

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
UNIVERSIDADE ESTADUAL DO RIO GRANDE DO SUL
CIÊNCIAS BIOLÓGICAS ÊNFASE BIOLOGIA MARINHA

NATHALIA BARBOSA SERPA

ANATOMIA DO SONAR BIOLÓGICO DO GOLFINHO NARIZ-DE-GARRAFA
(Tursiops spp.)

IMBÉ

2016

NATHALIA BARBOSA SERPA

ANATOMIA DO SONAR BIOLÓGICO DO GOLFINHO NARIZ-DE-GARRAFA
(*Tursiops spp.*)

Monografia apresentada como requisito parcial para obtenção do título de bacharel em Ciências Biológicas com ênfase em Biologia Marinha e Costeira pela Universidade Federal do Rio Grande do Sul e Universidade Estadual do Rio Grande do Sul.

Orientador: Dr. Ignacio Benites Moreno

Coorientador: Me. Guilherme Laizola Frainer
Correa

IMBÉ

2016

Aos examinadores,

Este trabalho está formatado segundo “SILVA, L. N. *et al.* **Manual de Trabalhos Acadêmicos e Científicos: Orientações Práticas à Comunidade Universitária da UERGS.** Porto Alegre: UERGS, 2013. 149 p.” que é baseado nas normas da ABNT.

CIP - Catalogação na Publicação

Serpa, Nathalia Barbosa
Anatomia do sonar biológico do golfinho nariz-
de-garrafa (*Tursiops* spp.) / Nathalia Barbosa
Serpa. -- 2016.
39 f.

Orientador: Ignacio Benites Moreno.
Coorientador: Guilherme Laizola Frainer Correa.

Trabalho de conclusão de curso (Graduação) --
Universidade Federal do Rio Grande do Sul,
Instituto de Biociências, Curso de Ciências
Biológicas: Biologia Marinha e Costeira, Porto
Alegre, BR-RS, 2016.

1. Geometria anatômica. 2. Desenvolvimento
pós-natal. I. Moreno, Ignacio Benites, orient.
II. Correa, Guilherme Laizola Frainer, coorient.
III. Título.

Elaborada pelo Sistema de Geração Automática de Ficha Catalográfica da UFRGS com os dados fornecidos pelo(a) autor(a).

NATHALIA BARBOSA SERPA

ANATOMIA DO SONAR BIOLÓGICO DO GOLFINHO NARIZ-DE-GARRAFA

(*Tursiops spp.*)

Monografia apresentada como requisito parcial para obtenção do título de bacharel em Ciências Biológicas com ênfase em Biologia Marinha e Costeira pela Universidade Federal do Rio Grande do Sul e Universidade Estadual do Rio Grande do Sul.

Aprovada em: ____/____/____

BANCA EXAMINADORA

Dr. Cesar Leandro Schultz

Dr. Tiago Pinto Carvalho

Dr. Ignacio Benites Moreno
Coordenador da atividade
Trabalho de conclusão II – CBM

IMBÉ

2016

AGRADECIMENTOS

Obrigada a todas as instituições que colaboraram para a realização deste trabalho, principalmente ao Ceclimar, lugar que preencheu meu coração de experiências boas nos últimos cinco anos; ao Instituto do cérebro do Rio Grande do Sul, do qual abriu as portas com um agradável ânimo e curiosidade em escanear ouvidos de golfinho; ao Museu de Ciências Naturais da UFRGS, ao Grupo de Estudos de Mamíferos Aquáticos do Rio Grande do Sul e à Universidade de Colônia pela disponibilização do material biológico.

Aos profissionais com que tive a oportunidade de trabalhar e que contribuíram no meu processo de aprendizagem ao longo destes anos. Principalmente ao Maurício Tavares, pela maior disponibilidade do mundo em compartilhar conhecimento; Stefan Huggenberguer, my great example of how to do and love science at same time (really thanks for the opportunity to have had the best last year of graduation); aos Labsmarians, eternos profissionais-aprendizes que formam um bando rico, diverso e completo; Ignacio Moreno, o orientador que tem uma vida atribulada e um coração enorme (muito obrigada por ter aberto a oportunidade de trabalhar com tanta coisa que eu gosto junto: imagem, som e golfinhos).

Aos graduandos do curso de Biologia Marinha, juntos valorizamos a nossa diversidade local. Aos amigos-irmãos adquiridos ao longo da faculdade e que preenchem minha vida de alegria. Em especial as minhas meninas, Bruninha, Barbarela e Gabinha, muito obrigada por representarem a amizade mais leve e pura.

O maior agradecimento são para a maior fonte de amor da minha vida... Meus pais, que em todas as situações mostraram o mundo fora do ninho da forma mais gentil e doce. Às duas grandes estrelas da sorte que fazem minha existência ser mais colorida, meus irmãos. Obrigada a toda minha árvore genealógica e aos Frainer's, família que eu escolhi a dedo pra ser minha. E finalmente o obrigada mais especial ao Gui, meu maior incentivador e colaborador na realização desse trabalho, o maluco que escolhi para compartilhar risadas, amor e histórias...

À todos que buscam uma forma de viver em maior equilíbrio com o planeta e anseiam uma sociedade mais justa e empática, muito obrigada!

“Uma das maiores vantagens adaptativas de ter todas as vozes de um hábitat divididas em nichos é que a configuração formada pela totalidade dos compartimentos muitas vezes soa mais viva, rica e intensa do que a soma de suas partes.”

(A grande orquestra da natureza – Bernie Krause)

RESUMO

Ao longo da evolução dos cetáceos, diversas mudanças morfológicas ocorreram a fim de garantir a adaptação ao novo modo de vida aquático a partir do hábito terrestre. O processo de telescopagem em odontocetos permite o desenvolvimento de uma musculatura facial e especializações ao redor da passagem nasal, acima da linha do rosto, específicas para a produção de som de alta frequência com finalidade de comunicação e ecolocalização. Embora o mecanismo do sonar biológico seja estritamente relacionado às histórias evolutivas e de vida dos odontocetos, poucos trabalhos relacionam as mudanças anatômicas ao longo da ontogenia a uma perspectiva taxonômica e funcional, respectivamente. Neste trabalho, o sonar biológico de *Tursiops* spp. foi caracterizado a partir de exames de diagnóstico por imagem (i.e. CT, MCT e MRI) e dissecação macroscópica em espécimes do golfinho nariz-de-garrafa em diferentes estágios de desenvolvimento. Mudanças marcantes ao longo do desenvolvimento foram observadas no *Corpus adiposum nasalis terminalis*, tendo em vista que a fase neonatal apresenta um ramo posterior isolado esquerdo e o ramo posterior direito pouco desenvolvido, contrastando com a fase adulta. De forma geral, as estruturas do aparato emissor do som caracterizaram-se pela assimetria, tendo em vista que os *Corpus adiposum nasalis* do lado direito também são mais desenvolvidos em relação ao esquerdo (neonato, direito: 75,25 mm³, esquerdo: 27,72 mm³; adulto, direito: 353,38 mm³, esquerdo: 208,93 mm³). Por outro lado, a última estrutura receptora de som, o complexo timpano-periótico, caracterizou-se pela baixa modificação anatômica ao longo do desenvolvimento pós-natal. A diferente taxa de desenvolvimento observado entre as estruturas emissoras de som e à bula timpânica parece sugerir, respectivamente, o aperfeiçoamento do mecanismo de ecolocalização ao longo do desenvolvimento pós-natal e boa capacidade auditiva desde fases iniciais da vida do golfinho nariz-de-garrafa. Além disso, a assimetria encontrada na região facial parece corroborar recentes estudos que sugerem assimetria funcional na principal fonte geradora de sons.

Palavras-chave: geometria anatômica, desenvolvimento pós-natal.

ABSTRACT

Several morphological changes occurred throughout the evolution of cetaceans in order to adapt to the transition from terrestrial environment into a new and exclusive aquatic life. The telescoping process in odontocetes allows the development of a specialized facial musculature and structures surrounding the nasal passage, under the line of the rostrum, for communication and echolocation. Although the biological sonar is strictly related to odontocetes' evolutionary and life stories, few studies investigate the anatomical changes throughout ontogeny on a taxonomic and functional perspective, respectively. In this study, the biological sonar of the bottlenose dolphin was characterized by imaging techniques (i.e. CT, MCT, MRI) and macroscopic dissection in different stages of development of *Tursiops* spp. Relevant changes throughout development were observed in the *Corpus adiposum nasalis terminalis*, given that, the neonate shows a left posterior isolated branch and right posterior branch less developed, contrasting with adult. In general, structures of the sound production apparatus were characterized by asymmetry, given that the right *Corpus adiposum nasalis* were more developed than left side (neonate, right: 75.25 mm³, left: 27.72 mm³; adult, right: 353.38 mm³, left: 208.93 mm³). On the other hand, the last sound receiver structure, the tympano-periotic complex was characterized by the low anatomic modification throughout postnatal development. The different timing of development observed between the sound production structures and the tympanic bula may suggest an echolocation mechanism improvement throughout postnatal development and a good auditory capability of neonates, respectively. In addition, the asymmetry found in the facial region seems to corroborate with recent studies that suggest a functional asymmetry on the main source of sounds.

Keywords: biological sonar, anatomic geometry, postnatal development, bottlenose dolphin.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1 - Processo de telescopagem dos odontocetos.....	13
Figura 2 - Processamento das imagens no software 3DSlicer©.....	18
Figura 3 - Medidas da porção coclear.	20
Figura 4 - Reconstruções em 3D das principais estruturas envolvidas na emissão de som.	21
Figura 5 - Reconstruções em 3D caracterizando a topografia do complexo epicranial.	22
Figura 6 - Identificação dos corpos adiposos do complexo epicranial em imagens de tomografia computadorizada.	23
Figura 7 - Caracterização topográfica dos sacos de ar da região facial.....	24
Figura 8 - Representação das principais estruturas envolvidas da recepção de som em ambiente tridimensional.	25
Figura 9 - Representação do complexo tímpano-periótico de <i>Tursiops</i> sp.	26
Figura 10 - Porção coclear evidenciado a relação de posição e tamanho entre os canais semicirculares.	27
Figura 11 – Impressão 3D do golfinho nariz-de-garrafa.	31

LISTA DE ABREVIACÕES

CT	Tomografia computadorizada
MCT	Microtomografia computadorizada
MRI	Ressonância magnética
DM	Dissecação macroscópica
CBL	Comprimento côndilo-basal
CANA	<i>Corpus adiposum nasalis</i> anterior, bursa dorsal anterior
CANP	<i>Corpus adiposum nasalis</i> posterior, bursa dorsal posterior
CANT	<i>Corpus adiposum nasalis terminalis</i> , melão
SNV	<i>Saccus nasalis vestibularis</i> , Saco de ar vestibular
SNN	<i>Saccus nasalis nasofrontalis</i> , Saco de ar nasofrontal
SNP	<i>Saccus nasalis praemaxillaris</i> , Saco de ar pré-maxilar
TPC	Complexo tímpano-periótico
SCP	Canal semicircular posterior
SCA	Canal semicircular anterior
SCL	Canal semicircular lateral

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	12
2	JUSTIFICATIVA	15
3	OBJETIVO GERAL	16
3.1	Objetivos específicos	16
4	MATERIAL E MÉTODOS	17
5	RESULTADOS	20
5.1	Desenvolvimento do aparato produtor de som	20
5.2	Desenvolvimento do aparato receptor de som	25
6	DISCUSSÃO	28
	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	32

1 INTRODUÇÃO

Os cetáceos representam a linhagem mais diversa dentre os mamíferos que convergiram para a vida aquática (BERTA *et al.*, 2006). O grupo originou-se a partir de mamíferos terrestres a aproximadamente 50 milhões de anos e atualmente são adaptados exclusivamente ao ambiente aquático (FORDYCE *et al.*, 1994; THEWISSEN & WILLIAMS, 2002). Assim, o processo evolutivo do grupo é considerado um dos melhores exemplos, entre os vertebrados, de mudanças macroevolutivas (THEWISSEN & BAJPAI, 2001).

