Además, varias observaciones sugieren que la motivación principal para escoger rutas a corto plazo es evitar posibles depredadores.

Newcomer et al. (1974) definen la orientación como un “proceso selectivo en el que las señales ambientales provocan una secuencia de respuestas que resulta en un patrón de locomoción o

cambio en la dirección del eje del cuerpo del animal”, además de exponer que tanto la capacidad sensorial, la sensibilidad del receptor, así como la fuerza del estímulo son significativos. Su estudio se centra en especies acuáticas y demuestra que poseen la capacidad de emplear el sol para orientarse. Dicha orientación necesita un componente aprendido (en este caso puede ser una línea de costa, por ejemplo), la visualización de señales celestes apropiadas y un mecanismo de cronometraje vinculado a la hora local. Este último es especialmente necesario para que la serpiente pueda compensar el movimiento aparente del sol. Por otra parte, también se demuestra que este mecanismo de cronometraje puede sincronizarse mediante señales ambientales de luz-oscuridad. Por último, no se descarta que la presencia de sustancias químicas disueltas en el agua también pueda influir en este mecanismo de orientación.

4. CONCLUSIONES

1) La piel está formada por dos capas principales, la epidermis y la dermis. En la región cefálica se pueden identificar numerosas escamas, destacando el espejuelo como escama modificada, transparente, que se encuentra cubriendo el ojo y difiere del resto en sus características histológicas.

2) En las serpientes, la muda o ecdisis es completa, se realiza en una sola pieza de craneal a caudal y puede producirse varias veces al año. Durante la muda se desprende la capa más superficial de la epidermis, que es el estrato más antiguo, gracias a la presencia de fluido linfático y enzimas proteolíticas que la separan del estrato subyacente recién formado.

3) El cráneo de las serpientes es muy flexible gracias a sus numerosas articulaciones móviles. Las hemimandíbulas no poseen sínfisis mandibular, son capaces de desarticularse y, junto con el hueso cuadrado y la potente musculatura, les permite una gran apertura de la cavidad oral. Por otro lado, las serpientes comedoras de huevos poseen características anatómicas como procesos vertebrales ventrales puntiagudos adaptados para romper la cáscara.

4) La cavidad oral de las serpientes se caracteriza por: (1) la mucosa oral presenta papilas gustativas próximas a las aberturas del órgano de Jacobson; (2) poseen numerosas filas de dientes que son reemplazados periódicamente y, según sus características, las serpientes son clasificadas en base a las diferencias dentarias; (3) una lengua bífida y móvil cuyo papel es fundamental en la función quimiosensorial, ya que transporta partículas químicas al órgano vomeronasal y (4) la presencia de numerosas glándulas salivales, destacando la glándula del veneno en las especies venenosas.

5) El encéfalo de las serpientes comparte similitudes con el de los mamíferos aunque presenta características propias. Sin embargo, sus estructuras varían en desarrollo según el estilo de vida y el hábitat del individuo.

6) La estructura del ojo de las serpientes es similar al de los mamíferos pero carecen de párpados móviles dado que se fusionaron para dar lugar al espejuelo. El espacio limitado entre el espejuelo y la córnea contiene líquido procedente de la glándula de Harder que será drenado por el conducto lagrimal. Además, el tamaño de los ojos y la forma de las pupilas varía según el estilo de vida del individuo. Por último, tienen capacidad de enfoque.

7) En las serpientes solo está presente el oído interno, organizado de manera similar al de otros vertebrados. Detectan estímulos vibratorios provenientes del hueso cuadrado, el cual los transfiere al hueso *columella auris* que contacta con la ventana oval de la cóclea, provocando, finalmente, la estimulación de las células ciliadas. También se encuentra el sistema vestibular, encargado del sentido del equilibrio y de la orientación.

8) El órgano vomeronasal se comunica con el techo del paladar a través de dos aberturas en las que se introduce la lengua bífida, transportando las partículas químicas hacia las células sensoriales.

9) Las fosetas faciales detectan radiaciones infrarrojas y constituyen una parte integral del sistema visual, al ser capaces de percibir cambios de temperatura generando una imagen térmica. Permiten detectar con exactitud donde se encuentran las presas de sangre caliente. Las boas y las pitones poseen fosetas labiales y, la subfamilia *Crotalinae*, fosetas loreales.

10) Diversos estudios han demostrado que las serpientes poseen sentido de geolocalización, aunque varía en función de la especie y el hábitat. Influyen señales olfativas, la información visual, así como la información celeste.

