



UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM NEUROCIÊNCIAS E BIOLOGIA CELULAR

NELSON ELIAS ABRAHÃO DA PENHA

ANÁLISE MORFOMÉTRICA DO SISTEMA AUDITIVO DA CUTIA (*Dasyprocta* sp.)

BELEM
2010

Livros Grátis

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

NELSON ELIAS ABRAHÃO DA PENHA

ANÁLISE MORFOMÉTRICA DO SISTEMA AUDITIVO DA CUTIA (*Dasyprocta Sp.*)

Dissertação apresentada ao Programa de pós-graduação em Neurociências e Biologia Celular do Instituto de Ciências Biológicas (ICB) da Universidade Federal do Pará (UFPA), como requisito para obtenção do título de Mestre em Neurociências e Biologia Celular. Área de concentração: Neurociências.

Orientador: Prof. Dr. Antônio Pereira Jr
Co-orientador: Prof. Dr. Edilson Rodrigues Matos

BELÉM
2010

NELSON ELIAS ABRAHÃO DA PENHA

ANÁLISE MORFOMÉTRICA DO SISTEMA AUDITIVO DA CUTIA (*Dasyprocta Sp.*)

Dissertação apresentada ao Programa de pós-graduação em Neurociências e Biologia Celular do Instituto de Ciências Biológicas (ICB) da Universidade Federal do Pará (UFPA), como requisito para obtenção do grau de Mestre em Neurociências e Biologia Celular. Área de concentração: Neurociências.

Data da Aprovação: 26/02/2010

Banca Examinadora:

Prof. Dr. Antônio Pereira Jr. - Orientador
Professor da Universidade Federal do Rio Grande do Norte - UFRN

Dr. Jean Faber Ferreira de Abreu
Instituto Internacional de Neurociências de Natal – Edmond e Lily Safra

Dr. Marco Aurélio da Moura Freire
Professor da Universidade Potiguar - UnP

DEDICATÓRIA

A Deus, incondicionalmente,
à minha querida família, que compreendeu toda a minha ausência durante estes anos árduos e me apoiou nos momentos mais difíceis desta jornada, e também aos meus amigos e colegas (em especial: Marcelo e Adriano) que com seus conselhos construtivos me ajudaram a obter este grande mérito.

AGRADECIMENTOS

A realização deste trabalho em muito se deve à colaboração e apoio de muitas pessoas, às quais, transmito os mais sinceros agradecimentos:

- Ao Professor Antônio Pereira Jr. pela orientação, confiança, apoio nos momentos mais difíceis e sólida amizade;
- Ao Professor Edilson Rodrigues Matos pela co-orientação, toda a ajuda prestada na otimização do método e à sólida amizade;
- Ao Professor Wallace Gomes Leal pela permanente disposição durante a elaboração deste trabalho e pelo respeito;
- À Professora Natáli Óliver Valin Bento Torres por ter me ajudado a tornar isto possível;
- Ao Professor Rafael Lima pelo fundamental auxílio nas técnicas de microscopia eletrônica e pela paciência prestada;
- Aos amigos do LNNE: Marcelo Marques Cardoso, Adriano Guimarães, Andréa de Sá, Patrycy Tavares, Igor Negrão, Klebson Araújo, Ênio Nery, Ijair Rogério, Celice Cordeiro, Rosana Lopes, Michelle Castro e Ivanira Amaral Dias pelo auxílio na execução do trabalho, discussões, críticas construtivas, incentivo e grande amizade;
- Ao Professor Carlomagno Bahia pela atenta revisão ao texto deste trabalho;
- Ao Professor Cláudio Lamarão e a Macris do LABMEV do Instituto de Geociências da UFPA por tornar possível as belas imagens contidas neste trabalho;
- Ao Professor Hilton Túlio e Rolf Junior do Museu Emílio Goeldi pela paciência e colaboração no processamento das amostras;
- À Professora Diva Araújo Guimarães do Laboratório de Reprodução Animal pelo apoio;
- À Professora Lucídia Santiago pela grande colaboração com meu trabalho;
- À Professora Edna Cristina Franco pelo interesse prestado a este trabalho e seus importantes ensinamentos em alometria;
- Ao Professor Cláudio Guedes Salgado pela atenção, compreensão e auxílio prestados;

- À Socorro da secretaria da pós-graduação pelo empenho e disponibilidade;
- À Luana Santana e a Joana Cabral pelo desenvolvimento das belas diagramações;
- Ao Professor Fabrício Anderson Carvalho pelo auxílio durante o meu período de ausência no trabalho docente;
- A Hiram Gurjão Ferreira pelo auxílio prestado na confecção deste trabalho;
- Ao Professor Washington Luiz Assunção Pereira do ISPA – UFRA por ter me ajudado na coleta do material;
- À Professora Suely Aguiar do Museu Emílio Goeldi por ter permitido que eu fizesse as medições necessárias para cálculos da bula timpânica;
- Ao Professor Mauro Fonteles por ter estimulado a pesquisa na área da Morfologia em minha vida;

ΕΠΙΓΡΑΦΕ

We must, however, acknowledge, as it seems to me, that man with all his noble qualities... still bears in his bodily frame the indelible stamp of his lowly origin.

Charles Darwin

RESUMO

A ordem *Rodentia* possui cerca de 40% de todas as espécies de mamíferos e ocupa os mais variados nichos ecológicos. Existe uma notável heterogeneidade de adaptações nos sistemas sensoriais das espécies neste táxon, incluindo as estruturas responsáveis pela análise sonora do ambiente. O objetivo deste trabalho é caracterizar pela primeira vez o aparato auditivo periférico da cutia (*Dasyprocta* sp.) e compará-lo com o de outros roedores de hábitos e tamanhos diferentes. Neste trabalho, utilizando a microscopia óptica e eletrônica de varredura, realizamos a análise morfométrica das estruturas da orelha média e interna de 3 cutias adultas. Além disso, calculamos as áreas da membrana timpânica e base do estribo, o tamanho da bula timpânica e realizamos uma análise alométrica comparativa com outros mamíferos. Os dados obtidos indicam que as estruturas das orelhas média e interna da cutia apresentam algumas diferenças importantes quando comparadas com outras espécies de roedores e com outros mamíferos e a análise alométrica indica que as dimensões da orelha da cutia são aquelas esperadas para um animal do seu porte.

Palavras chave: Morfometria, orelha, cutia, células ciliadas, análise alométrica.

ABSTRACT

The order *Rodentia* comprises about 40% of all mammalian species and occupies the most diverse ecological niches. The variety of lifestyles displayed by rodents led to a remarkable diversity of sensory adaptations in this taxon, including structures responsible for sound analysis and perception. The objective of this study was to characterize for the first time the peripheral auditory apparatus of a medium-sized amazonian rodent, the agouti (*Dasyprocta* sp.) and compare it with other rodents of different sizes and habits. In this study, we use optical and scanning electron microscopy to perform a morphometric analysis of both middle and inner ear structures in 3 agoutis. In addition, we performed a comparative allometric analysis focusing on both inner and middle ear structures. The results indicate that middle, and inner ear structure follows the same scaling rules of other mammals.

Key Words: morphometry, ear, agouti, hair cells, allometric analysis.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1** - A cutia (*Dasyprocta sp.*), modelo experimental deste estudo _____ 18
- Figura 2** - Esquema das estruturas da orelha média em plano medial. CM) cabeça do martelo, B) bigorna, MM) manúbrio do martelo, MT) membrana timpânica, E) estribo e BE) base do estribo. Adaptado de SOBOTTA (2000) _____ 21
- Figura 3** - Homologia dos ossículos da orelha, (a) visão medial de uma pequena mandíbula embrionária e os ossículos da orelha de um coelho (*Lepus*), (b) de um réptil adulto e (c) de um mamífero adulto. A cor vermelha representa o osso articular (martelo), laranja o osso pré-articular (cabo do martelo), em verde o osso angular (região ectotimpânica), amarelo (estribo) e em azul o osso quadrado (bigorna). (MENG, 2003) _____ 24
- Figura 4** - Esquema das orelhas média e interna. Relação entre a membrana timpânica, a cadeia ossicular e o labirinto ósseo. Estrutura dos canais semicirculares e da cóclea (Adaptado de Heine, 2004) _____ 25
- Figura 5** - Esquema da estrutura interna da cóclea em corte coronal. EV) escala vestibular, ET) escala timpânica, MR) membrana de Reissner, MB) membrana basilar, EM) escala média e EVs) estria vascular. Adaptado de Sobotta (2000) _____ 27
- Figura 6** - Esquema do órgão de *Corti* de mamíferos, contendo três linhas de células ciliadas externas (CCE) e um de ciliadas internas (CCI), a membrana tectória (MT) posicionada sobre os cílios. CD) células de Deiter, CH) Células de Hansen e TC) túnel de *Corti* _____ 29
- Figura 7** - Fotomicrografia de pequeno aumento revelando as estruturas e a disposição da membrana timpânica. Uma parte da membrana timpânica foi rebatida para a remoção do martelo. AT – anel timpânico, MT – membrana timpânica e MAE –

meato acústico externo. Barra de escala: 1mm_____37

Figura 8 - Micrografia em pequeno aumento da bigorna e do martelo articulados, 1) processo curto da bigorna, 2) processo longo da bigorna, 3) cabeça do martelo, 4) manúbrio do martelo. A articulação incudo-malear está representada pela linha contínua. Barra de escala: 1mm_____38

Figura 9 - Micrografia em pequeno aumento do estribo da cutia. Note a presença de um processo ósseo originado da cabeça deste osso representando a região de inserção do músculo estapédio. 1) cabeça do estribo, 2) arco anterior, 3) arco posterior e 4) base do estribo. Barra de escala: 1 mm_____38

Figura 10 - Diagramas esquemáticos dos ossículos da cutia (*Dasyprocta* sp.). a) martelo, b) bigorna e c) estribo_____39

Figura 11 – Vista da base do crânio da cutia (*Dasyprocta* sp.). As bulas timpânicas são demarcadas pela linha tracejada_____41

Figura 12 - Correlação entre as massas do martelo e da bigorna com a massa do crânio em mamíferos. Regressão por potência (ordem 2 e período 2) (linha tracejada) das massas dos animais apresentados na tabela 3. ■ representa a posição da cutia em relação aos outros animais analisados (◆), em destaque estão a otária, o gato e o coelho que estão mais próximos da cutia, em termos de tamanho corporal, e o sigmodon e o elefante indiano que estão mais distante_____44

Figura 13 - Micrografia eletrônica de varredura do martelo e bigorna articulados. B) bigorna, M) martelo, MM) manúbrio do martelo, PAM) processo anterior do martelo, AIM) articulação incudo-malear, PL) processo longo, PC) processo curto e CM) cabeça do martelo. Barra de escala: 1mm_____45

Figura 14 - Micrografia eletrônica de varredura da articulação incudo-malear, a) observar a forma em “V” da articulação entre o martelo e a bigorna. b) maior amplificação da articulação incudo-malear apresentando a calcificação entre os ossos envolvidos. B) bigorna, M) martelo e AIM) articulação incudo-malear. Barra de escala: 100µm (a,b)_____46

Figura 15 - Micrografia eletrônica de varredura do manúbrio do martelo (a,b), sobreposto pela presença da bigorna, a seta (b) representa o topo do manúbrio, local de formação do umbigo da membrana timpânica. CM) cabeça do martelo, M)

martelo, B) bigorna, AIM) articulação incudo-maleolar, PL) processo longo, PC) processo curto e MM) manúbrio do martelo. Barra de escala: a) 300 μ m b) 100 μ m_____47

Figura 16 - Microestrutura do manúbrio do martelo. a) plano anterior, b) plano medial. As setas evidenciam a presença de dois arcos. Barra de escala: a) 100 μ m b) 200 μ m_____47

Figura 17 - Micrografia eletrônica de varredura do estribo. 1) cabeça do estribo, 2) arco posterior, 3) arco anterior e 4) base (*footplate*) do estribo. Barra de escala: 100 μ m_____48

Figura 18 - Micrografia eletrônica de varredura mostrando a base da cóclea (aumento de 20x). Observar a janela redonda e a janela oval_____49

Figura 19 - Micrografia eletrônica de varredura da porção interna da parte petrosa óssea da cutia. Nota-se o meato acústico interno com a emergência dos nervos cranianos VII e VIII_____50

Figura 20 - Micrografia eletrônica de varredura mostrando a hemicóclea projetada em direção à orelha média da cutia. Observar as 4,5 voltas em torno do modíolo_51

Figura 21 - Micrografia eletrônica de varredura mostrando uma ampliação da estrutura do modíolo. Observar os forames espirais e a lâmina espiral localizada mais lateralmente_____52

Figura 22 - Micrografia eletrônica de varredura mostrando o conjunto de feixes nervosos aferentes e as foraminas nervosas_____53

Figura 23 - Micrografia eletrônica de varredura da estrutura de sustentação do órgão de Corti (aumento de 1000x). Observar a divisão estabelecida pelas membranas de Reissner e basilar em escalar média e timpânica, respectivamente_____54

Figura 24 - Micrografia eletrônica de varredura das CCIs e CCEs da cóclea da cutia dispostas em uma e três fileiras, respectivamente, ao longo da espiral. Barra de escala: 10 μ m_____55

Figura 25 - Micrografia eletrônica de varredura dos cílios de uma CCE da cutia, padronizada em forma de “V”. Observar a presença de otocônias. Barra de escala: 1 μ m_____56

LISTA DE TABELAS

- Tabela I** - Média e desvio padrão (em milímetros) das estruturas mensuradas da orelha média da cutia: martelo, bigorna, estribo e membrana timpânica (n=3)____ 40
- Tabela II** - Valores médios, máximos e mínimos (em milímetros) das dimensões (comprimento e largura) da bula timpânica, largura da mastóide e maior comprimento do crânio da cutia (*Dasyprocta* sp.) (n = 10)_____ 42
- Tabela III** - Massa do crânio (g) e a soma das massas do martelo e da bigorna (mg) de várias espécies de animais (Nummela, 1995), incluindo os dados obtidos no presente estudo sobre a cutia_____ 42
- Tabela IV** - Comprimento dos cílios das CCEs das espiras: basal, média e apical da cóclea da cutia (n=3)_____ 56

LISTA DE ABREVIATURAS

Cartilagem de Meckel – cartilagem do primeiro arco faríngeo que origina o martelo e a bigorna.

CCE – Célula Ciliada Externa.

CCI – Célula Ciliada Interna.

CD – Célula de Deiter.

CH – Célula de Hansen.

Endocondral – ossos derivados de cartilagens

Footplate – base do osso estribo.

Fossorial – organismo adaptado para a vida subterrânea.

Gonion – ponto ao longo do canto arredondado posteroinferior da mandíbula, entre o *ramus* e o corpo.

Hiomandibular – osso que se articula com a mandíbula dos peixes.

Homeobox – segmento de uma seqüência de DNA encontrado em genes reguladores da morfogênese.

Interaural – entre as orelhas.

MT – Membrana Timpânica.

Sinapsídeos – grupo de animais ancestrais dos mamíferos.

TC – Túnel de *Corti*.

Triássico – período compreendido entre 251 milhões e 199 milhões e 600 mil anos atrás.

