



UFRGS
UNIVERSIDADE FEDERAL
DO RIO GRANDE DO SUL



**INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL**

JANAÍNA CARRION WICKERT

**RELAÇÕES FILOGENÉTICAS DA SUBFAMÍLIA DELPHININAE
(DELPHINIDAE: CETARTIODACTYLA)**

PORTO ALEGRE
2018

JANAÍNA CARRION WICKERT

**RELAÇÕES FILOGENÉTICAS DA SUBFAMÍLIA DELPHININAE
(DELPHINIDAE: CETARTIODACTYLA)**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Instituto de Biociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, como requisito parcial à obtenção do título de Doutora em Biologia Animal.

Área de concentração: Biologia comparada

Orientador: Prof. Dr. Ignacio Benites Moreno

PORTO ALEGRE
2018

JANAÍNA CARRION WICKERT

**RELAÇÕES FILOGENÉTICAS DA SUBFAMÍLIA DELPHININAE
(DELPHINIDAE: CETARTIODACTYLA)**

Aprovada em ____ de _____ de 2018.

BANCA EXAMINADORA

Dr. Caio José Carlos

Dr. Márcio Borges-Martins

Dr. Mário Alberto Cozzuol

GRITO

Ouçõ gritos
Angustiantes,
Aterradores,
Todos os instantes.
São vidas sufocadas.
Junto-me a estes e
Grito... grito sim...
Em protesto claro
À fome,
À miséria.
Clamo na esperança
De ver um dia
Justiça e direito
Sobrepujarem seus intentos.
Grito... grito sim...
Em favor da natureza.
Alinho-me ao confronto incessante
Das palavras
Contra a rudeza dos machados.
Peço, suplico cultura às crianças.
D'um país com este porte,
Com esta envergadura.
Grito... grito sim...
Por um mínimo de cultura.
Por todo aquele que um dia
Perdeu-se nas garras das ditaduras.
Grito... grito sim...
Em favor da humanidade,
Contra a corrida armamentista
Que ameaça a sua existência
Em louca realidade.
Grito... grito sim...

Francisco José Wickert (Grito 1982)

AGRADECIMENTOS

Agradeço todo esforço e dedicação dos pesquisadores, curadores e de suas equipes de trabalho que coletaram, guardaram e organizaram o material osteológico dos cetáceos utilizados neste estudo. Sem a existência de museus e coleções científicas, com certeza, este trabalho não seria possível.

A todos os colegas do Centro de Estudos Costeiros, Limnológicos e Marinhos (CECLIMAR/ UFRGS) que me acolheram com muito carinho. Em especial ao Derek, que muito antes de ser colega, já era um grande amigo e à Carla que soube entender as necessidades de um final de doutorado.

Aos estagiários do Setor de Coleções do Museu de Ciências Naturais (MUCIN/UFRGS): Eduarda Barrionuevo, Natália Torquato, Nathan Becker, Maitê Zanella, Millena Hoffmann e Sara Fumagalli que entenderam minha “ausência”, a difícil fase que foi o final do doutorado e, além disso, deram suporte para que todas as atividades do setor continuassem sendo realizadas.

À família Laeta, que por duas vezes me recebeu em sua casa e me levou para conhecer um pouquinho mais da ‘Cidade Maravilhosa’. Em especial à Maíra, sempre muito disposta a ajudar.

Aos colegas (atuais e antigos) do Laboratório de Sistemática e Ecologia de Aves e Mamíferos Marinhos (LABSMAR), em especial àqueles que acompanharam de perto grande parte dessa jornada: Caio Carlos, Camila Rigon, Dandara Rodrigues, Derek Blaese, Elisa Ilha, Guilherme Frainer, Karina Amaral, Paola Folleto, Silvana Bottini, Vanessa Heisler e Yuri Camargo.

Ao meu orientador, pela liberdade na realização deste trabalho e por sempre confiar no meu potencial.

Ao professor, colega e amigo Caio José Carlos, sem o qual esta tese teria sido muito mais difícil.

Aos colegas e amigos que fiz durante minha estada na UNISINOS, em especial à Greicy Ruenes, Jéssica Huck, Larissa Oliveira, Luiz Ernesto Costa-Schimdt, Marlon Ferraz e Natália Procksch.

Aos amigos e colegas do Grupo de Estudos de Mamíferos Aquáticos do Rio Grande do Sul (GEMARS): Daniel Danilewicz, Federico Sucunza, Larissa Oliveira, Lucas Milmann, Márcio Borges-Martins, Paulo Ott e Rodrigo Machado.

A minha família: Francisco, Luiza, Maíra, Thiago, Rafael, Rejane e Raquel onde cada um, da sua forma, me apoia e incentiva. Em especial (sempre!) ao meu pai e minha mãe pois é impossível expressar toda gratidão que tenho por tudo que fizeram por mim, com certeza só cheguei até aqui por causa do incentivo e amor de deles e ao meu esposo Rafael que vem acompanhando minha caminhada desde a graduação mas, nos últimos anos, tem sido uma parte fundamental do meu alicerce, me incentivando e encorajando.

E por último, mas nunca menos importante à Baronesa, Minke, Petite, Slater, Tino e Willy que fazem os meus dias ficarem mais alegres e sempre são os melhores remédios para aliviar meus momentos de tensão.

SUMÁRIO

Resumo	1
Abstract	2
Apresentação	3
CAPÍTULO I - Introdução e principais resultados	4
Literatura citada	12
CAPÍTULO II - Relações filogenéticas da subfamília Delphininae (Cetartiodactyla: Delphinidae)	17
Resumo	18
Introdução	19
Material e métodos	23
Amostragem	23
Análise cladística	25
Resultados	27
Descrição dos caracteres	27
Crânio	28
Mandíbulas	43
Timpanoperióticos	44
Pós-crânio	47
Morfologia externa e coloração	52
Análises de parcimônia	54
Sinapomorfias	55
Discussão	80
Globicephalinae	81

Delphininae	83
<i>Stenella</i>	87
Golfinhos-pintados (<i>S. frontalis</i> e <i>S. attenuata</i>)	88
<i>Delphinus</i> , <i>L. hosei</i> , <i>S. coeruleoalba</i> , <i>S. longirostris</i> e <i>S. clymene</i>	89
Golfinho-listrado (<i>S. coeruleoalba</i>) + <i>L. hosei</i>	90
Golfinhos-rotadores (<i>S. longirostris</i> e <i>S. clymene</i>) + <i>Delphinus</i>	91
<i>Tursiops</i>	91
Notas taxonômicas	94
Literatura citada	94
Tabelas	104
Apêndice 1: Lista de espécimes utilizados neste estudo	106
Apêndice 2: Matriz de dados	107
CAPÍTULO III – Principais conclusões resultantes do trabalho	111
Literatura citada	114
Anexo 1: Guia para autores da Marine Mammal Science	116

RESUMO

Historicamente, a classificação de Delphininae (Delphinidae, Cetartiodactyla) não vem se mostrando congruente com as principais hipóteses de relacionamento, uma vez que alguns gêneros aparentemente não são monofiléticos e outros vem sofrendo alteração no número de espécies. Ainda hoje não existe consenso sobre o número e composição dos gêneros existentes em Delphininae. Na maioria dos estudos prévios, *Delphinus*, *Lagenodelphis*, *Stenella* e *Tursiops* são agrupados juntos na subfamília com adições/deleções de outros gêneros. Neste estudo, avaliamos o esqueleto cranial, pós-cranial, morfologia externa e coloração em 21 taxa terminais, tendo pelo menos um representante de cada gênero tradicionalmente agrupado em Delphininae. Empregou-se a análise de parcimônia com pesos implícitos. As relações filogenéticas aqui recuperadas são um misto de congruências e conflitos com as hipóteses baseadas em dados morfológicos e moleculares. No entanto, há pontos de convergência que merecem destaque: recuperamos um clado composto por ((*Sotalia guianensis* + *Sousa chinensis*) + ((*Stenella attenuata* + *Stenella frontalis*) + ((*Tursiops truncatus* + *Tursiops gephyreus*) + ((*Lagenodelphis hosei* + *Stenella coeruleoalba*) + (*Stenella longirostris* + (*Delphinus* sp. + *Stenella clymene*)))))). Esse clado é, pelo menos no que se refere aos seus membros, muito semelhante ao clado recuperado por LeDuc et al. (1999) e igual ao clado recuperado na análise de Caballero et al. (2008), sendo as diferenças percebidas apenas nas relações entre as espécies. O segundo ponto diz respeito ao gênero *Stenella*, que tradicionalmente é considerado não-monofilético. O presente estudo corrobora a polifilia de *Stenella* e assim como Rice (1998), sugere a divisão do grupo em pelo menos 3 gêneros.

PALAVRAS-CHAVE: filogenia; cladística; Delphinidae; Delphininae.

ABSTRACT

Historically, the classification of Delphininae (Delphinidae, Cetartiodactyla) has not been shown to be congruent with the main hypotheses of relationship, since some genera apparently are not monophyletic and others has been changing the number of species. There is no consensus on the number and composition of genera in Delphininae. In most of the previous studies, *Delphinus*, *Lagenodelphis*, *Stenella* and *Tursiops* are grouped together in the subfamily with additions/deletions of other genera. In this study, we evaluated the cranial and postcranial skeleton, external morphology and coloration in 21 terminal taxa, with at least one representative of each genus traditionally grouped in Delphininae. We used parsimony analysis with implied weighting. The phylogenetic relationships recovered are a mixture of congruences and conflicts with previous hypotheses based on morphological and molecular data. However, there are points of convergence that deserve to be highlighted: we recovered a clade composed of (*Sotalia guianensis* + *Sousa chinensis*) + ((*Stenella attenuata* + *Stenella frontalis*) + (*Tursiops truncatus* + *Tursiops gephyreus*) + (*Lagenodelphis hosei* + *Stenella coeruleoalba*) + (*Stenella longirostris* + (*Delphinus* sp. + *Stenella clymene*)))))). This clade is very similar to the clade recovered by LeDuc et al. (1999) and Caballero et al. (2008). The differences are related only with the relationships of the terminals. In this study, we also corroborates the *Stenella* polyphyletic and, like Rice (1998), suggests dividing the group into at least 3 genera.

KEY-WORDS: phylogeny; cladistic; Delphinidae; Delphininae.

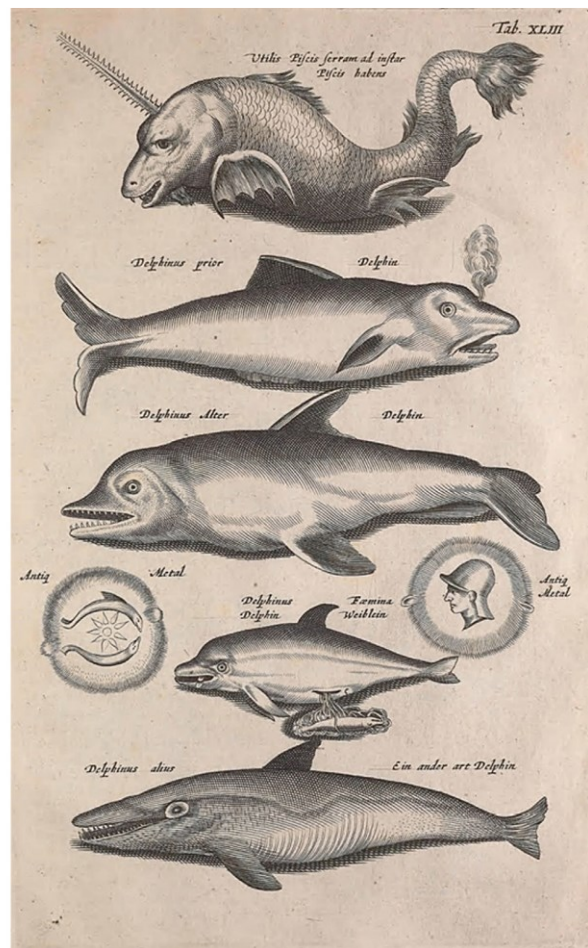
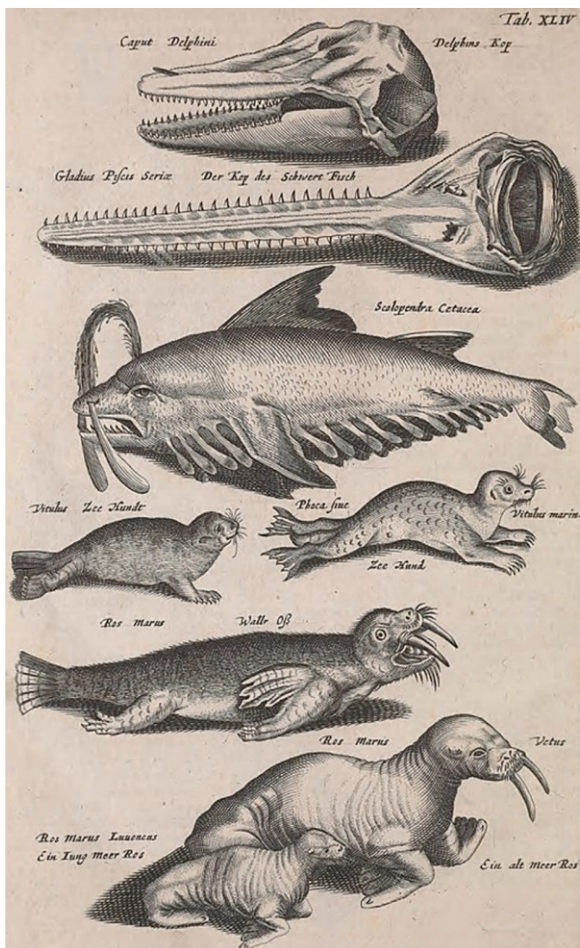
APRESENTAÇÃO

Esta tese é apresentada conforme Resolução Nº35/2017 do Programa de Pós-graduação em Biologia Animal da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, que institui procedimentos e normas para apresentação e avaliação da Dissertação de Mestrado e da Tese de Doutorado. A tese contém três capítulos, o texto principal (capítulo II) está estruturado sob a forma de artigo científico, de acordo com o “guia para autores” da revista “Marine Mammal Science” (Qualis A2 – Área Biodiversidade) (Anexo 1). A linguagem do texto (exceto a descrição dos caracteres) encontra-se em português, aguardando as correções da banca examinadora para posteriormente ser traduzida para o inglês. As figuras que fazem parte do artigo encontram-se inseridas no decorrer do texto visando facilitar a leitura do mesmo.

Cumprindo as recomendações da referida resolução, são apresentados dois capítulos extras. O capítulo introdutório (capítulo I) contém uma introdução ao problema abordado pelo presente estudo e os principais resultados obtidos. O capítulo conclusivo (capítulo III), traz as principais conclusões.

Capítulo I

INTRODUÇÃO E PRINCIPAIS RESULTADOS



Mistura de fatos e mitos na história natural dos mamíferos marinhos (Jonston 1657. *Historiae naturalis de piscibus et cetis*, Libri V. Frankfurt Main, Merian).

INTRODUÇÃO E PRINCIPAIS RESULTADOS

Tradicionalmente, os taxa Cetacea e Artiodactyla eram reconhecidos como grupos monofiléticos distintos. Porém, após o surgimento de um notável registro fóssil para Cetacea, que possibilitou a realização de robustos estudos tanto morfológicos quanto moleculares, estes taxa foram agrupados em uma única ordem designada Cetartiodactyla (Montgelard et al. 1997, Geisler et al. 2007, Steeman et al. 2009).

O registro fóssil revela que a infraordem Cetacea é um agrupamento monofilético que surgiu entre 53 e 56 milhões de anos de um ancestral artiodátilo terrestre nas águas rasas e tropicais do extinto mar de Tethys (Fordyce e Muizon 2001, Thewissen et al. 2007). Hoje, os cetáceos formam um clado taxonomicamente diverso, composto por cerca de 90 espécies divididas em duas superfamílias, Mysticeti (cetáceos com cerdas bucais) e Odontoceti (cetáceos com dentes), que distribuem-se amplamente no ambiente marinho, ocupando águas que variam de rasas a profundas e de tropicais a polares (Perrin et al. 2009, Steeman et al. 2009).

Odontoceti possui 10 famílias existentes, dentre as quais encontra-se Delphinidae, que surgiu do meio para o final do Mioceno (entre 11 e 12 milhões de anos) (Perrin et al. 2009). Delphinidae rapidamente se radiou em diversos tipos morfológicos e ecológicos, tem atualmente cerca de 37 espécies e apesar de ainda existir muita incerteza sobre as relações evolutivas entre seus gêneros e espécies é considerada a maior e mais diversa família de mamíferos marinhos (LeDuc et al. 1999, Committee on Taxonomy 2017). A rápida radiação da família produziu precursores de muitas formas modernas e uma diversa gama de variações morfológicas a diferentes nichos que envolveram principalmente adaptações no

tamanho do corpo (variam de cerca de 1,20 m nos golfinhos do gênero *Cephalorhynchus* até cerca de 9,80 m em *Orcinus orca*) e estruturas para captura de presas (e.g. comprimento e largura do rostro, número e forma de dentes) (Rice 1998, LeDuc et al. 1999). Apesar dessa gama de variações, linhagens sob rápida radiação representam um desafio para a sistemática pois a retenção de polimorfismos ancestrais e hibridização podem obscurecer as relações filogenéticas entre as espécies (Kingston et al. 2009, Amaral et al. 2012, Amaral et al. 2014).

Historicamente, a classificação de Delphinidae não vem se mostrando congruente com as principais hipóteses de relacionamento, uma vez que alguns gêneros, como *Stenella* e *Tursiops*, aparentemente não são monofiléticos, ou seja, não refletem as relações evolutivas das espécies que contém (LeDuc et al. 1999, Perrin et al. 2013). Outros, como *Orcaella*, *Sotalia*, *Tursiops* e *Orcinus*, vem sofrendo ou podem sofrer, em um curto espaço de tempo, alteração no número de espécies (Pitman e Ensor 2003, Beasley et al. 2005, Caballero et al. 2007, Wickert et al. 2016). Assim sendo, ainda há incerteza em torno dos relacionamentos mais profundos, como aqueles entre subfamílias, gêneros e espécies. Essa problemática é visível na subfamília Delphininae, onde as relações entre espécies há muito têm sido consideradas de difícil resolução (Moreno 2008, Kingston et al. 2009, Perrin et al. 2013).

Ainda hoje não existe consenso sobre o número e composição dos gêneros existentes em Delphininae. Na maioria dos estudos prévios (tanto morfológicos quanto moleculares), *Delphinus*, *Lagenodelphis*, *Stenella* e *Tursiops* são agrupados juntos na subfamília Delphininae com diversos rearranjos (e.g. adição/deleção de *Grampus*, *Lagenorhynchus*, *Lissodelphis*, *Peponocephala*, *Sousa* e *Steno*) (Moreno 2008). Estudos morfológicos não cladísticos apontam para a presença de seis

gêneros (*Delphinus*, *Tursiops*, *Stenella*, *Lagenodelphis*, *Lagenorhynchus* e *Grampus*) (Fraser e Purves 1960, Perrin 1989). O primeiro estudo morfológico cladístico realizado com Delphinidae recuperou Delphininae com cinco gêneros (*Delphinus*, *Tursiops*, *Stenella*, *Lagenodelphis* e *Leucopleurus*) (Moreno 2008). Murakami et al. (2014), ao analisarem o posicionamento de *Eodelphis kabatensis* em Delphinidae encontraram, através de análises cladísticas morfológicas e paleobiogeográficas, um clado composto por *Delphinus*, *Tursiops*, *Stenella*, *Lagenodelphis*, *Steno*, *Sotalia* e *Sousa*. Porém, ao analisarem os mesmos dados mas sob a árvore de restrição da análise filogenética molecular de McGowen et al. (2009) recuperaram um clado composto por *Delphinus*, *Tursiops*, *Stenella*, *Lagenodelphis*, *Sotalia* e *Sousa*, além de três espécies extintas (*Stenella rayi*, *Tursiops osennae* e *Etruridelphis giulii*) e sem a presença de *Steno*. Com relação aos dados moleculares, nas últimas duas décadas, mais de 20 filogenias foram reconstruídas e em sua maioria, apontam, pelo menos, para a presença de cinco gêneros na subfamília (*Delphinus*, *Tursiops*, *Stenella*, *Lagenodelphis* e *Sousa*) (LeDuc et al. 1999, Agnarsson e May-Collado 2008, Caballero et al. 2008, Amaral et al. 2012, Perrin et al. 2013) (Figura 1).

O número de espécies em cada gênero, como citado acima, também é uma questão controversa. Para o gênero *Tursiops*, por exemplo, foram descritas inicialmente mais de 20 espécies nominais (Hershkovitz 1966), porém atualmente, apenas entre duas e quatro são consideradas válidas (Wickert et al. 2016). *Stenella frontalis*, apresenta no Oceano Atlântico Sul um hiato de 12° sem a ocorrência da espécie e estudos indicam estruturação populacional e diferenciação morfológica, sugerindo que a população do Sul e Sudeste do Brasil, possa ser uma nova espécie (Moreno et al. 2005, Adams e Rosel 2006, Caballero et al. 2013; Danilewicz et al.

2013). Com as recentes reavaliações de alguns táxons de Delphininae (como exposto acima, para dois gêneros), fica evidente que a real diversidade de espécies vem sendo sistematicamente subestimada.

Perrin et al. (2002) sugerem que para compreender as relações filogenéticas da família Delphinidae, sejam feitos trabalhos utilizando análise cladística, principalmente com caracteres morfológicos. Nesse sentido, Moreno (2008) analisou 147 caracteres de morfologia e coloração em 43 espécies de odontocetos viventes. Por se tratar da única hipótese morfológica cladística que objetivou especificamente resolver as relações filogenéticas de Delphinidae, o trabalho de Moreno (2008) foi escolhido como base para o presente estudo.