5. BIBLIOGRAFÍA

- Ackerman, L. (1998). *The biology, husbandry and health care of reptiles* (Vol. 3). TFH Publications, Inc.
- Alibardi, L. (2013). Cornification in reptilian epidermis occurs through the deposition of keratin-associated beta-proteins (beta-keratins) onto a scaffold of intermediate filament keratins. *Journal of Morphology*, 274(2), 175–193. <https://doi.org/10.1002/jmor.20086>
- Andjelković, M., Tomović, L., & Ivanović, A. (2017). Morphological integration of the kinetic skull in Natrix snakes. *Journal of Zoology*, 303(3), 188–198. <https://doi.org/10.1111/jzo.12477>
- Barends, J. M., & Maritz, B. (2022). Snake predators of bird eggs: a review and bibliography. *Journal of Field Ornithology*, 93(2). <https://doi.org/10.5751/jfo-00088-930201>
- Bauchot, R., & Chaumeton, H. (1994). *Snakes a natural history*. New York: Sterling Pub.
- Beynon, P. H., Lawton, M. P. C., & Cooper, J. E. (Eds.). (1994). *BSAVA Manual of Reptiles* (First Published). British Small Animal Veterinary Association.
- Bright, M., Kerrod, R., & Taylor, B. (2003). *Nature's Predators*. Hermes House.
- Cadena, V., Andrade, D. V., Bovo, R. P., & Tattersall, G. J. (2013). Evaporative respiratory cooling augments pit organ thermal detection in rattlesnakes. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 199(12), 1093–1104. <https://doi.org/10.1007/s00359-013-0852-4>
- Cañas, C., Valle, F., Lili, D., & Castro-Herrera, F. (2016). Serpientes venenosas: lecciones aprendidas desde Colombia. <https://doi.org/10.13140/RG.2.1.2218.8565>
- Caprette, C. L., Lee, M. S. Y., Shine, R., Mokany, A., & Downhower, J. F. (2004). The origin of snakes (Serpentes) as seen through eye anatomy. In *Biological Journal of the Linnean Society* (Vol. 81), 469–482. <https://academic.oup.com/biolinnean/article/81/4/469/2643046>
- Cazalot, G., Rival, F., Linsart, A., Isard, P. F., Tissier, M., Peiffer, R. L., & Dulaurent, T. (2015). Scanning laser ophthalmoscopy and optical coherence tomography imaging of spectacular ecdysis in the corn snake (*Pantherophis guttatus*) and the California king snake (*Lampropeltis getulus californiae*). *Veterinary Ophthalmology*, 18(s1), 8–14. <https://doi.org/10.1111/vop.12174>
- Chang, C., Wu, P., Baker, R. E., Maini, P. K., Alibardi, L., & Chuong, C. M. (2009). Reptile scale paradigm: Evo-Devo, pattern formation and regeneration. *International Journal of Developmental Biology*, Vol. 53, pp. 813–826. <https://doi.org/10.1387/ijdb.072556cc>

- Close, M., & Cundall, D. (2014). Snake lower jaw skin: Extension and recovery of a hyperextensible keratinized integument. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology*, 321(2), 78–97. <https://doi.org/10.1002/jez.1839>
- Cundall, D., Brainerd, E. L., Constantino, J., Deufel, A., Grapski, D., & Kley, N. J. (2012). Drinking in Snakes: Resolving a Biomechanical Puzzle. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology*, 317 A (3), 152–172. <https://doi.org/10.1002/jez.1710>
- Da Silva, M. O., Bertelsen, M. F., Heegaard, S., & Garner, M. M. (2015). Ophidian Spectaculitis and Spectacular Dysecdysis: A Histologic Description. *Veterinary Pathology*, 52(6), 1220–1226. <https://doi.org/10.1177/0300985815588605>
- Daghfous, G., Smargiassi, M., Libourel, P. A., Wattiez, R., & Bels, V. (2012). The function of oscillatory tongue-flicks in snakes: Insights from kinematics of tongue-flicking in the banded water snake (*Nerodia fasciata*). *Chemical Senses*, 37(9), 883–896. <https://doi.org/10.1093/chemse/bjs072>
- de Oliveira, L., Gower, D. J., Wilkinson, M., & Segall, M. (2024). Comparative morphology of oral glands in snakes of the family Homalopsidae reveals substantial variation and additional independent origins of salt glands within Serpentes. *Journal of Anatomy*, 244(5), 708–721. <https://doi.org/10.1111/joa.14005>
- de Oliveira, L., Jared, C., da Costa Prudente, A. L., Zaher, H., & Antoniazzi, M. M. (2008). Oral glands in dipsadine “goo-eater” snakes: Morphology and histochemistry of the infralabial glands in *Atractus reticulatus*, *Dipsas indica*, and *Sibynomorphus mikanii*. *Toxicon*, 51(5), 898–913. <https://doi.org/10.1016/j.toxicon.2007.12.021>
- Girling, S. J., & Raiti, P. (Eds.). (2004). *BSAVA Manual of Reptiles* (Second edition). British Small Animal Veterinary Association.
- Gripshover, N. D., Hennessey, P., McBrayer, L. D., Meik, J. M., Watson, C. M., & Cox, C. L. (2023). When Food Fights Back: Skull Morphology and Feeding Behavior of Centipede-Eating Snakes. *Integrative and Comparative Biology*, 63(1), 34–47. <https://doi.org/10.1093/icb/icad047>
- Halliday, T., & Adler, K. (2007). *La gran enciclopedia de los anfibios y reptiles*. Editorial LIBSA.
- Han, D., & Young, B. A. (2018). The rhinoceros among Serpents: Comparative anatomy and experimental biophysics of Calabar burrowing python (*Calabaria reinhardtii*) skin. *Journal of Morphology*, 279(1), 86–96. <https://doi.org/10.1002/jmor.20756>
- Hellebuyck, T., & Solanes Vilanova, F. (2023). Anatomy, Physiology, and Disorders of the Spectacle, Subspectacular Space, and Its Lacrimal Drainage System in Squamates. In *Animals* (Vol. 13, Issue 6). MDPI. <https://doi.org/10.3390/ani13061108>