SUMÁRIO

RESUMO	vii
ABSTRACT	viii
1 – INTRODUÇÃO E REVISÃO DA LITERATURA	17
1.1 – OS ROEDORES	17
1.2 – ORELHA MÉDIA	20
1.2.1 – Estrutura, Organização e Função da Orelha Média	20
1.2.2 – A Evolução da Orelha Média	21
1.3 - ORELHA INTERNA	24
1.3.1 – Estrutura, Organização e Função da Orelha Interna	24
1.3.2 – A Evolução da Orelha Interna	30
1.4 – OBJETIVOS	31
1.4.1 – Geral	31
1.4.2 – Específicos	31
1.5 – JUSTIFICATIVA	32
2 - MATERIAIS E MÉTODOS	33
2.1 – PREPARAÇÃO DOS ANIMAIS E DISSECAÇÃO	33
2.2 – MICROSCOPIA ELETRÔNICA DE VARREDURA (MEV)	34
2.3 – MEV OSSÍCULOS & CÓCLEA	34
2.4 – TAMANHO DA BULA TIMPÂNICA E ANÁLISE DE FREQUÊNCIA	35
3 – RESULTADOS	37
3.1 - DISSECAÇÃO	37
3.2 – ANÁLISE DE LIMITES DE FREQUÊNCIA E TAMANHO DA BULA TIMPÂNICA	40
3.3 – ANÁLISE ALOMÉTRICA	42
3.4 – MICROSCOPIA ELETRÔNICA DE VARREDURA (MEV)	45
3.4.1 – Ossículos	45
3.4.2 – Cóclea e Células Ciliadas	48
4 - DISCUSSÃO	57
4.1 – ARRANJOS DA ORELHA MÉDIA	57
4.2 – ANÁLISE DA CÓCLEA E CÉLULAS CILIADAS ATREVÉS DA MEV	59

5 – CONCLUSÃO	62
6 – REFERÊNCIAS	63
7 – ANEXOS	68
7.1 – PARECER BIO001-10	69
7.2 – ATA DE DEFESA DE DISSERTAÇÃO PARA O MESTRADO	70

1 - INTRODUÇÃO E REVISÃO DA LITERATURA

1.1 – OS ROEDORES:

A ordem *Rodentia* é a maior entre os mamíferos, com mais de 2000 espécies ocupando diferentes nichos ecológicos (terrestre, semi-aquático, arbóreo, e subterrâneo) e apresentando diversas especializações morfológicas (EISEMBERG, 1989; LANGE et al., 2004). Socialmente, os roedores variam de animais solitários até animais eusociais, que vivem em colônias subterrâneas de 200 a 300 indivíduos organizados em forma de castas, como o rato-toupeira pelado (JARVIS, 1981). No Brasil, encontramos o maior roedor do planeta, a capivara, que pode pesar até 50 Kg, além de outros 58 gêneros e 165 espécies divididas nas seguintes subordens: *Sciuromorpha* (esquilos), *Myomorpha* (ratos e camundongos) e *Hystricomorpha* (cutias e capivaras) (EISEMBERG, 1989). Várias destas espécies estão ameaçadas pela caça predatória e pela destruição do seu habitat natural, incluindo a cutia (*Dasyprocta* sp.) (HOSKEN ;SILVEIRA, 2001; LOPES et al., 2004). As cutias são animais diurnos, formam casais permanentes, apresentam patas longas e delgadas que são adaptadas para a corrida. A gestação de seus filhotes dura em torno de 103 dias e gera duas proles em média por ninhada (LANGE et al., 2003). As cutias são consideradas importantes dispersores de sementes nas florestas que habitam (ASQUITH, 1999), já que algumas vezes “esquecem” onde guardaram as sementes que estocam no solo e as mesmas têm oportunidade de germinar (DUBOST, 1988).

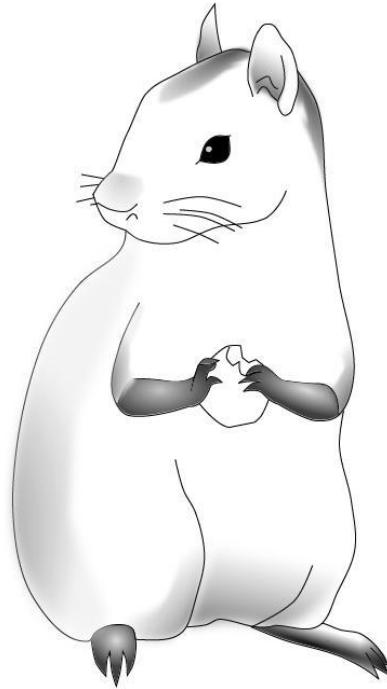


Fig. 1. A cutia (*Dasyprocta sp.*), modelo experimental deste estudo e importante dispersor de sementes em florestas fechadas e savanas.

Muitos vertebrados se comunicam através de sons em uma maneira espécie-específica (HAUSER, 1997) e o nicho ecológico ao qual determinada espécie está adaptado é o fator determinante para indicar qual perfil de onda sonora é transmitido com mais eficiência e pouca distorção. Em animais fossoriais, por exemplo, a configuração dos túneis que habitam favorece a transmissão de ondas sonoras de baixa frequência (LANGE et al., 2007). Como os mamíferos se adaptaram aos mais variados ambientes aquáticos, terrestres e aéreos, existe uma variação considerável de desenhos de aparatos sensoriais periféricos auditivos nessa classe de vertebrados. A análise morfológica comparada das espécies de mamíferos extintas e existentes permite fazer inferências importantes sobre a evolução dos órgãos auditivos.

Os mamíferos evoluíram de répteis primitivos, os sinapsídeos, há mais de 200 milhões de anos atrás, no final do Período Triássico. Uma das características principais que diferencia os mamíferos dos seus ancestrais reptilianos, e mesmo dos outros vertebrados amniotas atuais, é a sensibilidade para sons de alta frequência. O limite máximo de sensibilidade dos mamíferos é de 150 kHz (BITTER, 2001), enquanto o máximo que outros vertebrados alcançam, como os pássaros, é de 10 kHz (FAY ;POPPER, 2000). O aumento do limite de sensibilidade à frequência sonora dos mamíferos depende de várias adaptações estruturais periféricas, entre elas a presença dos ossículos do ouvido médio e o surgimento da forma helicoidal da cóclea e o conseqüente alongamento da papila auditiva.

Entre os mamíferos, a variação nos limites de alta frequência é sistemática, com mamíferos com crânios pequenos (ou distância interaural menor) sendo sensíveis a frequências maiores que os mamíferos com crânio grande (HEFFNER ;HEFFNER, 1980). A explicação para essa correlação é que a capacidade de detectar altas frequências dá aos mamíferos a capacidade de localizar a origem do som utilizando pistas obtidas com o pavilhão auricular e com diferenças espectrais nas duas orelhas (KÖPPL, 2006). Em ambos os casos, devido à pequena dimensão da orelha e do crânio (distância interaural), animais pequenos realizam a tarefa de maneira mais eficiente quando os sons são de alta frequência, daí derivando a pressão seletiva para o aumento no limite máximo de frequência audível nesses animais (HEFFNER, 2004).

1.2 – ORELHA MÉDIA:

1.2.1 – Estrutura, Organização e Função da Orelha Média

A orelha média é composta por três ossículos endocondriais (martelo, bigorna e estribo) e dois ossos membranosos, o anel timpânico e o gonion, que são elementos de ancoragem dos ossículos ao crânio (ver fig. 2). A função primária da orelha média é a transferência eficiente da energia sonora do ar para as cavidades fluidas da orelha média. Normalmente, quando ondas sonoras incidem na interface ar-líquido a maior parte da energia incidente é refletida, devido à diferença na resistência dos dois meios à propagação da energia mecânica associada com a onda sonora. Essa resistência é chamada de impedância e é característica de cada meio. O casamento de impedâncias proporcionado pela alavanca ossicular é fundamental para a eficiência do sistema auditivo (MENG, 2003). Além disso, a pressão sonora incidente na membrana timpânica é concentrada numa área muito menor, a janela oval, aumentando a força incidente no fluido dentro das cavidades cocleares, de acordo com princípios hidráulicos básicos. Ambos os princípios, mecânico e hidráulico, contribuem para o casamento de impedâncias (BEAR et al., 2008; BLANCO ;RINDERKNECHT, 2008).

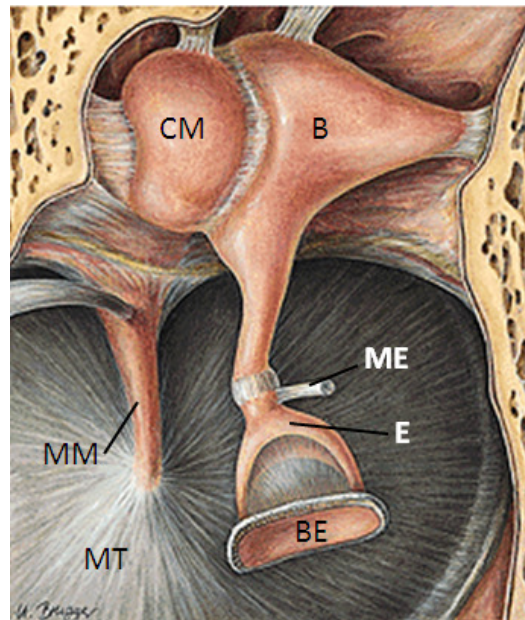


Fig. 2. Desenho esquemático das estruturas da orelha média em plano medial. CM) cabeça do martelo, B) bigorna, MM) manúbrio do martelo, MT) membrana timpânica, E) estribo e BE) base do estribo (*footplate*). Adaptado de SOBOTTA (2000).

A faixa frequência sonora transmitida para a orelha interna é limitada pela massa e velocidade dos mecanismos da orelha média. Para transmissão de som de alta frequência, a massa do sistema é o principal fator limitante (NUMMELA ;SÁNCHEZ-VILLAGRA, 2006).

1.2.2 - A Evolução da Orelha Média

A presença de pêlos pelo corpo, glândulas mamárias desenvolvidas, dois grupos de dentes em um único ciclo de vida são algumas características marcantes dos mamíferos. Outra é a presença de três pequenos ossículos (martelo, bigorna e estribo) na orelha média (MENG, 2003).

A orelha dos mamíferos é dividida em três regiões: externa, média e interna. A orelha externa é constituída do pavilhão auricular (pina) e o meato acústico externo, que são estruturas importantes na captação e condução do som para as porções

mais internas da orelha (POPULIN ;YIN, 1998). A orelha média é um espaço preenchido por ar que contém uma cadeia formada por três pequenos ossos: martelo, bigorna e estribo. O manúbrio do martelo está atrelado à lâmina interna da membrana timpânica enquanto a base do estribo sela a janela oval. A cóclea (orelha interna) é uma estrutura óssea espiralada e contém as células mecanorreceptoras auditivas, que são distribuídas sobre a papila auditiva.

A evolução da orelha média dos vertebrados envolve uma série de eventos complexos que, surpreendentemente, podem ser acompanhados com detalhes pela disponibilidade de registros fósseis documentando etapas cruciais.

Em 1837, o anatomista Carl Reichert observou que a parte posterior da cartilagem de Meckel do porco em desenvolvimento forma o martelo da orelha média, enquanto o resto da cartilagem forma a mandíbula (para revisão, ver (GROSS ;HANKEN, 2008)). Em anfíbios, répteis e pássaros, por sua vez, a parte posterior da cartilagem de Meckel forma os ossos quadrado e articular da mandíbula superior e inferior, respectivamente, que compõem a articulação mandibular nessas classes de vertebrados. Como em mamíferos essa articulação é formada por outros ossos, o dentário e escamoso, essas observações formaram a base para a hipótese de que em mamíferos o quadrado e o articular foram cooptados evolutivamente para adquirir novas funções, se transformando na bigorna e no martelo (Fig. 3), respectivamente (WANG et al., 2001).

O estribo é derivado do osso hiomandibular dos peixes com mandíbula, que surge do segundo arco embriônico (MENG, 2003; MARTIN ;RUF, 2009). Este osso liga a mandíbula ao crânio e na passagem dos vertebrados para o ambiente terrestre assumiu uma nova função de transmissor de ondas sonoras para a cápsula ótica (CLACK, 1989). Com a alteração da estrutura da mandíbula decorrente da

modificação na locomoção dos vertebrados no novo meio, o osso hiomandibular assumiu a função especializada de transmissão sonora e se transformou no estribo da orelha média (CLACK, 1989). Essa hipótese de que os processos que ocorrem no desenvolvimento da orelha média de diferentes animais refletem as relações ancestrais desta estrutura em diferentes organismos tem sido testada contra o registro fóssil e várias estruturas transicionais entre ossos mandibulares e ossículos foram observadas comparando-se répteis e mamíferos existentes e extintos.

A discussão dos prováveis mecanismos moleculares que deu suporte a essa transição de répteis para mamíferos é centrada no papel dos chamados *gene toolkits*, como os genes *Homeobox*, que são fatores-chave na evolução da morfologia animal (GROSS ;HANKEN, 2008). Um gene *homeobox* em particular o *Bapx1*, que em peixes é responsável pela formação quadrado-articular, e é expresso nos primórdios dos ossículos em mamíferos, parece ser um bom candidato como alvo das pressões evolutivas que levaram ao surgimento dos ossículos em mamíferos (TUCKER et al., 2004). Em camundongos mutantes, a largura do martelo é reduzida, mas não ocorrem mudanças na articulação martelo-bigorna, o que pode ser explicado pela perda da capacidade de regulação pelo *Bapx1* de outros genes que são responsáveis pela formação da articulação (TUCKER et al., 2004).

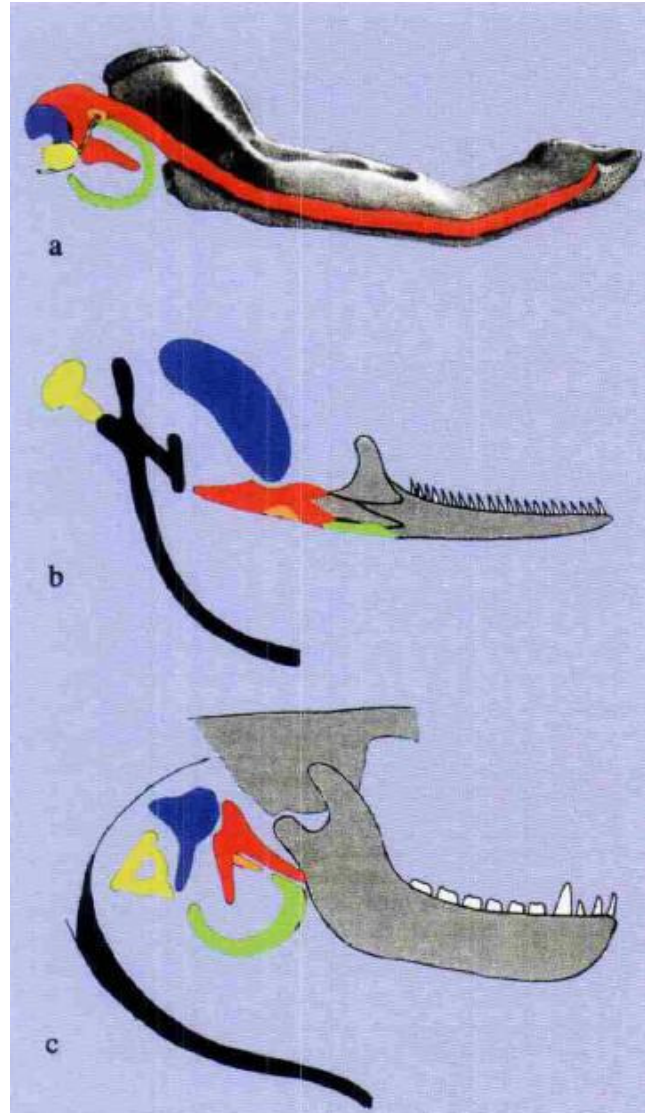


Fig 3. Homologia dos ossículos da orelha, (a) visão medial de uma pequena mandíbula embrionária e os ossículos da orelha de um coelho (*Lepus*), (b) de um réptil adulto e (c) de um mamífero adulto. A cor vermelha representa o osso articular (martelo), laranja o osso pré-articular (cabo do martelo), em verde o osso angular (região ectotimpânica), amarelo (estribo) e em azul o osso quadrado (bigorna). (MENG, 2003).

1.3 – ORELHA INTERNA:

1.3.1 – Estrutura, Organização e Função da Orelha Interna

A orelha interna é formada pela cóclea e canais semicirculares (Fig. 4). Estes órgãos da audição e do equilíbrio, respectivamente, estão localizados dentro da

porção petrosa do osso temporal. Embora estes órgãos não estejam localizados profundamente no crânio, a densidade da porção petrosa do osso temporal promove uma proteção adicional a estes. A cóclea e os canais semicirculares são formados por uma porção óssea que envolve uma porção membranosa, sendo a porção óssea referida a canais e a porção membranosa a dutos. O interior dos canais do labirinto ósseo e dos dutos do labirinto membranoso são preenchidos por fluidos chamados de perilinfina e endolinfina, respectivamente (HEINE, 2004).