Como exposto acima, ainda hoje, as relações entre os gêneros e espécies de Delphinidae, em especial Delphininae tem sido incertas, e tanto estudos morfológicos quanto moleculares não tem encontrado uma resolução filogenética congruente (Heyning 1989, Waddell et al. 2000, Agnarsson e May-Collado 2008). Perrin et al. (2013) relatam que após o estudo pioneiro de LeDuc et al. (1999), pelo menos 23 trabalhos adicionais foram realizados a partir de dados moleculares para reconstruir filogenias que incluíam pelo menos três taxa de Delphininae. Perrin chama a atenção para o fato de não existir nenhuma filogenia publicada (*sensu* Henning 1966) utilizando dados morfológicos. Neste mesmo estudo, os autores compararam mais profundamente 13 filogenias moleculares, que utilizaram pelo menos 10 taxa e nenhuma das filogenias revisadas incluiu todos os 12 taxa terminais tradicionalmente propostos para Delphininae. Com esta revisão, Perrin e colaboradores propuseram a sinonimização de todos taxa pertencentes a subfamília Delphininae (*sensu* LeDuc et al. 1999) (*Delphinus*, *Lagenodelphis*, *Tursiops*, *Stenella* e *Sousa*), no gênero *Delphinus*, sob a justificativa de haver uma

incapacidade de resolver os relacionamentos e de que a atual taxonomia não reflete a real história evolutiva do grupo. Esta incongruência entre filogenias pode também, se dar pelo fato de que a maioria dos estudos prévios realizaram principalmente análises com grandes grupos (e.g. ordens e famílias), sem se aprofundar em grupos menores (e.g. subfamílias e gêneros) e sem haver um melhor refinamento taxonômico. Dessa forma, Perrin et al. (2013) defendem que trabalhos futuros devem incluir todos taxa de Delphininae, assim como múltiplos indivíduos por espécie. Também defendem que uma rigorosa análise morfológica cladística, ainda é extremamente necessária e esperada e que considerações acerca de novidades evolucionárias no desenvolvimento e comportamento podem também contribuir para uma melhor resolução filogenética.

Para manter a estabilidade (de acordo com a Comissão Internacional de Nomenclatura Zoológica), Jefferson (2014) e Wang (2014) sugerem uma abordagem mais lenta e firme na tentativa de corrigir a taxonomia de Delphininae. Mesmo que a inclusão de todas as espécies da subfamília em um único gênero seja uma opção cientificamente válida e que efetivamente eliminaria a taxonomia apressada do passado, um arranjo de gênero único também poderia estar incorreto (Jefferson 2014, Wang 2014).

Com base no exposto acima, e por saber que embora o sínclânio dos mamíferos seja considerado uma das partes fenotipicamente mais diversificadas e, assim, mais propensa a oferecer dados para as análises cladística, optou-se por avaliar além do esqueleto cranial, o pós-cranial, que por nunca ter sido utilizado em uma análise cladística com cetáceos, não se conhece seu real valor no que tange a quantidade/qualidade de caracteres fenotípicos. Além disso, ainda foram

adicionados caracteres de morfologia externa e coloração, em sua maior parte reformulados de trabalhos anteriores.

Este trabalho inclui 21 taxa terminais, tendo pelo menos um representante de cada gênero tradicionalmente agrupado em Delphininae. Empregou-se a análise de parcimônia com pesos implícitos, segundo Goloboff (1993, 1995). Nesse processo, durante a busca pelos cladogramas, os caracteres são ajustados segundo seu grau de homoplasia, de modo que, havendo conflito entre caracteres, este é resolvido em favor daqueles menos homoplásticos. Assim, o método procura por cladogramas que maximizem uma função de ajuste dos caracteres. Essa função de ajuste atinge seu valor máximo quando o caráter não apresenta passos extras, ou seja, não é homoplástico; o peso diminui à medida que o grau de homoplasia aumenta. A severidade do ajuste 'contra' a homoplasia é dada por uma constante, K , onde se conclui que a utilização de diferentes valores de K pode produzir diferentes cladogramas (Goloboff, 1993; 1995). O principal critério para a seleção dos cladogramas que compõem a hipótese final deste trabalho foi a estabilidade, ou seja, foram considerados mais estáveis aqueles cladogramas que compartilham o maior número de clados com os demais. A análise recuperou um único cladograma por cada valor de K , sendo os cladogramas obtidos entre $K6$ e $K20$ considerados os mais estáveis. Portanto, a topologia destes cladogramas (todas iguais) é a hipótese final deste trabalho (Figura 2).

As relações filogenéticas aqui recuperadas são um misto de congruências e conflitos com as hipóteses baseadas em dados morfológicos (e.g., Moreno 2008, Bianucci 2013, Murakami et al. 2014) e moleculares (e.g., LeDuc et al. 1999, Amaral et al. 2012). No entanto, há pontos de convergência que merecem destaque. O primeiro diz respeito ao clado denominado Delphininae. A presente análise

recuperou um clado com as seguintes relações ((*Sotalia guianensis* + *Sousa chinensis*) + ((*Stenella attenuata* + *Stenella frontalis*) + ((*Tursiops truncatus* + *Tursiops gephyreus*) + ((*Lagenodelphis hosei* + *Stenella coeruleoalba*) + (*Stenella longirostris* + (*Delphinus* sp. + *Stenella clymene*)))))). Esse clado é, pelo menos no que se refere aos seus membros, muito semelhante ao clado recuperado por LeDuc et al. (1999) e igual ao clado recuperado na análise de Caballero et al. (2008), sendo as diferenças percebidas apenas nas relações dentro do clado. O segundo ponto mais importante diz respeito ao gênero *Stenella*, que tradicionalmente é considerado não-monofilético. O presente estudo corrobora a polifilia de *Stenella* e assim como Rice (1998), sugere a divisão do grupo em pelo menos 3 gêneros.

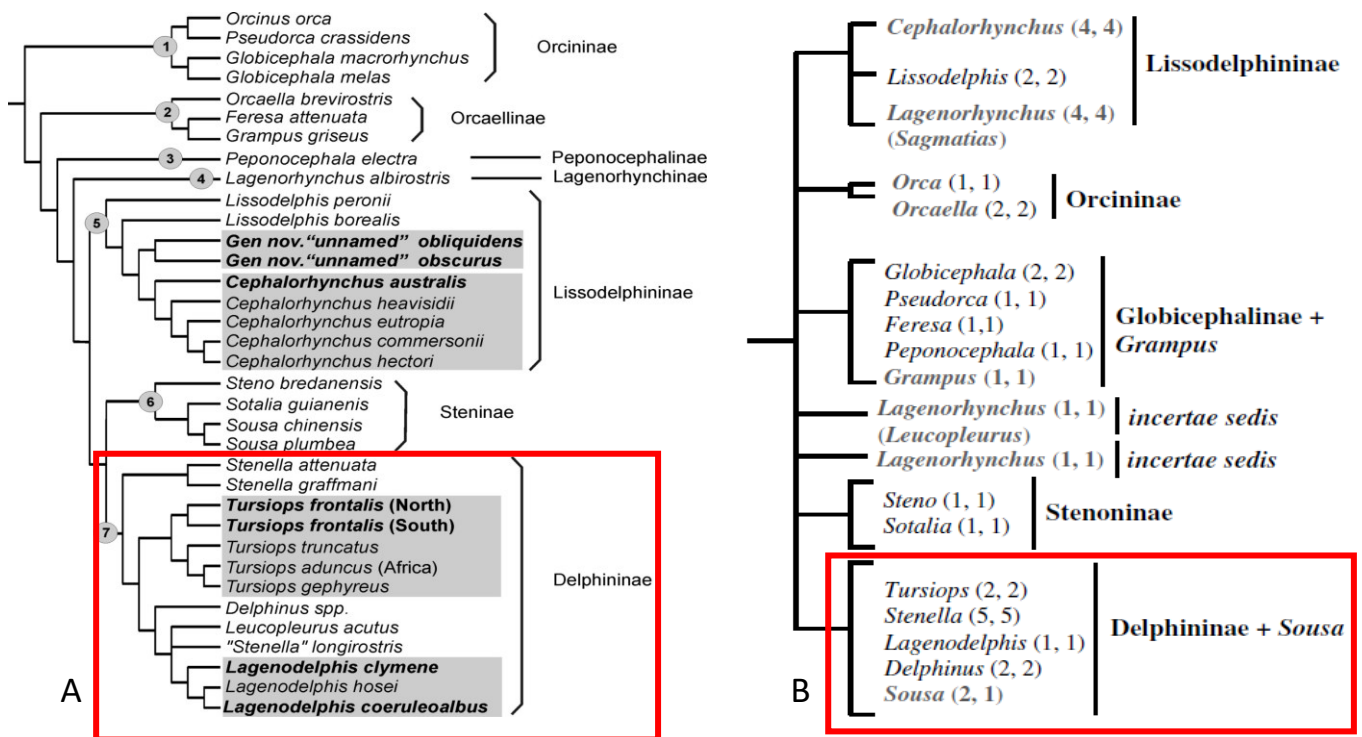


Figura 1: Relações filogenéticas da família Delphinidae, com ênfase para a subfamília Delphininae a partir de dados morfológicos (Moreno 2008) (A) e moleculares (LeDuc et al. 1999) (B).

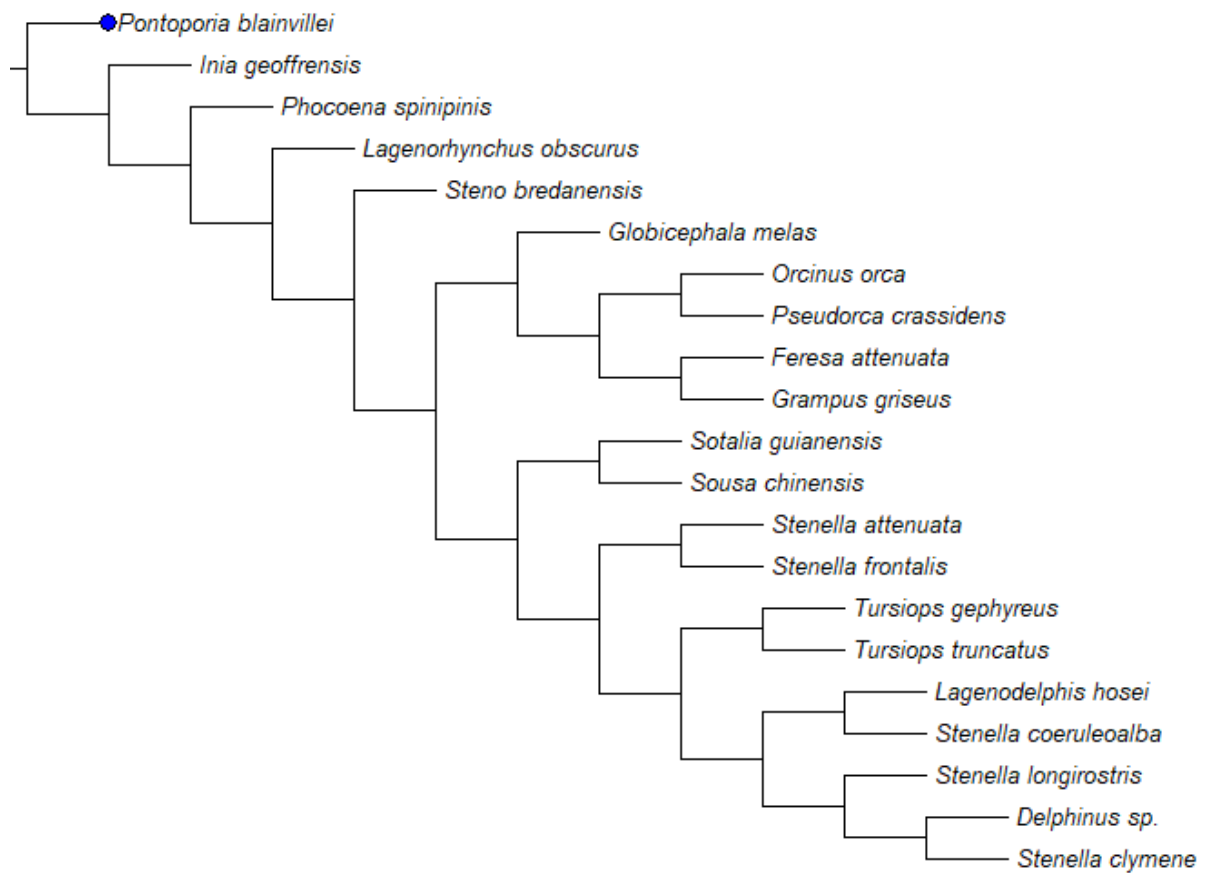


Figura 2: Hipótese final de relacionamento filogenético entre os taxa dos grupos interno e externo.

LITERATURA CITADA:

Adams, L. D. and P. E. Rosel. 2006. Population differentiation of the Atlantic spotted dolphin (*Stenella frontalis*) in the western North Atlantic, including the Gulf of Mexico. *Marine Biology* 148:671–681.

Amaral, A.R., J. A. Jackson, L. M. Möller, L. B. Beheregaray and M. M. Coelho. 2012. Species tree of a recent radiation: The subfamily Delphininae (Cetacea, Mammalia). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 64:246-253.

Amaral, A. R., G. Lovewell, M.M. Coelho, G. Amato and H. C. Rosenbaum. 2014. Hybrid speciation in a marine mammal: the clymene dolphin (*Stenella clymene*). *PlosOne* 9(1): e83645.

Agnarsson, I. and L. J. May-Collado. 2008. The phylogeny of Cetartiodactyla: the importance of dense taxon sampling, missing data, and the remarkable promise of cytochrome b to provide reliable species-level phylogenies. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 48:964–985.

Beasley I., K. M. Robertson and P. Arnol. 2005. Description of a new dolphin, the australian snubfin dolphin *Orcaella heinsohni* sp. N. (Cetacea, Delphinidae). *Marine Mammals Science*. 21:365-400.

Bianucci, G. 2013. *Septidelphis morii*, n. gen. et sp., from the Pliocene of Italy: new evidence of the explosive radiation of true dolphins (Odontoceti, Delphinidae). *Journal of Vertebrate Paleontology*. 33:722-740.

Caballero, S., F. Trujillo, H. Barrios-Garrido, M. G. Montiel, S. Beltrán-Pedrerros, M. Marmontel, M. Rossi-Santos, F. R. Santos and C. S. Baker. 2007. Taxonomic status of the genus *Sotalia*: species level ranking for “tucuxi” (*Sotalia fluviatilis*) and “costero” (*Sotalia guianensis*) dolphins. *Marine Mammal Science*. 23:358–386.

Caballero, S., J. Jackson, Mignucci-Giannoni, et al. 2008. Molecular systematics of South American dolphins *Sotalia*: Sister taxa determination and phylogenetic relationships, with insights into a multi-locus phylogeny of the Delphinidae. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 46:252-268.

Caballero, S., M. C. O. Santos, A. Sanches and A. A. Mignucci-Giannoni. 2013. Initial description of the phylogeography, population structure and genetic diversity of Atlantic spotted dolphins from Brazil and the Caribbean, inferred from analyses of mitochondrial and nuclear DNA. *Biochemical Systematics and Ecology* 48:263–270.

Committee on Taxonomy. 2017. List of marine mammal species and subspecies. Society for Marine Mammalogy, www.marinemammalscience.org, consulted on May 13, 2018.

Danilewicz, D., P. H. Ott, E. R. Secchi, A. Andriolo and A. N. Zerbini. 2013. Occurrence of the Atlantic spotted dolphin, *Stenella frontalis*, in southern Abrolhos Bank, Brazil. *Marine Biodiversity Records* 6:1-3.

Fordyce R. E. and Muizon C. 2001. Evolutionary history of cetaceans: a review. *In*: Mazin J. M., de Buffrénil V., editors. Secondary adaptations of tetrapods to life in water. München (Germany): Verlag Dr. Friedrich Pfeil.

Fraser, F. C. and P. E. Purves. 1960. Hearing in cetaceans evolution of the accessory air sacs and the structure and function of the outer and middle ear recent cetaceans. *Bulletin of the British Museum (Natural History)*.

Geisler, J. H., J. M. Teheodor, M. D. Uhen and S. E. Foss. 2007. Phylogenetic relationships of cetaceans to terrestrial artiodactyls. *The Evolution of Artiodactyls*. 19–31.

Goloboff, P. A. 1993. Estimating character weights during tree search. *Cladistics*, 9:83-91.

Goloboff, P. A. 1995. Parsimony and weighting: a reply to Turner and Zandee. *Cladistics*, 11:91-104.

Hennig W. 1966. *Phylogenetic Systematics*, University of Illinois Press.

Heyning, J. E. 1989. Comparative facial anatomy of beaked whales (Ziphiidae) and a systematic revision among the families of extant Odontoceti. *Natural History Museum of Los Angeles County - Contributions in Science* 405:1-64.

Hershkovitz, P. 1966. *Catalog of Living Whales*. *In*: Smithsonian Institution Ed., Washington, D. C. 46-55.

Kingston, S. E., L. D. Adams and P. E. Rosel. 2009. Testing mitochondrial sequences and anonymous nuclear markers for phylogeny reconstruction in a rapidly radiating group: molecular systematics of the Delphininae (Cetacea: Odontoceti: Delphinidae). *BMC Evolutionary Biology*: 1-19.

LeDuc, R. G., W. F. Perrin and A. E. Dizon. 1999. Phylogenetic relationships among the delphinid cetaceans based on full cytochrome b sequences. *Marine Mammal Science* 15:619-648.

Montgelard, C., F. F. M. Catzeffis and E. Douzery. 1997. Phylogenetic relationships of Artiodactyls and Cetaceans as deduced from the comparison of cytochrome b and 12s rRNA mitochondrial sequences. *Molecular Biology and Evolution* 14:550-559.

Moreno, I. B., A. N. Zerbini, D. Danilewicz, M. C. O. Santos, P. C. Simões-Lopes, J. J. Lailson-Brito and A. F. Azevedo. 2005. Distribution and habitat characteristics of dolphins of the genus *Stenella* (Cetacea: Delphinidae) in the southwest Atlantic Ocean. *Marine Ecology Progress Series* 300:229-240.

Moreno, I. B. 2008. Relações filogenéticas entre os golfinhos da família Delphinidae. Tese de Doutorado, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre 128 pp.

Murakami, M., C. Shimada, Y. Hikida, Y. Soeda and H. Hirano. 2014. *Eodelphis kabatensis*, a new name for the oldest true dolphin *Stenella kabatensis* Horikawa, 1977 (Cetacea, Odontoceti, Delphinidae), from the upper Miocene of Japan, and the phylogeny and paleobiogeography of Delphinoidea, *Journal of Vertebrate Paleontology*, 34:491-511.

Perrin, W. F. 1989. Dolphins, porpoises and whales: An action plan for the conservation of biological diversity: 1988-1992. IUCN Cetaceans Specialist Group and U.S. National Marine Fisheries Service, NOAA.

Perrin, W. F., B. Würsig and J. G. M. Thewissen. 2009. *Encyclopedia of Marine Mammals*.

Perrin, W. F., P. E. Rosel and F. Cipriano. 2013. How to contend with paraphyly in the taxonomy of the delphinine cetaceans? *Marine Mammal Science*. 29:567–588.

Pitman R.L, and P. Ensor 2003. Three forms of killer whales (*Orcinus orca*) in Antarctic waters. *Reporting International Whaling Commission* 5:131-140.

Rice, D. W. 1998. *Marine Mammals of the world - Systematics and Distribution*.

Steehan, M. E., M. B. Hebsgaard, Fordyce, et al. 2009. Radiation of extant cetaceans driven by restructuring of the oceans. *Systematic Biology* 58:1-13.

Thewissen J. G., L. N. Cooper, M. T. Clementz, S. Bajpai and B. N. Tiwari. 2007. Whales originated from aquatic artiodactyls in the Eocene epoch of India. *Nature*. 450:1190–1194.

Waddell, V. G., M. C. Milinkovitch, M. Ruben e M. J. Stanhope. 2000. Molecular phylogenetic examination of the delphinoidea trichotomy: congruent evidence from three nuclear loci indicates that porpoises (Phocoenidae) share a more recent common ancestry with white whales (Monodontidae) than they do with true dolphins (Delphinidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 15:314–318.

Wickert, J. C, S. M. Eye, L. R. Oliveira and I. B. Moreno. 2016. Revalidation of *Tursiops gephyreus* Lahille, 1908 (Cetartiodactyla: Delphinidae) from the southwestern Atlantic Ocean. *Journal of Mammalogy* 97:1728-1737.

Capítulo II

Relações filogenéticas da subfamília Delphininae (Cetartiodactyla: Delphinidae)



Área de análise de material osteológico de Delphininae. Foto: Janaína Wickert.

Relações filogenéticas da subfamília Delphininae (Cetartiodactyla: Delphinidae)

Janaína Carrion Wickert¹ & Ignacio Benites Moreno¹

¹Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal. Laboratório de Sistemática e Ecologia de Aves e Mamíferos Marinhos (LABSMAR). Departamento de Zoologia/IB/UFRGS

RESUMO:

Historicamente, existe uma grande dificuldade em solucionar as relações filogenéticas de Delphinidae, em especial da subfamília Delphininae. Atualmente, a subfamília possui de cinco a seis gêneros e um número ainda mais variado de espécies. Nesse estudo, a filogenia de Delphininae foi avaliada através da análise de 138 caracteres osteológicos, de coloração e morfologia externa em 21 taxa terminais (tendo sido analisado pelo menos um representante de cada gênero já proposto como pertencente à Delphininae). As relações filogenéticas aqui recuperadas são um misto de congruências e conflitos com hipóteses baseadas em dados morfológicos e moleculares. A presente análise recuperou um clado com as seguintes relações ((*Sotalia guianensis* + *Sousa chinensis*) + ((*Stenella attenuata* + *Stenella frontalis*) + ((*Tursiops truncatus* + *Tursiops gephyreus*) + ((*Lagenodelphis hosei* + *Stenella coeruleoalba*) + (*Stenella longirostris* + (*Delphinus* sp. + *Stenella clymene*)))))). Esse clado é, pelo menos no que se refere aos seus membros, muito semelhante ao encontrado em alguns estudos moleculares, sendo as principais divergências encontradas nos relacionamentos dentro do clado. Outro ponto importante diz respeito a gêneros tradicionalmente considerados não monofiléticos (*Tursiops* e *Stenella*). O presente estudo corrobora a polifilia de *Stenella* e assim como Rice (1998), sugere a divisão do grupo em pelo menos 3 gêneros. Porém, recupera *Tursiops* como monofilético, corroborando um estudo morfológico e dois recentes estudos moleculares.

PALAVRAS-CHAVE: Delphinidae; Delphininae; phylogeny; classification; *Stenella*; *Delphinus*; *Tursiops*; *Lagenodelphis*; *Sousa*; *Sotalia*.

INTRODUÇÃO:

Com cerca de 37 espécies e 17 gêneros, Delphinidae Gray, 1821 é a maior e mais diversa família de cetáceos (Rice 1998, Berta et al. 2006). Irradiou-se para preencher diversos papéis ecológicos e paralelamente sofreu adaptações morfológicas relacionadas principalmente ao tamanho do corpo e a estruturas para captura de alimento (Rice 1998). É facilmente identificada pela osteologia craniana, especialmente pelo basicranio e periótico e por possuir assimetria no vértex e na região nasal (Berta et al. 2006). Ao longo de sua história, Delphinidae sofreu diversos rearranjos, chegando a ser considerada “cesta de lixo taxonômico”, pois muitos odontocetos de pequeno e médio porte foram incorporados neste grupo por séculos (Perrin 2018). Trabalhos mais antigos incluíam Phocoenidae e Monodontidae em Delphinidae, mas agora os dois primeiros taxa, assim como o terceiro, são universalmente reconhecidos à nível de família (Rice 1998).