Ao longo do processo evolutivo, os cetáceos sofreram diversas modificações corporais a fim de garantir a adaptação ao novo modo de vida. A relação entre o registro fóssil e os espécimes atuais evidencia dois processos de modificação esquelética: a redução ou eliminação de estruturas que se tornaram inutilizadas e a remodelação de estruturas ainda funcionais nas novas condições (MILLER, 1923). A redução da cintura pélvica a um par de ossos vestigiais e a remodelação dos ossos cranianos (processo de telescopagem) são algumas das adaptações que exemplificam, respectivamente, os padrões de modificações (MILLER, 1923; KELLOGG, 1928a; 1928b; GINGERICH *et al.*, 1990; THEWISSEN & FISH, 1997; THEWISSEN *et al.*, 2009). O grupo atualmente compreende duas linhagens: Mysticeti e Odontoceti. O processo de telescopagem dos odontocetos (i.e. cetáceos com dentes) (Fig. 1) caracteriza-se pelo deslizamento da maxila e da pré-maxila sobre o osso frontal. O padrão de remodelação da topografia craniana dos odontocetos proporcionou o desenvolvimento da musculatura associada à região facial e estruturas componentes do biosonar (e.g. copos gordurosos do complexo epicranial), caráter exclusivo do grupo (MILLER, 1923; FORDYCE & BARNES, 1994; CRANFORD *et al.*, 1996).

A ecolocalização, ou biosonar, é o principal mecanismo de caça e orientação e consiste na emissão de ondas sonoras pelo animal, seguido da percepção de seus ecos refletidos revelando o ambiente ao seu redor (AU, 2009). O surgimento da ecolocalização é considerado uma novidade chave na exploração da ampla biomassa pelágica, além de permitir a grande diversificação encontrada em odontocetos (LINDBERG & PYENSON, 2007; STEEMAN *et al.*, 2009). Algumas inovações morfológicas foram fatores essenciais no surgimento do novo sistema de navegação, sendo elas: transição da heterodontia para homodontia (FORDYCE, 2003), surgimento da assimetria craniana (HEYNING, 1989; CRANFORD *et al.*, 1996; FAHLKE *et al.*, 2011), aumento do tamanho cerebral (HUGGENBERGER, 2008; OELSCHLÄGER *et al.*, 2010) e redução do número de voltas da cóclea (PARK *et al.*, 2016). O sonar biológico em

odontocetos não somente reflete a variabilidade morfológica encontrada na região facial dos organismos desse grupo, mas também proporcionou a irradiação das suas linhagens em distintos *habitats* como zonas costeiras, oceânicas, grandes rios e ainda espécies adaptadas ao mergulho profundo (CASSENS *et al.*, 2000).

Figura 1 - Processo de telescopagem do crânio evidenciado em formas extintas e atuais de cetáceos. Destaca-se (seta) a abertura nasal em diferentes posições do crânio. **A**, **B**. Archaeocete do início e metade do Eoceno (respectivamente Remingtonocetidae e Basilosauridae). **C**. Odontoceto recente, ossos nasais e abertura nasal no dorso do crânio.



Fonte: Adaptado de MARTÍNEZ-CÁCERES & MUIZON (2011); BAJPAI *et al.* (2011); BERTA *et al.* (2014).

Em odontocetos, o som do mecanismo do biosonar é gerado através da passagem de ar pelas vias e sacos de ar do complexo nasal, provocado por movimentos de abertura e fechamento da laringe (HOUSER *et al.*, 2004), que com o auxílio dos ossos do hióide, mantém a alta pressão de ar necessária para realizar os sons ultrasônicos (HUGGENBERGER, 2008). Em cada passagem de ar, há uma estrutura chamada lábios-de-macaco (*monkeylips*), onde o ar, ao passar, cria “estalos” sequenciais (ondas sonoras), resultado da abertura e rápido fechamento desta estrutura (CRANFORD & AMUNDIN, 2004; CRANFORD *et al.*, 2008). Esses estalos produzidos são conduzidos até o *Corpus adiposum nasalis terminalis* pelo *Corpus adiposum nasalis anterior* (Cranford 1988), onde as ondas sonoras são direcionadas para o ambiente (NORRIS *et al.*, 1961; PURVES & PILLERI, 1983; CRANFORD *et al.*, 1997; AROYAN, 2001). Esses pulsos são refletidos pelo ambiente e recebidos pela mandíbula que, por meio dos

corpos gordurosos da janela mandibular, são percebidos bula timpânica para posterior decodificação no cérebro (BULLOCK *et al.*, 1968; NORRIS, 1968; HUGGENBERGER, 2008).

A ecolocalização foi comprovada por Norris *et al.* (1961) e desde então se tornou um foco de pesquisa amplamente estudado. Diversos fatores do sonar biológico vêm sendo explorados, tais como a morfologia das estruturas envolvidas na produção e percepção do som (LAWRENCE & SCHEVILL, 1956; MEAD, 1975; KETTEN, 1992; CRANFORD *et al.*, 1996; MCKENNA *et al.*, 2012; HUGGENBERGER *et al.*, 2014) e a caracterização física das ondas mecânicas emitidas, em nível intra e interespecíficas (ZIMMER *et al.*, 2005; MORISAKA & CONNOR, 2007; JENSEN *et al.*, 2009; VERFUB *et al.*, 2009; JENSEN *et al.*, 2013). No entanto, alguns fatores básicos do mecanismo ainda permanecem em debate, como, por exemplo, a funcionalidade da assimetria encontrada no complexo epicranial relacionada à produção sonora. Atualmente, diversas evidências indicam que golfinhos possuem diferenciação funcional entre os lados direito e esquerdo do complexo epicranial, possibilitando a produção de sons independentes entre os dois lados, sugerindo assim a existência de mais de uma fonte geradora de som (MADSEN *et al.*, 2013; FRAINER *et al.*, 2015; RIDGWAY *et al.*, 2015).

Os odontocetos produzem três principais padrões sonoros, sendo dois deles voltados para comunicação e outro para a ecolocalização. Os assobios e os *burst clicks* são os principais padrões sonoros utilizados na comunicação dos golfinhos. Os *burst clicks* são predominantemente sons curtos, pulsados e de alta frequência que possuem intervalo de *inter-click* extremamente curto, sendo geralmente ultrassônicos (LAMMERS *et al.*, 2003). Os assobios caracterizam-se por serem sons com frequência modulada de curta duração e seus padrões, como frequência e número de pontos de inflexão, vêm sendo utilizados para a caracterização acústico-social das espécies de delfínídeos, permitindo comparações inter e intraespecífica (RENDELL *et al.*, 1999; MORISAKA *et al.*, 2005; AZEVEDO *et al.*, 2007). Porém, é importante ressaltar que nem todas as espécies de odontocetos produzem assobios. Os sons relacionados ao sonar biológico são *clicks* semelhantes aos *bursts clicks*, porém com menor intervalo de tempo entre os *clicks* (*inter-click interval*), sendo que sua estrutura varia entre as espécies (AU, 2009), apresentando alta diversidade entre os odontocetos. Espécies que forrageiam em grandes profundidades, como as cachalotes e os zifídeos, produzem *clicks* numa faixa de frequência entre 400Hz-15kHz (GOOLD & JONES, 1995) e 20-50kHz (JOHNSON *et al.*, 2004), respectivamente. No entanto, algumas espécies de pequenos golfinhos evoluíram independentemente a capacidade de produzir *clicks* de alta frequência quando comparado a outras espécies do grupo (i.e. frequências acima de 120 kHz), como *Phocoena phocoena*,

Cephalorhynchus commersoni e *Pontoporia blainvillei* (VILLADSGAARD *et al.*, 2006; KYHN *et al.*, 2010; MELCÓN *et al.*, 2012). Os delfínídeos compreendem a família com maior riqueza de espécies entre os cetáceos e apresentam grande variação morfológica, comportamental e distribucional. Conseqüentemente, diversos padrões sonoros são encontrados no grupo que em geral caracterizam-se por produzirem *clicks* entre 60-120kHz (FRANKEL, 2009).

Golfinhos do gênero *Tursiops* Gervais 1855 (Cetartiodactyla: Delphinidae) se distribuem amplamente por zonas costeiras e pelágicas de regiões tropicais e temperadas ao longo do mundo (WELLS & SCOTT, 2009). Moura *et al.* (2013) sugere que oscilações climáticas do Eemiano e Holoceno desempenharam um papel fundamental na divergência entre os ecótipos costeiros e oceânicos tendo em vista que essas mudanças acarretaram em diversas mudanças na topografia costeira. A exploração de nichos ainda não ocupados a partir da migração de indivíduos oceânicos para regiões mais costeiras facilitou a divergência entre os ecótipos, bem como eventos de especiação (MOURA *et al.*, 2013). Atualmente, quatro espécies do gênero *Tursiops* são conhecidas: *T. truncatus*, caracteriza-se por ser cosmopolita ao longo de sua distribuição global, sendo que no Brasil a espécie habita regiões com águas mais quentes sob influência da Corrente do Brasil (BARRETO, 2000); *T. gephyreus*, associado a águas mais frias influenciadas pela Corrente das Malvinas ocorrendo em regiões costeiras e estuarinas do Rio Grande do Sul, Uruguai e Argentina (WICKERT *et al.*, 2016); *T. aduncus*, restrito ao Oceano Indo-Pacífico (WANG & YANG, 2009) e *T. australis*, endêmica da costa australiana (CHARLTON-ROBB *et al.*, 2011).

2 JUSTIFICATIVA

Embora o mecanismo do sonar biológico seja estritamente relacionado às histórias evolutivas e de vida dos odontocetos, poucos trabalhos relacionam as mudanças anatômicas ao longo da ontogenia a uma perspectiva taxonômica e funcional, respectivamente (RAUSCHMANN *et al.*, 2006; MORAN *et al.*, 2011; FAVARO *et al.*, 2013; FRAINER *et al.*, 2015). Desse modo, o conhecimento a respeito das mudanças estruturais ao longo do processo de desenvolvimento pode servir como uma fonte adicional de informação para o julgamento de relações de parentesco, além de gerar subsídios para a determinação de homologies (KLUGE, 1985). Além disso, pode ser útil para esclarecer alguns problemas de conservação relacionados a capturas acidentais em redes de pesca (i.e. *bycatch*), descrita para diversas espécies de odontocetos. Frainer *et al.* (2015) sugerem que as mudanças ontogenéticas na

forma e alometria das estruturas relevantes do biosonar da toninha (*Pontoporia blainvillei*) evidenciam a imaturidade funcional de indivíduos neonatos e jovens e pode ser um dos fatores que contribuem com suas maiores taxas de *bycatch*.

O gênero *Tursiops* possui ampla distribuição geográfica, habitando áreas costeiras e oceânicas e embora não apresente uma taxa de declínio populacional preocupante relacionado ao *bycatch*, como apresentam as populações de toninha, alguns estudos vêm observando essa relação em algumas populações dos golfinhos nariz-de-garrafa, principalmente nas mais restritas e costeiras (e.g. populações estuarinas) (ZERBINI & KOTAS, 1998; FRUET *et al.*, 2012; REEVES *et al.*, 2013; ZAPPES *et al.*, 2014). Desse modo, o ecótipo costeiro e estuarino do golfinho nariz-de-garrafa foi classificado como vulnerável na Lista de Espécies Ameaçadas do Rio Grande do Sul (2014). Assim, a descrição da geometria anatômica do sonar biológico com enfoque na ontogenia pós-natal, inédita para *Tursiops* sp., pode auxiliar questões relacionadas a conservação do gênero. Além disso, fornece maior entendimento acerca da anatomia e funcionalidade do sonar biológico em relação às mudanças estruturais ao longo da ontogenia.

3 OBJETIVO GERAL

Caracterizar as estruturas anatômicas envolvidas no sonar biológico de *Tursiops* sp.