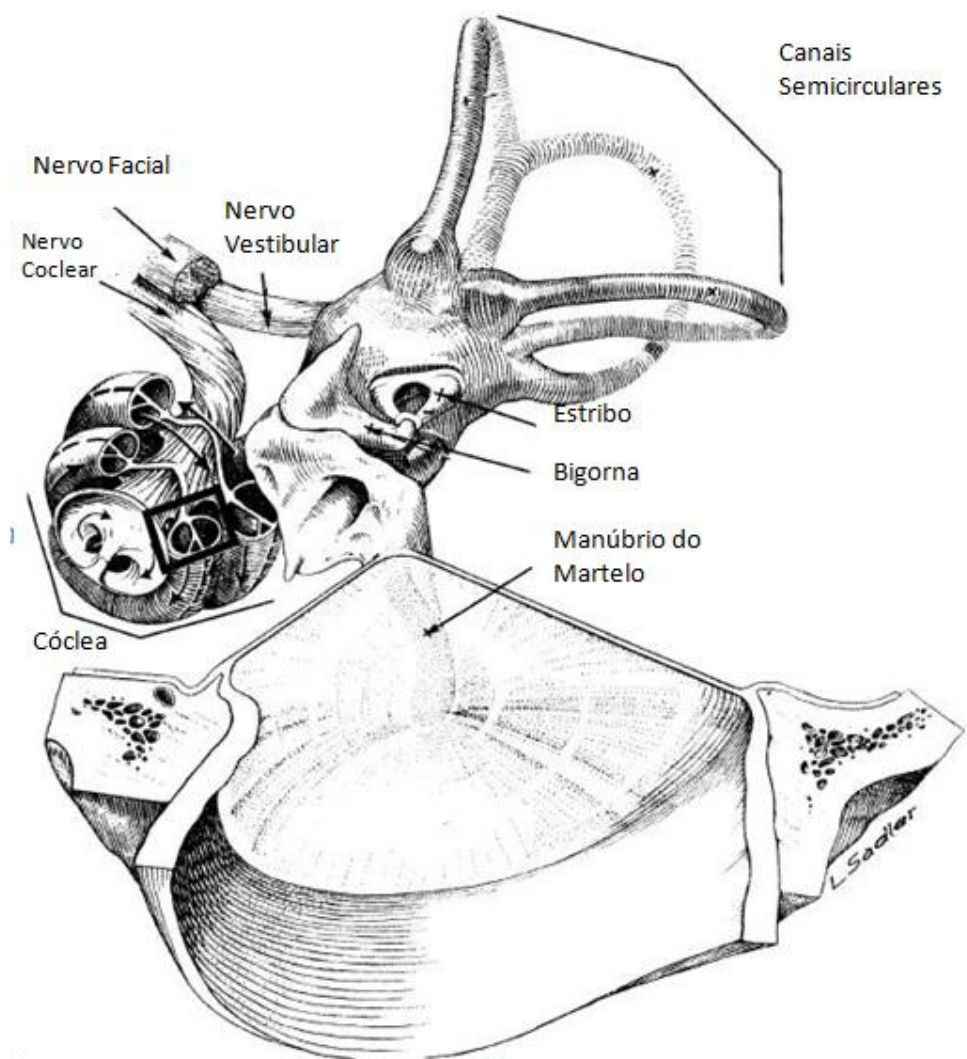


Fig. 4. Esquema das orelhas média e interna humana. Relação entre a membrana timpânica, a cadeia ossicular e o labirinto ósseo. Estrutura dos canais semicirculares e da cóclea (Adaptado de HEINE, 2004).

A cóclea dos mamíferos é uma estrutura oca em formato espiralado, preenchida por líquidos e dividida em três cavidades chamadas de escala vestibular, timpânica e média. É na escala média que se encontra o *órgão de Corti*, que abriga as células ciliares internas e externas, banhadas em um líquido com composição iônica semelhante ao fluido intracelular, com altas concentrações de íon potássio.

O *órgão de Corti* é o *órgão sensorial* da cóclea, composto por células ciliadas e células de sustentação que são dispostas na forma de uma espiral em torno de uma estrutura óssea denominada de modíolo. Os cílios das células ciliadas possuem diferenças no comprimento de acordo com a região (espira) em que estão situados ao longo da cóclea. Os cílios das células ciliadas da base apresentam um comprimento menor do que aqueles situados nas células do ápice deste *órgão*. Além disso, a densidade de células ciliadas é maior na região da base da cóclea. A membrana basilar se altera em largura, sendo gradativamente maior desde a base até o ápice da cóclea (helicotrema). Estas características são bem conservadas entre diferentes espécies, porém, bastante diferentes quando relacionadas às faixas de frequência absolutas mais sensíveis a cada espécie individual (CANTOS et al., 2000).

Em humanos, a espiral coclear possui 2,75 voltas em torno de seu eixo, em cães possui 3,25 voltas e no elefante, 2,25 (WYSOCKI, 2001). Em roedores, o número de voltas varia bastante de acordo com a espécie e tamanho do animal. Por exemplo, o rato possui 2,25 voltas, a chinchila 3 e a cobaia 4,25 (LOVELL ;HARPER, 2007). O número de voltas da cóclea está relacionado à extensão da faixa de frequências sonoras percebidas pelo animal (HEFFNER ;HEFFNER, 1990). As escalas timpânica e vestibular são preenchidas por um fluido denominado perilinfa (rico em sódio),

enquanto a escala média (duto coclear) é preenchida por endolinfa (rico em potássio) (Fig. 5) e é delimitada pela membrana de Reissner (superiormente), membrana basilar (inferiormente), limbo espiral (medialmente) e estria vascular (lateralmente) (SAMPAIO ;OLIVEIRA, 2006).

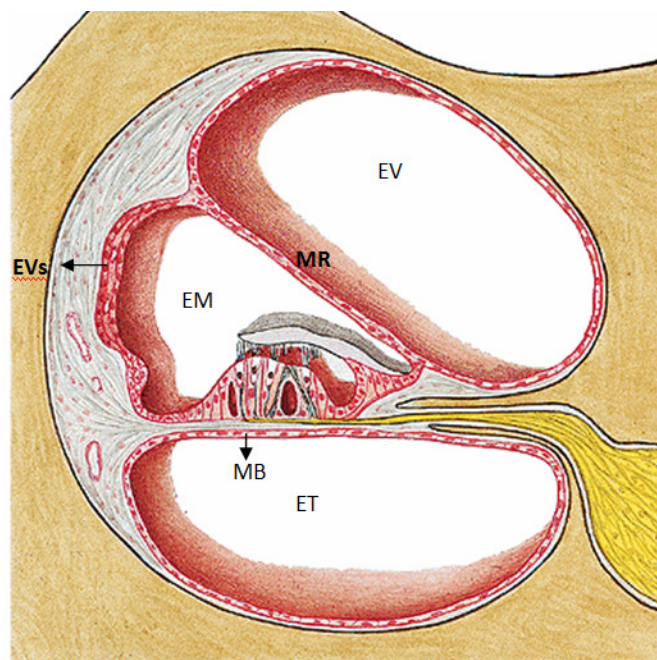


Fig. 5. Esquema da estrutura interna da cóclea em corte coronal. EV) escala vestibular, ET) escala timpânica, MR) membrana de Reissner, MB) membrana basilar, EM) escala média e EVs) estria vascular (SOBOTTA ;WERNECK, 2000).

A transdução auditiva em todos os vertebrados é realizada pelas células ciliadas localizadas no Órgão de *Corti* da cóclea. A porção apical de ambos os tipos celulares é composta um feixe de 50-300 microvilosidades chamados de estereocílios e a porção basal possui células de sustentação, chamadas de células de Deiter. Estas células são sustentadas por outras células chamadas pilares internos e externos, que determinam a angulação dos grupos de CCE e CCI (RAPHAEL ;ALTSCHULER, 2003). As CCI e CCE são organizadas em uma ou três fileiras ao longo da lâmina espiral, respectivamente (LOVELL ;HARPER, 2007). Os estereocílios são arranjados

de maneira tonotópica na membrana basilar, de acordo com a altura dos cílios, com os estereocílios mais curtos localizados em regiões sensíveis a frequências mais altas e os mais longos em regiões de sensibilidade para baixa frequência. Os estímulos mecânicos são transduzidos em sinais elétricos através da modulação de uma corrente catiônica através da membrana em resposta ao deslocamento dos estereocílios induzido pelo movimento da membrana basilar (ver fig. 6). O movimento alternado dos estereocílios induz um potencial receptor bifásico na membrana basolateral das células ciliadas, cuja fase despolarizante promove a liberação de neurotransmissor excitatório (glutamato) na fenda sináptica com terminais do nervo auditivo (HUDSPETH, 1985). Em mamíferos, existem dois tipos de células ciliadas na cóclea, as células ciliadas internas (CCI) e externas (CCE). Enquanto as CCIs funcionam apenas como receptores da informação acústica, as CCEs funcionam tanto como receptores quanto efetores, modificando as propriedades mecânicas da membrana basilar através da ação de proteínas motoras de membrana ativadas por variações no potencial elétrico transmembrana. As CCIs, que recebem a maior parte da inervação aferente do nervo auditivo e são as principais responsáveis pela transmissão da informação sonora para o cérebro, funcionam a partir do deslocamento da membrana basilar, causando movimento sincronizado dos cílios apicais. Essa célula, que possui um feixe de cílios que é defletido durante a estimulação mecânica, tem basicamente uma morfologia similar a células ciliadas de muitos vertebrados primitivos. As células ciliadas externas da cóclea dos mamíferos possuem proteínas motoras que realizam o ajuste micromecânico da cóclea. A papila basilar das aves apresenta células ciliadas que também têm um papel importante no ajuste micromecânico de frequências transmitidas pela cóclea (FAY ;POPPER, 2000).

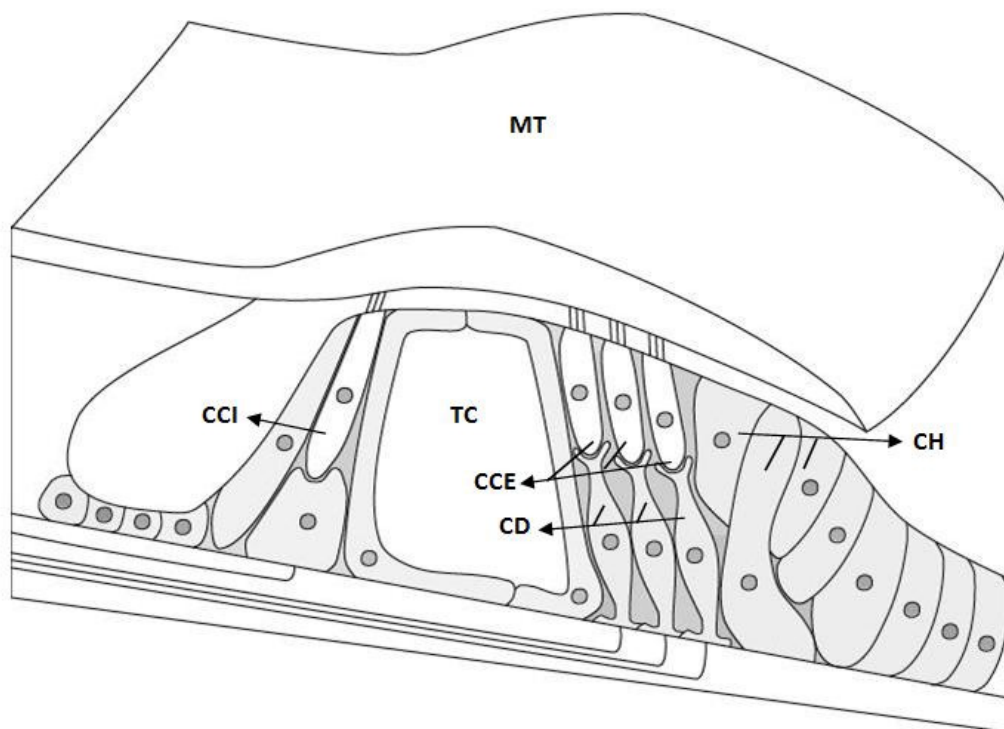


Fig. 6. – Esquema do órgão de *Corti* de mamíferos, três linhas de células ciliadas externas (CCE) e um de ciliadas internas (CCI), a membrana tectória (MT) posicionada sobre os cílios. CD) células de Deiter, CH) Células de Hansen e TC) túnel de *Corti*.

A membrana tectória (MT) é uma matriz anisotrópica extracelular semelhante a um gel que transfere as vibrações induzidas pelas ondas sonoras para células ciliares no órgão de *Corti* (FREEMAN et al., 2003). Em sua composição molecular existem três tipos de colágeno, principalmente o do tipo II, e várias proteoglicanas. A movimentação da MT sobre os estereocílios da base cuticular das CCI é um dos processos críticos da mecanotransdução do estímulo sonoro (GUMMER et al., 1996).

A membrana de Reissner é uma camada dupla de células que se estende da região do limbo espiral até a parede lateral da cóclea, separando a escala vestibular,

contendo perilinfa, da escala média (ducto coclear), contendo endolinfa (ADES ;ENGSTRÖM, 1974). A camada de células voltada para a superfície endolinfática é formada por células epiteliais enquanto que a camada voltada para a escala vestibular é constituída de células mesoteliais separadas por uma membrana basal. Esta membrana apresenta alta atividade metabólica mesmo sendo pouco vascularizada (SAMPAIO ;OLIVEIRA, 2006).

1.3.2 – A Evolução da Orelha Interna

Existem evidências de que a origem das células ciliadas sensoriais encontradas na linha lateral e nos aparatos auditivo e vestibular periféricos pode ser traçada até os ancestrais dos vertebrados terrestres, segundo um estudo que revelou a presença em fósseis de vertebrados primitivos de um epitélio semelhante à papila basilar dos amniotas (MANLEY, 2009).

Em relação ao seu desenvolvimento, essas células ciliadas podem ser divididas em dois grupos: células ciliadas tipo I que seriam células de forma quadrada envolvidas por uma cálice nervoso, encontradas apenas em amniotas e as células ciliadas tipo II, de morfologia cubóide com inervação aferente e eferente, encontradas em todos os vertebrados. Entretanto, estudos mais recentes sugerem que as células ciliadas tipo I não são exclusivas de amniotas, mas também são encontradas nos demais vertebrados (FAY ;POPPER, 2000).

1.4 OBJETIVOS

1.4.1 Objetivo Geral

Determinar as características morfométricas do aparato auditivo periférico da cutia (*Dasyprocta* sp.), incluindo a cóclea.

1.4.2 Objetivos Específicos

- Estabelecer a cutia como modelo experimental para estudos do sistema auditivo;
- Determinar as características morfológicas do aparato auditivo periférico da cutia, utilizando microscopia óptica e eletrônica de varredura (MEV);
- Analisar as características morfológicas e o arranjo funcional dos órgãos amplificadores da energia sonora na orelha da cutia, incluindo ossículos, membrana timpânica e janela oval;
- Analisar a morfologia da cóclea da cutia utilizando microscopia óptica convencional e MEV;
- Analisar a estrutura e arranjo ao longo da membrana basal das células ciliadas no órgão de *Corti* da cóclea da cutia, utilizando MEV;
- Inferir, a partir de parâmetros morfológicos, aspectos funcionais do sistema auditivo da cutia;

1.5 - JUSTIFICATIVA

Apesar do grande avanço no mapeamento das etapas evolutivas que levaram da mandíbula dos répteis primitivos até os ossículos da orelha média dos mamíferos, muitas dúvidas ainda persistem, como por exemplo a relação entre a sensibilidade auditiva às frequências sonoras e o tamanho do animal. Para resolver essa questão, é importante analisar comparativamente a estrutura da orelha de mamíferos dos mais variados tamanhos e que habitam diferentes nichos ecológicos. A cutia (*Dasyprocta* sp.) é um dos maiores roedores existentes, habitando tanto savanas quanto florestas fechadas na Amazônia, com diferentes oportunidades de forrageamento e complementos distintos de predadores. Que adaptações no seu sistema auditivo permitem essa flexibilidade?