Apesar de o primeiro trabalho conhecido com cetáceos ser da época de Aristóteles (384-322 a.C.) e já diferenciar baleias e golfinhos e descrever estes animais como sendo vivíparos e produzindo leite (Cozzi et al. 2017), foi apenas no final do século XIX que ocorreu um aumento de trabalhos sobre anatomia descritiva de cetáceos e que surgiram os primeiros estudos influentes sobre a classificação de Delphinidae (Flower 1883, True, 1889, Mead 1975).

Em nível de subfamília, diversas classificações foram propostas para Delphinidae, cada uma incluindo, pelo menos, duas principais subfamílias: Delphininae e Globicephalinae (ou Orcininae), mas classificando de forma diferente pequenos grupos como subfamílias adicionais (Rice 1998). A maioria dos estudos realizados com Delphininae (gradistas e cladistas), tanto morfológicos quanto moleculares, concordam com a inclusão, pelo menos, dos gêneros *Delphinus*,

Tursiops, *Stenella* e *Lagenodelphis* na subfamília, porém, divergem quanto a inclusão principalmente de *Grampus*, *Lagenorhynchus* e *Sousa* (Fraser e Purves 1960, Perrin 1989, LeDuc et al. 1999, Moreno 2008, Amaral et al. 2012). Os trabalhos realizados têm tido dificuldades em resolver as relações dentro da subfamília devido a problemas recorrentes como, por exemplo, a possível não monofilia de alguns gêneros (Perrin et al. 2013).

Trabalhos clássicos de taxonomia incluem *Grampus* e *Lagenorhynchus* além de *Delphinus*, *Tursiops*, *Stenella* e *Lagenodelphis* em Delphininae (Fraser e Purves, 1960, Perrin 1989). Porém, apesar de reconhecer Delphinidae como um agrupamento natural (Flower 1883, True 1889, Fraser e Purves 1960, Kasuya 1973, Mead 1975, Perrin 1989), nenhum destes estudos inclui qualquer sinapomorfia para família e subfamílias (Caballero et al. 2008). Moreno (2008) realizou a primeira análise morfológica cladística para Delphinidae a partir de caracteres do crânio, ouvidos, morfologia externa e coloração. O autor incluiu os gêneros *Delphinus*, *Tursiops*, *Stenella*, *Lagenodelphis* e *Leucopleurus* (= *Lagenorhynchus*) em Delphininae e apresentou duas sinapomorfias exclusivas da subfamília (presença de fossa alisfenoide no seio peribular e protuberância na extremidade medial do meato acústico interno).

LeDuc et al. (1999) realizaram a primeira análise cladística molecular para Delphinidae, utilizando dados mitocondriais do citocromo b. Nesse estudo, o clado denominado Delphininae foi formado por *Delphinus*, *Tursiops*, *Stenella*, *Lagenodelphis* e *Sousa*. Diversos estudos baseados em dados moleculares, posteriores ao de LeDuc et al. (1999), concordam com a inclusão de *Sousa* na subfamília, porém, diferem nos arranjos propostos entre as espécies (Caballero et al. 2008, McGowen et al. 2009, Steeman et al. 2009, Kingston et al. 2009, McGowen

2011, Amaral et al. 2012). Caballero et al. (2008) e McGowen (2011) a partir da análise de diferentes conjuntos de dados moleculares demonstraram que além de *Sousa*, *Sotalia* (gênero recorrentemente considerado membro de Stenoninae) agrupa-se com um clado contendo outros membros de Delphininae.

Com o advento da cladística molecular, houve uma explosão de trabalhos com diversos marcadores genéticos nas últimas duas décadas. Perrin et al. (2013) relatam que a partir do estudo pioneiro de LeDuc et al. (1999), pelo menos 23 trabalhos adicionais foram realizados a partir de dados moleculares para reconstruir filogenias que incluíam pelo menos três taxa de Delphininae. Apesar do grande volume de trabalhos publicados, os autores constatam que as análises moleculares tem tido dificuldade em resolver a filogenia entre as espécies de Delphininae e que a parafilia aparente de alguns gêneros como *Stenella* e *Tursiops* tem sido muito discutida e confirmada na maioria das análises. Neste mesmo estudo, os autores compararam mais profundamente 13 filogenias moleculares, que utilizaram pelo menos 10 taxa, porém nenhum destes estudos incluiu todos os 12 taxa terminais tradicionalmente propostos para Delphininae. Devido a ampla gama de relações possíveis, sugeridas por análises morfológicas e moleculares, Perrin e colaboradores propuseram a sinonimização de todos os taxa pertencentes a Delphininae, (*sensu* LeDuc et al. 1999), no gênero *Delphinus*, sob a justificativa de haver uma incapacidade de resolver os relacionamentos e de que a atual taxonomia não reflete a real história evolutiva do grupo.

Wang (2014) defende que a inclusão de todas as espécies da subfamília em um único gênero não resolveria as questões mais interessantes (discutíveis), que são as relações entre os Delphininae e que as consequências negativas de estabilizar a taxonomia do grupo (obscurecimento das relações íntimas bem

fundamentadas – como o relacionamento de irmãos entre *Sousa chinensis* e *S. teuszii* e *Delphinus delphis*, *D. capensis* e *D. c. tropicalis* - e dificuldades em questões mais práticas relacionadas à conservação e legislação) parecem superar a necessidade dos biólogos evolucionistas de sentirem que a taxonomia é consistente com o nosso estado atual de conhecimento. Mesmo que seja uma opção cientificamente válida e que efetivamente eliminaria a taxonomia apressada do passado, um arranjo de gênero único também pode estar incorreto. Portanto, para manter a estabilidade (de acordo com o Código Internacional sobre Nomenclatura Zoológica), Jefferson (2014) e Wang (2014) sugerem uma abordagem mais lenta e firme na tentativa de corrigir a taxonomia claramente problemática de Delphininae e evitar quaisquer mudanças drásticas até que evidências mais convincentes apoiem tal revisão.

A visível incongruência entre filogenias pode, se dar pelo fato, de que a maioria dos estudos prévios realizaram principalmente análises com grupos mais inclusivos (e.g. ordens e famílias), sem se aprofundar em grupos menos inclusivos (e.g. subfamílias e gêneros) e sem haver um melhor refinamento taxonômico. Dessa forma, Perrin et al. (2013) defendem que trabalhos futuros devem incluir todos os taxa de Delphininae, assim como múltiplos indivíduos por espécie. Também defendem que uma rigorosa análise morfológica cladística, ainda é extremamente necessária e esperada e que considerações acerca de novidades evolucionárias no desenvolvimento e comportamento podem também contribuir para uma melhor resolução filogenética.

No presente estudo, foram examinadas as relações filogenéticas da subfamília Delphininae com base em caracteres osteológicos (cranianos e pós-cranianos), de coloração e morfologia externa.

MATERIAL E MÉTODOS:

Amostragem

A análise cladística incluiu 21 taxa terminais. O grupo interno foi formado por pelo menos uma espécie de cada gênero proposto por Moreno (2008) como pertencente à subfamília Delphininae, além dos gêneros *Grampus*, incluído na subfamília por Fraser e Purves (1960) e Perrin (1989), *Sousa*, incluído por LeDuc et al. (1999), Agnarsson e May-Collado (2008) e Caballero et al. (2008) e *Sotalia* incluído por Caballero et al. (2008), McGowen (2011) e Murakami et al. (2014). A saber: *Delphinus* sp. Linnaeus, 1758, *Grampus griseus* (G. Cuvier, 1812), *Lagenodelphis hosei* Fraser, 1956, *Lagenorhynchus obscurus* (Gray, 1828), *Sotalia guianensis* (Van Beneden, 1864), *Sousa chinensis* (Osbeck, 1765), *Stenella attenuata* (Gray, 1946), *Stenella clymene* (Gray, 1850), *Stenella coeruleoalba* (Meyen, 1833), *Stenella frontalis* (G. Cuvier, 1829), *Stenella longirostris* (Gray, 1828), *Tursiops gephyreus* Lahille, 1908 e *Tursiops truncatus* (Montagu, 1821). Além disso, *Pontoporia blainvillei* (Gervais e d'Orbigny, 1844), *Feresa attenuata* Gray, 1874, *Globicephala melas* (Traill, 1809), *Inia geoffrensis* (de Blainville, 1817), *Orcinus orca* Linnaeus, 1758, *Phocoena spinipinnis* (Burmeister, 1865), *Pseudorca crassidens* (Owen, 1846) e *Steno bredanensis* (G. Cuvier in Lesson, 1828) foram utilizadas como grupo externo, sendo a primeira espécie selecionada como raiz dos cladogramas.

Foram examinados sincrânios, bulas timpânicas, pós-crânios, morfologia externa e coloração de espécimes subadultos e adultos (juvenis foram usados apenas para entender melhor a variação ontogenética de alguns caracteres) através da observação de 138 declarações de caráter compilados e modificados da literatura (Kasuya 1973, Rommel 1990, Perrin et al. 1997, Geisler e Sanders, 2003,

Buchholtz e Schur 2004, Fettuccia e Simões-Lopes 2004, Kurihara e Oda, 2007, Moreno 2008, Buchholtz et al. 2017). A maioria dos espécimes foi diretamente analisada, porém, fotografias também foram utilizadas para ajudar na codificação de alguns caracteres. Os dados sobre coloração foram obtidos através da matriz de dados de Moreno (2008) e de observação direta de fotografias disponíveis em guias de identificação de espécies de mamíferos marinhos (apêndice 1). A nomenclatura dos caracteres de coloração seguiu Perrin et al. (1997) enquanto a nomenclatura osteológica seguiu Mead e Fordyce (2009). A terminologia dos caracteres fenotípicos seguiu Sereno (2007), segundo a qual, um "caráter" é visto como uma característica expressa na forma de uma variável independente e os "estados" como condições mutuamente exclusivas de um caráter. Quando combinados, caráter e estados formam a "declaração de caráter", que por sua vez pode incluir até quatro componentes (localizador, variável, qualificador da variável e estados) e ser de dois tipos: "neomórfico" ou "transformacional". Os caracteres neomórficos são compostos de localizadores, e seus estados são apenas "presente" ou "ausente", enquanto os caracteres transformacionais incluem uma variável e seu qualificador, e seus estados são condições mutuamente exclusivas da variável (Sereno 2007).

Foi realizada uma extensa revisão dos caracteres da literatura, porém a maioria não estava de acordo com a lógica adotada por Sereno (2007), e muitas vezes apresentavam estados neomórficos misturados com transformacionais ou caracteres transformacionais mal construídos, dificultando o entendimento dos caracteres e seus estados. Dessa forma, a grande maioria dos caracteres usados no presente estudo foi modificada para se adequar à lógica de Sereno (2007) e facilitar seu entendimento e replicação.

O material analisado é proveniente das seguintes instituições: Grupo de Estudos de Mamíferos Aquáticos do Rio Grande do Sul (GEMARS), Museu de Ciências Naturais (MUCIN/UFRGS), Universidade Federal de Santa Catarina (UFSC), Instituto de Pesquisas Cananéia (IPeC), Museu Nacional – Universidade Federal do Rio de Janeiro (MN), Grupo de Estudos de Mamíferos Aquáticos da Região dos Lagos (GEMM-Lagos), Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG) e National Museum of Natural History (NMNH).

Análise cladística

Foi organizada uma matriz de dados com 21 taxa e 138 declarações de caráter no programa Mesquite 3.31. Primeiramente, foi realizada uma análise de máxima parcimônia com pesos iguais. Em um segundo momento, com o objetivo de melhorar a resolução dos cladogramas, foi realizada uma análise com pesagem implícita (Goloboff 1993, 1995, Goloboff et al. 2008) no software TNT - www.zmuc.dk/public/phylogeny/TNT. Nesta análise, durante o processo de busca dos cladogramas, cada caráter é ponderado em relação ao seu ajuste, F , a um cladograma em consideração, de acordo com a função: $F = K / (S + K)$ onde S corresponde ao número de transformações homoplásticas (e.g. passos extras) e K simboliza a constante de concavidade. O valor de K determina a "gravidade" da pesagem diferencial: valores mais baixos pesam mais contra caracteres homoplásticos, enquanto valores mais altos pesam menos contra eles (Goloboff 1993, 1995).

Além disso, na pesagem implícita, os cladogramas ótimos não são necessariamente os mais curtos, mas aqueles com a maior soma de pesos implícitos ou ajuste total. Possivelmente a única dificuldade de usar a pesagem implícita seja a falta de objetividade em determinar os valores de K . Porém, Mirande

(2009) propôs um método para determinar os valores de K de acordo com a seguinte fórmula: $K = (F * S) / (1 - F)$ onde F é o peso atribuído a um caráter “médio” em relação ao ajuste de um caráter sem homoplasia e S é uma medida da média de homoplasia por caráter calculado da seguinte forma: $S = (S - S_{min}) / S_{min}$ onde S é o número de passos no cladograma(s) mais parcimonioso(s) encontrado nas análises com caracteres igualmente pesados (556 passos neste estudo) e S_{min} é a soma do número mínimo de passos de cada caráter (192 passos neste estudo). Os 21 valores de K usados neste trabalho foram aqueles que resultaram em um ajuste de caráter médio de 50, 52, 54, 56, 58, 60, 62, 64, 66, 68, 70, 72, 74, 76, 78, 80, 82, 84, 86, 88, e 90% do ajuste de um caráter não homoplástico. No TNT realizou-se uma busca heurística pelas árvores, usando *Tree-Bisection-Reconnection* (TBR) com 1.000 réplicas e 10 árvores salvas por replicação.

O principal critério para a seleção do(s) cladograma(s) mais apto(s) obtido(s) em cada valor de K foi a estabilidade, ou seja, aqueles cladogramas que compartilham o maior número de clados com os demais. A medida usada para comparar cladogramas foi *Subtree-Prune-and-Regraft-Distance* (SPR), que consiste no número mínimo de ‘*SPR movies*’ necessários para converter um cladograma em outro (Goloboff 2008). No TNT, a distância SPR foi calculada com 1.000 replicações por comparação. Como todos os cladogramas com o número mínimo de ‘*SPR movies*’ possuíam a mesma topologia não foi necessário combiná-los em um cladograma de consenso estrito.

O grau de suporte dos clados não refutados (*sensu* Grant e Kluge 2008) foi estimado usando o Suporte Relativo Bremer (RBS), que leva em consideração as evidências que apoiam ou contradizem um determinado grupo. O RBS varia de 0 a 100, com ambos os extremos indicando um grupo completamente sem suporte e

completamente não-contraditório, respectivamente (Goloboff e Farris 2001). No TNT, o RBS foi calculado pela pesquisa de cladogramas subótimos em 0,01, 0,02, 0,03. . . 0,06. . . 1.0, salvando até 10.000 árvores em cada estágio.

Além disso, a estabilidade dos cladogramas foi avaliada usando *Symmetric Resampling* (SR), que ao contrário de Bootstrap e Jackknife, não é afetada por pesos diferenciais de caracteres (Goloboff et al. 2003). O SR é expresso na forma de frequências absolutas e diferenças de frequência. Este último refere-se à frequência de um dado grupo menos a frequência do grupo contraditório mais frequente (Grupos presentes / Contraditórios; GC). Os valores de GC variam de -100 a 100, com 100 indicando suporte máximo, 0 suporte indiferente e -100 contradição máxima (Goloboff e Farris 2001). Na prática, somente os cladogramas com valores positivos de GC são interpretados como tendo alguma estabilidade. No TNT, os valores de GC foram calculados usando "busca tradicional" com 1.000 repetições e probabilidade de mudança de 33%.

RESULTADOS

Descrição dos caracteres

As 138 declarações de caráter usadas na análise cladística são descritas abaixo (estão em inglês para facilitar a posterior publicação). Para os novos caracteres, foram fornecidas notas explicativas ao final de cada um. Diversos estados de caráter foram ilustrados para facilitar o entendimento do leitor (Figuras 1-12). Para uma completa revisão da anatomia de cetáceos consultar Mead e Fordyce (2009) e Cozzi et al. (2017).

Grande parte dos caracteres foi modificada, principalmente pela adição, deleção e/ou redescrição de algum estado de caráter ou simplesmente para se

adequar a proposta de Sereno (2007). Caracteres multiestados são considerados não ordenados. Índices de consistência (CI) e de retenção (RI) são fornecidos para cada caráter. A matriz de dados analisada é fornecida no apêndice 2.

Skull

1. Rostrum, distal part (terminus), shape: pointed (0); rounded (1) (2 steps, CI = 0.50, RI = 0.80). Modified from Muizon (1988), Moreno (2008) character 2 and Wickert et al. (2016) character 13. Figure 1.
2. Rostrum, premaxillae, dorsomedial surface, conformation: separate (0); in contact (1) (1 step, CI = 1, RI = 1). Modified from Muizon (1988), Messenger and McGuire (1998), Moreno (2008) character 3 and Wickert et al. (2016) character 11. Figure 1.
3. Antorbital notch (dorsal view), posterior wall, bone composition: jugolacrimal (0); maxilla (1); maxilla and jugolacrimal (2) (8 steps, CI = 0.25, RI = 0.25). Modified from Geisler and Sanders (2003) character 15 and Moreno (2008) character 4. Figure 1.
4. Maxillas (ventral view, posteromedial point), palatines (anteromedial point), shape: V-shaped (0); U-shaped (1); W-shaped (2) (4 steps, CI = 0.50, RI = 0). Modified from Geisler and Sanders (2003) character 20, Moreno (2008) character 6 and Wickert et al. (2016) character 12. Figure 3.
5. Premaxillae, distal portion, incisive teeth (left side): absent (0); present (1) (3 steps, CI = 0.33, RI = 0). Modified from Moreno (2008) character 9.

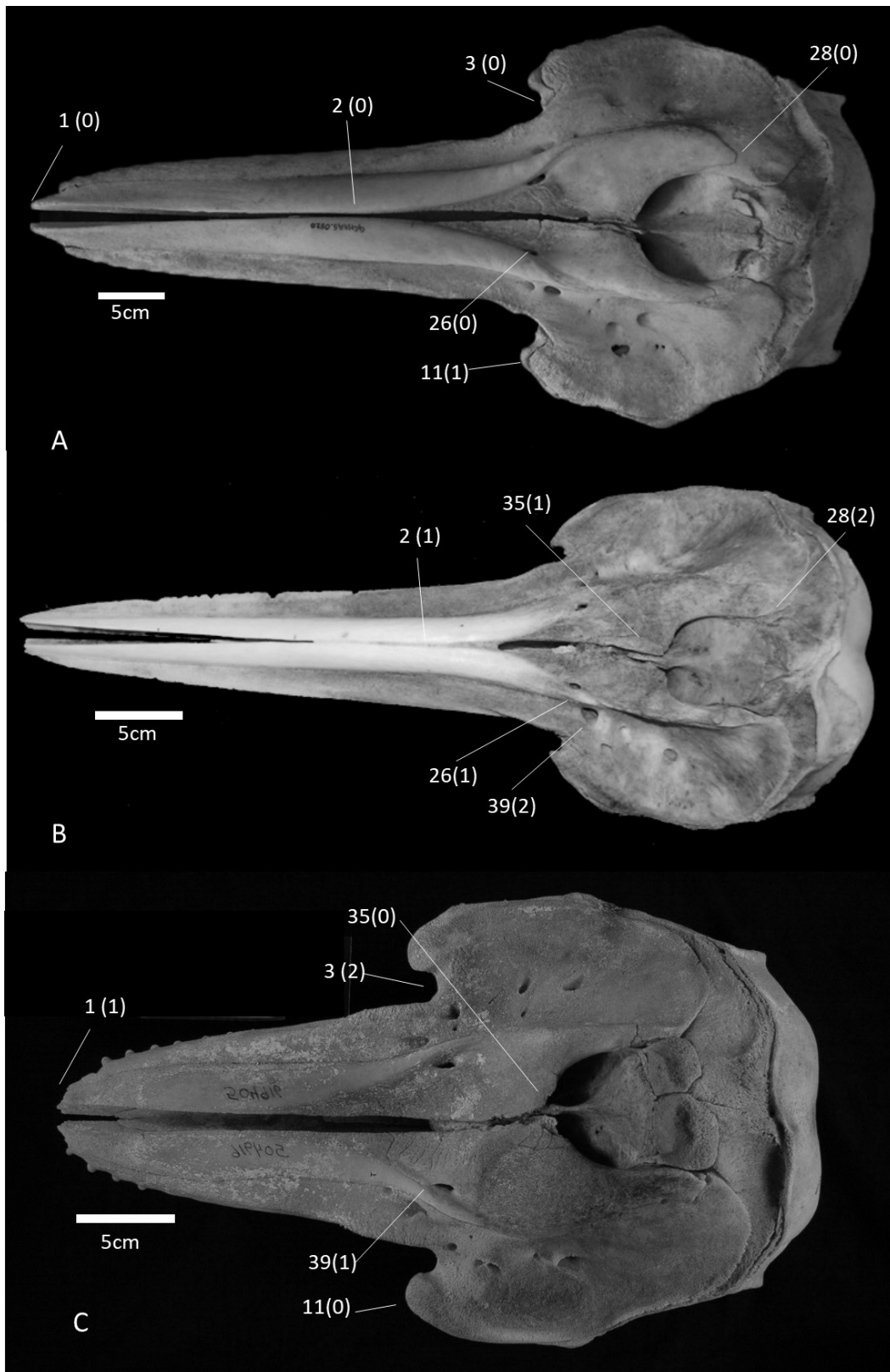


Figura 1: vista dorsal de crânios de A) *Tursiops gephyreus* (GEMARS 0333), B) *Stenella clymene* (MN 83473) e C) *Feresa attenuata* (NMNH 504916). Números referem-se ao caráter e estado de caráter, respectivamente. Fotos A e B: Janaína Wickert, C: Ignacio Moreno.

6. Premaxillae, distal portion, incisive teeth (left side), number: one (0); two (1); three or more (2) (5 steps, CI = 0.40, RI = 0.40).

Apesar dos odontocetos serem considerados homodontes, alguns apresentam dentes nas pré-maxilas, chamados de incisivos. O número total de dentes é uma característica muito variável entre os Odontoceti. Com relação aos pré-maxilares *Tursiops truncatus*, *T. gephyreus*, *Stenella attenuata*, *Grampus griseus* e *Phocoena spinipinnis* apresentaram 2 dentes na pré-maxila esquerda (estado 1) enquanto *Delphinus* sp., *S. coeruleoalba* e *S. frontalis* apresentaram 3 ou mais dentes (estado 2). *Sousa chinensis*, *Orcinus orca* e *Pontoporia blainvillei* apresentaram apenas 1 dente na pré-maxila esquerda.