3.1 Objetivos específicos

- I) Descrever o desenvolvimento pós-natal dos aparatos emissor e receptor de som do golfinho nariz-de-garrafa;
- II) Descrever a morfologia do ouvido interno (última estrutura envolvida no processo de recepção do som) a partir de imagens de alta resolução (i.e. microtomografia computadorizada).

4 MATERIAL E MÉTODOS

A descrição da geometria anatômica (CRANFORD *et al.*, 2008) do sonar biológico do golfinho nariz-de-garrafa (*Tursiops* sp.) foi baseada em imagens de tomografia computadorizada (CT), microtomografia computadorizada (MCT), ressonância magnética (MRI). Além disso, um exemplar foi submetido à dissecação macroscópica (DM) seguindo a técnica de (SCHENKKAN, 1972). As descrições visaram caracterizar dois estágios do desenvolvimento pós-natal de *Tursiops* sp.:

NEONATO: a descrição foi baseada em imagens de CT (espaçamento entre as imagens: 0,5mm, tamanho do pixel: 0,391mm), MRI (espaçamento entre as imagens: 3,3mm, tamanho do pixel: 0,605mm) e dissecação macroscópica de um indivíduo (*T. truncatus*). Para a descrição mais detalhada da bula timpânica utilizou-se imagens de CT com enfoque no complexo timpano-periótico (espaçamento entre as imagens: 0,393mm, tamanho do pixel: 0,111mm). O espécime está depositado no Instituto de Anatomia II da Universidade de Colônia (Colônia, Alemanha), sendo parte de acervo antigo, não possuindo número de identificação nem dados de coleta.

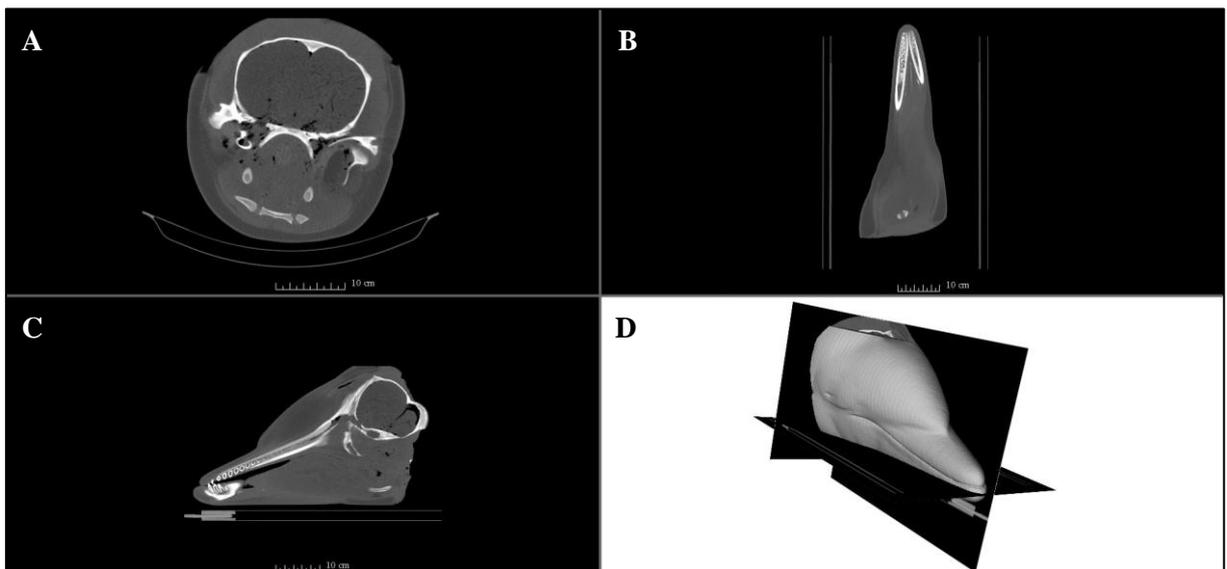
SUBADULTO/ADULTO: a descrição foi baseada em imagens de CT (espaçamento entre as imagens: 1mm, tamanho do pixel: 0,912mm) da cabeça de um indivíduo macho com 248cm de comprimento total coletado em 2011 (*T. gephyreus* - GEMARS1447). Ainda, bulas timpânicas de dois indivíduos (*T. truncatus* - MUCIN01, espaçamento entre as imagens: 0,132mm, tamanho do pixel: 0,132mm; *T. gephyreus* - GEMARS1259, espaçamento entre as imagens: 0,109mm, tamanho do pixel: 0,109mm) foram submetidas a exame de MCT com o intuito de analisar detalhadamente o ouvido interno, especializado na recepção de sons de alta frequência. Os espécimes G1259 e G1447 estão depositados na coleção do GEMARS¹ (Osório, RS) e o espécime MUCIN01 está depositado na coleção do Museu de Ciências Naturais da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (MUCIN; Imbé, RS).

A utilização de diversas metodologias deve-se à eficiência particular de cada técnica na identificação dos diferentes tecidos. Em relação as técnicas de diagnóstico por imagem, as imagens de CT e MCT baseiam-se na capacidade de atenuação dos raios-X de cada tecido, tendo em vista suas diferentes composições. Portanto, o valor de atenuação é o principal fator

¹Grupo de Estudos de Mamíferos Aquáticos do Rio Grande do Sul

que influencia no contraste entre os tecidos nas imagens. Essas técnicas consistem em um feixe de radiação contínuo pouco espesso ao longo do eixo corporal, gerando uma sequência de imagens em tons de cinza em diferentes ângulos, o que possibilita a sobreposição dessas imagens formando os três planos corporais (BUSHBERG *et al.*, 2002b). Por outro lado, as imagens de MRI resultam do alinhamento dos átomos de hidrogênio que compõem os tecidos em resposta ao campo magnético gerado e às ondas rádio emitidas pelo aparelho (BUSHBERG *et al.*, 2002a). Neste sentido, enquanto tecidos com maior quantidade de água aparecem mais destacados em imagens de MRI (e.g tecido adiposo), os tecidos mais densos são os mais destacados em imagens de CT e MCT (e.g. tecido ósseo). As sequências de imagens (CT, MCT, MRI) foram adquiridas no formato DICOM. As imagens de CT e MCT foram obtidas nos três planos corporais (sagital, coronal e transversal) ao longo do eixo axial dos espécimes, como proposto por Huggenberger *et al.* (2010). Posteriormente, as sequências de imagens foram processadas no software 3DSlicer© para a identificação, delimitação manual e renderização das estruturas em 3D (Fig. 2), bem como para a tomada de medidas de distância, volume, superfície e densidade (Hounsfield units, HU). HUs são correlacionados com as propriedades de densidade (MCKENNA *et al.*, 2012) e os valores de volume são diretamente comparáveis em imagens no formato DICOM (MCKENNA *et al.*, 2007).

Figura 2 - Processamento das imagens no software 3DSlicer© a partir de sequências de imagens nos três planos corporais: axial (A), coronal (B) e sagital (C). As estruturas foram identificadas e renderizadas para o ambiente tridimensional (D).



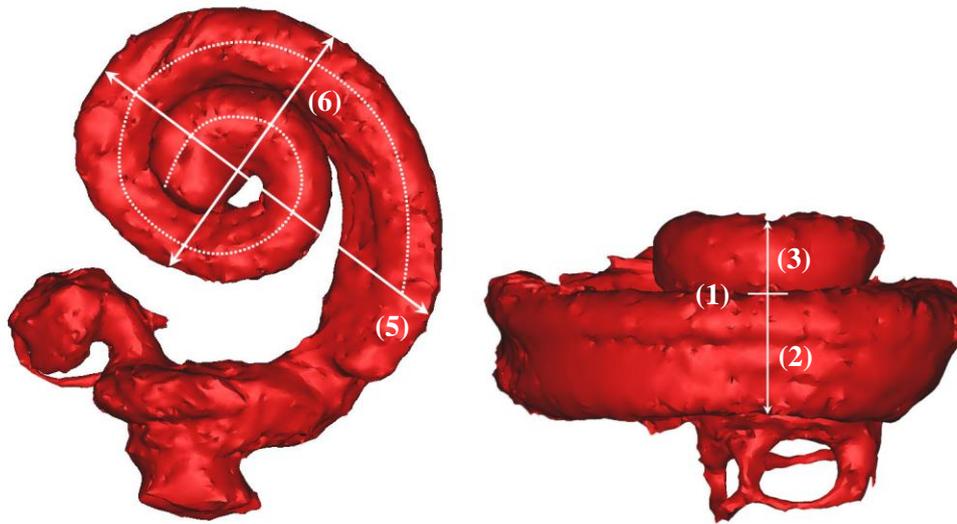
Fonte: Autor, 2016.

Tendo em vista que as técnicas de diagnóstico por imagem não permitiram a caracterização de todas as estruturas envolvidas na ecolocalização, algumas estruturas foram descritas a partir de dissecação macroscópica (SCHENKKAN, 1972). Ainda, a dissecação macroscópica permitiu a visualização da composição tecidual do complexo epicranial, possibilitando assim, uma comparação com as análises prévias baseadas em imagens de CT e MRI. O software ImageJ© foi utilizado para a tomada de medidas dos sacos de ar (i.e. superfície dorsal) e da porção coclear. As imagens da relação topográfica dos sacos de ar da região facial foram realizadas no Adobe Photoshop©. A nomenclatura utilizada para elementos osteológicos seguiu Mead & Fordyce (2009); para as estruturas do complexo epicranial utilizou-se a terminologia proposta por Huggenberger *et al.* (2014). As medidas tomadas da porção coclear seguiram Shin *et al.* (2013) (Fig. 3), enquanto as do osso periótico seguiram Arcoverde *et al.* (2013). No total foram realizadas nove medidas:

- 1) Altura da cóclea: linha perpendicular à volta basal coclear ao longo da linha central da cóclea.
- 2) Altura da volta basal: na mesma linha da altura coclear.
- 3) Altura da volta apical: na mesma linha da altura coclear.
- 4) Ângulo entre a volta basal e apical: entre uma linha paralela ao eixo da volta basal e uma outra linha paralela ao eixo da volta apical.
- 5) Comprimento da cóclea: linha traçada entre a base da cóclea até a volta mais superior através do ponto central da cóclea.
- 6) Largura da volta basal: linha perpendicular ao comprimento coclear através do ponto central da cóclea.
- 7) Comprimento do enrolamento coclear: linha curva na porção média das voltas a partir do início da cóclea até o ponto terminal da volta apical.
- 8) Comprimento padrão do periótico: processo anterior à extremidade do processo posterior (mm).
- 9) Largura do periótico: transversal a porção coclear e processo superior, no nível da abertura timpânica (mm).

A contagem do número de voltas da cóclea baseou-se em quantas vezes a cóclea cruza a linha do comprimento coclear, assim, cada vez que essa linha é cruzada contou-se meia volta (EKDALE, 2010).

Figura 3 - Medidas realizadas nas porções cocleares adaptadas de Shin *et al.* (2013). A linha branca tracejada representa o comprimento do enrolamento coclear.



Fonte: Autor, 2016.

As renderizações em ambiente tridimensional do golfinho nariz-de-garrafa adulto permitiu a elaboração de um molde impresso em 3D. O molde evidencia a relação topográfica das principais estruturas componentes do sonar biológico e estará disponível para consulta na coleção científica do MUCIN como material científico e didático. O protótipo possui 10 cm e foi impresso em *high detail resin* (50 microns).

5 RESULTADOS

Embora tenha sido possível descrever as principais estruturas do sonar biológico em ambos os estágios de desenvolvimento, algumas partes do sincrânio do neonato (i.e. ponta rostral da pré-maxila) não aparecem nas reconstruções das imagens de CT devido à baixa perspicácia da técnica em escanear partes de baixas densidades, resultando em áreas indistinguíveis (OELSCHLÄGER *et al.*, 2008). Os resultados a respeito da geometria anatômica objetivam a comparação das estruturas relevantes no sonar biológico entre os espécimes neonato e subadulto/adulto de *Tursiops* sp.