2 - MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 – PREPARAÇÃO DOS ANIMAIS E DISSECAÇÃO

Utilizamos os ossos temporais de três cutias adultas (*Dasyprocta sp.*) pesando entre 1,9 e 2,6 Kg, de ambos os sexos, provenientes do Biotério da Universidade Federal do Pará. Todos os procedimentos experimentais foram realizados em conformidade com as normas estabelecidas pelo Comitê de Ética em Pesquisa com Animais de Experimentação (CEPAE-UFPA parecer nº BIO001-10 ver anexo I). As cutias foram profundamente anestesiadas com uma mistura de quatro partes de 5% cloridrato de ketamina (10mg/kg) para uma parte de solução a 2% de cloridrato de diidrotiazina (1ml/kg), na dose de 1ml/kg de peso corporal por via intramuscular (IM). Após a abolição dos reflexos dolorosos (reflexo de retirada de pata e reflexo corneano), os animais foram decapitados. Após a cabeça do animal ter sido separada do corpo, foi realizada uma rápida extração das porções petrosas dos ossos temporais com o auxílio de uma broca cilíndrica acoplada a um aparelho de alta rotação e uma pinça goiva curva. Em seguida, as amostras foram dissecadas imersas em glutaraldeído a 3% com o auxílio de uma lupa. Após a identificação da bula timpânica, procedeu-se a desarticulação e remoção dos ossículos da orelha média (martelo, bigorna e estribo), que foram pesados em balança de precisão (Bioprecisa FA2104N precisão de 0,1mg) e fotografados junto com a membrana timpânica sob um aumento de 20 x com uma máquina fotográfica digital (Panasonic LS80). Logo em seguida fez-se uma abertura na janela redonda e outra no ápice da cóclea e com uma seringa hipodérmica (1ml) injetou-se lentamente a mesma solução de glutaraldeído a 3% até que fosse possível observar a solução injetada saindo pela janela redonda. Em seguida, a cóclea foi dissecada sob lupa com aumento de 35 x. As estrias vasculares e a membrana de Reissner foram

identificadas e removidas e as amostras permaneceram imersas em glutaraldeído 3% a 4°C por 4 horas.

2.2 – MICROSCOPIA ELETRÔNICA DE VARREDURA (MEV)

As eletromicrografias eletrônicas foram obtidas no Laboratório de Microscopia Eletrônica de Varredura (LABMEV) do Instituto de Geociências da Universidade Federal do Pará (UFPA), com o microscópio eletrônico LEO-1430 (corrente de feixe de elétrons = 90 μ A; voltagem de aceleração constante 10kv; distância de trabalho 15 - 12mm; aumentos de 20x a 3000x).

A preparação das amostras começou com múltiplas lavagens em tampão fosfato (PB 0.1M, pH 7,3), onde estas foram mantidas por 24 horas até a pós-fixação com tetróxido de ósmio 1% em tampão cacodilato de sódio a 4 °C por 2 horas. Em seguida, as amostras foram lavadas várias vezes em tampão fosfato (PB 0.1M, pH 7,3) e desidratadas em soluções crescentes de álcool etílico (50%, 70%, 90%, 95%, absoluto I, absoluto II e absoluto III) permanecendo 20 minutos em cada solução até o álcool absoluto II e por 12 horas em álcool absoluto III à temperatura ambiente. A secagem completa do material foi feita no ponto crítico, com as amostras alojadas em recipientes *micropore* em câmara de vácuo, metalizadas com ouro paládio por 2,5 minutos (EMITECH K550), com esta etapa sendo realizada no Laboratório de Microscopia Eletrônica de Varredura do Museu Paraense Emílio Goeldi.

2.3 - MEV OSSÍCULOS & CÓCLEA

Os ossículos e a cóclea foram lavados em hipoclorito de sódio 1% por 2 minutos e em seguida lavados em água destilada sob ultra-som por 1 minuto. Em seguida,

foram rapidamente banhados em EDTA por 45 segundos e novamente imersos em água destilada sob ultra-som. Após, os espécimes foram desidratados em soluções crescentes de álcool etílico (ver acima) e mantidos em estufa para secagem por 2 horas antes de serem metalizados com ouro paládio por 2,5 minutos (EMITECH K550). Para análise morfométrica das micrografias eletrônicas usou-se o software de análise de imagens *Image J* (<http://rsbweb.nih.gov/ij/download.html>). Na cóclea, calculou-se a área da base do estribo e da membrana timpânica de acordo com a fórmula da área da elipse ($A=R.r.\pi$, onde R e r correspondem aos semi-eixos longitudinal e transversal, respectivamente).

2.4 – TAMANHO DA BULA TIMPÂNICA E ANÁLISE DE FREQUÊNCIA

Foram analisados dez crânios de cutia provenientes do departamento de Mastozoologia do Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG). As bulas timpânicas foram identificadas e medidas com o uso de um paquímetro digital. Os parâmetros medidos foram: largura da mastóide, maior comprimento do crânio, comprimento da bula timpânica e largura da bula timpânica. Em seguida, os crânios foram fotografados com uma máquina fotográfica digital (Panasonic LS80).

Para o cálculo do tamanho da bula timpânica, adotamos as seguintes fórmulas (LIAO et al., 2007):

$$TC = \pi(LM^2)2.MCC^2$$

onde TC corresponde ao tamanho do crânio, LM à largura da mastóide e MCC ao maior comprimento do crânio (naso-occipital).

$$TBT = CBT.LBT^2$$

onde TBT corresponde ao tamanho da bula timpânica, CBT ao comprimento da bula timpânica e LBT à largura da bula timpânica.

$$TRBT = TBT(TC)^{-1}$$

onde TRBT corresponde ao tamanho relativo da bula timpânica.

Rosowski (1992) propôs equações empíricas para calcular os limites e melhores frequências audíveis, baseado na área da membrana timpânica (em mm).

$$\text{Limite de baixas frequências} = 15(\text{área da membrana timpânica})^{-1,1} \text{ (kHz)}$$

$$\text{Limite de altas frequências} = 110(\text{área da membrana timpânica})^{-0,37} \text{ (kHz)}$$

$$\text{Melhor frequência} = 44(\text{área da membrana timpânica})^{-0,61} \text{ (kHz)}$$

Ao final, os valores morfométricos foram tabulados junto com parâmetros estatísticos descritivos (ver tabela I, II e IV) (ver figura 11).

3 - RESULTADOS:

3.1 – DISSECAÇÃO

A cavidade da orelha média foi acessada através da bula timpânica e a partir daí chegou-se à membrana timpânica, aos ossículos da orelha e à cóclea. A Fig. 6 mostra uma vista medial da membrana timpânica, rodeada pelo anel timpânico.

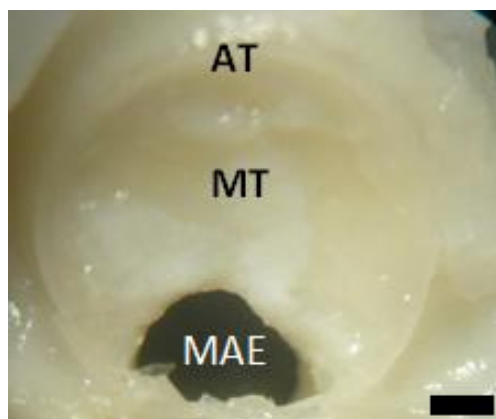


Fig. 7. Fotomicrografia de pequeno aumento revelando as estruturas e a disposição da membrana timpânica. Uma parte da membrana timpânica foi rebatida para a remoção do martelo. AT – anel timpânico, MT – membrana timpânica e MAE – meato acústico externo. Barra de escala 1 mm.

Após a dissecação dos ossículos da orelha, o martelo, a bigorna e o estribo foram fotografados, identificados e medidos. Foi necessário cuidado redobrado para a retirada do martelo, por causa da existência de um manúbrio com dois arcos (medial e lateral) que se fundem no ápice deste prolongamento. Além disso, a articulação incudo-malear (entre o martelo e a bigorna) é fundida no formato de "V". A figura 7 apresenta o martelo, a bigorna e a articulação incudo-malear. O estribo é representado na figura 8 individualmente. A articulação incudo-estapedial não pôde ser mostrada devido à necessidade da desarticulação entre o processo lenticular da bigorna e a cabeça do estribo para preservar a estrutura dos mesmos.

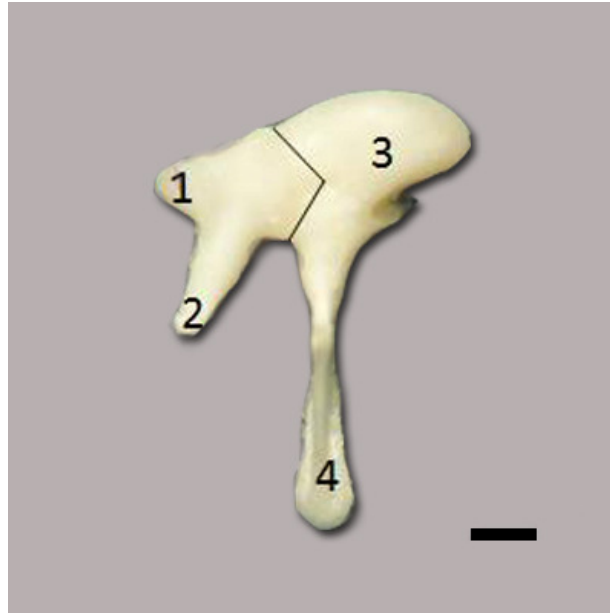


Fig. 8. Micrografia em pequeno aumento da bigorna e do martelo articulados, 1) processo curto da bigorna, 2) processo longo da bigorna, 3) cabeça do martelo, 4) manúbrio do martelo. A articulação incudo-malear está representada pela linha contínua. Barra de escala 1mm.

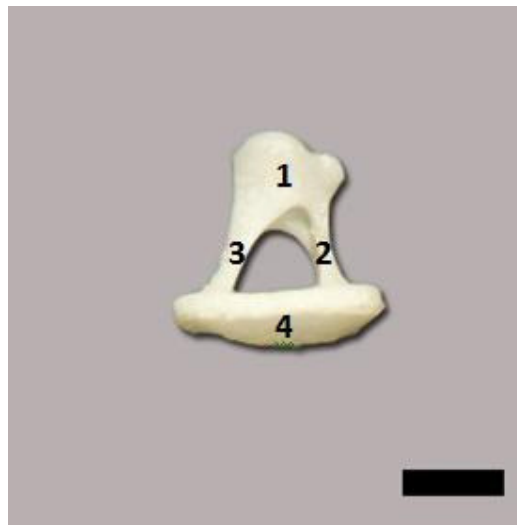


Fig. 9. Micrografia em pequeno aumento do estribo da cutia. Note a presença de um processo ósseo originado da cabeça deste osso representando a região de inserção do músculo estapédio. 1) cabeça do estribo, 2) arco anterior, 3) arco posterior e 4) base do estribo. Barra de escala 1 mm.

A figura 9 (a, b e c) apresenta os diagramas representativos dos ossículos da orelha média da cutia (a – martelo, b – bigorna e c – estribo).

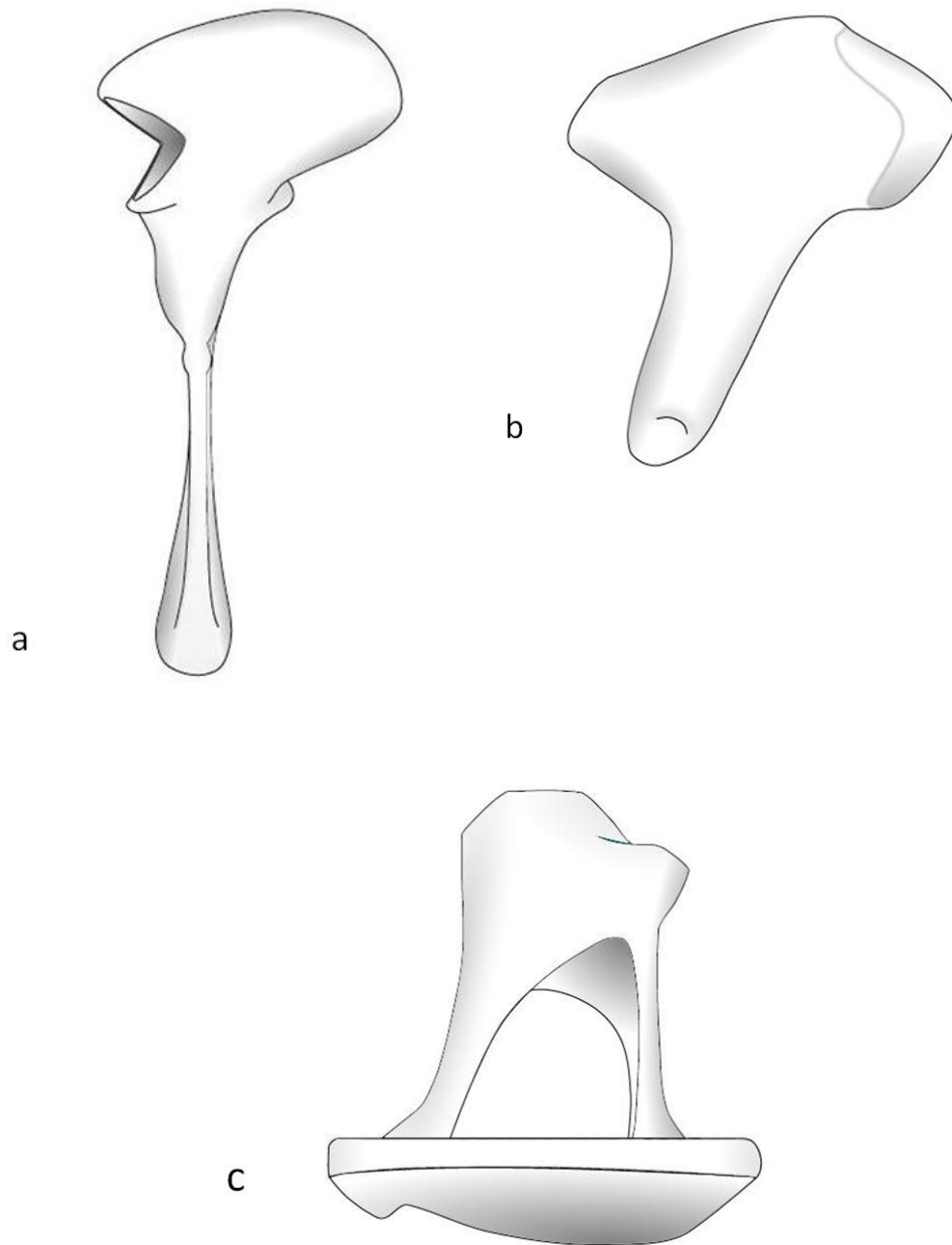


Fig. 10. Diagramas esquemáticos dos ossículos da cutia (*Dasyprocta* sp.). a) martelo, b) bigorna e c) estribo.

Os resultados das medidas da membrana timpânica (MT), martelo (manúbrio), bigorna (processo longo e curto) e estribo (arco anterior, arco posterior assim como os raios da base) são apresentados na tabela I.

Tabela I. Média (em milímetros) com desvio padrão das estruturas mensuradas da orelha média da cutia: martelo, bigorna, estribo e membrana timpânica (n=3).

Estruturas mensuradas	Comprimento Médio (mm)
Manúbrio do martelo	3,19±0,057
Arco posterior (estribo)	0,75±0,05
Arco anterior (estribo)	0,66±0,13
Raio maior do estribo	0,74±0,115
Raio menor do estribo	0,42±0,085
Raio maior (MT)	3,06±0,09
Raio menor (MT)	2,79±0,065
Processo curto (bigorna)	0,46±0,045
Processo longo (bigorna)	1,13±0,07

Após a determinação da média da área da elipse ajustada à membrana timpânica ($26,8 \pm 0,3 \text{mm}^2$) e à base do estribo ($0,97 \pm 0,02 \text{mm}^2$), calculou-se a quantidade de energia amplificada pela cadeia ossicular, dada pela razão entre estas duas áreas (A_{MT}/A_E). O valor obtido para a amplificação foi de cerca de $27 \pm 0,04$ vezes.

3.2 – ANÁLISE DE LIMITES DE FREQUÊNCIA E TAMANHO DA BULA TIMPÂNICA

O modelo matemático proposto por Rosowski (1992) foi utilizado por Blanco (2008) para determinar as faixas de frequências audíveis em fósseis de preguiças gigantes (*Lestodon*, *Glossotherium harlani* e *Glossotherium robustum*).

A área da membrana timpânica da cutia foi calculada em $26,8 \pm 0,176 \text{mm}^2$. Aplicando este valor na fórmula acima é possível calcular as faixas de frequência audíveis com os seguintes resultados: 40 Hz para o limite mínimo, 32585 Hz para limite máximo de altas frequências e 5919 Hz para a melhor frequência.

Em roedores, uma importante característica da orelha média é o tamanho da bula timpânica. Alguns estudos propõem fórmulas para o cálculo do volume da bula timpânica, relativo ao tamanho do crânio do animal.

As medidas da bula timpânica foram obtidas de 10 crânios de cutias (Fig. 10) provenientes do Departamento de Mastozoologia do Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG) e os valores são apresentados na tabela II.



Fig 11. Vista da base do crânio da cutia (*Dasyprocta* sp.). As bulas timpânicas são demarcadas pela linha tracejada.