7. Palatine, anterior point, position in relation to the most distal teeth: anterior (0); posterior (1) (3 steps, CI = 0.33, RI = 0.50). Modified from Moreno (2008) character 12. Figure 3.
8. Temporal arch (left side), lateromedial surface between the glenoid process of squamosal and posterorbital process of frontal, conformation: no gap (0); gap (1) (4 steps, CI = 0.25, RI = 0.57). Modified from Moreno (2008) character 14. Figure 4.
9. Orbit (left side), dorsal edge, position in relation to suture between maxilla and premaxilla: below (0); in the same level (1); above (2) (9 steps, CI = 0.22, RI = 0.22). Modified from Geisler and Sanders (2003) character 47 and Moreno (2008) character 20. Figure 4.
10. Preorbital process (left side), suture between maxilla and frontal, position: horizontal (0); diagonal (1) (1 step, CI = 1, RI = 1). Modified from Geisler and Sanders (2003) character 48 and Moreno (2008) character 21.

11. Lacrimal (dorsal view), anterior point, visibility: absent (0); present (1) (4 steps, CI = 0.25, RI = 0.50). Modified from Geisler and Sanders (2003) character 51 and Moreno (2008) character 22. Figure 1.
12. Orbit (left side), preorbital process of frontal (anterolateral view), length in relation to total length of the lacrimal: less than 50% (0); 50% (1); more than 50% (2) (8 steps, CI = 0.25, RI = 0.40). Modified from Moreno (2008) character 24. Figure 2.
13. Lacrimal (anterolateral view), dorsal surface, shape: flat (0); triangular (1); branched (2) (4 steps, CI = 0.50, RI = 0.60). Modified from Moreno (2008) character 25. Figure 2.

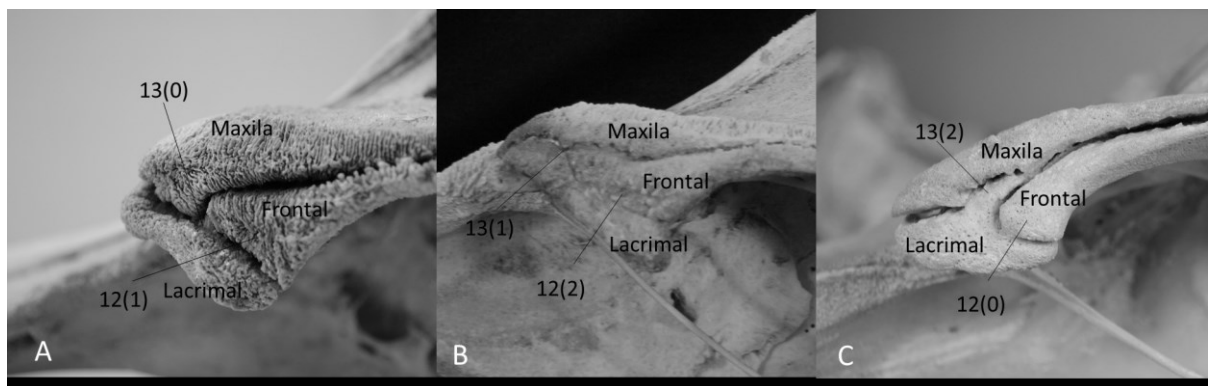


Figura 2: Detalhe em vista anterolateral de crânios de A) *Tursiops gephyreus* (GEMARS 1298), B) *Stenella frontalis* (NMNH 550748) e C) *Steno bredanensis* (GEMARS 1340). Números referem-se ao caráter e estado de caráter, respectivamente. Os crânios não estão em escala. Fotos A e C: Janaína Wickert, B: Ignacio Moreno.

14. Lacrimal (ventral view), posteromedial projection: absent (0); present (1) (6 steps, CI = 0.16, RI = 0.28). Modified from Moreno (2008) character 29.
15. Ethmoid (lateral view), ectethmoids (lateral wings): absent (0); present (1) (3 steps, CI = 0.33, RI = 0.60). Modified from Moreno (2008) character 30.

16. Ethmoid, ectethmoids (lateral wings), anterior portion, bone composition: foramen (0); palatine (1); maxilla (2); pterygoid (3) (4 steps, CI = 0.75, RI = 0.50). Modified from Moreno (2008) character 30.
17. Frontal (lateral view), postorbital process, height in relation to width: equal (0); two times greater (1); three times greater (2) (6 steps, CI = 0.33, RI = 0). Modified from Moreno (2008) character 31. Figure 4.
18. Frontal (lateral view), postorbital process, shape: bulky/square (0); slender/thin (1); triangular (2) (7 steps, CI = 0.28, RI = 0.54). Modified from Moreno (2008) character 32. Figure 4.
19. Frontal (ventral view), postorbital ridge: absent (0); present (1) (3 steps, CI = 0.33, RI = 0.33). Modified from Geisler and Sanders (2003) character 62 and Moreno (2008) character 34.
20. Vertex, nasals, anteromedial point between left and right nasals, position in relation to the median line of the skull: to the left (0); on (1) (1 step, CI = 1, RI = 1). Figure 5.

A maioria dos golfinhos possui uma marcada assimetria craniana, com o lado direito sendo mais desenvolvido que o esquerdo. O ponto anteromedial entre os nasais esquerdo e direito demonstra a ocorrência dessa assimetria na maioria dos Delphinidae e ausência em Pontoporiidae.
21. Nasal fossa (dorsal view), right maxillary intrusion, position: do not reach (0); reach (1) the right nasal bone (3 steps, CI = 0.33, RI = 0). Modified from Moreno (2008) character 37 and Wickert et al. (2016) character 4.
22. External nares (lateral view), mesethmoid, orientation in relation to median line of the skull: vertical (0); oblique (1) (3 steps, CI = 0.33, RI = 0). Modified from Moreno (2008) character 39.

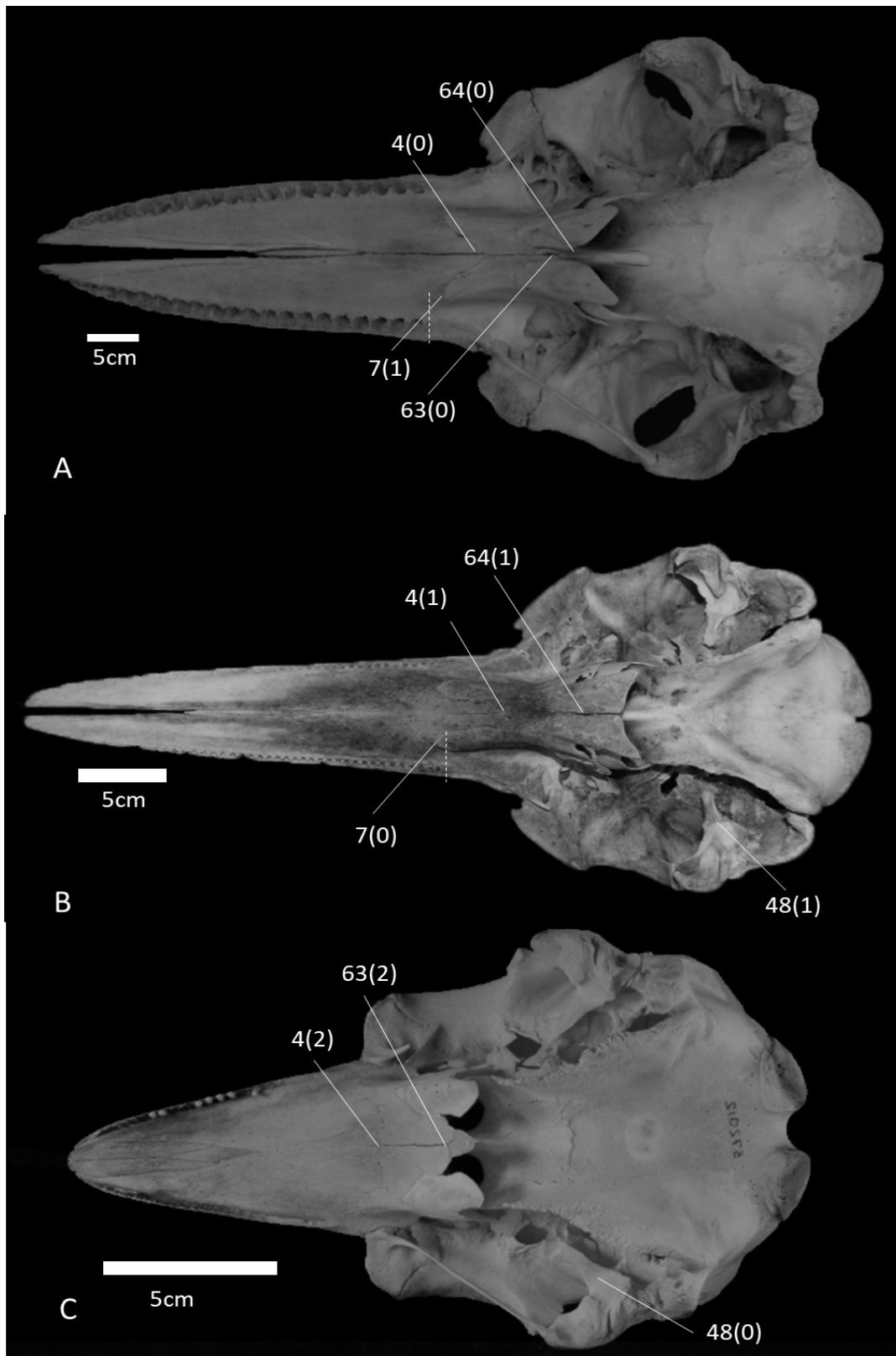


Figura 3: Vista ventral de crânios de A) *Tursiops gephyreus* (GEMARS 0333), B) *Stenella clymene* (MN 83473) e C) *Phocoena phocoena* (NMNH 572012). Números referem-se ao caráter e estado de caráter, respectivamente. Fotos A e B: Janaína Wickert, C: Ignacio Moreno.

23. Neurocranium, anterior to external nares (dorsal view), mesethmoid, height in relation to the premaxillas: below (0); in the same height (1); above (2) (8 steps, CI = 0.25, RI = 0.25). Modified from Moreno (2008) character 40 and Wickert et al. (2016) character 10.
24. Premaxillae (dorsal view), anterior to external nares, shape: concave (0); flat (1); convex (2) (5 steps, CI = 0.40, RI = 0.25). Modified from Geisler and Sanders (2003) character 68, Moreno (2008) character 41 and Wickert et al. (2016) character 6. Figure 5.
25. Premaxillae (dorsal view), left foramen, size in relation to the right foramen: smaller (0); equal (1); bigger (2) (5 steps, CI = 0.20, RI = 0.33). Modified from Messenger and McGuire (1998) and Moreno (2008) character 42.
26. Premaxillae, foramen (dorsal view, left side), anterior point, position in relation to the rostrum base: anterior (0); in the same line (1); posterior (2) (8 steps, CI = 0.25, RI = 0.25). Modified from Moreno (2008) character 43. Figure 1.
27. Premaxillae, foramen (dorsal view, left side), posterolateral sulcus: absent (0); present (1) (5 steps, CI = 0.20, RI = 0.33). Modified from Muizon (1988) and Moreno (2008) character 44.
28. Premaxillae (right side), posteriormost point, position in relation to the anteriormost point of the right nasal bone: anterior (0); in the same line (1); posterior (2) (2 steps, CI = 0.50, RI = 0). Modified from Moreno (2008) character 45. Figure 1.
29. Premaxillae (right side), posteriormost point, contact with the right nasal bone: no (0); yes (1) (7 steps, CI = 0.14, RI = 0.25). Modified from Wickert et al. (2016) character 14.

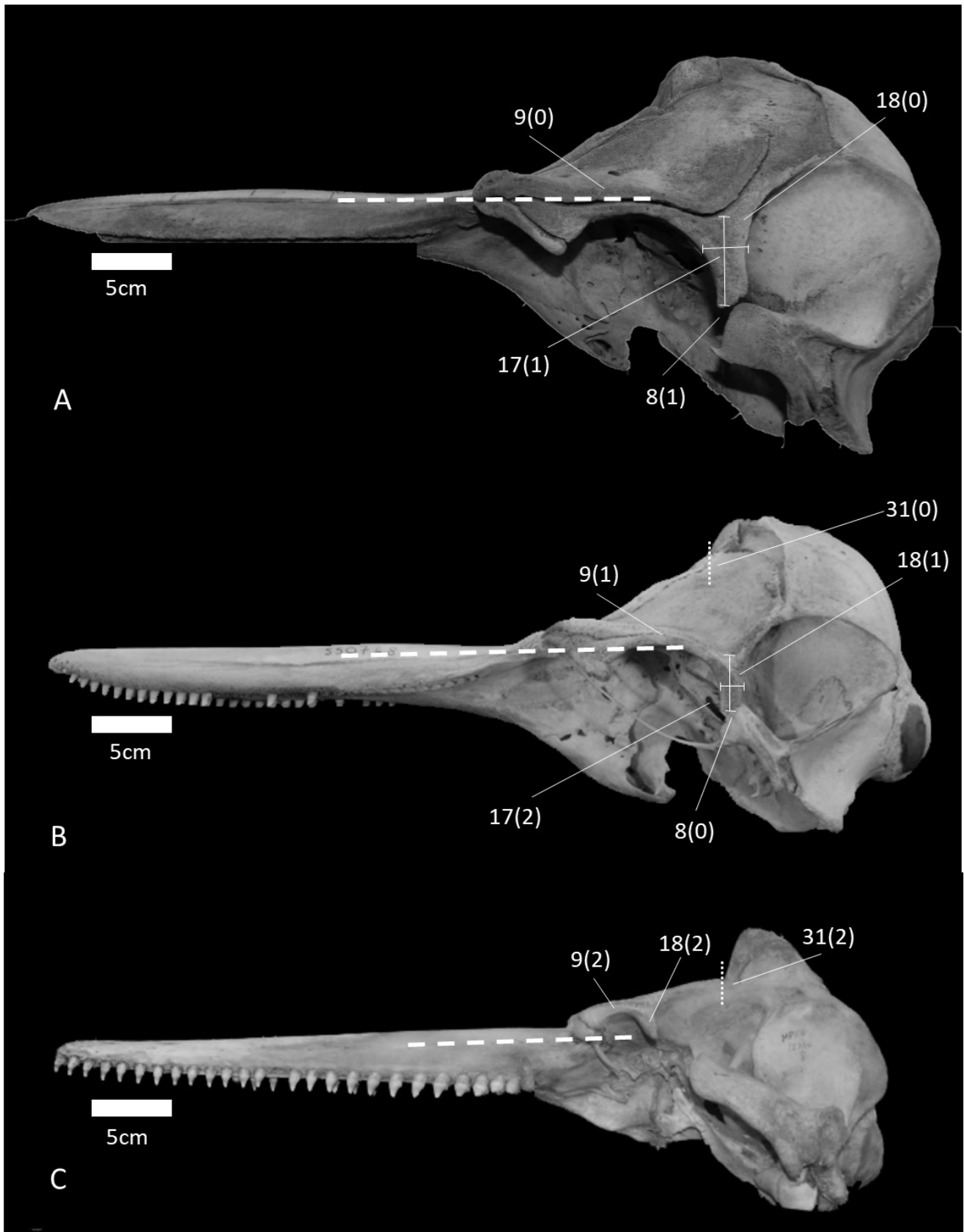


Figura 4: Vista lateral de crânios de A) *Tursiops truncatus* (PA 096), B) *Stenella frontalis* (NMNH 550748) e C) *Inia geoffrensis* (MPEG 12756). Números referem-se ao caráter e estado de caráter, respectivamente. Fotos A e C: Janaína Wickert, B: Ignacio Moreno.

30. Rostrum (lateral view), height in relation to the height of the neurocranium: medium (0); high (1) (1 step, CI = 1, RI = 1). Modified from Moreno (2008) character 46.
31. Premaxillae (lateral view, left side), posterior end of ascending process, position in relation to postorbital process: anterior (0); in the same line (1); posterior (2) (2 steps, CI = 0.50, RI = 0.33). Modified from Geisler and Sanders (2003) character 74 and Moreno (2008) character 47. Figure 4.
32. Maxilla (lateral view, left side), middle point of the orbit, thickness in relation to frontal: thicker (0); equal (1); thinner (2) (10 steps, CI = 0.20, RI = 0). Modified from Geisler and Sanders (2003) character 78.
33. Nasals (lateral view, left side), anterior edge, position in relation to postorbital process: anterior (0); in the same line (1); posterior (2) (8 steps, CI = 0.25, RI = 0.40). Modified from Geisler and Sanders (2003) character 80 and Moreno (2008) character 50.
34. Nasal fossa, anterior borders (dorsal view), left maxillary intrusion: absent (0); present (1) (2 steps, CI = 0.50, RI = 0.75). Modified from Arnold and Heinsohn (1996), Moreno (2008) character 51 and Wickert et al. (2016) character 4.
35. Nasal fossa, anterior borders (dorsal view), right maxillary intrusion: absent (0); present (1) (1 step, CI = 1, RI = 1). Modified from Arnold and Heinsohn (1996), Moreno (2008) character 51 and Wickert et al. (2016) character 4. Figure 1.
36. Premaxilla (left side), posterior edge, position in relation to the posterior edge of the right premaxilla: anterior (0); in the same line (1) (1 step, CI = 1, RI = 1). Modified from Barnes (1990), Messenger and McGuire (1998) and Moreno (2008) character 52. Figure 5.

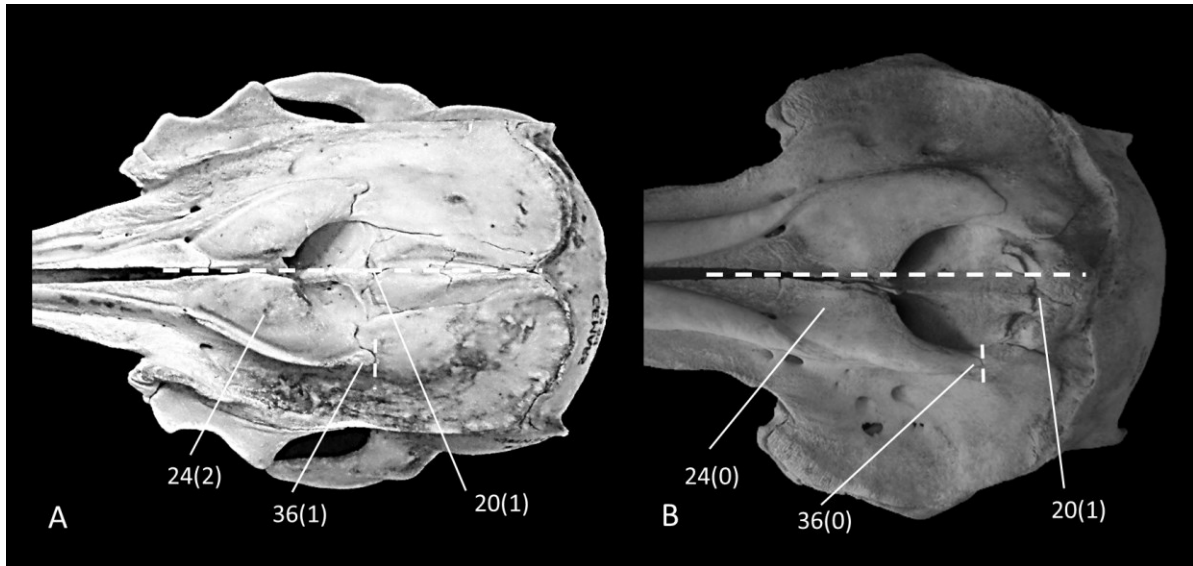


Figura 5: Neurocrânio em vista dorsal de A) *Pontoporia blainvillei* (GEMARS 1299) e B) *Tursiops gephyreus* (GEMARS 0333). Números referem-se ao caráter e estado de caráter, respectivamente. Os crânios não estão em escala. Fotos: Janaína Wickert.

37. Premaxilla (left side), immediately anterior to nasal fossa, width in relation to the right premaxilla: narrower (0); equal (1); wider (2) (2 steps, CI = 0.50, RI = 0.66). Modified from Geisler and Sanders (2003) character 85 and Moreno (2008) character 53.
38. Rostrum (middle length), premaxilla, width in relation to the width of the maxilla: smaller (0); equal (1); bigger (2) (6 steps, CI = 0.33, RI = 0). Modified from Moreno (2008) character 54.
39. Maxilla (dorsal view, right side), anterior foramen, position in relation to the rostrum base: anterior (0); in the same line (1); posterior (2) (10 steps, CI = 0.20, RI = 0.11). Modified from Perrin et al. (1994) character 2 and Moreno (2008) character 55. Figure 1.
40. Orbit (left side), width in relation to the width of the temporal fossa: smaller (0); equal (1); bigger (2) (5 steps, CI = 0.40, RI = 0.57).

Em Delphinidae, a órbita é formada pelo frontal, com menor contribuição do jugal e lacrimal enquanto a fossa temporal encontra-se posteriormente à órbita e é formada pelos ossos parietal, esquamosal, frontal e alisphenóide. Em *Delphinus*, *Stenella*, *Globicephala* e *Feresa* a largura da órbita é igual (estado 1) à largura da fossa temporal. *Lagenodelphis hosei* é a única espécie em que a largura da órbita é maior (estado 2). Em todas as outras espécies avaliadas a órbita é menor do que a fossa temporal (estado 0).

41. Nasals and frontals, suture between right and left sides, position in relation to the longitudinal axis of the skull: towards left side (0); towards right side (1) (5 steps, CI = 0.20, RI = 0.33). Modified from Barnes (1985) and Moreno (2008) character 57.
42. Neurocranium, nasals (dorsal view), width in relation to width of the nasal fossa: smaller (0); equal (1); bigger (2) (9 steps, CI = 0.22, RI = 0.22). Modified from Geisler and Sanders (2003) character 119 and Moreno (2008) character 59.
43. Vertex, frontals, height in relation to height of the nasals in the vertex: lower (0); higher (1) (4 steps, CI = 0.25, RI = 0.50). Modified from Muizon (1988) and Moreno (2008) character 60.
44. Neurocranium, maxilla, posteriormost point, contact with the nuchal crest: no (0); yes (1) (2 steps, CI = 0.50, RI = 0). Modified from Muizon (1988), Moreno (2008) character 61 and Wickert et al. (2016) character 7.
45. Palatine, greater foramen, longitudinal groove: absent (0); present (1) (8 steps, CI = 0.12, RI = 0).