5.1 DESENVOLVIMENTO DO APARATO PRODUTOR DE SOM

CORPUS ADIPOSUM NASALIS (BURSAS DORSAIS): Os *Corpus adiposum nasalis* são compostos por dois pares de corpos gordurosos elipsoides, os anteriores (CANA) e posteriores (CANP) direito e esquerdo. Em vista dorsal, se localizam logo acima da borda interna do processo

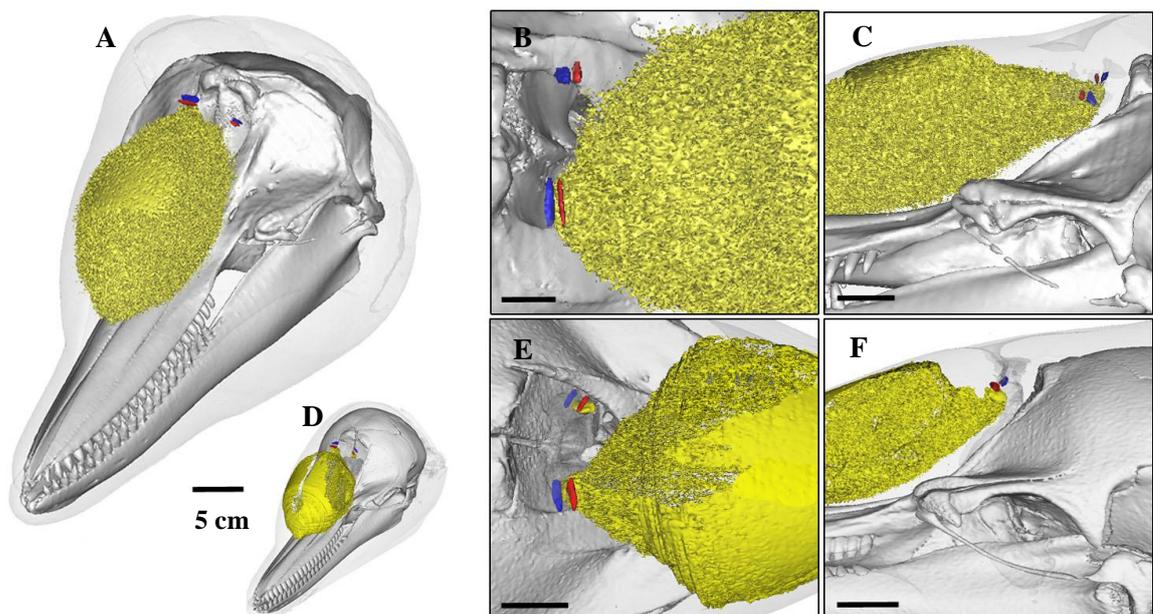
nasal da pré-maxila, e em vista lateral, na altura dos ossos nasais. As CANA e CANP situam-se, respectivamente, anterior e posteriormente a cada passagem de ar (Fig. 4). Um padrão assimétrico de tamanho entre as bursas dorsais do lado direito e esquerdo foi encontrado (Tabela 1), sendo as do lado direito maiores nos indivíduos neonato e adulto (Fig. 4). O espécime adulto ainda apresentou um desalinhamento horizontal entre as bursas dorsais do lado esquerdo e direito (Fig. 4C).

Tabela 1- Medidas dos *Corpus adiposum nasalis terminalis* evidenciando a assimetria entre os dois lados do complexo epicranial.

			Volume (mm ³)	Largura (mm)	Altura (mm)	Comprimento (mm)
Neonato	CANP	direita	32,65	10,30	3,10	3,14
		esquerda	13,40	6,88	1,25	1,69
	CANA	direita	42,60	10,30	4,46	3,25
		esquerda	14,32	5,79	3,04	1,39
Adulto	CANP	direita	232,00	20,22	8,31	3,70
		esquerda	121,36	10,82	6,30	7,03
	CANA	direita	120,38	20,67	6,77	2,36
		esquerda	87,57	10,26	5,48	3,57

Fonte: Autor, 2016.

Figura 4 - Reconstruções em 3D das principais estruturas envolvidas na emissão de som (sincrânio, branco; pele, cinza em transparência; CANT, amarelo; CANA, vermelho; CANP, azul) dos espécimes adulto (CBL: 55,86 cm) e neonato (CBL: 28,40 cm). Vista anterodorsal (A, D); em destaque vista dorsal (B, E) e lateral esquerda (C, F) evidenciando o padrão assimétrico dos *Corpus adiposum nasalis*. As escalas de B-C e E-F representam 2 cm.

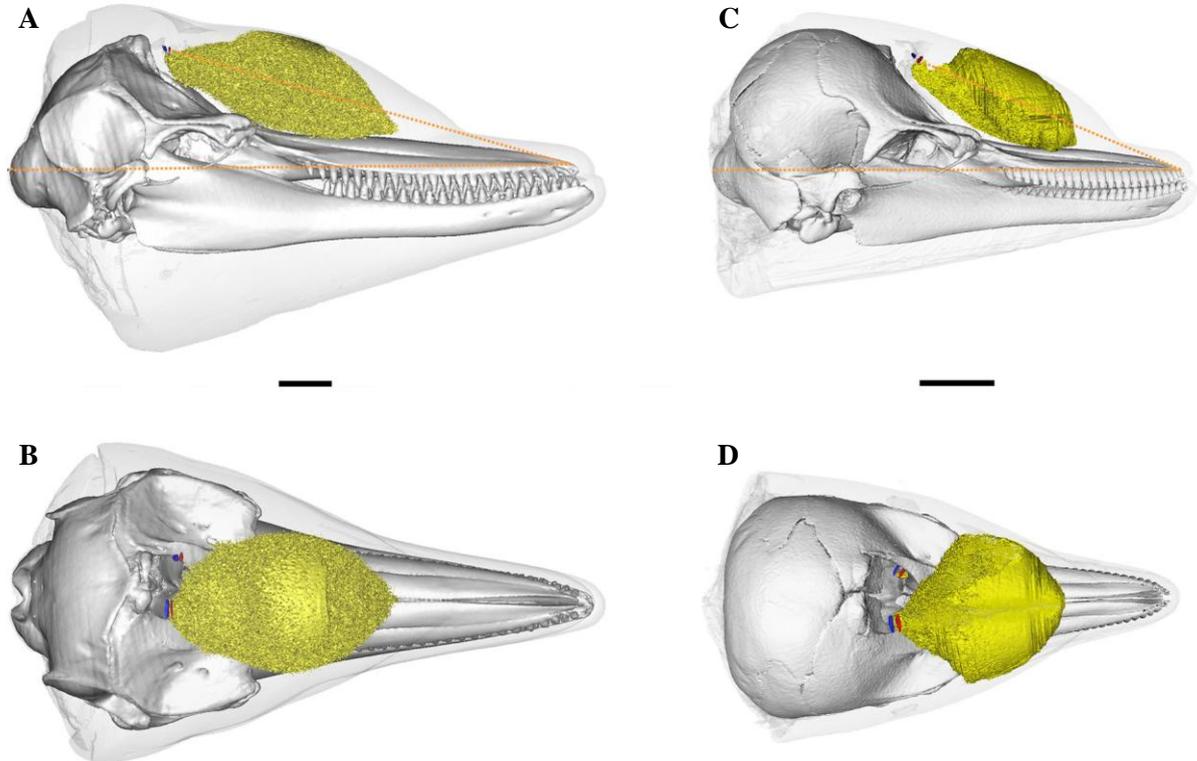


Fonte: Autor, 2016.

A mudança na topografia craniana entre os dois estágios de desenvolvimento ainda é evidenciada pela diferença do ângulo de elevação das CANA (HUGGENBERGER *et al.*, 2010). Entre os indivíduos neonato (lado direito: 24.49°, esquerdo: 23.77°) e adulto (lado direito: 17.52°, esquerdo: 16.92°) a diferença foi de 6,97° e 6,85° para o lado direito e esquerdo, respectivamente (Fig. 5A, C).

CORPUS ADIPOSUM NASALIS TERMINALIS (MELÃO): A porção anterior do complexo epicranial de *Tursiops* sp. caracterizou-se pela presença de um robusto corpo adiposo (CANT) associado à tecido conjuntivo e aos músculos faciais, seguindo o padrão esperado para delfinídeos. O CANT possui forma arredondada, nos espécimes adulto e neonato, com um alongamento posterior direcionado para o lado direito (ramo posterior direito), sendo adjacente à porção ventral do CANA direito. (Fig. 5).

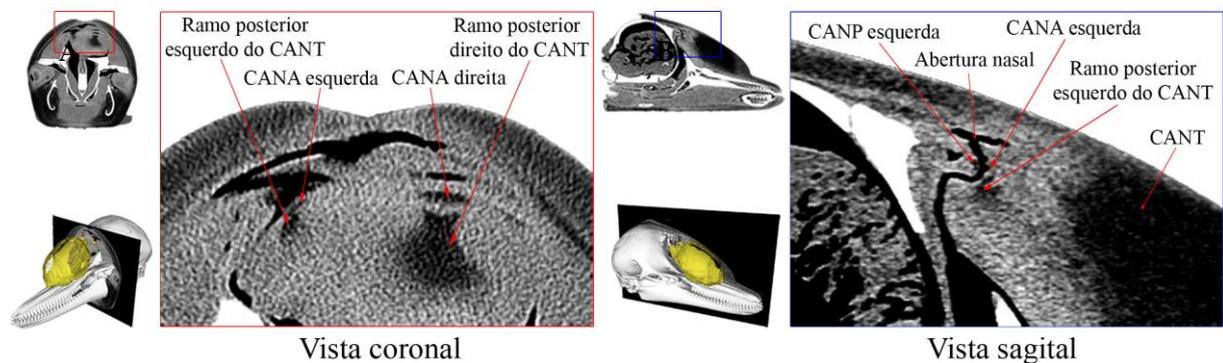
Figura 5 - Vista lateral direita (A, C) e dorsal (B, D) dos espécimes adulto e neonato do complexo epicranial de *Tursiops* sp. (sincrânio, branco; pele, cinza em transparência; CANT, amarelo; CANA, vermelho; CANP, azul). A linha tracejada laranja presente em A e C representam o ângulo de elevação da CANA (neonato: 24,49°; adulto: 17,52°). As escalas representam 5 cm.



Fonte: Autor, 2016.

No entanto, algumas diferenças marcantes foram encontradas no indivíduo neonato em relação ao adulto, como o baixo desenvolvimento estrutural do ramo posterior direito e a presença de um ramo posterior esquerdo isolado (Fig. 4E). A porção que conecta o ramo posterior direito com a porção principal do CANT no indivíduo neonato é côncava, em vista lateral (Fig. 5A e C); enquanto no adulto é reta, com leve inclinação ascendente e contínua à porção principal. As mudanças pós-natais dos ramos direito e esquerdo ocorreram em padrões opostos, pois ao passo que o ramo direito desenvolveu-se ao longo da ontogenia, o ramo isolado esquerdo, presente no neonato (Fig. 4D-F, 6), não é presente no adulto (Fig. 4A-C). Em contraste às modificações na forma do CANT, o comprimento do complexo epicranial (distância da ponta rostroventral do melão à passagem de ar entre as bursas dorsais) dos espécimes neonato (105,00 mm) e adulto (223,24 mm) mantiveram-se basicamente na mesma proporção em relação ao comprimento côndilo-basal (CBL): cerca de 37% e 40%, respectivamente.

Figura 6 - Identificação dos corpos adiposos (i.e. *corpus adiposum nasalis* e *corpus adiposum nasalis terminalis*) do complexo epicranial em imagens de tomografia computadorizada, evidenciando a presença do ramo posterior isolado esquerdo do CANT do neonato.