Tabela II. Valores médios, máximos e mínimos (em milímetros) das dimensões (comprimento e largura) da bula timpânica, largura da mastóide e maior comprimento do crânio da cutia (*Dasyprocta* sp.) (n = 10).

	Valor máx/min (mm)	Valor médio (mm)
CBT	16,4/12,7	13,8±1,01
LBT	15,2/11,3	13,3±1,1
LM	11/5,8	8±1,44
MCC	126,3/102,3	114,8±8,38

Com os valores da tabela II, podemos calcular o tamanho relativo da bula timpânica (TRBT) da cutia: 0,8464.

3.3 – ANÁLISE ALOMÉTRICA

Nummela (1995) fez uma análise extensa de parâmetros morfológicos da orelha média de vários mamíferos, como a massa do crânio, do martelo, da bigorna e do estribo. Os resultados apresentados por Numella (1985) são mostrados na Tabela III, junto com os valores referentes à cutia.

Tabela III. Massa do crânio (g) e a soma das massas do martelo e da bigorna (mg) de várias espécies de animais (Nummela, 1995), incluindo os dados obtidos no presente estudo sobre a cutia.

Animal	Massa do crânio (g)	Massa do Martelo+Bigorna (mg)
Gato (<i>Felis silvestris catus</i>)	30	14,52
Chinchila (<i>Chinchilla lanigera</i>)	4,74	11,3
Chimpanzé (<i>Pan troglodytes</i>)	343	43,14
Sigmodon (<i>Sigmodon</i>)	1,65	1,01

<i>hispidus</i>)		
Boi (<i>Bos taurus</i>)	2000	48,12
Cão (<i>Canis lupus familiaris</i>)	138	27,94
Porco espinho do deserto (<i>Erinaceus europaeus</i>)	4,72	4,78
Elefante Indiano (<i>Elephas maximus</i>)	36700	620,3
Morcego pescador (<i>Noctilio leporinus</i>)	0,46	0,79
Otária (<i>Callorhinus ursinus</i>)	62	13,39
Esquilo da Mongólia (<i>Meriones unguiculatus</i>)	0,84	1,77
Porquinho da Índia (<i>Cavia porcellus</i>)	5,97	4,89
Cavalo (<i>Equus caballus</i>)	2600	68,34
Leão (<i>Panthera leo</i>)	1490	77,02
Doninha (<i>Mustela nivalis</i>)	0,85	1,25
Homem (<i>Homo sapiens</i>)	670	62,04
Lebre da montanha (<i>Lepus timidus</i>)	13,3	2,76
Rato-toupeira-pelado (<i>Heterocephalus glaber</i>)	0,08	0,18
Rato de laboratório (<i>Rattus norvegicus</i>)	0,24	0,38
Boi almiscarado (<i>Ovibos moschatus</i>)	7500	27,93
Porco (<i>Sus domesticus</i>)	960	14,6
Rato comum (<i>Rattus rattus</i>)	1,54	1,62
Coelho (<i>Oryctolagus cuniculus</i>)	16,9	4,91
Rena (<i>Rangifer tarandus-caribou</i>)	256	13,08
Ovelha (<i>Ovis aries</i>)	300	12,95

Lobo (<i>Canis lupus</i>)	216	39,12
Cutia (<i>Dasyprocta</i> sp.)	29,8	7,8

Os valores apresentados na Tabela 3 foram utilizados para estabelecer a relação entre a massa do crânio (g) e a soma das massas do martelo e da bigorna (mg) mostrada na figura 11. A equação que melhor descreve a relação entre estes parâmetros é $y=1,3379x^{0,5089}$ ($R^2=0,8827$) (linha tracejada).

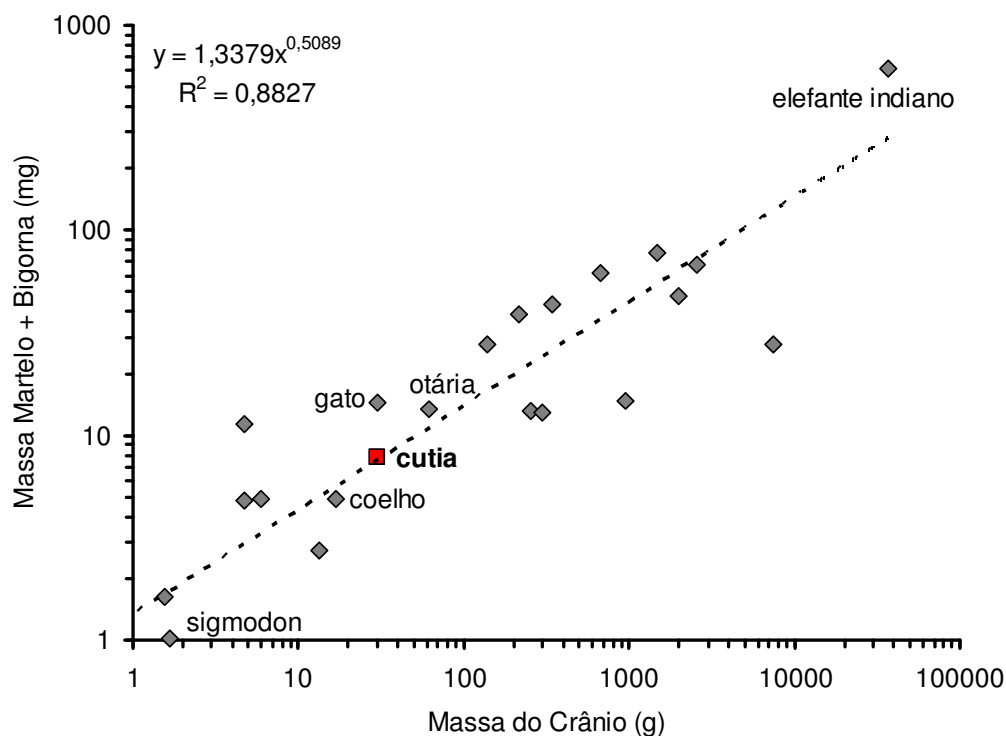


Fig. 12. Correlação entre as massas do martelo e da bigorna com a massa do crânio em mamíferos. Regressão por potência (ordem 2 e período 2) (linha tracejada) das massas dos animais apresentados na tabela 3. ■ representa a posição da cutia em relação aos outros animais analisados (♦), em destaque estão a otária, o gato e o coelho que estão mais próximos da cutia, em termos de tamanho corporal, e o sigmodon e o elefante indiano que estão mais distante.

O gráfico (Fig. 11) indica uma relação alométrica entre a massa dos ossículos (martelo e bigorna) e o tamanho do crânio dos animais analisados.

3.4 – MICROSCOPIA ELETRÔNICA DE VARREDURA (MEV)

3.4.1 – Ossículos

A MEV foi utilizada para avaliar a morfologia dos ossículos (martelo, bigorna e estribo) da cutia (ver Tabela I). A figura 12 apresenta o martelo e a bigorna ligados pela articulação incudo-malear, que é fixa na cutia.

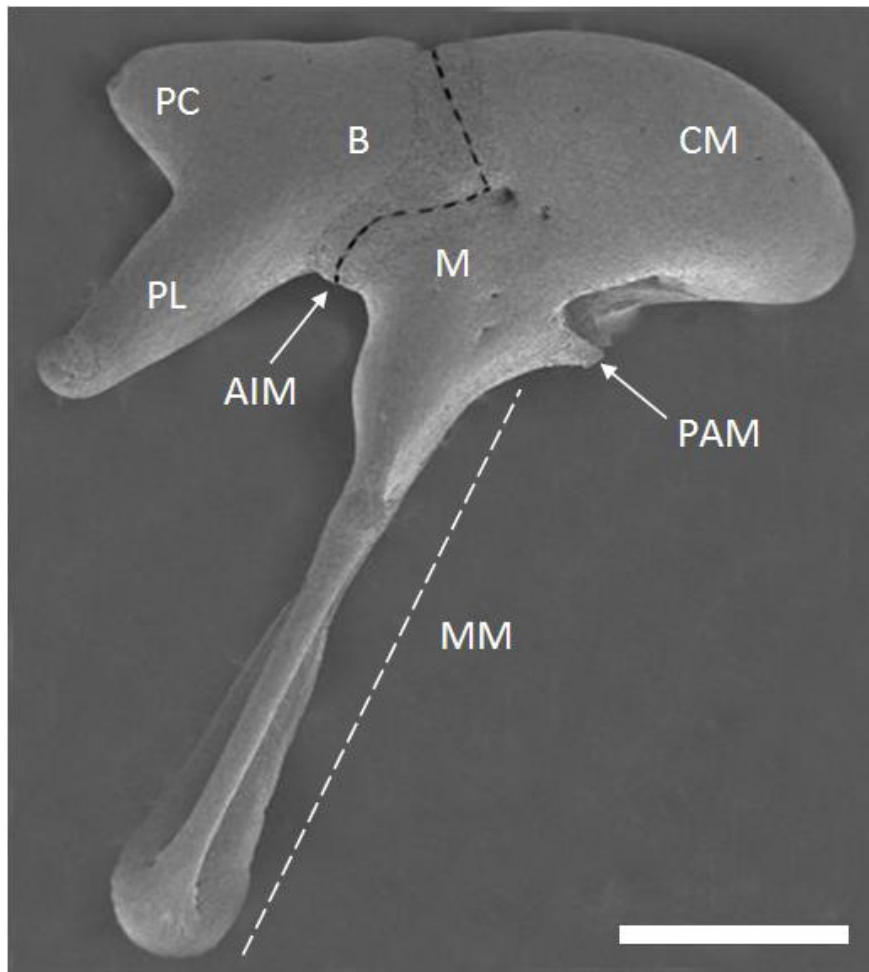


Fig. 13. Micrografia eletrônica de varredura do martelo e bigorna articulados. B) bigorna, M) martelo, MM) manúbrio do martelo, PAM) processo anterior do martelo, AIM) articulação incudomalear, PL) processo longo, PC) processo curto e CM) cabeça do martelo. Barra de escala: 1mm.

A estrutura da articulação incudomalear foi investigada através da MEV (fig. 13a, b). O martelo da cutia apresenta-se fixado à bigorna fazendo com que, durante a

vibração da membrana timpânica, estes dois ossículos se movam em bloco, assim como ocorre em outros animais (Amim e Tucker, 2006).

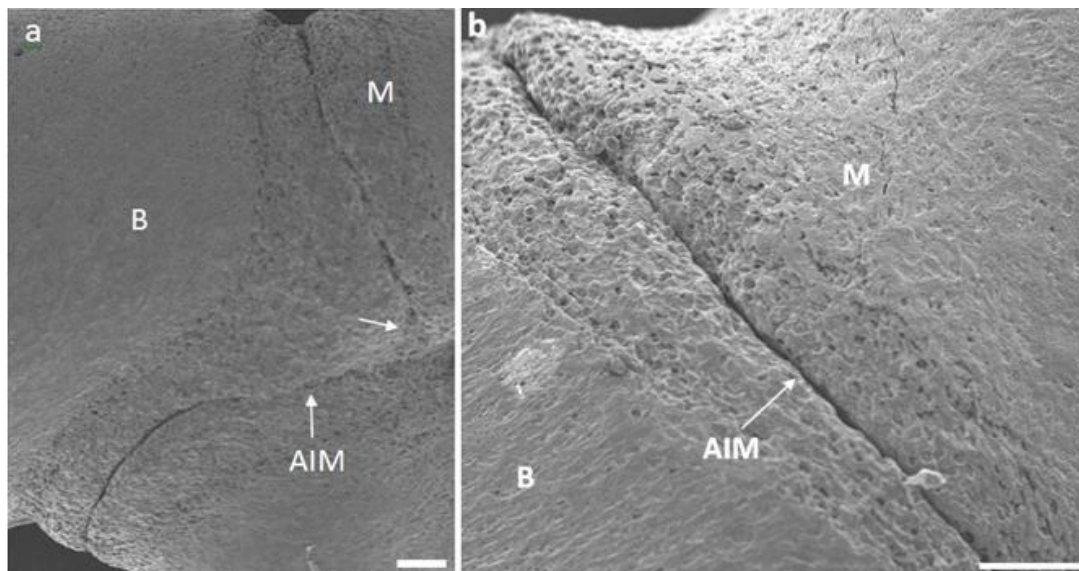


Fig 14. Micrografia eletrônica de varredura da articulação incudomalear. a) observar a forma em “V” da articulação entre o martelo e a bigorna indicada com uma cabeça da seta. b) maior amplificação da articulação incudomalear apresentando a calcificação entre os ossos envolvidos. B) bigorna, M) martelo e AIM) articulação incudomalear. Barra de escala: 100 μ m (a,b).

A figura 14 (a,b) apresenta a microestrutura do manúbrio do martelo da cutia. Esta estrutura revela uma característica peculiar deste animal que é a presença de dois arcos na formação do manúbrio. Entre estes arcos há a presença de uma membrana. O arco mais medial está em contato direto com a membrana timpânica. O topo do manúbrio (seta em b) está associado com a estrutura cônica da membrana timpânica, com o ápice voltado para a orelha média e a base para a orelha externa. O ápice da membrana timpânica formado pelo topo do manúbrio do martelo recebe o nome de “umbigo”.

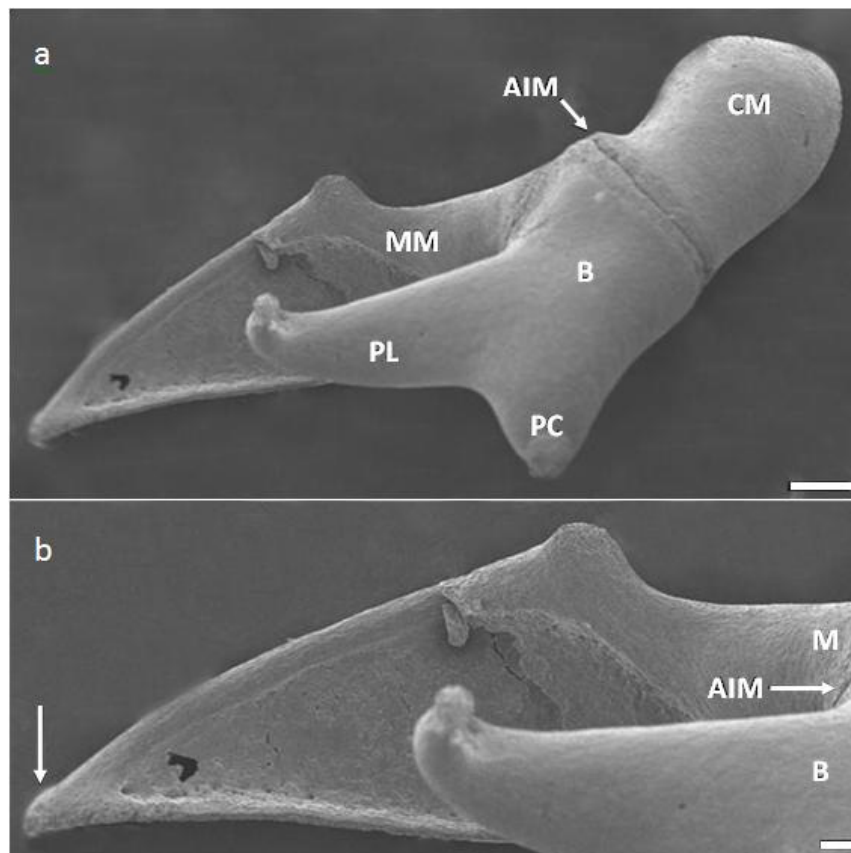


Fig. 15. Micrografia eletrônica de varredura do manúbrio do martelo (a,b), sobre posto pela presença da bigorna, a seta (em b) representa o topo do manúbrio, local de formação do umbigo da membrana timpânica. CM) cabeça do martelo, M) martelo, B) bigorna, AIM) articulação incudomaleolar, PL) processo longo, PC) processo curto e MM) manúbrio do martelo. Barra de escala a) 300 μ m b) 100 μ m.

A figura 15 mostra com maior detalhe a morfologia do manúbrio do martelo.