O foramen palatino maior encontra-se na extremidade posterior do sulco palatino, na sutura entre a maxila e palatino. A presença de um sulco

longitudinal foi observada em *Delphinus* sp., *T. truncatus*, *S. attenuata*, *L. hosei*, *S. chinensis*, *S. bredanensis*, *O. orca* e *P. blainvillei* (estado 1). O sulco varia em tamanho e profundidade podendo ser curto e largo como em *T. truncatus* ou bastante fino e quase imperceptível como em *S. chinensis*.

46. Squamosal (ventral view), zygomatic process, orientation: anteriorly (0); anteromedially (1) (4 steps, CI = 0.25, RI = 0). Modified from Sanders and Barnes (2002), Geisler and Sanders (2003) character 142 and Moreno (2008) character 63.
47. Squamosal (lateral view), glenoid process, anterior border, shape: convex (0); straight (1) (3 steps, CI = 0.33, RI = 0.50). Modified from Geisler and Sanders (2003) character 143 and Moreno (2008) character 64.
48. Squamosal (ventral view), crest between tympanosquamosal recess and falciform process: absent (0); present (1) (2 steps, CI = 0.50, RI = 0.87). Modified from Moreno (2008) character 67. Figure 3.
49. Neurocranium (lateral view), temporal fossa, height in relation to the height between frontal and vertex: smaller (0); bigger (1) (3 steps, CI = 0.33, RI = 0.71). Modified from Moreno (2008) character 68.
50. Squamosal (lateral view), glenoid process, inclination: until 44° (0); 45° or more (1) (5 steps, CI = 0.20, RI = 0). Modified from Moreno (2008) character 69.
51. Neurocranium (ventral view), anterior sinus fossa, anterior point: reach the alveolar portion (0); do not reach the alveolar portion (1) (1 step, CI = 1, RI = 1). Modified from Geisler and Sanders (2003) character 157 and Moreno (2008) character 70.

- 52.** Anterior sinus fossa, palatine, maxillary process (lateral view), shape: straight (0); curved (1) (5 steps, CI = 0.20, RI = 0.33). Modified from Moreno (2008) character 71.
- 53.** Palatine, lateral lamina, more posterior point (lateral view), position in relation to the Eustachian notch: anterior (0); in the same line (1); posterior (2) (10 steps, CI = 0.20, RI = 0.11). Modified from Moreno (2008) character 72.
- 54.** Maxilla (ventral view), posteromedial region, position in relation to the anterior line of the pterygoids: anterior (0); in the same line (1); posterior (2) (8 steps, CI = 0.25, RI = 0.33). Modified from Moreno (2008) character 73.
- 55.** Pterygoid (lateral view), hamulus, position in relation to the posteriormost point of the lateral lamina of palatine: anterior (0); in the same line (1); posterior (2) (6 steps, CI = 0.33, RI = 0). Modified from Moreno (2008) character 74.
- 56.** Pterygoid (ventral view), dorsal lamina: absent (0); present (1) (7 steps, CI = 0.14, RI = 0). Modified from Arnold and Heinsohn (1996) and Moreno (2008) character 76.
- 57.** Peribullary sinus fossa, posterior to foramen ovale and ventral carotid foramen, alisphenoid fossa: absent (0); present (1) (1 step, CI = 1, RI = 1). Modified from Moreno (2008) character 77.
- 58.** Neurocranium (ventral view), carotid foramen: open (0); close (1) (5 steps, CI = 0.20, RI = 0.20). Modified from Moreno (2008) character 79.
- 59.** Neurocranium (ventral view), carotid foramen, shape: oval (0); circular (1) (2 steps, CI = 0.50, RI = 0.75). Modified from Moreno (2008) character 80.

- 60.** Neurocranium (ventral view), carotid foramen, medial border, bone composition: pterygoid (0); alisphenoid (1); basioccipital (2) (3 steps, CI = 0.33, RI = 0). Modified from Moreno (2008) character 81.
- 61.** Orbital region (ventral view), medial orbital fossa: absent (0); present (1) (4 steps, CI = 0.25, RI = 0.25). Modified from Moreno (2008) character 82.
- 62.** Pterygoid (lateral view), hamulus, posteriormost point, position in relation to the postorbital process: anterior (0); in the same line (1); posterior (2) (2 steps, CI = 1, RI = 1). Modified from Geisler and Sanders (2003) character 174 and Moreno (2008) character 83.
- 63.** Palatines (ventral view), nasal spine, posteriormost point, position in relation to the middle of the pterygoids: anterior (0); in (1); posterior (2) (9 steps, CI = 0.22, RI = 0.12). Modified from O'Leary and Gatesy (2008) character 149 and Moreno (2008) character 84. Figure 3.
- 64.** Pterygoids (ventral view), medial border, contact: no (0); yes (1) (4 steps, CI = 0.25, RI = 0.57). Modified from Arnold and Heinsohn (1996), Fajado-Mellor et al. (2006), Moreno (2008) character 85 and Wickert et al. (2016) character 3. Figure 3.
- 65.** Pterygoid notch (lateral view), vomerine crest, visibility: no (0); yes (1) (6 steps, CI = 0.16, RI = 0). Modified from Moreno (2008) character 86.
- 66.** Alisphenoid (ventrolateral view), border of the parietal, width in relation to the border of the frontal in the alisphenoid: smaller (0); equal (1); bigger (2) (3 steps, CI = 0.66, RI = 0). Modified from O'Leary and Gatesy (2008) character 126 and Moreno (2008) character 87.

- 67.** Pterygoids, posterior lamina, projection in relation to the median line of the skull: lateral (0); ventral (1) (3 steps, CI = 0.33, RI = 0). Modified from Moreno (2008) character 88.
- 68.** Tympanosquamosal recess, width in relation to the width of the mandibular fossa: smaller (0); equal (1); bigger (2) (5 steps, CI = 0.40, RI = 0.57). Modified from Geisler and Sander (2003) character 178 and Moreno (2008) character 89.
- 69.** Vomer (ventral view), posterior edge, position in relation to the posterior point of the posterior lamina of pterygoids: anterior (0); in the same line (1); posterior (2) (6 steps, CI = 0.33, RI = 0.20). Modified from Moreno (2008) character 93.
- 70.** Exoccipital (posterior view), jugular notch, height in relation to the width: smaller (0); equal (1); bigger (2) (5 steps, CI = 0.4, RI = 0). Modified from Moreno (2008) character 95. Figure 6.
- 71.** Occipital condyle (lateral view), dorsal margin, position in relation to highest point of the squamosal in the parietal margin: below (0); in the same line (1); above (2) (3 steps, CI = 0.66, RI = 0). Modified from Fajado-Mellor et al. (2006), character 14 and Moreno (2008) character 96.
- 72.** Squamosal (lateral view), width in relation to the height in posteriormost part of the squamosal (lateral view): smaller (0); equal (1); bigger (2) (4 steps, CI = 0.50, RI = 0.50).

A largura do esquamosal mostrou-se igual a altura (estado 1) apenas em *S. chinensis* e *L. obscurus*. Em *S. clymene*, *S. coeruleoalba*, *S. longirostris* e *L. hosei* a largura foi menor (estado 0). Em todos os demais a largura apresentou-se maior que a altura (estado 2).

73. Jugular notch (ventral view), orientation in relation to the longitudinal axis of the skull: lateral (0); ventral (1) (2 steps, CI = 0.50, RI = 0.50). Figure 6.

Apenas *G. griseus*, *F. attenuata* e *P. blainvillei* apresentaram o entalhe jugular direcionado para a parte lateral do crânio (estado 0). *S. coeruleoalba* foi a única espécie que apresentou espécimes tanto com o entalhe voltado para a lateral quanto para a parte ventral do crânio. Todas as outras espécies tiveram o entalhe voltado para a parte ventral (estado 1).

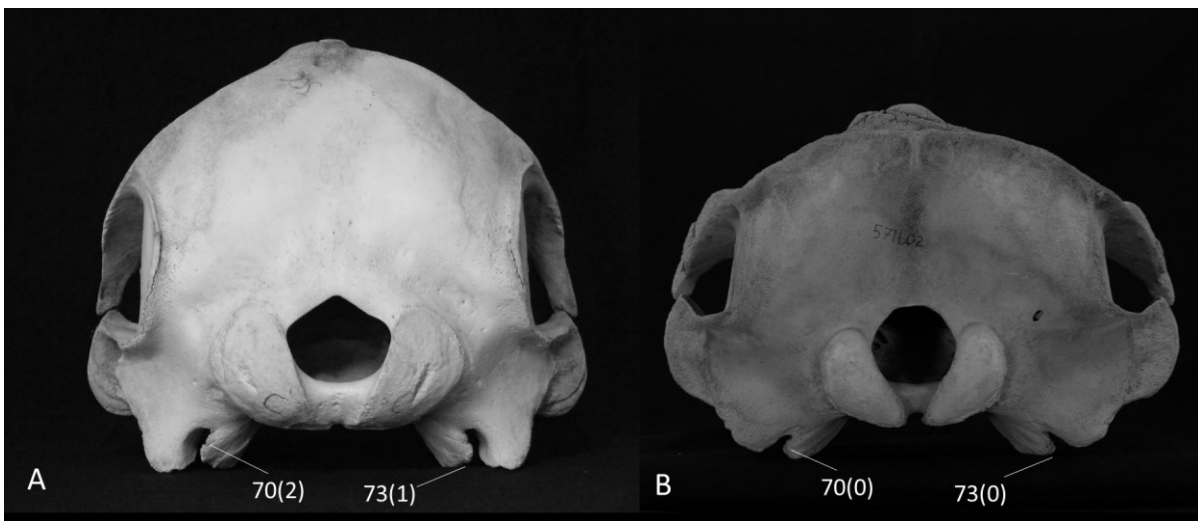


Figura 6: Vista occipital dos crânios de A) *Tursiops truncatus* (IPEC 305) e B) *Grampus griseus* (NMNH 571602). Números referem-se ao caráter e estado de caráter, respectivamente. Os crânios não estão em escala. Foto A: Janaína Wickert, B: Ignacio Moreno.

Mandibles

74. Mandibles, mandibular symphysis, length in relation to the total length of the mandible: less than 30% (0); more than 30% (1) (3 steps, CI = 0.33, RI = 0.33). Modified from Arnold and Heinsohn (1996) and Moreno (2008) character 13.

- 75.** Mandibles, coronoid process, posteriormost point, orientation in relation to the mandibular branch: anterior (0); superior (1); posterior (2) (6 steps, CI = 0.33, RI = 0.50). Modified from Moreno (2008) character 15.
- 76.** Mandibles, distal part, shape: straight (0); curved (1) (6 steps, CI = 0.16, RI = 0.37). Modified from Moreno (2008) character 16.
- 77.** Mandibles, distal part, gnathion, shape: straight (0); globulose (1) (6 steps, CI = 0.16, RI = 0.16). Modified from Moreno (2008) character 16.
- 78.** Mandibles, distal part (terminus), position in relation to the upper jaw: anterior (0); in the same level (1); posterior (2) (1 step, CI = 1, RI = 1). Modified from Fajardo-Mellor et al. (2006) and Moreno (2008) character 19.

Periotic and tympanic bulla

- 79.** Periotic, fenestra rotunda (=cochlear window), shape: like a teardrop (0); oval (1); spherical (2) (8 steps, CI = 0.25, RI = 0.14). Modified from Fordyce (1994) character 22 and Moreno (2008) character 98.
- 80.** Periotic, facial sulcus (posterior view), posterodorsal edge, position in relation to the dorsal edge of the fenestra rotunda: below (0); in line (1); above (2) (7 steps, CI = 0.28, RI = 0.28). Modified from Geisler and Sander (2003) character 223 and Moreno (2008) character 99.
- 81.** Periotic, caudal tympanic process: absent (0); present (1) (2 steps, CI = 0.50, RI = 0). Modified from Luo and Marsh (1996) character 21 and Moreno (2008) character 100.
- 82.** Periotic, cochlear aqueduct, size in relation to vestibular aqueduct: smaller (0); equal (1); bigger (2) (6 steps, CI = 0.33, RI = 0). Modified from Geisler and Sander (2003) character 227 and Moreno (2008) character 101.

- 83.** Periotic, internal acoustic meatus, shape: tubular (0); funnel-like (1) (2 steps, CI = 0.50, RI = 0). Modified from Luo and Marsh (1996) character 31 and Moreno (2008) character 102.
- 84.** Periotic, foramen singular, spiral cribriform tract, separated by a crest: no (0); yes (1) (3 steps, CI = 0.33, RI = 0.33). Modified from Geisler and Sander (2003) character 236 and Moreno (2008) character 103.
- 85.** Periotic, transverse crest, height in relation to the width of the facial canal: smaller (0); equal (1); bigger (2) (7 steps, CI = 0.28, RI = 0.28). Modified from Luo and Marsh (1996) character 29 and Moreno (2008) character 104.
- 86.** Periotic, endocranial opening of facial canal, posterior edge, position in relation to the center of spiral cribriform tract: anterior (0); in the same line (1); posterior (2) (5 steps, CI = 0.40, RI = 0.25).
- 87.** Periotic, posterior process, ventral surface, shape: concave (0); convex (1); straight (2) (4 steps, CI = 0.50, RI = 0). Modified from Geisler and Sander (2003) character 242 and Moreno (2008) character 107.
- 88.** Periotic, dorsal edge (lateral view), shape: concave (0); convex (1); straight (2) (7 steps, CI = 0.28, RI = 0.37). Modified from Muizon (1988) and Moreno (2008) character 109.
- 89.** Periotic, internal acoustic meatus, protuberance: absent (0); present (1) (2 steps, CI = 0.50, RI = 0.85). Modified from Moreno (2008) character 111.
- 90.** Periotic, fossa for stapedial muscle (posterior portion, ventral view), shape: open (0); close (1) (6 steps, CI = 0.16, RI = 0.37). Modified from Moreno (2008) character 112.
- 91.** Periotic, fossa incudis, anterior fissure: absent (0); present (1) (1 step, CI = 1, RI = 1). Modified from Moreno (2008) character 113.

- 92.** Periotic and tympanic bulla, medial fissure, contact: no (0); yes (1) (3 steps, CI = 0.33, RI = 0.50). Modified from Moreno (2008) character 115.
- 93.** Tympanic bulla, inner posterior prominence, shape: rounded (0); medially pointed (1) (3 steps, CI = 0.33, RI = 0.50). Modified from Geisler and Sander (2003) character 252 and Moreno (2008) character 116.
- 94.** Tympanic bulla, lateral furrow: absent (0); present (1) (3 steps, CI = 0.33, RI = 0.33). Modified from Kassuya (1973) and Moreno (2008) character 117.
- 95.** Tympanic bulla, lower tympanic aperture, shape: open (0); close (1) (3 steps, CI = 0.33, RI = 0.50). Modified from Kassuya (1973) and Moreno (2008) character 118.
- 96.** Tympanic bulla, elliptical foramen: absent (0); present (1) (3 steps, CI = 0.33, RI = 0.50). Modified from Kassuya (1973) and Moreno (2008) character 119.
- 97.** Tympanic bulla, outer posterior pedicle, prominence: absent (0); present (1) (1 step, CI = 1, RI = 1). Modified from Moreno (2008) character 122.
- 98.** Tympanic bulla, ventral profile (lateral view), shape: flat (0); convex (1) (6 steps, CI = 0.16, RI = 0.37). Modified from Geisler and Sanders (2003) character 268 and Moreno (2008) character 123. Figure 7.
- 99.** Tympanic bulla, transversal ridge: absent (0); present (1) (1 step, CI = 1, RI = 1). Modified from Moreno (2008) character 124.
- 100.** Tympanic bulla, conical process, height in relation to the medial portion of the sigmoid process: less than half (0); over than half (1) (5 steps, CI = 0.20, RI = 0.20). Figure 7.

O processo cônico é uma projeção dorsal da parede lateral das bulas timpânicas de cetáceos, que encontra-se entre o processo sigmoide e o processo posterior (Kasuya, 1973). Em *Delphinus* sp., *Stenella* spp. (exceto

S. attenuata), *L. hosei*, *G. griseus*, *S. bredanensis*, *G. melas* e *F. attenuata* é ligeiramente alongado, ultrapassando a porção medial do processo sigmoide.

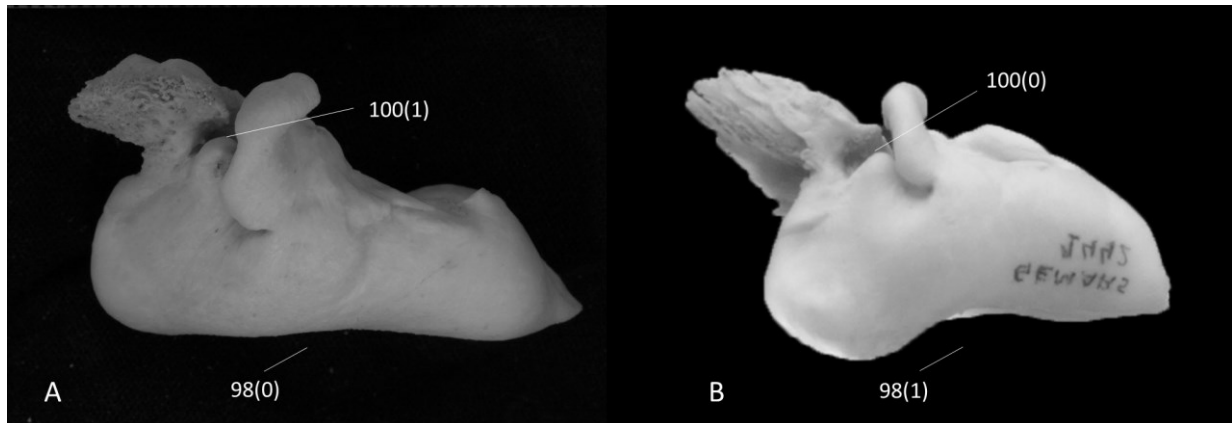


Figura 7: Vista lateral do timpânico de A) *Feresa attenuata* (NMNH 550389) e B) *Tursiops gephyreus* (GEMARS 1442). Números referem-se ao caráter e estado de caráter, respectivamente. As imagens não estão em escala. Foto A: Ignacio Moreno, B: Janaína Wickert.

Skeleton postcranial

- 101.** Cervical vertebrae, fusion: no (0); yes (1) (1 step, CI = 1, RI = 1). Modified from Buchholtz and Schur (2004).
- 102.** Fused cervical vertebrae, number: 2-3 (0); 6-7 (1) (2 steps, CI = 0.50, RI = 0.50). Figure 8.

As vértebras cervicais são tipicamente fusionadas nos cetáceos. Embora o número de fusões varie entre as espécies, entre indivíduos da mesma espécie e até mesmo em um único indivíduo ao longo da ontogenia (Buchholtz and Schur, 2004) foi possível definir dois padrões de fusonamento. Enquanto *Delphinus* sp., *Tursiops* spp., *Stenella* spp., *L. hosei*, *S. bredanensis*, *F. attenuata* e *P. blainvillei* apresentaram sempre de 2 ou 3 vértebras fusionadas (estado 0), apenas *G. griseus*, *P. crassidens* e *G. melas*

apresentaram de 6 ou 7 vértebras fusionadas (estado 1). Nenhum esqueleto analisado apresentou 4 ou 5 vértebras fusionadas.

- 103.** Cervical vertebrae, atlas and axis, fusion: no (0); yes (1) (1 step, CI = 1, RI = 1). Modified from Fettuccia and Simões-Lopes (2004).
- 104.** Cervical vertebrae, poszigapophyses: absent (0); present (1) (5 steps, CI = 0.20, RI = 0.20). Modified from Fettuccia and Simões-Lopes (2004).
- 105.** Cervical vertebrae, atlas and axis, bow shaped crests: absent (0); present (1) (4 steps, CI = 0.25, RI = 0.25). Modified from Fettuccia and Simões-Lopes (2004).
- 106.** Cervical vertebrae, lateral lamina (between the third and sixth vertebra), vertebral foramen: absent (0); present (1) (2 steps, CI = 0.50, RI = 0.66). Modified from Fettuccia and Simões-Lopes (2004). Figure 9.
- 107.** Fourth cervical vertebra, neural arch, fusion: open (0); close (1) (1 step, CI = 1, RI = 1). Figure 9.
- Somente *P. blainvillei* apresentou a quarta vertebra cervical fechada (estado 1). Todos os demais esqueletos analisados apresentaram a mesma aberta (estado 0).
- 108.** Thoracic vertebrae, first metapophyses: third (0); fourth (1); fifth (2); sixth (3) (4 steps, CI = 0.50, RI = 0.50). Modified from Fettuccia and Simões-Lopes (2004).
- 109.** Thoracic vertebrae, last prezigapophyses: sixth vertebra (0); seventh vertebra (1); eighth vertebra (2) (4 steps, CI = 0.50, RI = 0). Figure 7.
- 110.** Thoracic vertebrae, neural process, orientation in relation to the longitudinal axis of the body: superior (0); posterior (1) (1 step, CI = 1, RI = 1). Modified from Fettuccia and Simões-Lopes (2004).

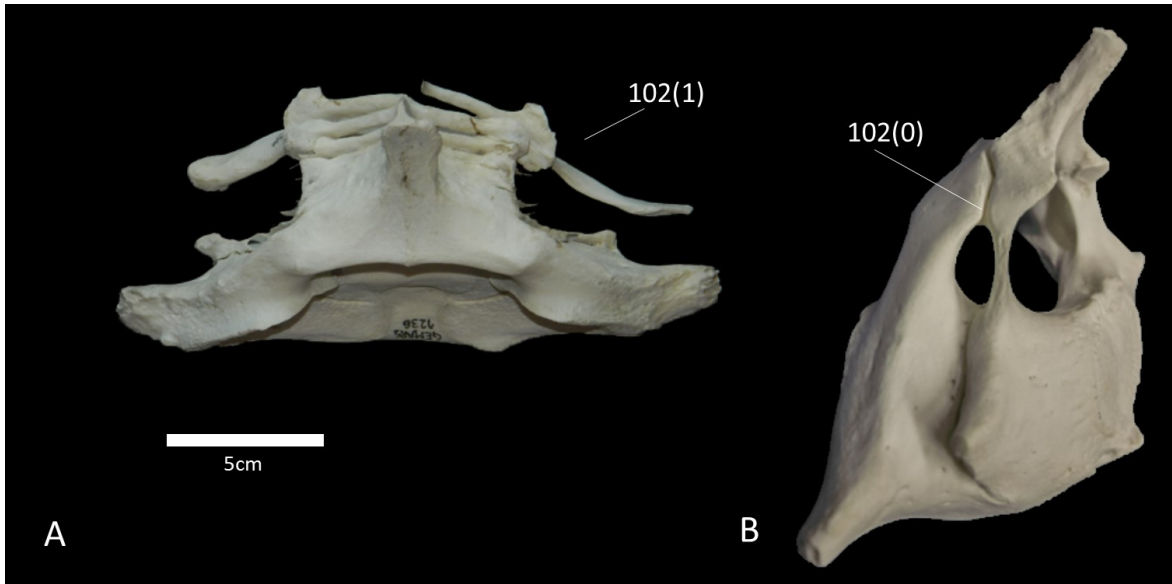


Figura 8: A) Vista dorsal de sete vértebras cervicais fusionadas de *Grampus griseus* (GEMARS 1236) e B) vista posterolateral de duas vértebras cervicais fusionadas (atlas e axis) de *Tursiops truncatus* (GEMARS 1050). Números referem-se ao caráter e estado de caráter, respectivamente. A imagem não está em escala. Fotos: Janaína Wickert.