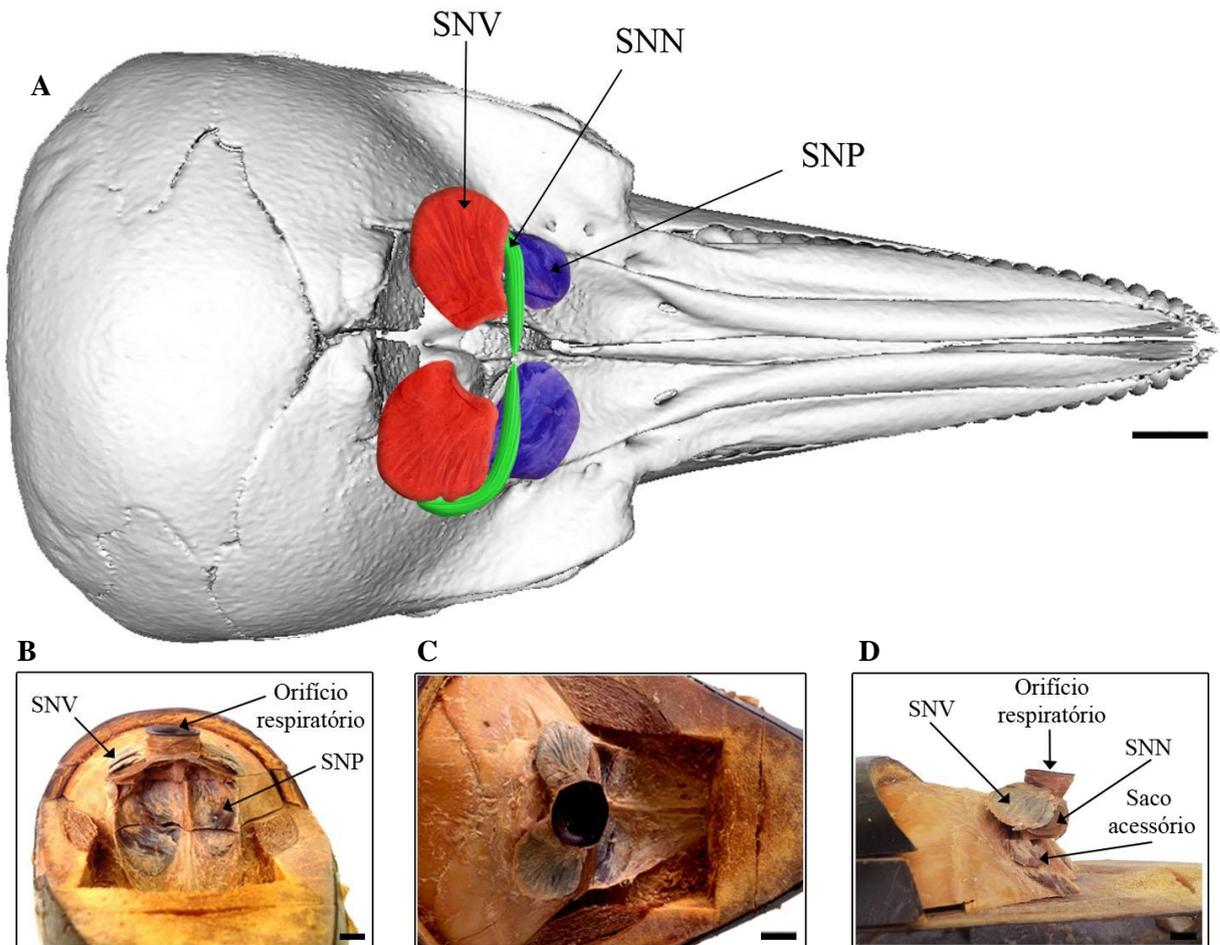


Fonte: Autor, 2016.

SACCUS NASALIS (SACOS DE AR): Os resultados acerca dos *saccus nasalis* foram obtidos a partir de dissecação macroscópica do indivíduo neonato somente, tendo em vista que as técnicas de diagnóstico por imagem foram ineficazes na análise dessas estruturas. Seguindo a descrição de Mead (1975), neste trabalho o gênero *Tursiops* caracterizou-se pela presença de três pares emparelhados de *saccus nasalis* principais, sendo eles: *vestibularis* (SNV), *nasofrontalis* (SNN) e *praemaxillaris* (SNP) (Fig. 7); além do saco acessório localizado abaixo dos *nasofrontalis* e laterais aos *praemaxillaris*, vista lateral. Embora cada um dos pares possuam localização, forma e tamanhos distintos, algumas características são

compartilhadas entre todos, tais como a pigmentação escura e o padrão assimétrico entre os dois hemisférios do complexo epicranial, sendo os do lado direito maiores (Fig. 7AB).

Figura 7 - Representação dos sacos de ar em ambiente tridimensional (A, vista dorsal) a partir de dissecação macroscópica (B, vista anterior; C, vista dorsal; D, vista lateral direita) do espécime neonato de *Tursiops* sp. Sincrânio, branco; SNV, vermelho; SNN, verde; SNP, azul. As escalas representam 2 cm.



Fonte: Autor, 2016.

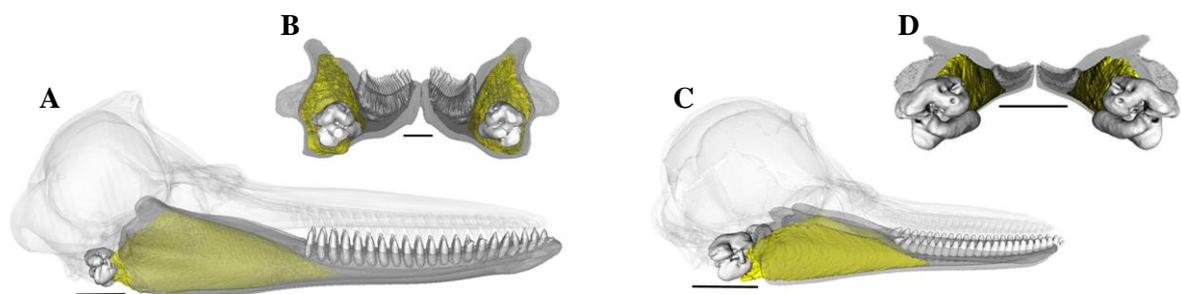
Os SNV encontram-se logo abaixo do orifício respiratório e acima dos *Corpus adiposum nasalis*. Possuem forma elipsoide e contem um lobo anterior e posterior. A abertura dorsal de cada um localiza-se nas bordas laterais da porção superior da passagem nasal. Enquanto a abertura dorsal situa-se na porção posterior dos SNV. A abertura ventral se encontra na superfície anterior da passagem nasal, onde está situada a porção posterior do SNN. Ainda, os SNV caracterizam-se pela presença de diversas pregas ao longo de sua extensão. O SNV esquerdo (6,5 cm²) é cerca de 1,2 vezes menor em relação ao direito (7,8 cm²). Os SNN localizam-se abaixo dos SNV, sendo separados por poucas camadas de músculo, e são constituídos por uma porção posterior e anterior. A porção posterior está

diretamente associada à parte densa do *Musculus maxillonasolabialis* e estende-se lateralmente circundando a borda da passagem nasal onde encontra sua porção anterior: uma estrutura contínua. Tendo em vista a alta associação entre sacos de ar e a musculatura que impossibilitou a observação do ponto de inserção do SNN posterior, as medidas da área não foram tomadas. Os *saccus nasalis* acessórios (Fig. 7D) são pequenos sacos emparelhados que se localizam abaixo dos SNN, sendo os menores dos divertículos. Sua única abertura coincide com o ponto de início dos SNP, porém estendem-se lateralmente a esse saco por uma curta distância, direcionando-se anteriormente. Os SNP estendem-se sobre a superfície posterior do osso pré-maxilar e sua superfície dorsal é adjacente ao músculo *nasal plug* (*Valva nasalis ventralis*, ver Huggenberger *et al.*, 2014). Portanto, caracterizam-se por serem os únicos *saccus nasalis* associados ao crânio. Em relação aos outros *saccus nasalis*, os *praemaxillaris* são os maiores e mais assimétricos dos divertículos (direito: 23,818 cm²; esquerdo: 11,718 cm²). Essa assimetria também pode ser evidenciada na relação entre as áreas da pré-maxila e dos SNP, tendo em vista que o SNP esquerdo equivale a 49,25% do osso pré-maxilar esquerdo, enquanto essa relação é de 84,12% para o lado direito.

5.2 DESENVOLVIMENTO DO APARATO RECEPTOR DE SOM

CORPOS GORDUROSOS DA MANDÍBULA: Os corpos gordurosos da janela mandibular mantiveram sua forma e tamanho muito semelhantes nos dois estágios de desenvolvimento (Fig. 8).

Figura 8 - Vista lateral (A, C) e posterior (B, D) das estruturas envolvidas na recepção do som (mandíbula, cinza em transparência; gordura especializada da janela mandibular, amarelo; dentes inferiores e bula timpânica, branco; crânio, branco em transparência) de *Tursiops* sp. As escalas em A e C representam 5 cm; em B e D 2,5 cm.



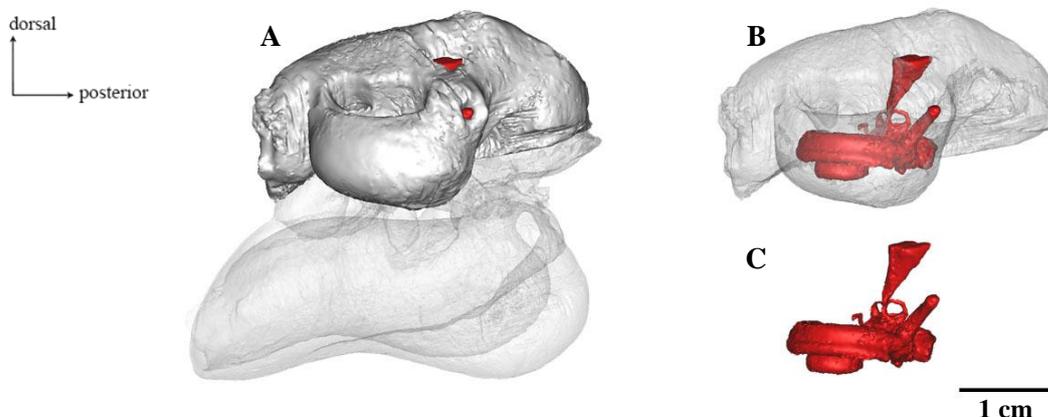
Fonte: Autor, 2016.

A diferença entre o comprimento axial da gordura mandibular e o CBL entre neonato (44%) e adulto (41,3%) foi de apenas $\approx 3\%$. Ainda, as gorduras mandibulares internas possuem dois pequenos alongamentos posteriores que se conectam à porção anterior do complexo timpano-periótico (CPT).

COMPLEXO TIMPANO-PERIÓTICO: Ao longo do desenvolvimento foi observado um pequeno aumento na relação entre o volume do CPT e o volume total do crânio, tendo em vista que a estrutura representa 6% do volume craniano no espécime adulto, enquanto no neonato a relação é de 4% (Fig. 8). Em contraste a pouca alteração entre o volume dessa estrutura em relação ao crânio, foi possível observar modificações referentes ao volume total da estrutura, uma vez que o CPT do neonato ($14.828,06 \text{ mm}^3$) corresponde a 38,54% do volume do adulto ($38.476,06 \text{ mm}^3$).

De modo geral, o CPT do golfinho nariz-de-garrafa (Fig. 9) não apresentou grandes modificações estruturais ao longo do desenvolvimento pós-natal. O fato pode ser evidenciado também nas análises do ouvido interno. Em todos os espécimes analisados (neonato, $n=1$; adulto, $n=2$; Tabela 2) a cóclea apresentou 1,5 voltas; e as proporções analisadas mantiveram-se basicamente nos mesmos padrões (e.g. largura coclear e largura do periótico; comprimento coclear e comprimento padrão do periótico). Porém, a relação entre a altura da cóclea e a altura da volta apical apresentou uma diferença de 11,44% entre os espécimes neonato (29,56%) e adulto (cerca de 40%). Além disso, a volta basal e a apical caracterizaram-se por serem paralelas nos espécimes adultos, enquanto no neonato o ângulo entre elas foi de $7,035^\circ$.