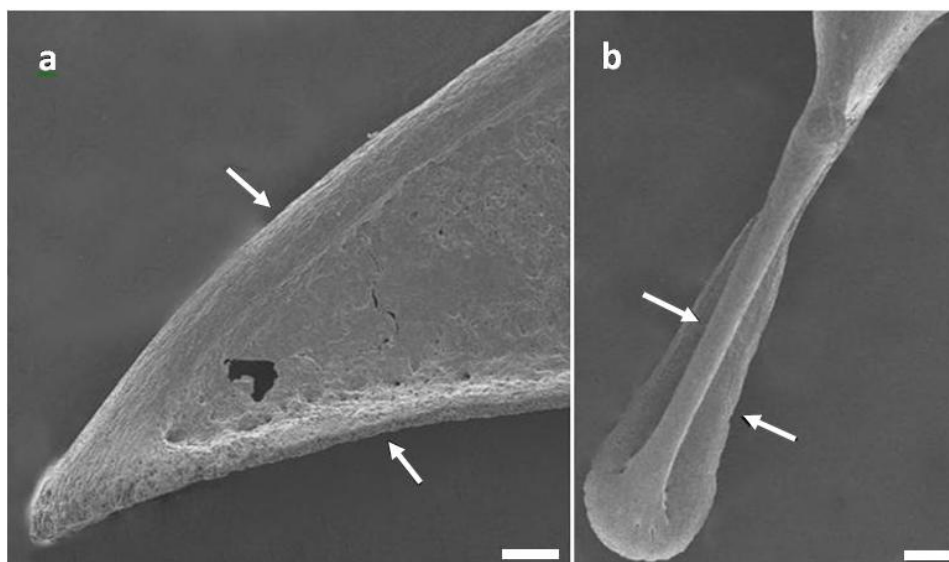


Fig. 16. Microestrutura do manúbrio do martelo. a) plano anterior, b) plano medial. As setas evidenciam a presença de dois arcos. Escala de barra a) 100 μ m b) 200 μ m.

A microestrutura do estribo pode ser visualizada na figura 16. A morfologia deste osso é muito semelhante ao estribo humano, assim como do rato e do porquinho da índia.

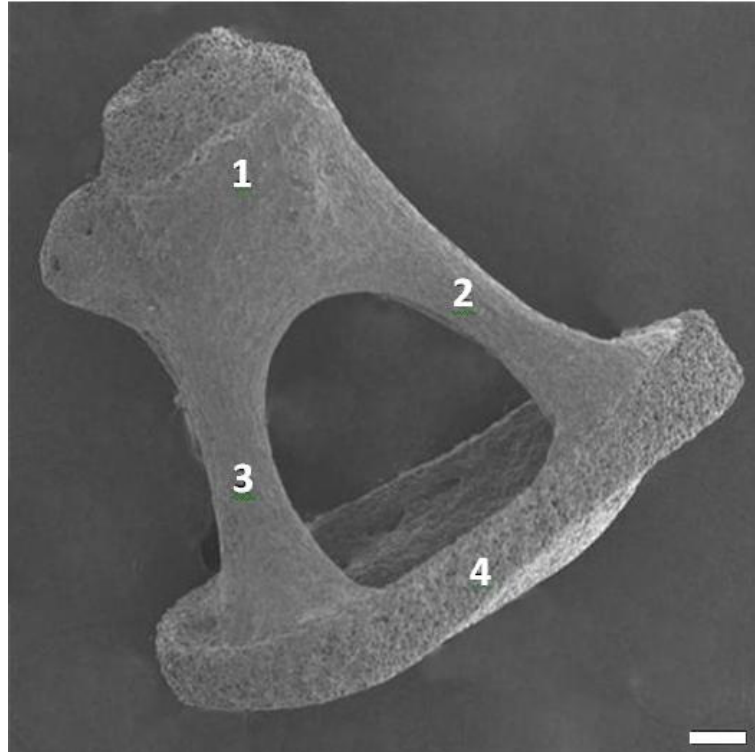


Fig. 17. Micrografia eletrônica de varredura do estribo. 1) cabeça do estribo, 2) arco posterior, 3) arco anterior e 4) base (footplate) do estribo. Barra de escala 100 μ m.

3.4.2 – Cóclea e Células Ciliadas

A MEV foi utilizada para visualizar a microestrutura da cóclea e hemicóclea. Em um aumento de 20 x na base da cóclea é possível visualizar as janelas oval e redonda (Fig. 17).

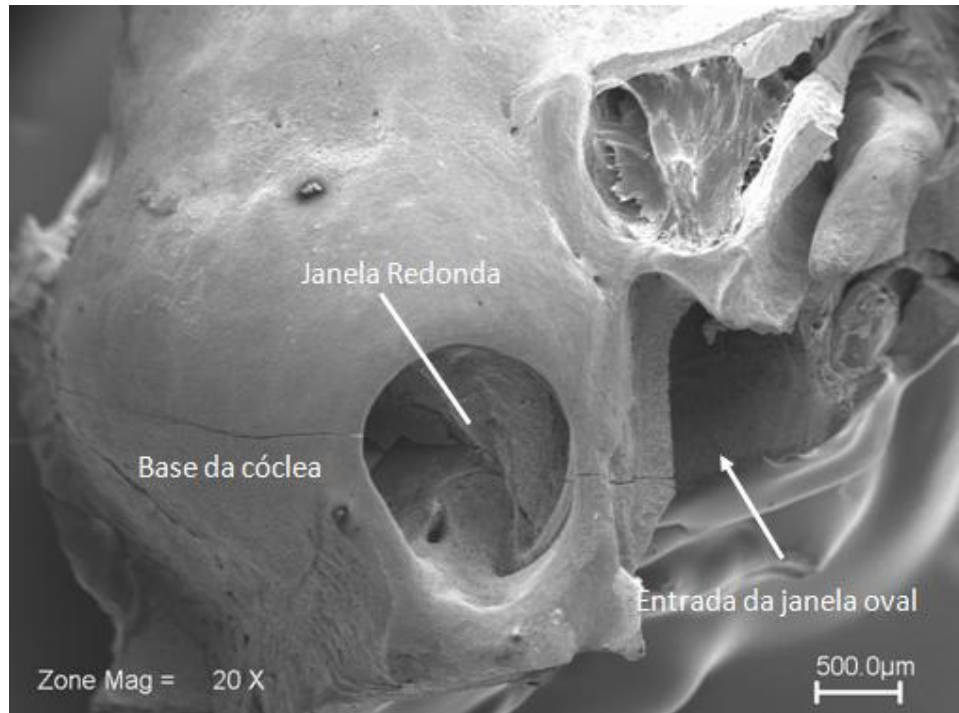


Fig. 18. Micrografia eletrônica de varredura mostrando a base da cóclea (aumento de 20x). Observar a janela redonda e a janela oval.

Uma MEV da região interna da cóclea revelou a presença de feixes nervosos que emergem pelo meato acústico interno: os nervos facial, coclear e vestibular, além da presença dos gânglios vestibular e coclear (Fig. 18). A imagem revela também uma característica do nervo facial: ele é mais delgado que os outros nervos adjacentes. O nervo facial é um nervo misto, motor e sensorial, e está relacionado à contração dos músculos da face (mímica facial).

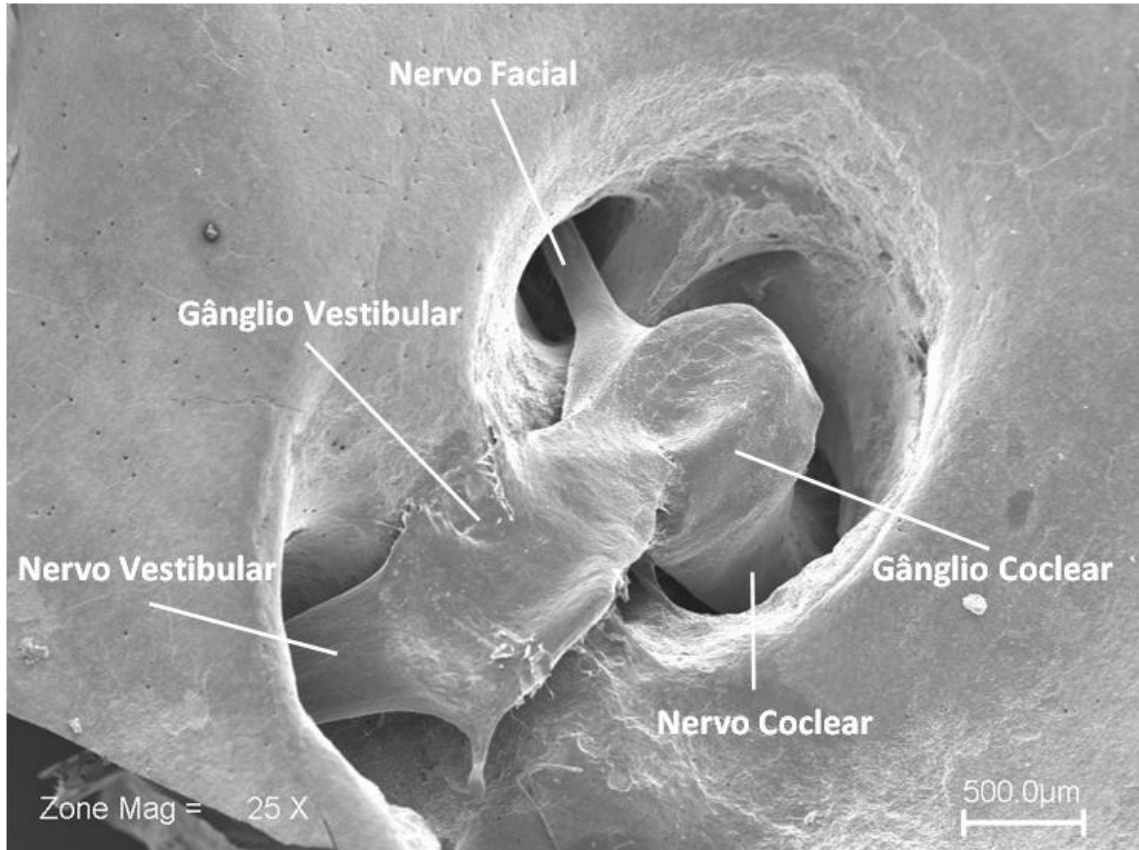


Fig. 19. Micrografia eletrônica de varredura da porção interna da parte petrosa óssea da cutia. Nota-se o meato acústico interno com a emergência dos nervos cranianos VII e VIII.

As MEVs da hemicóclea revelaram que a cóclea desse animal possui 4,5 voltas em torno do modíolo (Fig. 19). A figura apresenta também as escalas timpânica (inferior) e vestibular (superior). A comunicação entre estas duas escalas no topo da cóclea, o helicotrema, também é mostrado na imagem, além da escala média (duto coclear). O comprimento da cóclea do ápice até a base é de $4 \pm 0,064$ mm. A cóclea é o órgão de transdução de som do aparato auditivo dos mamíferos.

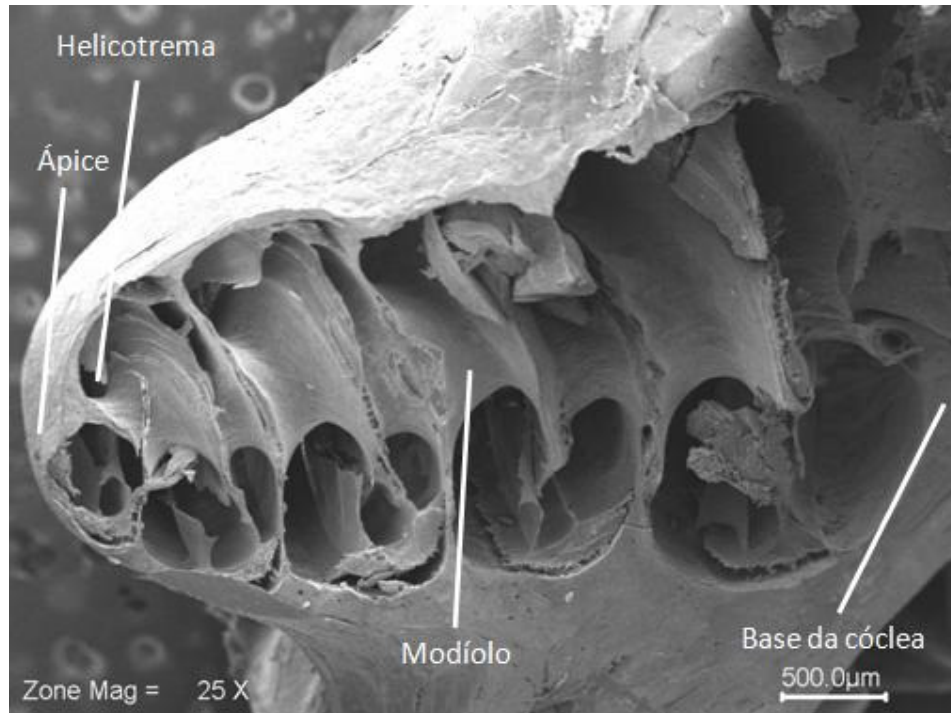


Fig. 20. Micrografia eletrônica de varredura mostrando a hemicóclea projetada em direção à orelha média da cutia. Observar as 4,5 voltas em torno do modíolo.

A figura 20 mostra uma ampliação da lâmina espiral da rampa médio-superior, que é um importante elemento de sustentação do órgão de Corti e fixação do ducto coclear. Nota-se na figura a estrutura do modíolo, além dos forames espirais que acomodam os gânglios espirais, que formarão o nervo coclear na cavidade mais interna do modíolo.

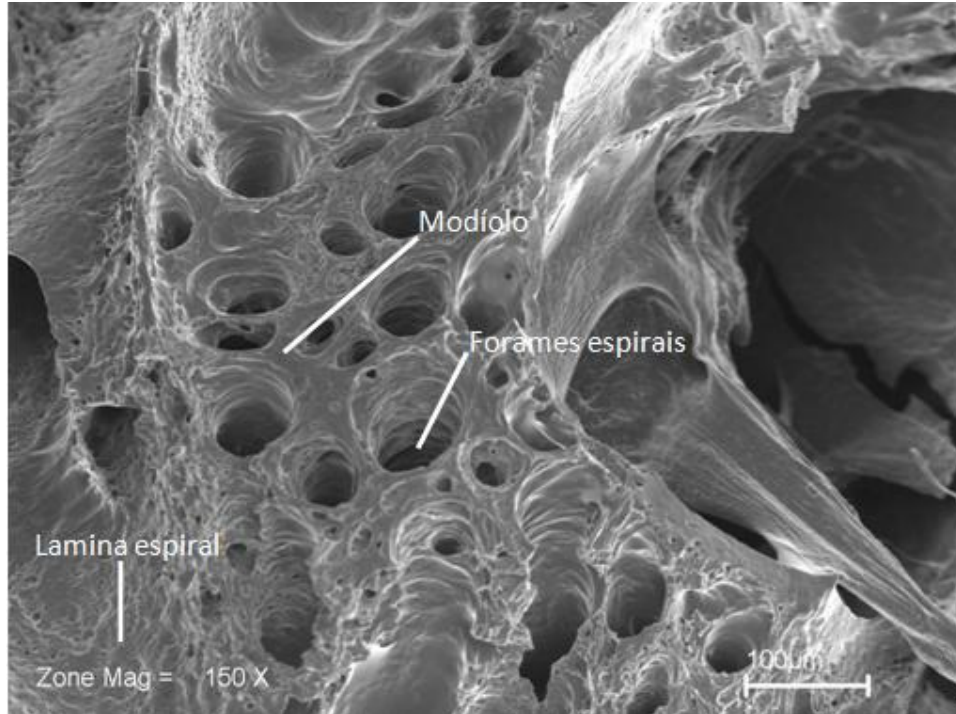


Fig. 21. Micrografia eletrônica de varredura mostrando uma ampliação da estrutura do modíolo. Observar os forames espirais e a lamina espiral localizada mais lateralmente.

Os feixes nervosos provenientes do órgão de *Corti* atravessam as foraminas nervosas na lâmina espiral em direção aos forames espirais no modíolo para a formação do gânglio espiral. A figura 21 mostra os feixes nervosos aferentes atravessando as foraminas nervosas na lamina espiral. Observar o órgão de Corti localizado à esquerda.