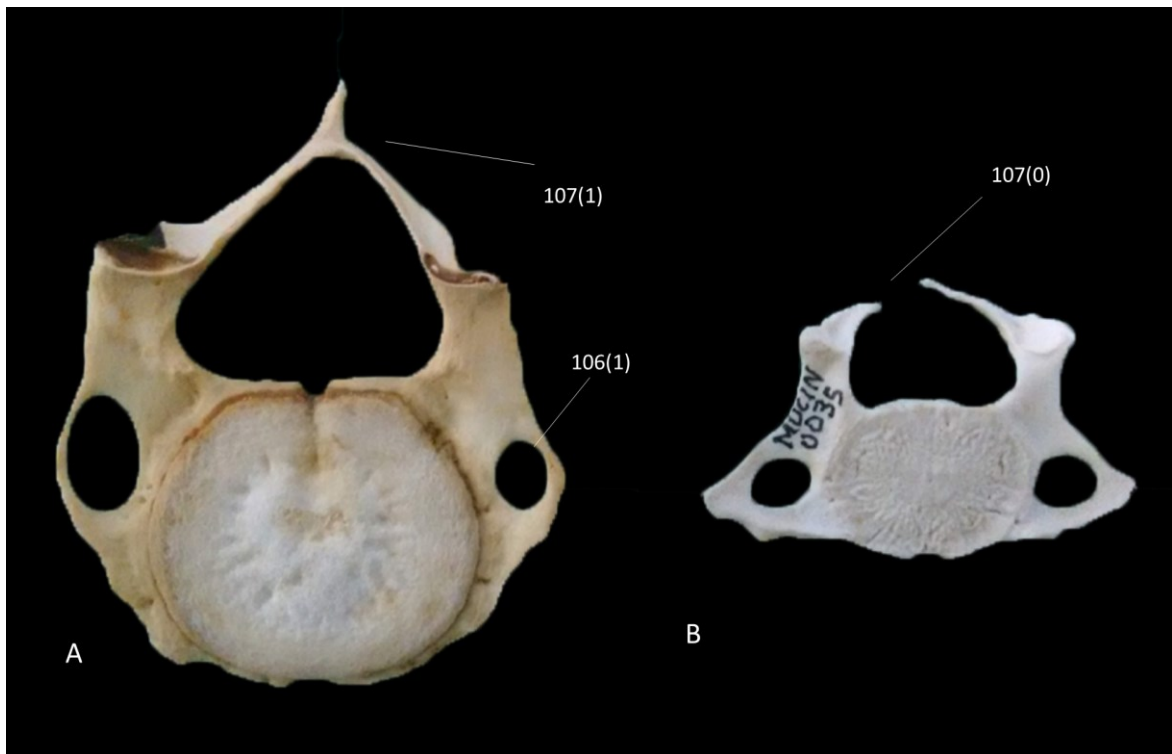


Figura 9: Vista anterior da quarta vértebra cervical de A) *Steno bredanensis* (MM 0087) e B) *Pontoporia blainvillei* (MUCIN 0035). Números referem-se ao caráter e estado de caráter, respectivamente. A imagem não está em escala. Fotos: Janaína Wickert.

- 111.** Seventh thoracic vertebrae, neural arch (anterior view), height in relation to the width of the neural arch: smaller (0); equal (1); bigger (2) (4 steps, CI = 0.50, RI = 0.50). Modified from Buchholtz and Schur (2004).
- 112.** Lombocaudal vertebrae, transverse process, crests on dorsal surface: absent (0); present (1) (4 steps, CI = 0.25, RI = 0.25). Modified from Fettuccia and Simões-Lopes (2004).
- 113.** Fifteenth lombocaudal vertebrae, neural process, orientation in relation to the longitudinal axis of the body: anterior (0); superior (1); posterior (2) (6 steps, CI = 0.33, RI = 0.20). Modified from Buchholtz and Schur (2004).
- 114.** Scapula, external surface: concave (0); flat (1) (3 steps, CI = 0.33, RI = 0.33).
Figure 10.
- 115.** Scapula, acromion (lateral view), overlap with coracoid: no (0); yes (1) (4 steps, CI = 0.25, RI = 0.50). Modified from Foletto (2015). Figure 10.
- 116.** Scapula, acromion, width in relation to the width of the coracoid: smaller (0); equal (1); bigger (2) (3 steps, CI = 0.33, RI = 0). Modified from Foletto (2015).
- 117.** Scapula, acromion, shape: straight (0); like a spatula (1) (5 steps, CI = 0.20, RI = 0.33). Figure 10.

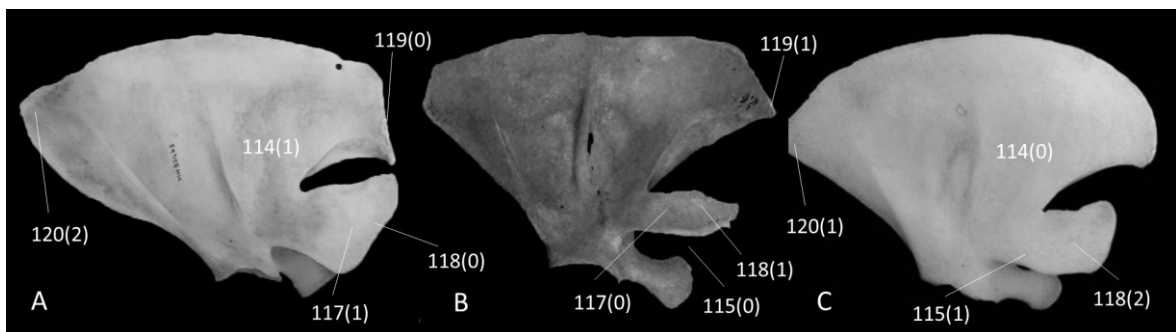


Figura 10: Escápulas direitas de A) *Stenella clymene* (MN 83473), B) *Feresa attenuata* (MN 83521) e C) *Tursiops truncatus* (UFSC 1230). Números referem-se ao caráter e estado de caráter, respectivamente. A imagem não está em escala. Fotos: Janaína Wickert.

- 118.** Scapula, acromion, length in relation to the width: smaller (0); equal (1); bigger (2) (4 steps, CI = 0.50, RI = 0.50). Figure 10.
- 119.** Scapula, anterior point, shape: straight (0); pointed (1); rounded (2) (5 steps, CI = 0.40, RI = 0.50). Figure 10.
- 120.** Scapula, posterior point, shape: straight (0); pointed (1); rounded (2) (3 steps, CI = 0.33, RI = 0.40). Figure 10.
- 121.** Left vertebral ribs, double head, number: four (0); five (1); six (2) (5 steps, CI = 0.40, RI = 0.40). Modified from Fettuccia and Simões-Lopes (2004).
- 122.** Sternum, fusion: no (0); yes (1); partially (2) (5 steps, CI = 0.40, RI = 0.40). Figure 11.
- 123.** Sternum, manubrium, central foramen: absent (0); present (1) (5 steps, CI = 0.20, RI = 0.20). Figure 11.

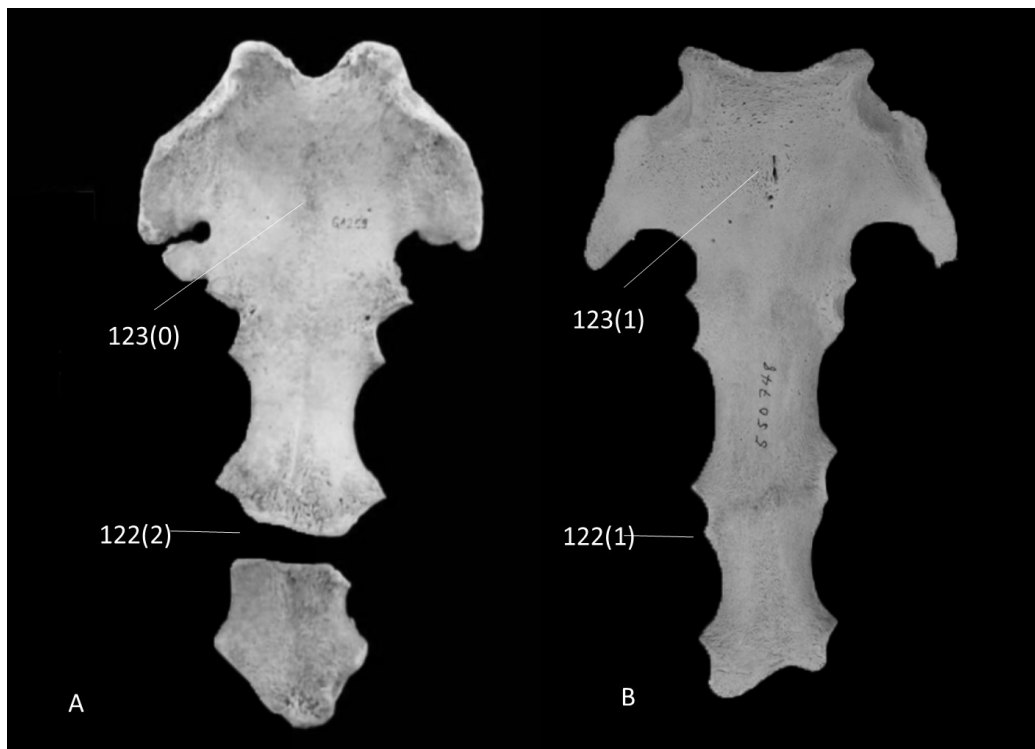


Figura 11: Vista dorsal dos esternos de A) *Tursiops gephyreus* (GEMARS 1259) e B) *Stenella frontalis* (NMNH 550748). Números referem-se ao caráter e estado de caráter, respectivamente. A imagem não está em escala. Foto A: Janaína Wickert, B: Ignacio Moreno.

External morphology and coloration

- 124.** Dorsal fin, position in relation to the center of the body: anterior (0); in (1); posterior (2) (3 steps, CI = 0.66, RI = 0). Modified from Moreno (2008) character 127. Figure 12.
- 125.** Head, crease between rostrum and melon: absent (0); present (1) (1 step, CI = 1, RI = 1). Modified from Moreno (2008) character 129. Figure 12.
- 126.** Dorsal fin, shape: falcate (0); triangular (1); rounded (2) (4 steps, CI = 0.50, RI = 0). Modified from Moreno (2008) character 131.
- 127.** Spots: absent (0); present (1) (2 steps, CI = 0.50, RI = 0.50). Modified from Moreno (2008) character 132. Figure 12.
- 128.** Rostrum, dorsal line: absent (0); present (1) (1 step, CI = 1, RI = 1). Modified from Moreno (2008) character 133. Figure 12.
- 129.** Head, postocular patch: absent (0); present (1) (2 steps, CI = 0.50, RI = 0). Modified from Moreno (2008) character 134. Figure 12.
- 130.** Bridle: absent (0); present (1) (1 step, CI = 1, RI = 1). Modified from Moreno (2008) character 136. Figure 12.
- 131.** Head, eye spot: absent (0); present (1) (1 step, CI = 1, RI = 1). Modified from Moreno (2008) character 137.
- 132.** Spinal blaze: absent (0); present (1) (3 steps, CI = 0.33, RI = 0.33). Modified from Moreno (2008) character 138. Figure 12.
- 133.** Eye/lip to flipper stripe: absent (0); present (1) (2 steps, CI = 0.50, RI = 0.88). Modified from Moreno (2008) character 139. Figure 12.
- 134.** Eye to anus strip: absent (0); present (1) (2 steps, CI = 0.50, RI = 0.50). Modified from Moreno (2008) character 140. Figure 12.

135. Head, lips, color: white (0); gray (1); black (2) (8 steps, CI = 0.25, RI = 0.33).

Modified from Moreno (2008) character 142. Figure 12.

136. Postdorsal saddle: absent (0); present (1) (2 steps, CI = 0.50, RI = 0). Modified

from Moreno (2008) character 143. Figure 12.

137. Dorsal cape: absent (0); present (1) (3 steps, CI = 0.33, RI = 0.50). Modified

from Moreno (2008) character 144. Figure 12.

138. Peduncle saddle: absent (0); present (1) (2 steps, CI = 0.50, RI = 0.88).

Modified from Moreno (2008) character 145. Figure 12.

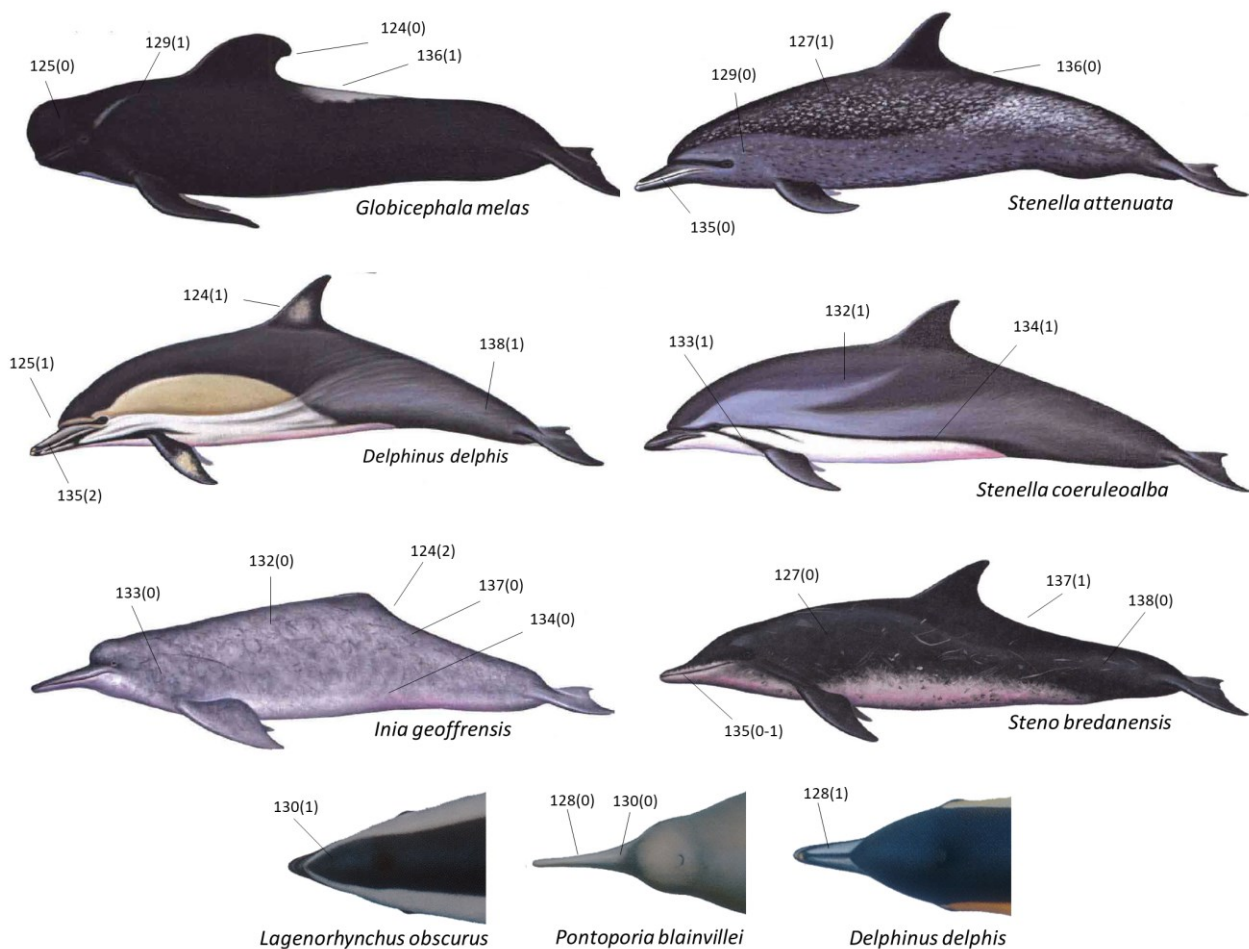


Figura 12: Padrão de coloração e morfologia externa de espécies de odontocetos. Números referem-se ao caráter e estado de caráter, respectivamente. A imagem não está em escala. Imagem modificada de Jefferson et al. (2008).

Análises de parcimônia

A análise de máxima parcimônia com pesos iguais resultou em 2 árvores mais parcimoniosas (556 passos, CI = 0.30 RI = 0.31). O consenso estrito não foi bem resolvido nos cladogramas mais inclusivos (Figura 13).

O principal critério para a seleção dos cladogramas que compõem a hipótese final deste trabalho foi a estabilidade, ou seja, foram considerados mais estáveis aqueles cladogramas que compartilham o maior número de cladogramas com os demais. A análise recuperou um único cladograma mais apto para cada valor de K (tabela 1), sendo os cladogramas obtidos entre $K6$ e $K20$ considerados os mais estáveis (tabela 2). Portanto, a topologia destes cladogramas (todas iguais) (CI = 0.33, RI = 0.40) é a hipótese final deste trabalho (Figura 14).

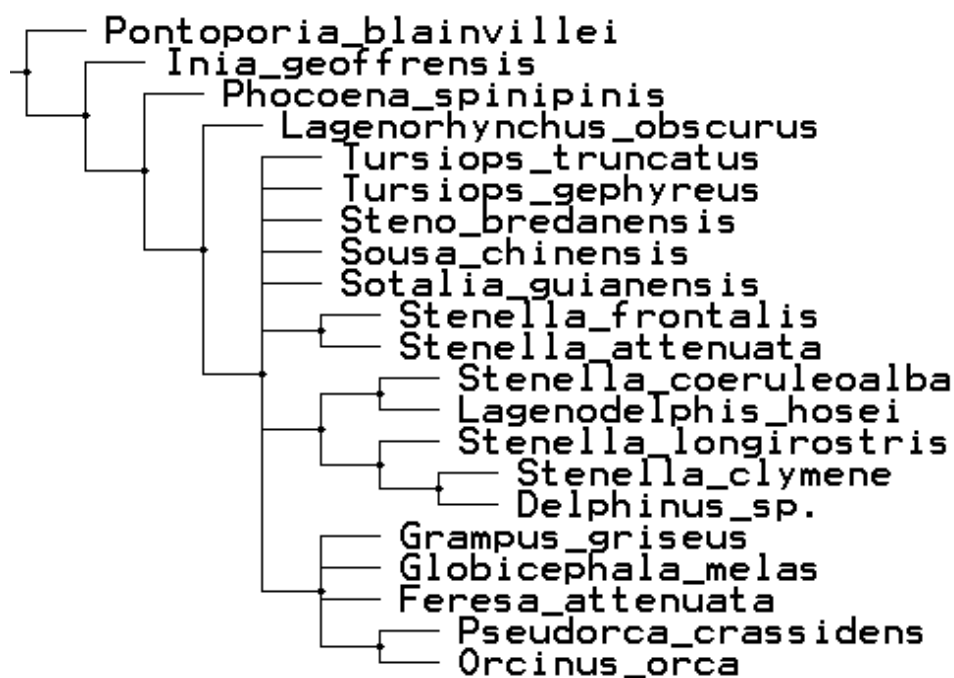


Figura 13: Consenso estrito de duas árvores mais parcimoniosas obtidas a partir da análise com pesos iguais.

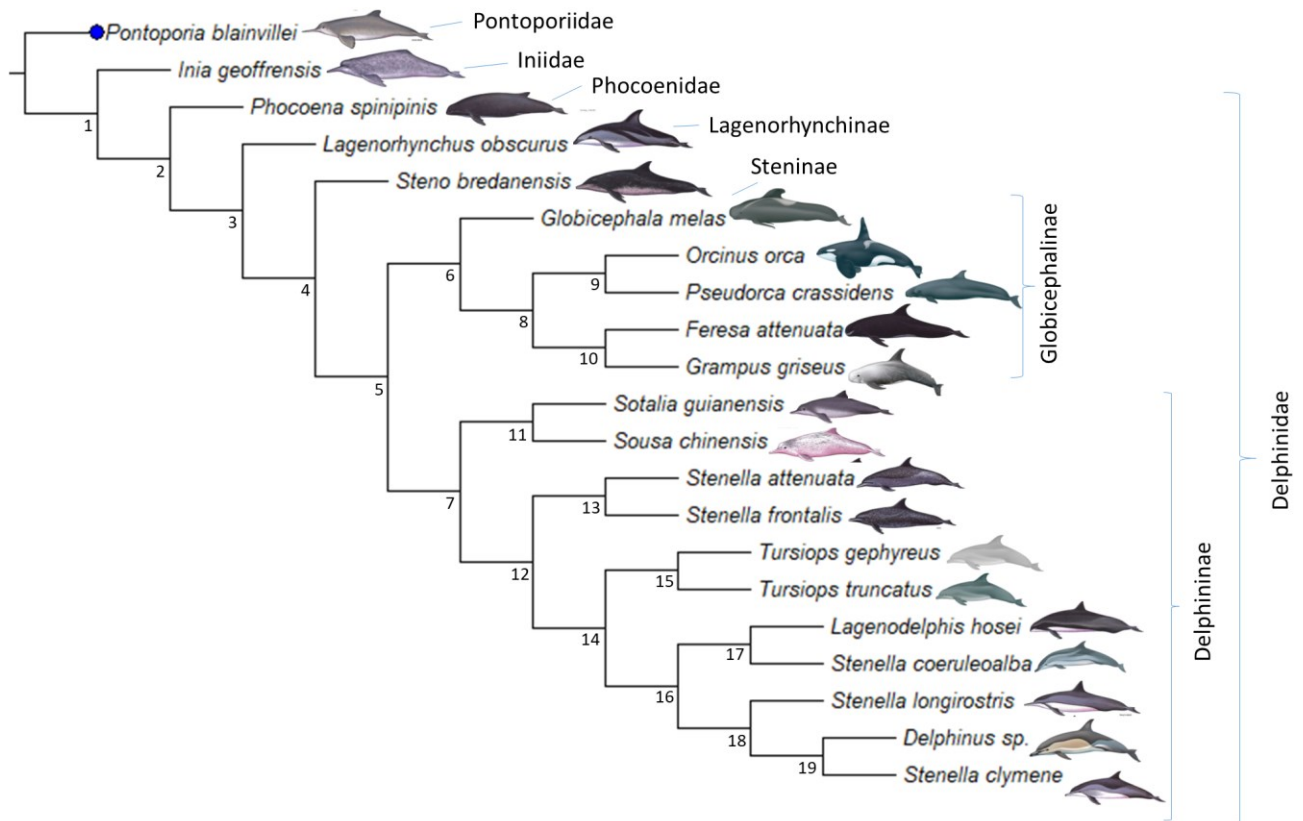


Figura 14: Árvore mais parcimoniosa obtida a partir da análise com pesos implícitos (hipótese final deste estudo). Os números dos clados correspondem aos números listados na seção 'Resultados', subseção 'Análises de parcimônia'.