Figura 9 - Representação do complexo timpano-periótico (A) destacando o osso periótico (cinza em transparência, B), bem como a porção coclear (vermelho, C) do *Tursiops* sp. adulto (GEMARS1259) em vista lateral interna.



Fonte: Autor, 2016.

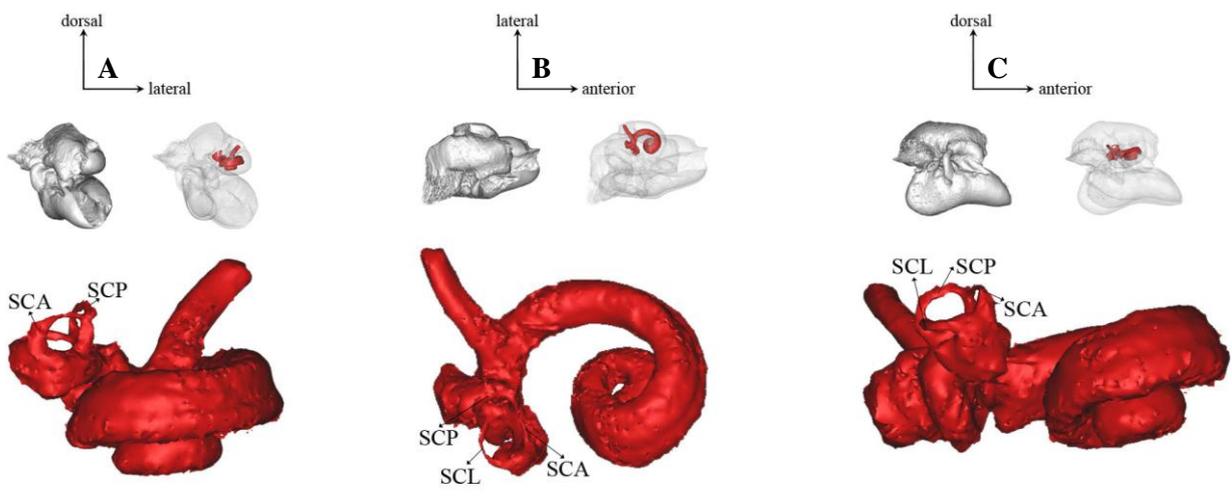
Tabela 2 - Dados morfométricos das porções interna e externa do periótico de um neonato e dois adultos.

	Neonato	Adulto	
		MUCIN01	GEMARS1259
1) Altura da cóclea (mm)	4,06	4,55	4,63
2) Altura da volta basal (mm)	2,32	3,12	2,85
3) Altura da volta apical (mm)	1,20	1,87	1,91
4) Ângulo entre a volta basal e apical	7,03°	0°	0°
5) Comprimento da cóclea (mm)	9,53	9,31	10,44
6) Largura da volta basal (mm)	7,65	6,86	7,44
7) Comprimento do enrolamento coclear (mm)	22,86	22,74	24,89
8) Comprimento padrão do periótico (mm)	31,30	33,94	33,51
9) Largura do periótico (mm)	21,50	24,40	24,80

Fonte: Autor, 2016.

A visualização dos três canais semicirculares não foi viável no espécime neonato devido à qualidade das sequências de imagens, deste modo, somente o canal anterior (1,82 mm) e lateral (2,07 mm) foram caracterizados. Já nos espécimes adultos, todos os canais puderam ser analisados (MUCIN01 – SCA (canal semicircular anterior): 1,89 mm, SCP (canal semicircular posterior): 1,09 mm, SCL (canal semicircular lateral): 2,22; GEMARGS1259 - SCA: 1,68 mm, SCP: 1,51 mm; SCL: 2,46 mm). O SCL mostrou-se sempre ser o maior canal semicircular em todos os indivíduos analisados (Fig. 10).

Figura 10 - Porção coclear (GEMARS1259) em vista anterior (A), dorsal (B) e lateral (C) evidenciado a relação de posição e tamanho entre os canais semicirculares. As escalas representam 5 mm.



Fonte: Autor, 2016.

6 DISCUSSÃO

A assimetria direcional do crânio é uma característica exclusiva dos odontocetos, dentre os cetartiodáctilos (MILLER, 1923; MEAD, 1975; HEYNING, 1989). Além disso, as estruturas especializadas na produção de sons de alta frequência presentes na região facial dos golfinhos também são assimétricas (CRANFORD *et al.*, 1996; MCKENNA *et al.*, 2012; FRAINER *et al.*, 2015). No entanto a funcionalidade da assimetria dessas estruturas ainda vem sendo discutida por diversos autores (CRANFORD *et al.*, 2008; FRAINER *et al.*, 2015). Desse modo, os resultados apresentados acerca do sonar biológico de *Tursiops* sp. corroboram que o lado direito do complexo epicranial é a principal fonte geradora dos sons voltados para a ecolocalização (i.e. *clicks*), como proposto por Madsen *et al.* (2013) e Ridgway *et al.* (2015). Isso se deve aos padrões assimétricos encontrados nos *Corpus adiposum nasalis* e *Corpus adiposum nasalis terminalis*, além do desenvolvimento do ramo posterior direito e o desaparecimento do ramo posterior isolado esquerdo do CANT ao longo do desenvolvimento pós-natal de *Tursiops* sp. Os dados obtidos neste trabalho corroboram os de Cranford *et al.* (1996) e Mckenna *et al.* (2012), pois os autores também evidenciaram a ausência do ramo isolado esquerdo do CANT na fase adulta do golfinho nariz-de-garrafa. Madsen *et al.* (2013) e Ridgway *et al.* (2015) sugerem ainda que os dois lados do complexo epicranial produzem sons independentes, possibilitando a emissão de sons voltados para ecolocalização (i.e. lado direito) e comunicação (i.e. lado esquerdo) de maneira simultânea. Assim, a assimetria encontrada nas estruturas adiposas envolvidas na emissão de sons provavelmente esteja envolvida na diferenciação funcional entre ambos os lados (FRAINER *et al.*, 2015).

A configuração dos *saccus nasalis* presentes na região facial dos odontocetos é variável entre as espécies, apresentando formas e quantidades distintas (i.e. de quatro a seis pares principais emparelhados, além de diversos menores desemparelhados) (MEAD, 1975). No entanto, todas as espécies de odontocetos exibem certo nível de assimetria direcional voltada para o lado direito (MEAD, 1975). Além disso, as dimensões entre essas estruturas variam entre as espécies, como observado em análises de golfinho nariz-de-garrafa e toninha (FRAINER *et al.*, 2015). Segundo Frainer *et al.* (2015), os SNV da toninha são os maiores e mais assimétricos dos *saccus nasalis* ao longo de todo o desenvolvimento pós-natal. Por outro lado, golfinhos nariz-de-garrafa caracterizam-se por apresentarem os SNP maiores e mais assimétricos em relação aos outros divertículos. Mead (1975) descreve o mesmo padrão encontrado neste estudo, i.e. baseado em um indivíduo neonato, para espécimes adultos.

Assim, é provável que essa estrutura não tenha grandes transformações ao longo da ontogenia pós-natal em *Tursiops* sp. Embora não se saiba ao certo a real função dos SNV, supõe-se que essas estruturas funcionem como refletores acústicos no sistema de ecolocalização, além de ser útil na formação de diferentes padrões sonoros (MEAD, 1975; CRANFORD *et al.*, 1996). A associação de uma musculatura facial com os SNV, em *Tursiops* sp., facilita a expansão e movimentação dessas estruturas (REIDENBERG & LAITMAN, 2008), aumentando a superfície reflexiva (MEAD, 1975). Ainda, a existência de diversas pregas no SNV, observada no espécime analisado, provavelmente indique outra adaptação morfológica voltada à expansão superficial. Por outro lado, a associação rígida dos SNP ao osso pré-maxilar (ventralmente) e à *Valva nasalis ventralis* (dorsalmente) sugere uma restrita capacidade de expansão em relação aos outros divertículos.

As marcantes mudanças ontogenéticas relacionadas ao tamanho e forma do aparato produtor de som (i.e. *Corpus adiposum nasalis* e *Corpus adiposum nasalis terminalis*) contrastam com as poucas modificações encontradas no complexo timpano-periótico. Os cetáceos caracterizam-se pelo desenvolvimento precoce da bula timpânica e do ouvido interno devido à extrema importância da audição desde o nascimento, possuindo similar configuração entre a forma adulta e os estágios iniciais do desenvolvimento pós-natal (PERRIN, 1975; LANCASTER *et al.*, 2014). A capacidade de escutar sons de alta frequência exigiu diversas modificações morfológicas ao longo da evolução dos odontocetos, sendo principalmente relacionadas com a redução no número de voltas da cóclea. O baixo número de voltas cocleares pode ser evidenciado no presente estudo, tendo em vista que as cócleas analisadas apresentaram menos de duas voltas (PARK *et al.*, 2016). A redução de voltas cocleares não é observada nos mysticetos atuais e nem em animais terrestres, tendo em vista que tais grupos, em geral, possuem cócleas adaptadas a sons de baixa frequência (EKDALE & RACICOT, 2014; WANNAPRASERT & JEFFERY, 2015).

As descrições relacionadas à anatomia do ouvido interno devem-se ao aperfeiçoamento das técnicas de diagnóstico por imagem, tendo em vista que atualmente exames de MCT de alta qualidade permitem a análise de estruturas anatômicas pouco exploradas. A porção coclear do golfinho nariz-de-garrafa é mais de duas vezes maior em relação ao reduzido sistema vestibular (i.e. canais semicirculares). Algumas evidências sugerem que a redução dos canais semicirculares está relacionada às adaptações de locomoção e orientação no ambiente aquático (SPOOR *et al.*, 2002), visto à redução da funcionalidade do reflexo vestibulo-cólico que aciona os músculos do pescoço na orientação

espacial da cabeça em animais terrestres (THEWISSEN *et al.*, 2009). No entanto, pouco se sabe sobre a funcionalidade dos canais semicirculares nos cetáceos atuais, uma vez que a informação ainda é escassa na literatura. As descrições contidas neste manuscrito podem ser úteis para futuras comparações interespecíficas no intuito de investigar a funcionalidade e as adaptações dessas estruturas nos diferentes grupos em Odontoceti.

O conhecimento da funcionalidade do sonar biológico e a sua conformação nos diferentes estágios de desenvolvimento também pode ser útil para o entendimento de aspectos da história de vida desses organismos. Em geral, golfinhos do gênero *Tursiops* sp. investem um período de três à cinco anos, após o nascimento dos filhotes, em cuidado maternal (WELLS & SCOTT, 1999). Conseqüentemente, a transmissão cultural é característica dentro das populações de golfinhos, tendo em vista que as técnicas de forrageamento, incluindo a ecolocalização, são ensinadas de uma geração à outra (Pennino *et al.*, 2013). No entanto, o sonar biológico também necessita de um período de desenvolvimento pós-natal voltado à maturação das características fisiológicas relacionadas às habilidades vocais (KILLEBREW *et al.*, 2001). Favaro *et al.* (2013) observou que os primeiros sons com padrões semelhantes à *clicks* ocorrem aproximadamente no 14º dia de vida. No entanto, o autor destaca que os sons emitidos pelo filhote ainda possuem padrão distinto ao dos adultos, sendo sons menos pulsados e com duração mais curta. Segundo Manoukian *et al.* (2002) e Favaro *et al.* (2013), as sete primeiras semanas de vida do golfinho nariz-de-garrafa parecem ter um papel fundamental para o desenvolvimento e aperfeiçoamento da habilidade de ecolocalizar. Nesse sentido, a ocorrência de mudanças no aparato emissor de som, ao longo do desenvolvimento pós-natal de *Tursiops* sp., pode indicar que as estruturas anatômicas envolvidas da produção sonora também necessitam de tempo de maturação após o nascimento. Desse modo, indivíduos juvenis podem apresentar limitações no uso do sistema de ecolocalização e serem, assim, mais suscetíveis à fenômenos de natureza antrópica, como o emalramento acidental em redes de pesca (FRAINER *et al.*, 2015).