- Hürlimann, M. L., Stier, A., Scholly, O., Criscuolo, F., & Bize, P. (2014). Homing of invasive Burmese pythons in South Florida: evidence for map and compass senses in snakes. *Biology Letters*, 10(3). <https://doi.org/10.1098/rsbl.2014.0040>
- Jackson, K. (2003). The evolution of venom-delivery systems in snakes. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 137(3), 337–354. <https://doi.org/10.1046/j.1096-3642.2003.00052.x>
- Jackson, T. N. W., Young, B., Underwood, G., McCarthy, C. J., Kochva, E., Vidal, N., van der Weerd, L., Nabuurs, R., Dobson, J., Whitehead, D., Vonk, F. J., Hendrikx, I., Hay, C., & Fry, B. G. (2017). Endless forms most beautiful: the evolution of ophidian oral glands, including the venom system, and the use of appropriate terminology for homologous structures. *Zoomorphology*, 136(1), 107–130. <https://doi.org/10.1007/s00435-016-0332-9>
- Johnston, P. (2014). Homology of the jaw muscles in lizards and snakes—a solution from a comparative gnathostome approach. *Anatomical Record*, 297(3), 574–585. <https://doi.org/10.1002/ar.22857>
- Klein, M. C. G., Deuschle, J. K., & Gorb, S. N. (2010). Material properties of the skin of the Kenyan sand boa *Gongylophis colubrinus* (Squamata, Boidae). *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 196(9), 659–668. <https://doi.org/10.1007/s00359-010-0556-y>
- Lauridsen, H., Da Silva, M. A. O., Hansen, K., Jensen, H. M., Warming, M., Wang, T., & Pedersen, M. (2014). Ultrasound imaging of the anterior section of the eye of five different snake species. *BMC Veterinary Research*, 10(1). <https://doi.org/10.1186/s12917-014-0313-5>
- LeBlanc, A. R. H., Palci, A., Anthwal, N., Tucker, A. S., Araújo, R., Pereira, M. F. C., & Caldwell, M. W. (2023). A conserved tooth resorption mechanism in modern and fossil snakes. *Nature Communications*, 14, 742. <https://doi.org/10.1038/s41467-023-36422-2>
- Lillywhite, H. B. (2014). *How snakes work: structure, function and behavior of the world's snakes*. Oxford University Press, pp. 117 – 180
- Maritz, B., & Alexander, G. J. (2016). Scale-dependent Orientation in Movement Paths: A Case Study of an African Viper. *Ethology*, 122(3), 207–214. <https://doi.org/10.1111/eth.12459>
- Martín Orti, R., Marín García, P., & González Soriano, J. (2004). *Atlas de anatomía de animales exóticos* (R. Martín Orti, P. Marín García, & J. González Soriano, Eds.). Masson.
- Mukherjee, A. (2021). *The 'Big Four' Snakes of India: Venom Composition, Pharmacological Properties and Treatment of Envenomation*. Springer.