Sinapomorfias para cada um dos clados são listadas abaixo. Aquelas marcadas com um (*) representam estados de caráter ambíguos, resolvidas usando o algoritmo de transformação acelerada ACCTRAN. Reamostragens simétricas (SR) (expressas como frequências absolutas), valores GC e Suporte Relativo de Bremer (RBS) são mostrados respectivamente, para cada clado, entre parênteses. Valores negativos são indicados por um sinal de "traço" (-).

Clado 1 (100/100/100)

(*Inia geoffrensis* + (*Phocoena spinipinnis* + (*Lagenorhynchus obscurus* + (*Steno bredanensis* + (((*Globicephala melas* + ((*Orcinus orca* + *Pseudorca crassidens*) + (*Feresa attenuata* + *Grampus griseus*))) + ((*Sotalia guianensis* + *Sousa chinensis*) + ((*Stenella attenuata* + *Stenella frontalis*) + ((*Tursiops truncatus* + *Tursiops gephyreus*) + ((*Lagenodelphis hosei* + *Stenella coeruleoalba*) + (*Stenella longirostris* + (*Delphinus* sp. + *Stenella clymene*))))))))))

Sinapomorfias:

1. Premaxillae, distal portion, incisive teeth (left side), number (character 6): (0 > 1) two teeth. Reverte nos cladros 9 e 11.
2. Maxilla (lateral view, left side), middle point of the orbit, thickness in relation to frontal (character 32): (0 > 1) thinner. Reverte no clado 4. Paralelismo com *S. attenuata* e *S. clymene*.
3. Squamosal (lateral view), glenoid process, inclination in relation to the longitudinal axis of the body (character 50): (0 > 1) 45° or more. Reverte no clado 5 e em *P. spinipinnis*. Paralelismo com *S. frontalis* e *S. longirostris*.
4. Palatines (ventral view), nasal spine, posteriormost point, position in relation to the middle of the pterygoids (character 63): (0 > 2) posterior. Reverte nos cladros 8 e 15 e em *S. chinensis*, *S. attenuata* e *S. coeruleoalba*.
5. Jugular notch (ventral view), orientation in relation to the longitudinal axis of the skull (character 73): (0 > 1) ventral. Reverte no clado 10.
6. Periotic, facial sulcus (posterior view), posterodorsal edge, position in relation to the dorsal edge of the fenestra rotunda (character 80): (0 > 1) in line. Reverte no clado 15 e em *P. spinipinnis* e *S. coeruleoalba*.

7. Periotic, internal acoustic meatus, shape (character 83): (0 > 1) funnel-like. Reverte em *S. longirostris*.
8. Periotic, posterior process, ventral surface, shape (character 87): (1 > 2) straight. Reverte em *P. spinipinnis*.
9. Cervical vertebrae, fusion (character 101): (0 > 1) yes.
10. Cervical vertebrae, atlas and axis, fusion (character 103): (0 > 1) yes.
11. Fourth cervical vertebra, neural arch, fusion (character 107): (0 > 1) close.
12. Thoracic vertebrae, last prezigapophyses (character 109): (0 > 1) seventh vertebra. Reverte no clado 7.
13. Fifteenth lombocaudal vertebrae, neural process, orientation in relation to the longitudinal axis of the body (character 113): (0 > 1) superior. Reverte nos cladros 10 e 14. Paralelismo com *T. gephyreus* e *S. longirostris*.
14. Left vertebral ribs, double head, number (character 121): (0 > 1) five. Reverte no clado 18. Paralelismo com *S. clymene*.
15. Sternum, fusion (character 122): (0 > 1) yes. Reverte no clado 6 e em *S. longirostris*.
16. Dorsal fin, position in relation to the center of the body (character 124): (1 > 2) posterior. Reverte no clado 3.
17. Head, lips, color (character 135): (0 > 1) gray. Paralelismo com o clado 4.

Clado 2 (80/79/28)

(*Phocoena spinipinnis* + (*Lagenorhynchus obscurus* + (*Steno bredanensis* + (((*Globicephala melas* + ((*Orcinus orca* + *Pseudorca crassidens*) + (*Feresa attenuata* + *Grampus griseus*)))) + ((*Sotalia guianensis* + *Sousa chinensis*) + ((*Stenella attenuata* + *Stenella frontalis*) + ((*Tursiops truncatus* + *Tursiops*

***gephyreus*) + ((*Lagenodelphis hosei* + *Stenella coeruleoalba*) + (*Stenella longirostris* + (*Delphinus* sp. + *Stenella clymene*)))))))))**

Sinapomorfias:

1. Orbit (left side), dorsal edge, position in relation to suture between maxilla and premaxilla (character 9): (2 > 0) below. Reverte no clado 4. Paralelismo nos cladogramas 8 e 12.

2. Lacrimal (ventral view), posteromedial projection (character 14): (0 > 1) present. Reverte nos cladogramas 9 e 17 e em *S. chinensis*, *T. gephyreus* e *S. clymene*.

3*. Ethmoid (lateral view), ectethmoids (lateral wings) (character 15): (0 > 1) present. Reverte nos cladogramas 8 e 19.

4. Premaxillae (dorsal view), anterior to external nares, shape (character 24): (2 > 0) concave.

5. Premaxillae, foramen (dorsal view, left side), anterior point, position in relation to the rostrum base (character 26): (2 > 0) anterior. Reverte em *O. orca*, *S. guianensis* e *S. longirostris*.

6*. Premaxillae (lateral view, left side), posterior end of ascending process, position in relation to postorbital process (character 31): (1 > 0) anterior. Reverte no clado 6.

7. Neurocranium, nasals (dorsal view), width in relation to width of the nasal fossa (character 42): (0 > 2) bigger. Reverte no clado 14 e em *L. obscurus* e *S. chinensis*.

8*. Mandibles, mandibular symphysis, length in relation to the total length of the mandible (character 74): (1 > 0) less than 30%. Reverte em *S. bredanensis* e *S. chinensis*.

9*. Mandibles, distal part, shape (character 76): (0 > 1) curved. Reverte no clado 16 e em *P. crassidens*, *F. attenuata* e *S. attenuata*.

10. Mandibles, distal part, gnathion, shape (character 77): (0 > 1) straight. Reverte no clado 4. Paralelismo com o clado 8 e com *S. guianensis* e *L. hosei*.
11. Periotic, transverse crest, height in relation to the width of the facial canal (character 85): (2 > 0) smaller. Reverte no clado 8 e em *T. truncatus*, *L. hosei* e *S. longirostris*.
12. Periotic, fossa for stapedial muscle (posterior portion, ventral view), shape (character 90): (0 > 1) open. Reverte no clado 12 e em *S. bredanensis* e *O. orca*. Paralelismo com o clado 16.
13. Periotic and tympanic bulla, medial fissure, contact (character 92): (1 > 0) no. Reverte no clado 9 e em *S. bredanensis*.
14. Tympanic bulla, lateral furrow (character 94): (1 > 0) absent. Reverte em *S. bredanensis* e *P. crassidens*.
15. Tympanic bulla, lower tympanic aperture, shape (character 95): (0 > 1) close. Reverte no clado 15 e em *F. attenuata*.
16. Tympanic bulla, ventral profile (lateral view), shape (character 98): (0 > 1) convex. Reverte no clado 12e em *P. crassidens* e *F. attenuata*. Paralelismo no clado 18 e em *T. gephyreus*.
- 17*. Bridle (character 130): (0 > 1) present.
- 18*. Head, eye spot (character 131): (0 > 1) present.
19. Head, lips, color (character 135): (1 > 2) black. Reverte no clado 4. Paralelismos com os clados 6 e 16.

Clado 3 (60/59/33)

(*Lagenorhynchus obscurus* + (*Steno bredanensis* + (((*Globicephala melas* + ((*Orcinus orca* + *Pseudorca crassidens*) + (*Feresa attenuata* + *Grampus*

***griseus*))) + ((*Sotalia guianensis* + *Sousa chinensis*) + ((*Stenella attenuata* + *Stenella frontalis*) + ((*Tursiops truncatus* + *Tursiops gephyreus*) + ((*Lagenodelphis hosei* + *Stenella coeruleoalba*) + (*Stenella longirostris* + (*Delphinus* sp. + *Stenella clymene*)))))))))**

Sinapomorfias:

1*. Temporal arch (left side), lateromedial surface between the glenoid process of squamosal and postorbital process of frontal, conformation (character 8): (1 > 0) no gap. Reverte nos clados 9 e 15 e em *S. guianensis*.

2*. Neurocranium, anterior to external nares (dorsal view), mesethmoid, height in relation to the premaxillas (character 23): (0 > 1) in the same point. Reverte no clado 8 e em *S. frontalis*. Paralelismo com *F. attenuata*.

3. Premaxillae (dorsal view), left foramen, size in relation to the right foramen (character 25): (1 > 0) smaller. Reverte no clado 19 e em *S. bredanensis*, *S. chinensis* e *T. truncatus*.

4. Premaxillae, foramen (dorsal view, left side), posterolateral sulcus (character 27): (1 > 0) absent. Reverte em *S. bredanensis*, *P. crassidens*, *G. griseus* e *S. longirostris*.

5*. Premaxilla (left side), posterior edge, position in relation to the posterior edge of the right premaxilla (character 36): (1 > 0) anterior.

6*. Premaxilla (left side), immediately anterior to nasal fossa, width in relation to the right premaxilla (character 37): (1 > 0) narrower. Reverte em *S. chinensis*.

7. Vertex, frontals, height in relation to height of the nasals in the vertex (character 43): (1 > 0) lower. Reverte nos clados 9 e 17 e em *S. bredanensis*.

- 8*. Anterior sinus fossa, palatine, maxillary process (lateral view), shape (character 52): (0 > 1) curved. Reverte em *O. orca*, *T. gephyreus*, *S. coeruleoalba* e *Delphinus* sp.
9. Periotic, fossa incudis, anterior fissure (character 91): (0 > 1) present.
10. Tympanic bulla, inner posterior prominence, shape (character 93): (0 > 1) medially pointed. Reverte no clado 15 e em *P. crassidens*.
11. Tympanic bulla, elliptical foramen (character 96): (0 > 1) present. Reverte no clado 6. Paralelismo com *G. griseus*.
12. Thoracic vertebrae, neural process, orientation in relation to the longitudinal axis of the body (character 110): (0 > 1) posterior.
13. Scapula, anterior point, shape (character 119): (2 > 1) pointed. Reverte em *G. griseus*.
14. Sternum, manubrium, central foramen (character 123): (0 > 1) present. Reverte no clado 9 e em *T. gephyreus*, *S. coeruleoalba* e *S. longirostris*.
15. Dorsal fin, position in relation to the center of the body (character 124): (2 > 1) in.
16. Dorsal cape (character 137): (0 > 1) present. Reverte no clado 11 e em *G. melas*.

Clado 4 (20/17/25)

(*Steno bredanensis* + (((*Globicephala melas* + ((*Orcinus orca* + *Pseudorca crassidens*) + (*Feresa attenuata* + *Grampus griseus*))) + ((*Sotalia guianensis* + *Sousa chinensis*) + ((*Stenella attenuata* + *Stenella frontalis*) + ((*Tursiops truncatus* + *Tursiops gephyreus*) + ((*Lagenodelphis hosei* + *Stenella coeruleoalba*) + (*Stenella longirostris* + (*Delphinus* sp. + *Stenella clymene*)))))))))

Sinapomorfias:

1. Orbit (left side), dorsal edge, position in relation to suture between maxilla and premaxilla (character 9): (0 > 2) above. Reverte nos clado 8 e 12.
- 2*. Ethmoid, ectethmoids (lateral wings), anterior portion, bone composition (character 16): (0 > 1) palatine. Reverte no clado 8.
- 3*. Frontal (lateral view), postorbital process, shape (character 18): (2 > 1) slender/thin. Paralelismo com o clado 9 e em *T. gephyreus* e *Delphinus* sp.
4. Premaxillae (right side), posteriormost point, contact with the right nasal bone (character 29): (0 > 1) yes. Reverte no clado 7 e em *G. griseus*. Paralelismo com *S. frontalis*, *T. truncatus*, *L. hosei* e *Delphinus* sp.
5. Maxilla (lateral view, left side), middle point of the orbit, thickness in relation to frontal (character 32): (1 > 0) thicker. Reverte em *S. attenuata* e *S. clymene*.
- 6*. Nasal fossa, anterior borders (dorsal view), left maxillary intrusion (character 34): (0 > 1) present. Reverte em *F. attenuata*.
- 7.* Nasal fossa, anterior borders (dorsal view), right maxillary intrusion (character 35): (0 > 1) present.
- 8*. Squamosal (lateral view), glenoid process, anterior border, shape (character 47): (1 > 0) convex. Reverte em *P. crassidens* e *L. hosei*.
9. Neurocranium (ventral view), carotid foramen, medial border, bone composition (character 60): (0 > 1) basioccipital. Reverte em *F. attenuata*.
- 10*. Mandibles, coronoid process, posteriormost point, orientation in relation to the mandibular branch (character 75): (0 > 2) posterior. Reverte nos clados 10 e 15 e em *L. hosei*.
11. Mandibles, distal part, gnathion, shape (character 77): (1 > 0) straight. Reverte no clado 8 e em *S. guianensis* e *L. hosei*.
12. Head, lips, color (character 135): (2 > 1) gray. Reverte nos clados 6 e 16.

Clado 5 (0/ - /11)

((((Globicephala melas + ((Orcinus orca + Pseudorca crassidens) + (Feresa attenuata + Grampus griseus))) + ((Sotalia guianensis + Sousa chinensis) + ((Stenella attenuata + Stenella frontalis) + ((Tursiops truncatus + Tursiops gephyreus) + ((Lagenodelphis hosei + Stenella coeruleoalba) + (Stenella longirostris + (Delphinus sp. + Stenella clymene)))))))))

Sinapomorfias:

1. Orbit (left side), preorbital process of frontal (anterolateral view), length in relation to total length of the lacrimal (character 12): (0 > 1) 50%. Reverte no clado 8.
- 2*. Maxilla (dorsal view, right side), anterior foramen, position in relation to the rostrum base (character 39): (0 > 2) posterior. Reverte nos clados 13 e 17 e em *Delphinus* sp. Paralelismo com *G. griseus*.
3. Squamosal (lateral view), glenoid process, inclination in relation to the longitudinal axis of the body (character 50): (1 > 0) until 44°. Reverte em *S. frontalis* e *S. longirostris*.
4. Palatine, lateral lamina, more posterior point (lateral view), position in relation to the Eustachian notch (character 53): (1 > 2) posterior. Reverte no clado 12 e em *G. griseus*.
5. Pterygoid (lateral view), hamulus, position in relation to the posteriormost point of the lateral lamina of palatine (character 55): (1 > 2) posterior. Reverte em *P. crassidens*.
- 6*. Cervical vertebrae, lateral lamina (between the third and sixth vertebra), vertebral foramen (character 106): (1 > 0) absent. Reverte em *T. truncatus*.
- 7*. Thoracic vertebrae, first metapophyses (character 108): (1 > 0) fourth vertebra. Reverte em *T. truncatus*.

8*. Seventh thoracic vertebrae, neural arch (anterior view), height in relation to the width of the neural arch (character 111): (0 > 2) bigger. Reverte nos cladogramas 10 e 16.

9. Scapula, acromion, shape (character 117): (0 > 1) like a spatula. Reverte no cladogramas 8 e em *T. gephyreus* e *S. longirostris*. Paralelismo com *G. griseus*.

Clado 6 (8/5/19)

((*Globicephala melas* + ((*Orcinus orca* + *Pseudorca crassidens*) + (*Feresa attenuata* + *Grampus griseus*)))

Sinapomorfias:

1*. Rostrum, distal part (terminus), shape (character 1): (0 > 1) rounded. Paralelismo com *P. spinipinnis*.

2*. Lacrimal (anterolateral view), dorsal surface, shape (character 13): (1 > 0) flat. Paralelismo com o cladogramas 14.

3*. Frontal (lateral view), postorbital process, shape (character 18): (1 > 0) bulky/square. Paralelismo com o cladogramas 14.

4*. Premaxillae (lateral view, left side), posterior end of ascending process, position in relation to postorbital process (character 31): (0 > 1) posterior.

5. Neurocranium (lateral view), temporal fossa, height in relation to the height between frontal and vertex (character 49): (1 > 0) smaller. Reverte no cladogramas 9. Paralelismo no cladogramas 16.

6*. Tympanosquamosal recess, width in relation to the width of the mandibular fossa (character 68): (0 > 2) bigger.

7. Tympanic bulla, elliptical foramen (character 96): (1 > 0) absent. Reverte em *G. griseus*.

8*. Fused cervical vertebrae, number (character 102): (0 > 1) 6 or 7. Reverte em *F. attenuata*.

9*. Left vertebral ribs, double head, number (character 121): (1 > 2) six. Paralelismo com *L. hosei*.

10. Sternum, fusion (character 122): (1 > 0) no. Paralelismo com *S. longirostris*.

11. Head, lips, color (character 135) (1 > 2) black. Paralelismo com os clados 2 e 16.

Clado 7 (11/8/66)

((*Sotalia guianensis* + *Sousa chinensis*) + ((*Stenella attenuata* + *Stenella frontalis*) + ((*Tursiops truncatus* + *Tursiops gephyreus*) + ((*Lagenodelphis hosei* + *Stenella coeruleoalba*) + (*Stenella longirostris* + (*Delphinus* sp. + *Stenella clymene*))))))

Sinapomorfias:

1. Premaxillae (right side), posteriormost point, contact with the right nasal bone (character 29): (1 > 0) no. Reverte em *S. frontalis*, *T. truncatus*, *L. hosei* e *Delphinus* sp.

2*. Nasals (lateral view, left side), anterior edge, position in relation to postorbital process (character 33): (2 > 1) in the same line. Reverte em *T. truncatus* e *S. longirostris*. Paralelismo com *P. crassidens*.

3*. Squamosal (ventral view), crest between tympanosquamosal recess and falciform process (character 48): (0 > 1) present.

4*. Maxilla (ventral view), posteromedial region, position in relation to the anterior line of the pterygoids (character 54): (2 > 0) anterior. Reverte em *S. frontalis*. Paralelismo com *P. spinipinnis*.

5*. Periotic, internal acoustic meatus, protuberance (character 89): (0 > 1) present.

Paralelismo com *F. attenuata*.

6. Tympanic bulla, conical process, height in relation to the medial portion of the sigmoid process (character 100): (1 > 0) less than half. Reverte no clado 16 e em *S. frontalis*. Paralelismo com o clado 9.

7. Cervical vertebrae, poszigapophyses (character 7): (1 > 0) absent. Reverte em *T. truncatus*, *S. coeruleoalba* e *S. clymene*. Paralelismo com *P. spinipinnis*.

8. Thoracic vertebrae, last prezigapophyses (character 109): (1 > 0) sixth vertebra.

9. Lombocaudal vertebrae, transverse process, crests on dorsal surface (character 112): (0 > 1) present. Reverte em *T. truncatus*, *L. hosei* e *S. clymene*.

10. Scapula, acromion (lateral view), overlap with coracoid (character 115): (0 > 1) yes. Reverte em *T. gephyreus* e *S. longirostris*.

11. Scapula, anterior point, shape (character 119): (1 > 0) straight. Reverte em *T. gephyreus* e *S. longirostris*.

12*. Head, crease between rostrum and melon (character 125): (0 > 1) present.

Clado 8 (2/ - /94)

((*Orcinus orca* + *Pseudorca crassidens*) + (*Feresa attenuata* + *Grampus griseus*))

Sinapomorfias:

1. Orbit (left side), dorsal edge, position in relation to suture between maxilla and premaxilla (character 9): (2 > 0) below. Paralelismo com os cladogramas 2 e 12.

2*. Lacrimal (dorsal view), anterior point, visibility (character 11): (1 > 0) absent.

Paralelismo com o clado 11 e com *T. truncatus* e *L. obscurus*.

3. Orbit (left side), preorbital process of frontal (anterolateral view), length in relation to total length of the lacrimal (character 12): (1 > 0) less than 50%. Reverte em *G. griseus*. Paralelismo com o clado 1.
- 4*. Ethmoid (lateral view), ectethmoids (lateral wings) (character 15): (1 > 0) absent. Paralelismo com os clados 1 e 19.
5. Ethmoid, ectethmoids (lateral wings), anterior portion, bone composition (character 16): (1 > 0) foramen. Paralelismo com o clado 1.
6. Neurocranium, anterior to external nares (dorsal view), mesethmoid, height in relation to the premaxillas (character 23): (1 > 0) below. Reverte em *F. attenuata*. Paralelismo com o clado 1 e com *S. frontalis*.
7. Maxilla (dorsal view, right side), anterior foramen, position in relation to the rostrum base (character 39): (2 > 1) in the same line. Reverte em *P. crassidens*. Paralelismo com *S. chinensis* e *T. truncatus*.
- 8*. Neurocranium (ventral view), carotid foramen, shape (character 59): (0 > 1) circular. Paralelismo com *Delphinus* sp.
9. Palatines (ventral view), nasal spine, posteriormost point, position in relation to the middle of the pterygoids (character 63): (2 > 0) anterior. Reverte em *F. attenuata*. Paralelismo com clado 15 e com *S. chinensis*, *S. attenuata* e *S. coeruleoalba*.
- 10*. Pterygoids (ventral view), medial border, contact (character 64): (0 > 1) yes. Paralelismo com clado 16 e com *S. attenuata* e *S. bredanensis*.
11. Mandibles, distal part, gnathion, shape (character 77): (0 > 1) globulose. Reverte em *O. orca*. Paralelismo com o clado 2 e com *S. guianensis* e *L. hosei*.
12. Periotic, fenestra rotunda (=cochlear window), shape (character 79): (0 > 2) spherical. Reverte em *G. griseus*. Paralelismo com *Delphinus* sp.