A descrição de quase todas as estruturas envolvidas no sonar biológico do golfinho nariz-de-garrafa só foi viável devido à combinação de técnicas convencionas, como a dissecação macroscópica, com técnicas modernas, como o diagnóstico por imagem. Isso se deve ao fato que cada uma das técnicas possui uma eficiência específica na observação e identificação das diferentes estruturas. As técnicas de diagnóstico por imagem (i.e. CT, MCT e MRI) foram essenciais para estabelecer a relação topográfica das estruturas lipídicas e osteológicas, devido à capacidade de visualização concomitante de tecidos com densidades

distintas. Ainda, a utilização desse tipo de técnica possibilita a elaboração de modelos tridimensionais (Fig. 11) que podem ser uma inovação científica no que diz respeito a coleções científicas (NIVEN *et al.*, 2009; LAURIDSEN *et al.*, 2011). Mcmenamin *et al.* (2014) demonstra a fidelidade dos exemplares reais em relação à reprodução impressa em 3D a partir de análises quantitativas. Além disso, as impressões em 3D de peças anatômicas possuem diversas vantagens, incluindo durabilidade, fidelidade, facilidade de reprodução e reposição (MCMENAMIN *et al.*, 2014). Assim, esse tipo de material pode servir como peças de museus e material didático voltado a educação ambiental, o que os torna uma potencial ferramenta no campo educacional (SCHELLY *et al.*, 2015).

Figura 11 - Modelo tridimensional (10 cm) do golfinho nariz-de-garrafa, evidenciando a relação topográfica do complexo epicranial.



Fonte: Autor, 2016.

No entanto, as técnicas de imagem não foram eficazes na caracterização dos *saccus nasalis* e das *Valva nasalis intermedia* (lábios de macaco, ver Cranford *et al.* 2008). Assim, a dissecação macroscópica foi a única ferramenta eficiente para caracterizar os *saccus nasalis*, tendo em vista que nas técnicas de diagnóstico por imagens essas estruturas apareceram colapsadas devido ao estado *post mortem* dos indivíduos. Porém, as *Valva nasalis intermedia* também não puderam ser descritas a partir da dissecação macroscópica, tendo em vista que o método de fixação utilizado (i.e. formalina) no espécime neonato impossibilitou a

visualização da estrutura. Assim, para uma descrição adequada das *Valva nasalis intermedia* sugere-se a futura dissecação macroscópica do espécime adulto analisado neste estudo.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ARCOVERDE, D. L. *et al.* Evaluation of periotic–timpanic bone complex of *Sotalia guianensis* (Cetacea: Delphinidae) as tool in identification of geographic variations. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, v. 94, n. 6, p. 1127-1132. 2013.
- AROYAN, J. L. Three-dimensional modeling of hearing in *Delphinus delphis*. **The Journal of the Acoustical Society of America**, v. 110, n. 6, p. 3305-3318. 2001.
- AU, W. L. Echolocation. In: PERRIN, W. F.; WURSIG, B.; THEWISSEN, J. G. M. (Ed.). **Encyclopedia of Marine Mammals**. 2 ed. London: American Press, 2009. v.2 p.348-357.
- AZEVEDO, A. F. *et al.* Characteristics of whistles from resident bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) in southern Brazil. **The Journal of the Acoustical Society of America**, v. 121, n. 5, p. 2978-2983. 2007.
- BAJPAI, S.; THEWISSEN, J. G. M.; CONLEY, R. W. Cranial anatomy of middle Eocene *Remingtonocetus* (Cetacea, Mammalia) from Kutch, India. **Journal of Paleontology**, v. 85, n. 4, p. 703-718. 2011.
- BARRETO, A. S. **Variação craniana e genética de *Tursiops truncatus* (Delphinidae, Cetacea) na costa Atlântica da América do Sul**. 2000. 111 p. (Tese de doutorado). Universidade Federal do Rio Grande, Rio Grande, Rio Grande do Sul - Brasil.
- BERTA, A.; SUMICH, J. L.; KOVACS, K. M. **Marine mammals: evolutionary biology**. 2 ed. San Diego: Academic Press, 2006.
- BERTA, A.; EKDALE, E. G.; CRANFORD, T. W. Review of the cetacean nose: form, function, and evolution. **The Anatomical Record**, v. 297, n. 11, p. 2205-2215. 2014.
- BULLOCK, T. *et al.* Electrophysiological studies of central auditory mechanisms in cetaceans. **Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology**, v. 59, n. 2, p. 117-156. 1968.
- BUSHBERG, J. T. *et al.* Magnetic resonance imaging. In: _____ (Ed.). **The essential physics of medical imaging**. 2 ed. Philadelphia: Wolters Kluwer Health, 2002a. p.415-467.
- BUSHBERG, J. T. *et al.* Computed tomography. In: _____ (Ed.). **The essential physics of medical imaging**. 2 ed. Philadelphia: Wolters Kluwer Health, 2002b. p.327-372.

- CASSENS, I. *et al.* Independent adaptation to riverine habitats allowed survival of ancient cetacean lineages. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 97, n. 21, p. 11343-11347. 2000.
- CHARLTON-ROBB, K. *et al.* A new dolphin species, the Burrunan dolphin *Tursiops australis* sp. nov., endemic to Southern Australian coastal waters. **Plos One**, v. 6, n. 9, p. 1-17. 2011.
- CRANFORD, T. W. The anatomy of acoustic structures in the spinner dolphin forehead as shown by X-ray computed tomography and computer graphics. In: NACHTIGALL, P. E.; MOORE, P. W. B. (Ed.). **Animal Sonar: Processes and Performance**. Helsingor: Plenum Press, 1988. p.67-77.
- CRANFORD, T. W.; AMUNDIN, M. Biosonar pulse production in odontocetes: the state of our knowledge. In: THOMAS, J. A.; MOSS, C. F.; VATER, M. (Ed.). **Echolocation in bats and dolphins**. Chicago: The University of Chicago Press, 2004. p.27-35.
- CRANFORD, T. W.; AMUNDIN, M.; NORRIS, K. S. Functional morphology and homology in the odontocete nasal complex: implications for sound generation. **Journal of Morphology**, v. 228, n. 3, p. 223-285. 1996.
- CRANFORD, T. W. *et al.* Visualizing dolphin sonar signal generation using high-speed video endoscopy. **Journal of Acoustic Society of America**, v. 102, n. 5, p. 3123 1997.
- CRANFORD, T. W. *et al.* Anatomic geometry of sound transmission and reception in Cuvier's beaked whale (*Ziphius cavirostris*). **The Anatomical Record**, v. 291, n. 4, p. 353-378. 2008.
- EKDALE, E. G. Ontogenetic variation in the bony labyrinth of *Monodelphis domestica* (Mammalia: Marsupialia) following ossification of the inner ear cavities. **The Anatomical Record**, v. 293, n. 11, p. 1896-1912. 2010.
- EKDALE, E. G.; RACICOT, R. A. Anatomical evidence for low frequency sensitivity in an archaeocete whale: comparison of the inner ear of *Zygorhiza kochii* with that of crown Mysticeti. **Journal of Anatomy**, v. 226, n. 1, p. 22-39. 2014.
- FAHLKE, J. M. *et al.* Cranial asymmetry in Eocene archaeocete whales and the evolution of directional hearing in water. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 108, n. 35, p. 14545-14548. 2011.
- FAVARO, L.; GNONE, G.; PESSANI, D. Postnatal development of echolocation abilities in a bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*): temporal organization. **Zoo Biology**, v. 32, n. 2, p. 210-215. 2013.
- FORDYCE, R. E. Cetacean evolution and Eocene-Oligocene oceans. In: PROTHERO, D. R.; IVANY, L. C.; NESBITT, E. A. (Ed.). **From greenhouse to icehouse, the marine Eocene-Oligocene transition**. New York: Columbia University Press, 2003. p.152-170.

- FORDYCE, R. E.; BARNES, L. G. The evolutionary history of whales and dolphins. **Annual Review of Earth and Planetary Sciences**, v. 22, p. 419-455. 1994.
- FORDYCE, R. E.; BARNES, L. G.; MIYAZAKI, N. General aspects of the evolutionary history of whales and dolphins **The Island Arc**, v. 3, p. 373-391. 1994.
- FRAINER, G.; HUGGENBERGER, S.; MORENO, I. B. Postnatal development of franciscana's (*Pontoporia blainvillei*) biosonar relevant structures with potential implications for function, life history, and bycatch. **Marine Mammal Science**, v. 31, n. 3, p. 1193-1212. 2015.
- FRANKEL, A. S. Sound Production. In: PERRIN, W. F.; WURSIG, B.; THEWISSEN, J. G. M. (Ed.). **Encyclopedia of Marine Mammals**. 2 ed. London: American Press, 2009.
- FRUET, P. F. *et al.* Temporal trends in mortality and effects of by-catch on common bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*, in southern Brazil. **Journal of the Marine Biological Association of United Kingdom**, v. 92, n. 8, p. 1865-1876. 2012.
- GINGERICH, P. D.; SMITH, B. H.; SIMONS, E. L. Hind limbs of Eocene *Basilosaurus*: evidence of feet in whales. **Science**, v. 249, n. 4965, p. 154-157. 1990.
- GOOLD, J. C.; JONES, S. E. Time and frequency domain characteristics of sperm whale clicks. **Acoustical Society of America**, v. 98, n. 3, p. 1279-1291. 1995.
- HEYNING, J. E. Comparative facial anatomy of beaked whales (Ziphiidae) and a systematic revision among the families of extant odontocetes. Contributions in Science. **Natural History Museum of Los Angeles Country**, v. 405, p. 1-64. 1989.
- HOUSER, D. S. *et al.* Structural and functional imaging of bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) cranial anatomy. **Journal of Experimental Biology**, v. 207, n. 21, p. 3657-3665 2004.
- HUGGENBERGER, S. The size and complexity of dolphin brains - a paradox? **Journal of the Marine Biological Association of United Kingdom**, v. 88, n. 6, p. 1103-1108. 2008.
- HUGGENBERGER, S.; VOGL, T. J.; OELSCHLÄGER, H. H. A. Epicranial complex of the La Plata dolphin (*Pontoporia blainvillei*): topographical and functional implications. **Marine Mammal Science**, v. 26, n. 2, p. 471-481. 2010.
- HUGGENBERGER, S.; ANDRÉ, M.; OELSCHLÄGER, H. H. A. The nose of the sperm whale: overviews of functional design, structural homologies and evolution. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, v. 96, n. 4, p. 783-806. 2014.
- JENSEN, F. H. *et al.* Biosonar adjustments to target range of echolocating bottlenose dolphins (*Tursiops* sp.) in the wild. **The Journal of Experimental Biology**, v. 212, n. 8, p. 1078-1086. 2009.