- Nishida, Y., Yoshie, S., & Fujita, T. (1999). Oral Sensory Papillae, Chemo- and Mechano-Receptors, in the Snake, *Elaphe quadrivirgata*. A Light and Electron Microscopic Study. *Archives of Histology and Cytology*, vol. 63, 55–70.
- O'Malley, Bairbre. (2005). *Clinical anatomy and physiology of exotic species: structure and function of mammals, birds, reptiles, and amphibians*. Elsevier Saunders.
- Page, M. J., McKenzie, J. E., Bossuyt, P. M., Boutron, I., Hoffmann, T. C., Mulrow, C. D., Shamseer, L., Tetzlaff, J. M., Akl, E. A., Brennan, S. E., Chou, R., Glanville, J., Grimshaw, J. M., Hróbjartsson, A., Lalu, M. M., Li, T., Loder, E. W., Mayo-Wilson, E., McDonald, S., ... Moher, D. (2021). The PRISMA 2020 statement: An updated guideline for reporting systematic reviews. In *The BMJ* (Vol. 372). BMJ Publishing Group. <https://doi.org/10.1136/bmj.n71>
- Palci, A., Leblanc, A. R. H., Panagiotopoulou, O., Cleuren, S. G. C., Mehari Abraha, H., Hutchinson, M. N., Evans, A. R., Caldwell, M. W., & Lee, M. S. Y. (2021). Plicidentine and the repeated origins of snake venom fangs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 288. <https://doi.org/10.1098/rspb.2021.1391>
- Parpinelli, A. C., Lopes, R. A., Sala, M. A., João, Issa, P. M., Roberto, T., & Lopes, V. P. (2013). Estudio Morfológico e Histoquímico de las Glándulas Cefálicas de *Bothrops alternatus* (Ophidia, Viperidae) Morphological and Histochemical Study of the Cephalic Glands of *Bothrops alternatus* (Ophidia, Viperidae). In *International journal of morphology* (Vol. 31, Issue 3, 1026-1033).
- Pittman, R. A. G. (2010). *Secretos de los reptiles*. Ediciones Surco.
- Rivera, G., Savitzky, A. H., & Hinkley, J. A. (2005). Mechanical properties of the integument of the common gartersnake, *Thamnophis sirtalis* (Serpentes: Colubridae). *Journal of Experimental Biology*, 208(15), 2913–2922. <https://doi.org/10.1242/jeb.01715>
- Safer, A. B., & Grace, M. S. (2004). Infrared imaging in vipers: Differential responses of crotaline and viperine snakes to paired thermal targets. *Behavioural Brain Research*, 154(1), 55–61. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2004.01.020>
- Sanchez, J. C., Urgilés, V. L., Quezada, A. B., Timbe, B. A., Neira, K. A., Siddons, D. C. (2018). *REPTILES OF CUENCA: An introduction to the biology of high Andean reptiles and field identification*. Gobierno autónomo descentralizado municipal del cantón Cuenca, comisión de gestión ambiental y Universidad de Azuay.
- Schraft, H. A., Bakken, G. S., & Clark, R. W. (2019). Infrared-sensing snakes select ambush orientation based on thermal backgrounds. *Scientific Reports*, 9(1), 1-5. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-40466-0>

- Serpent nirvana. (2006). The pit organs of two different snakes.jpg. Wikimedia commons. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:The_Pit_Organs_of_Two_Different_Snakes.jpg
- Strong, C. R. C., Palci, A., & Caldwell, M. W. (2021). Insights into skull evolution in fossorial snakes, as revealed by the cranial morphology of *Atractaspis irregularis* (Serpentes: Colubroidea). *Journal of Anatomy*, 238(1), 146–172. <https://doi.org/10.1111/joa.13295>
- Swadźba, E., Maślak, R., & Rupik, W. (2009). Light and scanning microscopic studies of integument differentiation in the grass snake *Natrix natrix* L. (Lepidosauria, Serpentes) during embryogenesis. *Acta Zoologica*, 90(1), 30–41. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6395.2008.00329.x>
- Tadić, Z. (2023). Snakes: Slithering from Sensory Physiology to Cognition. *Comparative Cognition and Behavior Reviews*, 18, 95–120. <https://doi.org/10.3819/CCBR.2023.180006>
- Thomas Newcomer, R., Taylor, D. H., & Guttman, S. I. (1974). Celestial Orientation in Two Species of Water Snakes (*Natrix sipedon* and *Regina septemvittata*). *Herpetologica*, 30(2), 194–200. <http://www.jstor.org/stable/3892040>
- Tingle, J. L., Garner, K. L., & Astley, H. C. (2024). Functional diversity of snake locomotor behaviors: A review of the biological literature for bioinspiration. In *Annals of the New York Academy of Sciences* (Vol. 1533, Issue 1, pp. 16–37). <https://doi.org/10.1111/nyas.15109>