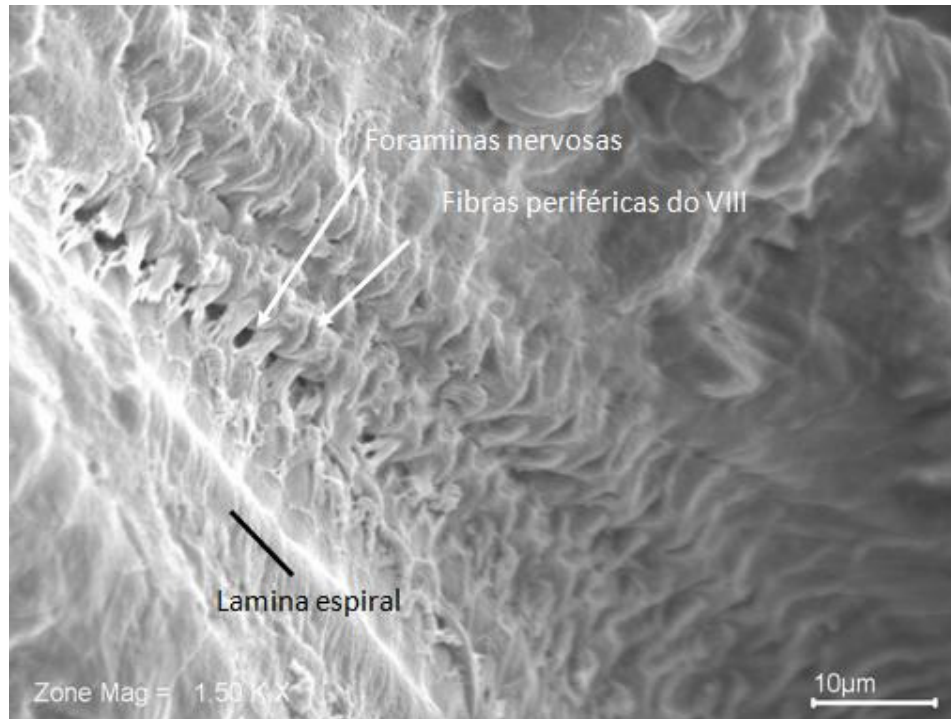


Fig. 22. Micrografia eletrônica de varredura mostrando o conjunto de feixes nervosos aferentes e as foraminas nervosas.

O complexo formado pelo Órgão de *Corti* possui uma série de estruturas associadas relacionadas com a sua sustentação. Durante o processo de transdução, por exemplo, o deslocamento das membranas de Reissner e Basilar são de grande importância para a movimentação dos estereocílios. A figura 22 mostra algumas estruturas associadas ao Órgão de *Corti*.

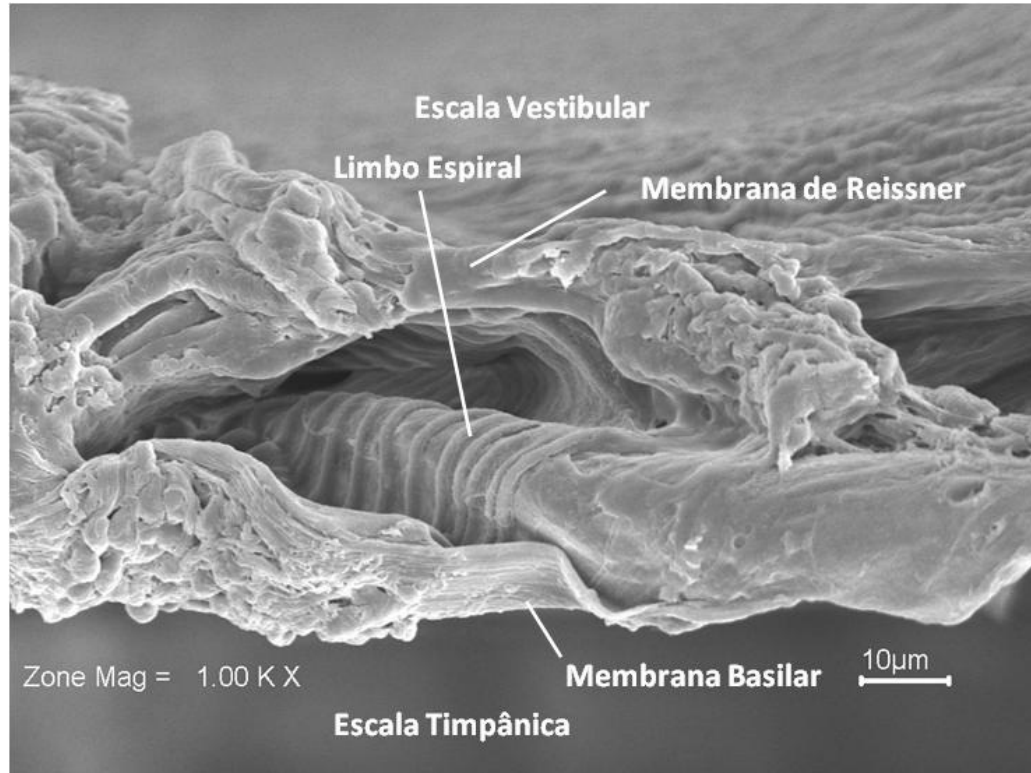


Fig. 23. Micrografia eletrônica de varredura da estrutura de sustentação do órgão de *Corti* (aumento de 1000x). Observar a divisão estabelecida pelas membranas de Reissner e basilar em escalar média e timpânica, respectivamente.

A posição relativa das CCI e CCEs ao longo da membrana basilar é de fundamental importância para o tipo de amplificação e transmissão do som para o córtex auditivo. A MEV destas estruturas mostra o padrão de organização das fileiras de células ciliadas tanto externas quanto internas. Na maioria dos mamíferos, as CCEs estão dispostas em 3 fileiras e seus cílios estão organizados em formato de “V” ou “W”. A figura 23 apresenta o formato dos cílios das CCEs da cutia, assim como sua disposição em 3 fileiras ao longo da espiral da cóclea.

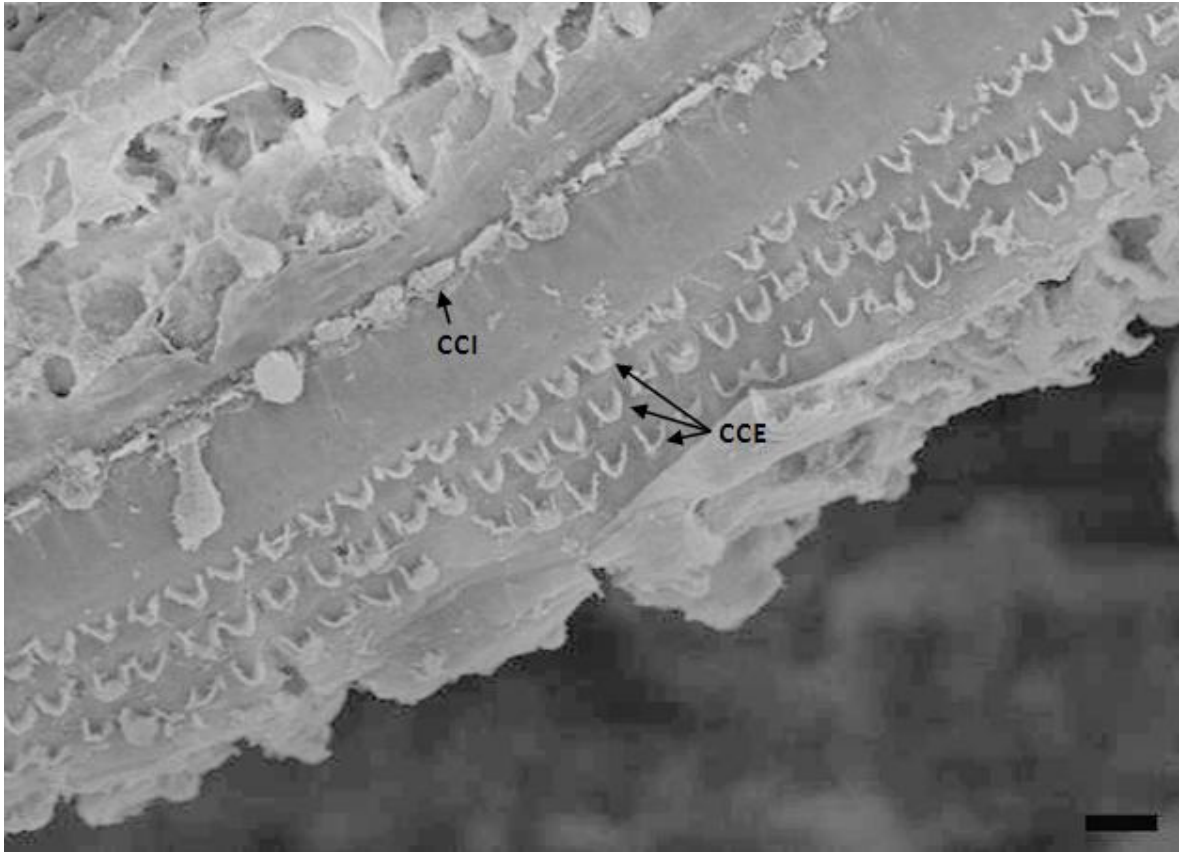


Fig. 24. Micrografia eletrônica de varredura das CCI e CCEs da cóclea da cutia dispostas em uma e três fileiras, respectivamente, ao longo da espiral. Barra de escala: 10 μ m.

A figura 24 revela a estrutura dos cílios das CCEs, que se dispõem em forma de "V". Observar a presença de otocônias em meio às células ciliadas.

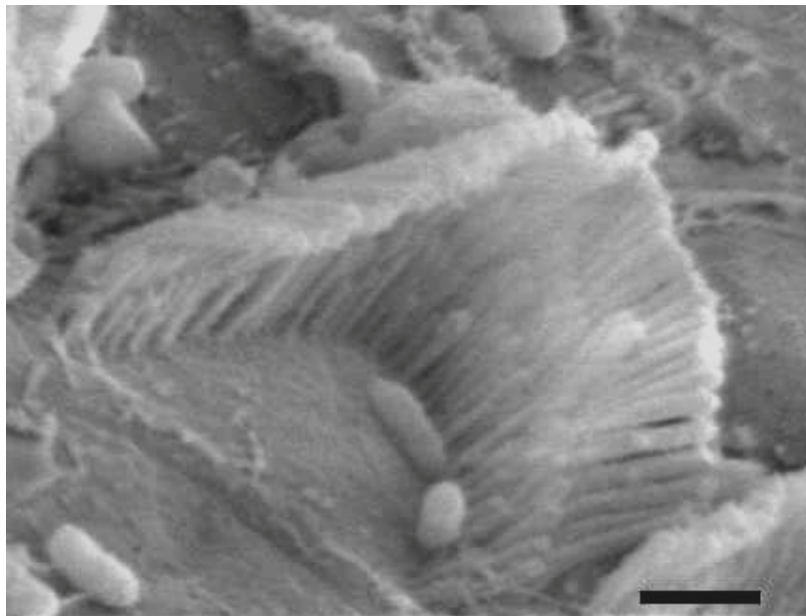


Fig. 25. Micrografia eletrônica de varredura dos cílios de uma CCE da cutia, padronizada em forma de "V". Observar a presença de otocônias. Barra de escala 1 μ m.

A tabela IV apresenta os valores médios do comprimento dos cílios das regiões basal, média e apical do Órgão de *Corti* da cutia. Estes dados demonstram que o comprimento destes cílios é mais curto na porção basal da membrana basilar e alongam-se à medida que se aproximam da porção apical.

Tabela IV. Comprimento dos cílios das CCEs com desvio padrão das espiras: basal, média e apical da cóclea da cutia (n=3).

Espira	Comprimento Médio (μ m)
Basal	2,01 \pm 0,105
Média	2,73 \pm 0,0513
Apical	3,53 \pm 0.0985

4 - DISCUSSÃO:

4.1- ARRANJOS DA ORELHA MÉDIA

A cutia é um animal diurno bastante ágil, que habita desde florestas fechadas a savanas, em locais próximos a rios e lagos (NOWAK, 1991). Estudos sugerem que animais que possuem grandes bulas timpânicas habitam áreas secas enquanto aqueles que possuem bula timpânica pequena habitam áreas úmidas (LAY, 1972). Roedores que apresentam a cavidade da orelha média aumentada, aparentemente tendem a apresentar maior sensibilidade auditiva para baixas frequências (WEBSTER, 1962; OAKS, 1967; LAY, 1972). Alguns estudos sugerem que o aumento da sensibilidade do aparato auditivo pode estar relacionado, em parte, com o alargamento dos espaços da orelha média (HUNT, 1974). Entretanto, um estudo feito com 26 espécies de heteromídeos não demonstrou esta correlação (WEBSTER ;WEBSTER, 1975). A peculiaridade ecológica da cutia poder habitar desde florestas fechadas a savanas levanta várias questões importantes sobre as adaptações da orelha média deste animal que, além disso, é diurno. Investigações adicionais, incluindo a audiometria de comportamento, são necessárias para estabelecer com clareza as correlações morfofuncionais da orelha média da cutia.

Em répteis e aves, a transmissão da onda sonora entre a membrana timpânica e a janela oval é feita por apenas um ossículo (columela) (WEVER, 1978). Nos mamíferos, o contato entre essas duas estruturas é feito por uma cadeia ossicular composta por três pequenos ossos articulados (martelo, bigorna e estribo) (BEAR, 2008). Os dados obtidos no presente trabalho indicam que a cutia possui um estribo com características muito semelhantes àsquelas encontradas em outros mamíferos como, por exemplo, o rato ou mesmo os humanos, com a cabeça articulada com o processo lenticular da bigorna, de onde se originam dois arcos (anterior e posterior)

que se prolongam até se encontrarem com a base do estribo, que sela a janela oval já na entrada da cóclea.

Dois sistemas da orelha média são utilizados para amplificação sonora, (1) o sistema de alavanca e (2) a diferença de pressão hidráulica na janela oval e na membrana timpânica. Em humanos, estes dois sistemas fornecem uma amplificação da onda sonora da ordem de 17 vezes (MENG, 2003). De acordo com os resultados obtidos no presente trabalho, através das medições da membrana timpânica, a orelha média da cutia amplifica em cerca de 27 vezes o som proveniente do meio ambiente até sua chegada à cóclea. Este valor é maior que o encontrado em humanos que pode chegar a 23 vezes.

O martelo da cutia apresenta uma estrutura muito semelhante ao de outros roedores. Entretanto, o manúbrio do martelo deste animal apresenta um arco duplo com uma membrana disposta entre eles. Este achado não possui similar na literatura para outros mamíferos até o momento. Algumas publicações apresentam fotomicrografias do manúbrio do martelo de alguns roedores, como do rato (wistar) e da cobaia (AMIN ;TUCKER, 2006; ALBUQUERQUE et al., 2009), mas as imagens não fornecem uma idéia clara da estrutura óssea do manúbrio. Esta estrutura na cutia pode estar envolvida com a otimização da transferência da energia sonora em altas frequências, por um mecanismo de ressonância.

A microscopia eletrônica de varredura (MEV) foi utilizada no presente estudo para determinar os detalhes anatômicos de cada ossículo e da cadeia ossicular. A investigação dessas estruturas ósseas em humanos através da MEV revelou que o martelo, o corpo e o processo longo da bigorna e os arcos do estribo apresentam uma aparência fibrosa, além de possuírem forames que são importantes para o suprimento sanguíneo do osso (CHEN et al., 2008). A articulação incudomaleolar da

cutia apresenta um aspecto rígido, como ocorre também no rato africano (*Heliophobius*) (FLEISCHER, 1978). Análises da articulação incudomaleolar em cobaia e em humanos revelam que esta apresenta uma grande flexibilidade entre as articulações da cadeia ossicular (incudomaleolar e incudoestapedial). A cobaia apresenta maior sensibilidade para sons de baixa frequência e o rato para altas frequências (MILLER, 1970; SMITH, 1975). Ainda não está completamente definida a maneira pela qual a fusão da articulação incudomaleolar influencia na audição do animal. Entretanto, o arranjo e o grau de flexibilidade da orelha média podem afetar sua faixa de audição (AMIN ;TUCKER, 2006). Em humanos e ratos a fusão do martelo com a bigorna está associada com algumas síndromes que causam, dentre outras características, a perda auditiva. Os dados apresentados no presente estudo indicam que a cutia apresenta uma articulação incudomaleolar rígida, o que poderia sugerir uma maior sensibilidade para sons de altas frequências audíveis para este animal.

Alguns modelos matemáticos, baseados em características morfológicas da orelha média têm sido propostos para determinar a faixa de frequência audível de alguns animais (ROSOWSKI, 1992; BLANCO ;RINDERKNECHT, 2008). Tomando como parâmetro o modelo matemático proposto por Rosowski (1992), a cutia apresenta uma tendência para ouvir altas frequências (faixa audível: 40 Hz a 32585 Hz, melhor frequência audível: 5919 Hz).