- JENSEN, F. H. *et al.* Clicking in shallow rivers: short-range echolocation of Irrawaddy and Ganges river dolphins in a shallow, acoustically complex habitat. **Plos One**, v. 8, n. 4, p. e59284. 2013.
- JOHNSON, M. *et al.* Beaked whales echolocate on prey. **Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, v. 271, n. Suppl 6, p. S383–S386. 2004.
- KELLOGG, R. The history of whales - their adaptation to life in the water. **The Quarterly Review of Biology**, v. 3, n. 1, p. 29-76. 1928a.
- KELLOGG, R. The history of whales - their adaptations to life in the water (concluded). **Quarterly Review of Biology**, v. 3, n. 2, p. 174-208. 1928b.
- KETTEN, D. R. The marine mammal ear: specializations for aquatic audition and echolocation. In: WEBSTER, D. B.; POPPER, A. N.; FAY, R. R. (Ed.). **The evolutionary biology of hearing**. New York: Springer, 1992. p.717-750.
- KILLEBREW, D. A. *et al.* Sound production of a neonate bottlenose dolphin. **Aquatic Mammals**, v. 27, n. 1, p. 34-44. 2001.
- KLUGE, A. Ontogeny and phylogenetic systematics. **Cladistics**, v. 1, n. 1, p. 13-27. 1985.
- KYHN, L. A. *et al.* Echolocation in sympatric Peale's dolphins (*Lagenorhynchus australis*) and Commerson's dolphins (*Cephalorhynchus commersonii*) producing narrow-band high-frequency clicks. **The Journal of Experimental Biology**, v. 213, n. 11, p. 1940-1949. 2010.
- LAMMERS, M. O.; AU, W. W. L.; HERZING, D. L. The broadband social acoustic signaling behavior of spinner and spotted dolphins. **The Journal of the Acoustical Society of America**, v. 114, n. 3, p. 1629-1639. 2003.
- LANCASTER, W. C. *et al.* Precocial development within the tympanoperiotic complex in cetaceans. **Marine Mammal Science**, v. 31, n. 1, p. 369-375. 2014.
- LAURIDSEN, H. *et al.* Inside out: modern imaging techniques to reveal animal anatomy. **Plos One**, v. 6, n. 3, p. e17879. 2011.
- LAWRENCE, B.; SCHEVILL, W. E. The functional anatomy of the delphinid nose. **The Bulletin of the Museum of Comparative Zoology**, v. 144, n. 4, p. 103-197. 1956.
- LINDBERG, D. R.; PYENSON, N. D. Things that go bump in the night: evolutionary interactions between cephalopods and cetaceans in the tertiary. **Lethaia**, v. 40, n. 4, p. 335-343. 2007.
- MADSEN, P. T. *et al.* Nasal sound production in echolocating delphinids (*Tursiops truncatus* and *Pseudorca crassidens*) is dynamic, but unilateral: clicking on the right side and whistling on the left side. **The Journal of Experimental Biology**, v. 216, n. 21, p. 4091-4102. 2013.

- MANOUKIAN, S. *et al.* Development of *Tursiops truncatus* sonar system during first months of life in captivity: acoustic interactions with other community members. **Acta Acustica United with Acustica**, v. 88, n. 5, p. 743-747. 2002.
- MARTÍNEZ-CÁCERES, M.; MUIZON, C. D. A new basilosaurid (Cetacea, Pelagiceti) from the Late Eocene to Early Oligocene Otuma Formation of Peru. **Comptes Rendus Palevol**, v. 10, n. 7, p. 517-526. 2011.
- MCKENNA, M. F. *et al.* Morphology of the odontocete melon and its implications for acoustic function. **Marine Mammal Science**, v. 28, n. 4, p. 690-713. 2012.
- MCKENNA, M. F. *et al.* Evaluation of postmortem changes in tissue structure in the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*). **The Anatomical Record**, v. 290, n. 8, p. 1023-1032. 2007.
- MCMENAMIN, P. G. *et al.* The production of anatomical teaching resources using three-dimensional (3D) printing technology. **Anatomical Sciences Education**, v. 7, n. 6, p. 479-486. 2014.
- MEAD, J.; FORDYCE, R. The therian skull: a lexicon with emphasis on the odontocetes. **Smithsonian contributions to zoology**, n. 627, p. 1-248. 2009.
- MEAD, J. G. Anatomy of the external nasal passages and facial complex in the Delphinidae (Mammalia: Cetacea). **Smithsonian Contributions to Zoology**, n. 207, p. 1-72. 1975.
- MELCÓN, M. L.; FAILLA, M.; IÑÍGUEZ, M. A. Echolocation behavior of franciscana dolphins (*Pontoporia blainvillei*) in the wild. **The Journal of the Acoustical Society of America**, v. 131, n. 6, p. EL448-EL453. 2012.
- MILLER, G. S. The telescoping of the cetacean skull. **Smithsonian Miscellaneous Collection**, v. 75, n. 75, p. 1-55. 1923.
- MORAN, M. M.; NUMMELA, S.; THEWISSEN, J. G. M. Development of the skull of the Pantropical Spotted Dolphin (*Stenella attenuata*). **The Anatomical Record**, v. 294, p. 1743-1756. 2011.
- MORISAKA, T.; CONNOR, R. C. Predation by killer whales (*Orcinus orca*) and the evolution of whistle loss and narrow-band high frequency clicks in odontocetes. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 2, n. 4, p. 1439-1458. 2007.
- MORISAKA, T. *et al.* Geographic variations in the whistles among three Indo-Pacific bottlenose dolphin *Tursiops aduncus* populations in Japan. **Ficheries Science** v. 71, n. 3, p. 568-576. 2005.
- MOURA, A. E. *et al.* Recent diversification of a marine genus (*Tursiops* spp.) tracks habitat preference and environmental change. **Systemic Biology**, v. 62, n. 6, p. 865-877. 2013.

- NIVEN, L. *et al.* Virtual skeletons: using a structures light scanner to create a 3D faunal comparative collection. **Journal of Archaeological Science**, v. 36, n. 9, p. 2018-2023. 2009.
- NORRIS, K. The evolution of acoustic mechanisms in odontocete cetaceans. **Evolution and environment**, p. 297-324. 1968.
- NORRIS, K. S. *et al.* An experimental demonstration of echo-location behavior in the porpoise, *Tursiops truncatus* (Montagu). **Biological Bulletin**, v. 120, n. 2, p. 163-176. 1961.
- OELSCHLÄGER, H. H. A.; RIDGWAY, S. H.; KNAUTH, M. Cetacean brain evolution: Dwarf sperm whale (*Kogia sima*) and common dolphin (*Delphinus delphis*)—an investigation with high-resolution 3D MRI. **Brain, behavior and evolution**, v. 75, n. 1, p. 33-62. 2010.
- OELSCHLÄGER, H. H. A. *et al.* Morphology and evolutionary biology of the dolphin (*Delphinus* sp.) brain – MR imaging and conventional histology. **Brain, Behavior and Evolution**, v. 71, n. 1, p. 68-86. 2008.
- PARK, T.; FITZGERALD, E. M. G.; EVANS, A. R. Ultrasonic hearing and echolocation in the earliest toothed whales. **Biology Letters**, v. 12, n. 4, p. 20160060. 2016.
- PENNINO, M. G. *et al.* Assessing foraging tradition in wild bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). **Aquatic Mammals**, v. 39, n. 3, p. 282-289. 2013.
- PERRIN, W. **Variation of spotted and spinner porpoise (genus *Stenella*) in the Eastern Pacific and Hawaii**. 1975. University of California Press (Berkeley), California, San Diego.
- PURVES, P. E.; PILLERI, G. **Echolocation in whales and dolphins**. London: Academic Press, 1983.
- RAUSCHMANN, M. A. *et al.* Head morphology in perinatal dolphins: a window into phylogeny and ontogeny. **Journal of Morphology**, v. 267, n. 11, p. 1295-1315. 2006.
- REEVES, R. R.; MCCLELLAN, K.; WERNER, T. B. Marine mammal bycatch in gillnet and other entangling net fisheries, 1990 to 2011. **Endangered Species Research**, v. 20, n. 1, p. 71-97. 2013.
- REIDENBERG, J. S.; LAITMAN, J. T. Sisters of the sinuses: cetacean air sacs. **The Anatomical Record**, v. 291, n. 11, p. 1389-1396. 2008.
- RENDELL, L. E. *et al.* Quantitative analysis of tonal calls from five odontocetes species, examining inter-specific and intraspecific variation. **Journal of Zoology**, v. 249, n. 4, p. 403-410. 1999.
- RIDGWAY, S. *et al.* On doing two things at once: dolphin brain and nose coordinate sonar clicks, buzzes and emotional squeals with social sounds during fish capture. **Journal of Experimental Biology**, v. 218, n. 24, p. 3987-3995. 2015.

- SCHELLY, C. *et al.* Open-source 3-D printing technologies for education: Bringing additive manufacturing to the classroom. **Journal of Visual Languages and Computing**, v. 28, p. 226-237. 2015.
- SCHENKKAN, E. On the nasal tract complex of *Pontoporia blainvillei* Gervais and d'Orbigny 1844 (Cetacea, Platanistidae). **Investigations on Cetacea**, p. 83-90. 1972.
- SHIN, K. *et al.* Quantitative analysis of the cochlea using three-dimensional reconstruction based on microcomputed tomographic images. **The Anatomical Record**, v. 296, n. 7, p. 1083-1088. 2013.
- SPOOR, F. *et al.* Vestibular evidence for the evolution of aquatic behaviour in early cetaceans. **Nature**, v. 417, n. 6885, p. 163-166. 2002.
- STEEMAN, M. E. *et al.* Radiation of extant cetaceans driven by restructuring of the oceans. **Systematic Biology**, v. 58, p. syp060. 2009.
- THEWISSEN, J. G. M.; FISH, F. E. Locomotor evolution in the earliest cetaceans: functional model, modern analogues, and paleontological evidence. **Paleobiology**, v. 23, p. 482-490. 1997.
- THEWISSEN, J. G. M.; BAJPAI, S. Whale origins as a poster child for macroevolution. **BioScience**, v. 51, p. 1037-1049. 2001.
- THEWISSEN, J. G. M.; WILLIAMS, E. M. The early radiations of Cetacea (Mammalia): evolutionary pattern and developmental correlations. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 33, p. 73-90. 2002.
- THEWISSEN, J. G. M. *et al.* From land to water: the origin of whales, dolphins and porpoises. **Evolution: Education and Outreach**, v. 2, n. 2, p. 272-288. 2009.
- VERFUß, U. K. *et al.* Echolocation by two foraging harbour porpoises (*Phocoena phocoena*). **The Journal of Experimental Biology**, v. 212, n. 6, p. 823-834. 2009.
- VILLADSGAARD, A.; WAHLBERG, M.; TOUGAARD, J. Echolocation signals of wild harbour porpoises, *Phocoena phocoena*. **The Journal of Experimental Biology**, v. 210, n. 1, p. 56-64. 2006.
- WANG, J. Y.; YANG, S. C. Indo-Pacific Bottlenose Dolphin. In: PERRIN, W. F.; WÜRSIG, B.; THEWISSEN, J. G. M. (Ed.). **Encyclopedia of Marine Mammals**. 2 ed. London: Academic Press, 2009. p.602-608.
- WANNAPRASERT, T.; JEFFERY, N. Variations of mammalian cochlear shape in relation to hearing frequency and skull size. **Tropical Natural History**, v. 15, n. 1, p. 41-54. 2015.
- WELLS, R. S.; SCOTT, M. D. Bottlenose dolphin *Tursiops truncatus* (Montagu, 1821). In: RIDGWAY, S. H.; HARRISON, R. (Ed.). **Handbook of Marine Mammals**. San Diego: Academic Press, 1999. v.6 p.137-182.

- WELLS, R. S.; SCOTT, M. D. Common bottlenose dolphin In: PERRIN, W. F.; WURSIG, B.; THEWISSEN, J. G. M. (Ed.). **Encyclopedia of marine mammals**. 2 ed. San Diego: Academic Press, 2009. p.249-255.
- WICKERT, J. C. *et al.* Revalidation of *Tursiops gephyreus* Lahille, 1908 (Cetartiodactyla: Delphinidae) from southwestern Atlantic Ocean. **Journal of Mammalogy**, p. gyw139. 2016.
- ZAPPES, C. A. *et al.* Comparison of local knowledge about the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus* Montagu, 1821) in the Southwest Atlantic Ocean: new research needed to develop conservation management strategies. **Ocean & Coastal Management**, v. 98, p. 120-129. 2014.
- ZERBINI, A. N.; KOTAS, J. A note on cetacean bycatch in pelagic driftnetting off Southern Brazil. **Report of the International Whaling Commission**, v. 48, p. 519-524. 1998.
- ZIMMER, W. M. X. *et al.* Echolocation clicks of free-ranging Cuvier's beaked whales (*Ziphius cavirostris*). **The Journal of the Acoustical Society of America**, v. 117, n. 6, p. 3919-3927. 2005.