4.2 – ANÁLISE DA CÓCLEA E CÉLULAS CILIADAS ATRAVÉS DA MEV

Como o papel da cóclea no processamento sensorial é eminentemente mecânico, sua função depende bastante da sua estrutura física (CAI et al., 2005). Em mamíferos, a cóclea possui uma forma espiralada, diferente de pássaros e

répteis (MANLEY, 2000). A cóclea possui de 1,5 a 4,5 voltas em torno de seu eixo, dependendo da espécie de mamífero (EDGE et al., 1998; THORNE et al., 1999). Durante muito tempo, se imaginou que o formato espiral da cóclea era útil apenas para otimizar o uso do espaço no crânio dos animais. Recentemente, entretanto, foi demonstrado que o formato espiral tem o efeito de amplificar a energia da onda sonora propagando pela cóclea, principalmente das ondas com baixa frequência (MANOUSSAKI et al., 2008). A forma em espiral da cóclea também resultou no alongamento da papila auditiva e aumentou a faixa de sensibilidade à frequência dos mamíferos (MANOUSSAKI et al., 2008). Em mamíferos terrestres existe uma correlação entre a faixa de frequências audíveis e o número de voltas na cóclea (WEST, 1985). Nossas análises da cóclea da cutia revelaram que este animal possui uma espiral com 4,5 voltas em torno de seu eixo, maior do que em cães (3,75) ou bois (2,75), que são animais com o tamanho do corpo maior que o da cutia, mas que não habitam nichos ecológicos tão variados quanto este animal.

A MEV aplicada ao órgão de *Corti* da cutia revelou a presença de 3 linhas de células ciliadas externas em forma de “V”, próximas da estria vascular e uma linha simples de células ciliadas internas mais próximas à margem da membrana basilar, semelhante ao que ocorre com outros mamíferos estudados. No porco, por exemplo, as células ciliadas externas, em formato de “V”, são dispostas sobre a membrana basilar em três linhas próximas à estria vascular; já as células ciliadas internas se dispõem em uma única linha próxima à margem da membrana basilar (LOVELL; HARPER, 2007). O comprimento dos estereocílios é diferente ao longo da espiral da membrana basilar, aumentando a medida que se atinge o ápice da cóclea. Estas estruturas estão envolvidas no processo de transdução do som a partir de sua deflexão promovida pela membrana tectória (BEAR et al., 2008). Na cutia o

comprimento destes cílios é menor na base e maior no ápice, condizente com o que é encontrado em outros mamíferos. O comprimento dos cílios está relacionado com a tonotopia da membrana basilar, com frequências altas na base da cóclea, próximas à janela oval e frequências baixas no ápice deste órgão, próximo ao helicotrema.

5 - CONCLUSÃO

O sistema auditivo periférico da cutia é organizado de maneira similar ao de outros mamíferos. Uma exceção é o manúbrio do martelo, que possui dois arcos, sendo um medial (ligado à membrana timpânica) e outro mais lateral; ambos convergindo inferiormente, o que não é encontrado em nenhum outro mamífero. Sugere-se que esta característica esteja envolvida com a amplificação de ondas sonoras de altas frequências.

A capacidade de amplificação sonora da orelha média da cutia, resultante do casamento de impedância, é de cerca de 27 vezes. A articulação incudomaleolar da cutia é rígida, sugerindo uma adaptação para aumentar a sensibilidade auditiva para sons de altas frequências.

De acordo com as medições da orelha média, pôde-se determinar a faixa de frequência audível da cutia: 40 Hz para o limite mínimo, 32585 Hz para limite máximo e 5919 Hz para a melhor frequência, resultando em uma tendência para altas frequências audíveis neste animal.

A cóclea da cutia possui três fileiras de células ciliadas externas próximas à estria vascular e apenas uma fileira de células ciliadas internas ao longo da membrana basilar, característica que é compatível com outros mamíferos.

As dimensões dos ossículos da orelha média tendem a aumentar com o tamanho do crânio da cutia, da maneira esperada pela equação alométrica.

6 - REFERÊNCIAS

ADES, H.V.; ENGSTRÖM, H.W. Anatomy of the Inner Ear. **Handbook of Sensory Physiology**, 1974.

ALBUQUERQUE, A.A.; ROSSATO, M.; OLIVEIRA, J.A.; HYPPOLITO, M.A. Understanding the anatomy of ears from guinea pigs and rats and its use in basic otologic research. **Brazilian Journal of Otorhinolaryngology**, 75, 43-49, Jan-Feb. 2009.

AMIN, S.; TUCKER, A.S. Joint formation in the middle ear: lessons from the mouse and guinea pig. **Developmental Dynamics**, 235, 5, 1326-1333, May. 2006.

ASQUITH, N.M., TERBORGH, J., ARNOLD, A. E.; RIVEROS. The fruits the agouti ate: *Hymenaea courbaril* seed fate when its disperser is absent. **Journal of Tropical Ecology**, 15, 229-235, 1999.

BEAR, M.F.; CONNORS, B.W.; PARADISO, M.A. **Neurociências: desvendando o sistema nervoso**. 3. Artmed, Porto Alegre. 2008. 896

BITTER, K.S., HEFFNER, R.S., KOAY, G. AND HEFFNER, H.E. Behavioral audiogram of the short-tailed fruit bat, *Carollia perspicillata*. **ARO Abstracts**, 24, 63-64, 2001.

BLANCO, R.E.; RINDERKNECHT, A. ESTIMATION OF HEARING CAPABILITIES OF PLEISTOCENE GROUND SLOTHS (MAMMALIA, XENARTHRA) FROM MIDDLE-EAR ANATOMY. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 28, 274-276, March. 2008.

CAI, H.; MANOUSSAKI, D.; CHADWICK, R. Effects of coiling on the micromechanics of the mammalian cochlea. **Journal of the Royal Society Interface**, 2, 4, 341-348, Sep 22. 2005.

CANTOS, R.; COLE, L.K.; ACAMPORA, D.; SIMEONE, A.; WU, D.K. Patterning of the mammalian cochlea. **Proceedings of the National Academy of Sciences USA**, 97, 22, 11707-11713, Oct 24. 2000.

CHEN, H.; OKUMURA, T.; EMURA, S.; SHOUMURA, S. Scanning electron microscopic study of the human auditory ossicles. **Annals of Anatomy**, 190, 1, 53-58, 2008.

CLACK, J.A. Discovery of the earliest-known tetrapod stapes. **Nature**, 342, 6248, 425-427, Nov 23. 1989.

DUBOST, G. Ecology and social life of the red acouchy, *Myoprocta exilis*; comparison with the orange-rumped agouti, *Dasyprocta leporina*. **Journal of Zoology**, 214, 107-112, 1988.

EDGE, R.M.; EVANS, B.N.; PEARCE, M.; RICHTER, C.P.; HU, X.; DALLOS, P. Morphology of the unfixed cochlea. **Hearing Research**, 124, 1-2, 1-16, Oct. 1998.

EISEMBERG, J. **Mammals of the Neotropics**. University of Chicago, Chicago. 1989.

FAY, R.R.; POPPER, A.N. Evolution of hearing in vertebrates: the inner ears and processing. **Hearing Research**, 149, 1-2, 1-10, Nov. 2000.

FLEISCHER, G. Evolutionary principles of the mammalian middle ear. **Advances in Anatomy Embryology and Cell Biology**, 55, 5, 3-70, 1978.

FREEMAN, D.M.; MASAKI, K.; MCALLISTER, A.R.; WEI, J.L.; WEISS, T.F. Static material properties of the tectorial membrane: a summary. **Hearing Research**, 180, 1-2, 11-27, Jun. 2003.

GROSS, J.B.; HANKEN, J. Review of fate-mapping studies of osteogenic cranial neural crest in vertebrates. **Developmental Biology**, 317, 2, 389-400, May 15. 2008.

GUMMER, A.W.; HEMMERT, W.; ZENNER, H.P. Resonant tectorial membrane motion in the inner ear: its crucial role in frequency tuning. **Proceedings of the National Academy of Sciences USA**, 93, 16, 8727-8732, Aug 6. 1996.

HAUSER, M.D. The evolution of communication **Massachusetts Institute of Technology in Cambridge Press**, 12, 7, 771, 1997.

HEFFNER, R.; HEFFNER, H. Hearing in the elephant (*Elephas maximus*). **Science**, 208, 4443, 518-520, May 2. 1980.

HEFFNER, R.S. Primate hearing from a mammalian perspective. **The Anatomical Record. Part A, Discoveries in Molecular, Cellular and Evolutionary Biology**, 281, 1, 1111-1122, Nov. 2004.

HEFFNER, R.S.; HEFFNER, H.E. Vestigial hearing in a fossorial mammal, the pocket gopher (*Geomys bursarius*). **Hearing Research**, 46, 3, 239-252, Jul. 1990.

HEINE, P.A. Anatomy of the ear. **Veterinary Clinics of North America: Small Animal Practice**, 34, 2, 379-395, Mar. 2004.

HOSKEN, F.M.; SILVEIRA, A.C. Criação de cutias. **Aprenda fácil**, 4, 21-22, 2001.

HUDSPETH, A.J. The cellular basis of hearing: the biophysics of hair cells. **Science**, 230, 4727, 745-752, Nov 15. 1985.

HUNT, R.M., JR. The auditory bulla in Carnivora: an anatomical basis for reappraisal of carnivore evolution. **Journal of Morphology**, 143, 1, 21-75, May. 1974.

JARVIS, J.U. Eusociality in a mammal: cooperative breeding in naked mole-rat colonies. **Science**, 212, 4494, 571-573, May 1. 1981.

KÖPPL, C. Evolution of sound localisation in land vertebrates. **Current Biology**, 19, 15, 635-639, 2006.

LANGE, R.R.; ABILHÔA, V.; MARGARIDO, T.C.C.; MONTEIRO-FILHO, E.L.A. Relação entre peso e comprimento total em ninhadas de *Dasyprocta azarae* Lichtenstein, 1823 (Dasyproctidae, Mammalia) em cativeiro. **Arquivos de ciências veterinárias e zoologia**, 6, 2, 101-104, 2003.

LANGE, S.; BURDA, H.; WEGNER, R.E.; DAMMANN, P.; BEGALL, S.; KAWALIKA, M. Living in a "stethoscope": burrow-acoustics promote auditory specializations in subterranean rodents. **Naturwissenschaften**, 94, 2, 134-138, Feb. 2007.

LANGE, S.; STALLEICKEN, J.; BURDA, H. Functional morphology of the ear in fossorial rodents, *Microtus arvalis* and *Arvicola terrestris*. **Journal of Morphology**, 262, 3, 770-779, Dec. 2004.

LAY, D.M. The anatomy, physiology, functional significance and evolution of specialized hearing organs of gerbilline rodents. **Journal of Morphology**, 138, 1, 41-120, Sep. 1972.

LIAO, J.; ZHANG, Z.; LIU, N. Effects of altitudinal change on the auditory bulla in *Ochotona daurica* (Mammalia, Lagomorpha). **Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research**, 45, 151-154, 2007.

LOPES, J.B.; CAVALCANTE, R.R.; ALDEIDA, M.M.; CARVALHO, M.A.M.; MOURA, S.G.; DANTAS, L.A.F.; CONCEIÇÃO, W.L.F. Desempenho de Cutias (*Dasyprocta prymnolopha*) Criadas em Cativeiro do Nascimento até o Desmame em Teresina, Piauí. **Revista Brasileira de Zootecnia**, 33, 6, 2318-2322, 2004.

LOVELL, J.M.; HARPER, G.M. The morphology of the inner ear from the domestic pig (*Sus scrofa*). **Journal of Microscopy**, 228, Pt 3, 345-357, Dec. 2007.

MANLEY, G.A. Cochlear mechanisms from a phylogenetic viewpoint. **Proceedings of the National Academy of Sciences USA**, 97, 22, 11736-11743, Oct 24. 2000.

_____. An evolutionary perspective on middle ears. **Hear Res**, Sep 26. 2009.

MANOUSSAKI, D.; CHADWICK, R.S.; KETTEN, D.R.; ARRUDA, J.; DIMITRIADIS, E.K.; O'MALLEY, J.T. The influence of cochlear shape on low-frequency hearing. **Proceedings of the National Academy of Sciences USA**, 105, 16, 6162-6166, Apr 22. 2008.

MARTIN, T.; RUF, I. Paleontology. On the mammalian ear. **Science**, 326, 5950, 243-244, Oct 9. 2009.

MENG, J. The Journey from jaw to ear. **Biologist**, 50, 154-158, 2003.

MILLER, J.D. Audibility curve of the chinchilla. **Journal of the Acoustical Society of America**, 48, 2, 513-523, Aug. 1970.

NOWAK, R.M. **Walkers mammals of the world**. 5. The Johns Hopkins University Press, Baltimore e London. 1991.

NUMMELA, S.; SÁNCHEZ-VILLAGRA, M.R. Scaling of the marsupial middle ear and its functional significance. **Journal of Zoology**, 270, 2, 256-267, 2006.

OAKS, E.C. **Structure and function of inflated middle ears of rodents**. Doctoral Dissertation. Yale University, New Haven. 1967.

POPULIN, L.C.; YIN, T.C.T. Behavioral Studies of Sound Localization in the Cat. **The Journal of Neuroscience**, 18, 2147–2160, 1998.

RAPHAEL, Y.; ALTSCHULER, R.A. Structure and innervation of the cochlea. **Brain Research Bulletin**, 60, 5-6, 397-422, Jun 15. 2003.

ROSOWSKI, J.J. *In*: WEBSTER, D.B.; FAY, R.R.; POPPER, A.N. **Hearing in transitional mammals: predictions from the middle ear anatomy and hearing capabilities of extant mammals**. New York: Springer-Verlag, 1992, 615-631.

SAMPAIO, A.L.L.; OLIVEIRA, C.A.C.P. Structure and Ultrastructure of the Mammalian Inner Ear with Emphasis in the Cochlea. **Arquivos Internacionais de Otorrinolaringologia**, 10, 3, 228-240, 2006.

SMITH, C.A. Innervation of the cochlea of the guinea pig by use of the Golgi stain. **Annals of Otology, Rhinology and Laryngology**, 84, 443–458, 1975.

SOBOTTA, J.; WERNECK, H. **Atlas de anatomia humana Sobotta**. 21. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro. 2000. 417

THORNE, M.; SALT, A.N.; DEMOTT, J.E.; HENSON, M.M.; HENSON, O.W., JR.; GEWALT, S.L. Cochlear fluid space dimensions for six species derived from reconstructions of three-dimensional magnetic resonance images. **Laryngoscope**, 109, 10, 1661-1668, Oct. 1999.

TUCKER, A.S.; WATSON, R.P.; LETTICE, L.A.; YAMADA, G.; HILL, R.E. Bapx1 regulates patterning in the middle ear: altered regulatory role in the transition from the proximal jaw during vertebrate evolution. **Development**, 131, 6, 1235-1245, Mar. 2004.

WANG, Y.; HU, Y.; MENG, J.; LI, C. An ossified Meckel's cartilage in two Cretaceous mammals and origin of the mammalian middle ear. **Science**, 294, 5541, 357-361, Oct 12. 2001.

WEBSTER, D.B. A function of the enlarged middle ear cavities of the kangaroo rat, *Dipodomys*. **Physiological Zoology**, 35, 248-255, 1962.

WEBSTER, D.B.; WEBSTER, M. Auditory systems of Heteromyidae: functional morphology and evolution of the middle ear. **Journal of Morphology**, 146, 3, 343-376, Jul. 1975.

WEST, C.D. The relationship of the spiral turns of the cochlea and the length of the basilar membrane to the range of audible frequencies in ground dwelling mammals. **Journal of the Acoustical Society of America**, 77, 3, 1091-1101, Mar. 1985.

WEVER, E.G. **The Reptile Ear: Its structure and function**. Princeton University Press, Princeton. 1978.

WYSOCKI, J. Dimensions of the vestibular and tympanic scalae of the cochlea in selected mammals. **Hear Res**, 161, 1-2, 1-9, Nov. 2001.

Livros Grátis

(<http://www.livrosgratis.com.br>)

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)
[Baixar livros de Matemática](#)
[Baixar livros de Medicina](#)
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)
[Baixar livros de Meteorologia](#)
[Baixar Monografias e TCC](#)
[Baixar livros Multidisciplinar](#)
[Baixar livros de Música](#)
[Baixar livros de Psicologia](#)
[Baixar livros de Química](#)
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)
[Baixar livros de Serviço Social](#)
[Baixar livros de Sociologia](#)
[Baixar livros de Teologia](#)
[Baixar livros de Trabalho](#)
[Baixar livros de Turismo](#)