13. Periotic, transverse crest, height in relation to the width of the facial canal (character 85): (0 > 2) bigger. Paralelismo com o clado 1 e com *T. truncatus*, *L. hosei* e *S. longirostris*.

14. Scapula, acromion, shape (character 117): (1 > 0) straight. Reverte em *G. griseus*. Paralelismo com o clado 1 e com *T. gephyreus* e *S. longirostris*.

Clado 9 (22/18/33)

(*Orcinus orca* + *Pseudorca crassidens*)

Sinapomorfias:

1. Premaxillae, distal portion, incisive teeth (left side), number (character 6): (1 > 0) one. Paralelismo no clado 11.

2*. Temporal arch (left side), lateromedial surface between the glenoid process of squamosal and posterorbital process of frontal, conformation (character 8): (0 > 1) gap. Paralelismo nos clados 1 e 15 e em *S. guianensis*.

3. Lacrimal (ventral view), posteromedial projection (character 14): (1 > 0) absent. Paralelismo com os clados 1 e 17 e com *S. chinensis*, *T. gephyreus* e *S. clymene*.

4*. Frontal (lateral view), postorbital process, shape (character 18): (0 > 2) triangular. Paralelismo com o clado 1 e com *T. gephyreus* e *Delphinus* sp.

5. Rostrum (middle length), premaxilla, width in relation to the width of the maxilla (character 38): (1 > 0) smaller. Paralelismo com *L. hosei* e *P. spinipinnis*.

6. Vertex, frontals, height in relation to height of the nasals in the vertex (character 43): (0 > 1) higher. Paralelismo com o clado 1 e 17 e com *S. bredanensis*.

7. Neurocranium (lateral view), temporal fossa, height in relation to the height between frontal and vertex (character 49): (0 > 1) bigger. Paralelismo com o clado 1.

- 8*. Maxilla (ventral view), posteromedial region, position in relation to the anterior line of the pterygoids (character 54): (2 > 1) in the same line. Paralelismo com o clado 17 e com *Delphinus* sp. e *L. obscurus*.
- 9*. Pterygoid (lateral view), hamulus, posteriormost point, position in relation to the postorbital process (character 62): (0 > 1) in the same line.
10. Alisphenoid (ventrolateral view), border of the parietal, width in relation to the border of the frontal in the alisphenoid (character 66): (2 > 0) smaller.
- 11*. Tympanosquamosal recess, width in relation to the width of the mandibular fossa (character 68): (2 > 1) equal. Paralelismo com o clado 17 e com *S. attenuata*.
- 12*. Periotic, facial sulcus (posterior view), posterodorsal edge, position in relation to the dorsal edge of the fenestra rotunda (character 80): (1 > 2) Paralelismo com *Delphinus* sp. e *S. bredanensis*.
- 13*. Periotic, dorsal edge (lateral view), shape (character 88): (2 > 1) convex. Paralelismo com o clado 12 e com *S. bredanensis*.
- 14*. Periotic and tympanic bulla, medial fissure, contact (character 92): (0 > 1) yes. Paralelismo com o clado 1 e com *S. bredanensis*.
15. Tympanic bulla, conical process, height in relation to the medial portion of the sigmoid process (character 100): (1 > 0): less than half. Paralelismo com o clado 7.
16. Thoracic vertebrae, first metapophyses (character 108): (0 > 2) sixth vertebra. Paralelismo com *S. longirostris*.
17. Scapula, acromion, width in relation to the width of the coracoid (character 116): (2 > 0) smaller.
18. Sternum, manubrium, central foramen (character 123): (1 > 0) absent. Paralelismo com o clado 1 e com *T. gephyreus*, *S. coeruleoalba* e *S. longirostris*.

Clado 10 (29/24/19)

(*Feresa attenuata* + *Grampus griseus*)

Sinapomorfias:

1*. Rostrum (lateral view), height in relation to the height of the neurocranium (character 30): (0 > 1) high.

2. Nasals and frontals, suture between right and left sides, position in relation to the longitudinal axis of the skull (character 41): (1 > 0) towards left side. Paralelismo com o clado 18 e com *I. geoffrensis*, *S. chinensis* e *S. frontalis*.

3*. Neurocranium (ventral view), carotid foramen (character 58): (0 > 1) close. Paralelismo com *S. chinensis*, *T. gephyreus*, *S. coeruleoalba* e *S. clymene*.

4*. Jugular notch (ventral view), orientation in relation to the longitudinal axis of the skull (character 73): (1 > 0) lateral.

5*. Mandibles, coronoid process, posteriormost point, orientation in relation to the mandibular branch (character 75): (2 > 0) anterior. Paralelismo com os cladros 1 e 15 e com *L. hosei*.

6. Seventh thoracic vertebrae, neural arch (anterior view), height in relation to the width of the neural arch (character 111): (2 > 0) smaller. Paralelismo com os cladros 1 e 16.

7. Fifteenth lombocaudal vertebrae, neural process, orientation in relation to the longitudinal axis of the body (character 113): (anterior). Paralelismo no clado 14.

8*. Scapula, acromion, length in relation to the width (character 118): (2 > 1) equal.

9. Scapula, anterior point, shape (character 119): (1 > 2) rounded. Paralelismo com o clado 1.

10. Head, lips, color (character 135): (2 > 0) white. Paralelismo com o clado 13.

Clado 11 (5/1/78)

(*Sotalia guianensis* + *Sousa chinensis*)

Sinapomorfias:

1. Premaxillae, distal portion, incisive teeth (left side), number (character 6): (1 > 0) one. Paralelismo com o clado 9.

2*. Lacrimal (dorsal view), anterior point, visibility (character 11): (1 > 0) absent. Paralelismo com o clado 9 e com *T. truncatus* e *L. obscurus*.

3*. Frontal (ventral view), postorbital ridge (character 19): (0 > 1) present. Paralelismo com *I. geoffrensis* e *S. bredanensis*.

4. Dorsal fin, shape (character 126): (0 > 1) triangular. Paralelismo com *P. spinipinnis* e *L. hosei*.

5. Dorsal cape (character 137): (1 > 0) absent. Paralelismo com o clado 1 e com *G. melas*.

Clado 12 (27/23/6)

((*Stenella attenuata* + *Stenella frontalis*) + ((*Tursiops truncatus* + *Tursiops gephyreus*) + ((*Lagenodelphis hosei* + *Stenella coeruleoalba*) + (*Stenella longirostris* + (*Delphinus* sp. + *Stenella clymene*))))))

Sinapomorfias:

1. Orbit (left side), dorsal edge, position in relation to suture between maxilla and premaxilla (character 9): (2 > 0) below. Paralelismo com os cladros 2 e 8.

2. Orbit (left side), width in relation to the width of the temporal fossa (character 40): (0 > 1) equal. Reverte no clado 15. Paralelismo com *G. melas* e *F. attenuata*.

3*. Neurocranium (ventral view), anterior sinus fossa, anterior point (character 51): (0 > 1) reach the alveolar portion.

4. Palatine, lateral lamina, more posterior point (lateral view), position in relation to the Eustachian notch (character 53): (2 > 1) in the same line. Paralelismo com o clado 1 e com *G. griseus*.

5*. Peribullary sinus fossa, posterior to foramen ovale and ventral carotid foramen, alisphenoid fossa (character 57): (0 > 1) presente.

6. Periotic, dorsal edge (lateral view), shape (character 88): (2 > 1) convex. Reverte no clado 17 e em *S. frontalis*. Paralelismo no clado 9 e em *S. bredanensis*.

7. Periotic, fossa for stapedial muscle (posterior portion, ventral view), shape (character 90): (0 > 1) close. Reverte no clado 17. Paralelismo com *L. hosei*, *S. bredanensis* e *O. orca*.

8. Tympanic bulla, ventral profile (lateral view), shape (character 98): (1 > 0) flat. Reverte no clado 18 e em *T. gephyreus*. Paralelismo no clado 1 e em *P. crassidens* e *F. attenuata*.

9*. Eye/lip to flipper stripe (character 133): (0 > 1) present. Paralelismo com *P. spinipinnis*.

10*. Peduncle saddle (character 138): (0 > 1) presente. Paralelismo com *L. obscurus*.

Clado 13 (28/26/28)

(*Stella attenuata* + *Stenella frontalis*)

Sinapomorfias:

1*. Nasals (lateral view, left side), anterior edge, position in relation to postorbital process (character 33): (1 > 0) anterior. Paralelismo com *S. coeruleoalba*, *P. spinipinnis* e *S. bredanensis*.

2*. Maxilla (dorsal view, right side), anterior foramen, position in relation to the rostrum base (character 39): (2 > 0) anterior. Paralelismo com os cladogramas 1 e 17 e com *G. griseus* e *Delphinus* sp.

3*. Orbital region (ventral view), medial orbital fossa (character 61): (0 > 1) present. Paralelismo com *L. obscurus*, *T. truncatus* e *S. coeruleoalba*.

4*. Vomer (ventral view), posterior edge, position in relation to the posterior point of the posterior lamina of pterygoids (character 69): (0 > 2) posterior. Paralelismo com *L. obscurus*, *L. hosei* e *S. clymene*.

5. Periotic, cochlear aqueduct, size in relation to vestibular aqueduct (character 82): (0 > 1) equal. Paralelismo com *S. coeruleoalba* e *I. geoffrensis*.

6. Scapula, acromion, length in relation to the width (character 188): (2 > 0) smaller. Paralelismo com o cladogram 17 e com *S. clymene*.

7*. Spots (character 127): (0 > 1) present. Paralelismo com *S. chinensis*.

8*. Head, lips, color (character 135): (1 > 0) white. Paralelismo com o cladogram 10.

Clado 14 (0/ - /28)

((*Tursiops truncatus* + *Tursiops gephyreus*) + ((*Lagenodelphis hosei* + *Stenella coeruleoalba*) + (*Stenella longirostris* + (*Delphinus* sp. + *Stenella clymene*))))

Sinapomorfias:

1. Antorbital notch (dorsal view), posterior wall, bone composition (character 3): (2 > 0) jugolacrimal. Reverte em *T. truncatus* e *Delphinus* sp.

2. Orbit (left side), preorbital process of frontal (anterolateral view), length in relation to total length of the lacrimal (character 12): (1 > 2) more than 50%. Reverte em *T. gephyreus* e *Delphinus* sp. Paralelismo com *O. orca*.

3*. Lacrimal (anterolateral view), dorsal surface, shape (character 13): (1 > 0) flat.

Paralelismo com o clado 6.

4*. Frontal (lateral view), postorbital process, shape (character 18): (1 > 0)

bulky/square. Reverte em *S. longirostris*. Paralelismo com o clado 6.

5. Neurocranium, nasals (dorsal view), width in relation to width of the nasal fossa

(character 42): (2 > 0) smaller. Reverte em *L. hosei*. Paralelismo com o clado 1 e

com *L. obscurus* e *S. chinensis*.

6. Periotic, fenestra rotunda (=cochlear window), shape (character 79): (0 > 1) oval.

Reverte em *T. truncatus* e *S. clymene*. Paralelismo com *P. spinipinnis*.

7. Fifteenth lombocaudal vertebrae, neural process, orientation in relation to the

longitudinal axis of the body (character 113): (1 > 0) anterior. Reverte em *T.*

gephyreus e *S. longirostris*, Paralelismo com *G. griseus*.

Clado 15 (21/17/73)

(*Tursiops truncatus* + *Tursiops gephyreus*)

Sinapomorfias:

1*. Temporal arch (left side), lateromedial surface between the glenoid process of

squamosal and postorbital process of frontal, conformation (character 8): (0 > 1)

gap. Paralelismo com os cladros 1 e 9 e com *S. guianensis*.

2. Orbit (left side), width in relation to the width of the temporal fossa (character 40):

(1 > 0) smaller. Paralelismo com o clado 1.

3*. Palatines (ventral view), nasal spine, posteriormost point, position in relation to

the middle of the pterygoids (character 63): (2 > 0) anterior. Paralelismo com o clado

8 e com *S. chinensis*, *S. attenuata* e *S. coeruleoalba*.

4. Mandibles, coronoid process, posteriormost point, orientation in relation to the mandibular branch (character 75): (2 > 0) anterior. Paralelismo com clados 1 e 10 e com *L. hosei*.

5*. Periotic, facial sulcus (posterior view), posterodorsal edge, position in relation to the dorsal edge of the fenestra rotunda (character 80): (1 > 0) below. Paralelismo com *P. spinipinnis* e *S. coeruleoalba*.

6*. Periotic, foramen singular, spiral cribriform tract, separated by a crest (character 84): (1 > 0) no. Paralelismo com *G. melas* e *F. attenuata*.

7*. Periotic, endocranial opening of facial canal, posterior edge, position in relation to the center of spiral cribriform tract (character 86): (0 > 1) in the same line. Paralelismo com o clado 19 e com *G. griseus* e *S. frontalis*.

8*. Tympanic bulla, inner posterior prominence, shape (character 93): (1 > 0) rounded. Paralelismo com o clado 1 e com *P. crassidens*.

9*. Tympanic bulla, lower tympanic aperture, shape (character 95): (1 > 0) open. Paralelismo com o clado 1 e com *F. attenuata*.

10*. Scapula, external surface (character 114): (1 > 0) concave. Paralelismo com *S. bredanensis* e *S. coeruleoalba*.

11*. Spinal blaze (character 132): (0 > 1) present. Paralelismo com *S. frontalis* e *S. coeruleoalba*.

Clado 16 (15/13/100)

((*Lagenodelphis hosei* + *Stenella coeruleoalba*) + (*Stenella longirostris* + *Delphinus* sp. + *Stenella clymene*))

Sinapomorfias:

1. Premaxillae, distal portion, incisive teeth (left side), number (character 6): (1 > 2) three or more. Paralelismo com *S. frontalis*.
2. Palatine, anterior point, position in relation to the most distal teeth (character 7): (1 > 0) anterior. Reverte em *L. hosei*. Paralelismo com *G. melas*.
- 3*. Neurocranium (lateral view), temporal fossa, height in relation to the height between frontal and vertex (character 49): (1 > 0) smaller. Paralelismo com o clado 6.
- 4*. Pterygoids (ventral view), medial border, contact (character 64): (0 > 1) yes. Paralelismo com o clado 8 e com *S. bredanensis* e *S. attenuata*.
- 5*. Squamosal (lateral view), width in relation to the height in posteriormost part of the squamosal (lateral view) (character 72): (2 > 0) smaller. Reverte em *Delphinus* sp.
6. Mandibles, distal part, shape (character 76): (1 > 0) straight. Reverte em *L. hosei*. Paralelismo com o clado 1 e com *P. crassidens*, *F. attenuata* e *S. attenuata*.
7. Periotic, fossa for stapedial muscle (posterior portion, ventral view), shape (character 90): (1 > 0) open. Reverte em *L. hosei*. Paralelismo com o clado 1.
8. Tympanic bulla, conical process, height in relation to the medial portion of the sigmoid process (character 100): (0 > 1) over half. Paralelismo com o clado 1 e com *S. frontalis*.
- 9*. Seventh thoracic vertebrae, neural arch (anterior view), height in relation to the width of the neural arch (character 111): (2 > 0) smaller. Paralelismo com os cladros 1 e 10.
10. Head, lips, color (character 135): (1 > 2) black. Paralelismo com os cladros 2 e 6.

Clado 17 (19/14/33)

(*Lagenodelphis hosei* + *Stenella coeruleoalba*)

Sinapomorfias:

1*. Lacrimal (ventral view), posteromedial projection (character 14): (1 > 0) absent.

Paralelismo com os cladros 1 e 9 e com *S. chinensis*, *T. gephyreus* e *S. clymene*.

2. Premaxillae (dorsal view), anterior to external nares, shape (character 24): (0 > 1)

flat. Paralelismo com *L. obscurus*, *G. griseus* e *T. truncatus*.

3*. Maxilla (dorsal view, right side), anterior foramen, position in relation to the rostrum base (character 39): (2 > 0) anterior. Paralelismo com os cladros 1 e 13 e com *G. griseus* e *Delphinus* sp.

4*. Vertex, frontals, height in relation to height of the nasals in the vertex (character 43): (0 > 1) higher. Paralelismo com os cladros 1 e 9 e com *S. bredanensis*.

5. Maxilla (ventral view), posteromedial region, position in relation to the anterior line of the pterygoids (character 54): (0 > 1) in the same line. Paralelismo com o clado 9 e com *L. obscurus* e *Delphinus* sp.

6*. Tympanosquamosal recess, width in relation to the width of the mandibular fossa (character 68): (0 > 1) equal. Paralelismo com o clado 9 e com *S. attenuata*.

7. Periotic, dorsal edge (lateral view), shape (character 88): (1 > 2) straight. Paralelismo com o clado 1 e com *S. frontalis*.

8*. Scapula, acromion, length in relation to the width (character 118): (2 > 0) smaller. Paralelismo com o clado 13 e com *S. clymene*.

9*. Eye to anus strip (character 134): (0 > 1) present. Paralelismo com *Delphinus* sp.

Clado 18 (16/14/100)

(*Stenella longirostris* + (*Delphinus* sp. + *Stenella clymene*))

Sinapomorfias:

1. Maxillas (ventral view, posteromedial point), palatines (anteromedial point), shape (character 4): (0 > 1) U-shaped. Reverte em *Delphinus* sp. Paralelismo com *L. obscurus*.
2. Ethmoid, ectethmoids (lateral wings), anterior portion, bone composition (character 16): (1 > 3) pterygoids.
3. Premaxillae, foramen (dorsal view, left side), anterior point, position in relation to the rostrum base (character 26): (0 > 1) in the same line. Paralelismo com *P. spinipinnis*, *F. attenuata* e *S. frontalis*.
- 4*. Nasals and frontals, suture between right and left sides, position in relation to the longitudinal axis of the skull (character 41): (1 > 0) towards left side. Paralelismo com clado 10 e com *I. geoffrensis*, *S. chinensis* e *S. frontalis*.
5. Neurocranium, nasals (dorsal view), width in relation to width of the nasal fossa (character 42): (0 > 1) equal. Reverte em *Delphinus* sp. Paralelismo com *G. griseus* e *T. truncatus*.
6. Pterygoids (ventral view), dorsal lamina (character 56): (1 > 0) absent. Reverte em *S. clymene*. Paralelismo com *L. obscurus*, *O. orca*, *F. attenuata*, *S. guianensis* e *T. gephyreus*.
7. Tympanic bulla, ventral profile (lateral view), shape (character 98): (0 > 1) convex. Paralelismo com clado 2 e com *T. gephyreus*.
8. Left vertebral ribs, double head, number (character 121): (1 > 0) four. Reverte em *S. clymene*.
- 9*. Rostrum, dorsal line (character 128): (0 > 1) present.

Clado 19 (22/16/100)

(*Delphinus* sp. + *Stenella clymene*)

Sinapomorfias:

1*. Rostrum, premaxillae, dorsomedial surface, conformation (character 2): (0 > 1) in contact.

2*. Orbit (left side), dorsal edge, position in relation to suture between maxilla and premaxilla (character 9): (0 > 1) in the same level. Paralelismo com *P. crassidens*, *F. attenuata*, *S. guianensis* e *S. frontalis*.

3. Ethmoid (lateral view), ectethmoids (lateral wings) (character 15): (1 > 0) absent. Paralelismo com os clados 1 e 8.

4*. Premaxillae (dorsal view), left foramen, size in relation to the right foramen (character 25): (0 > 1) equal. Paralelismo com o clado 1 e com *S. bredanensis*, *S. chinensis* e *T. truncatus*.

5. Periotic, fenestra rotunda (=cochlear window), shape (character 79): (1 > 0) like a teardrop. Paralelismo com o clado 1 e com *T. truncatus*.

6. Periotic, endocranial opening of facial canal, posterior edge, position in relation to the center of spiral cribriform tract (character 86): (0 > 1) in the same line. Paralelismo com o clado 15 e com *G. griseus* e *S. frontalis*.

7*. Cervical vertebrae, atlas and axis, bow shaped crests (character 105): (1 > 0) absent. Paralelismo com *G. melas*, *F. attenuata* e *T. truncatus*.

DISCUSSÃO:

Hipóteses cladísticas são afirmações sobre as relações filogenéticas entre grupos de organismos, representado pela melhor opção de dados disponíveis, mas sujeitos a confrontos com evidências adicionais, particularmente aquelas extraídas de fontes diferentes (Carlos 2015). Hipóteses individuais devem ser continuamente aprimoradas para alcançar o status de teorias consensuais. Dessa forma, a busca por congruências entre hipóteses filogenéticas deve avaliar o(s) cladograma(s) à luz de hipóteses externas baseadas em diferentes classes de evidências. Esse tipo de processo de teste de hipóteses é análogo à iluminação recíproca de Hennig (1966), que diz que uma dada hipótese é avaliada na medida em que concorda com hipóteses concorrentes e ainda, que dois tipos de dados são complementares entre si, e possuem o potencial para iluminar um ao outro (Santos e Capellari 2009). Por exemplo, se dois (ou mais) cladogramas são congruentes, no sentido de representar os mesmos (ou quase os mesmos) relacionamentos, eles têm um melhor valor explicativo do que quando comparados a cladogramas contraditórios (Carlos 2015). Com base no princípio da independência da evidência, como sugerido por Hennig, a existência de congruência entre cladogramas derivados de diferentes conjuntos de dados revela a forte correlação entre eles e a grande robustez das relações filogenéticas que os cladogramas retratam (Santos e Capellari 2009).

As relações filogenéticas recuperadas neste estudo são um misto de congruências e conflitos com hipóteses não-cladísticas baseadas em dados morfológicos (Fraser e Purves 1960, Kasuya, 1973, Mead 1975, Muizon, 1988, Perrin 1989) e hipóteses cladísticas baseadas tanto em dados morfológicos (Moreno 2008, Bianucci 2013, Murakami et al. 2014), quanto moleculares (LeDuc et al. 1999,

Caballero et al. 2008, McGowen et al. 2009, Kingston et al. 2009, Steeman et al. 2009, Xiong et al. 2009, Amaral et al. 2012). Abaixo seguem diversos pontos que merecem destaque.

“Blackfishes”: Globicephalinae

Gênero tipo: *Globicephala* Lesson, 1828

O termo “blackfish” é usado para se referir a orcas *Orcinus orca*, falsas-orcas *Pseudorca crassidens*, orcas-pigmeias *Feresa attenuata*, baleias-piloto *Globicephala* spp. e golfinhos-cabeça-de-melão *Peponocephala electra*. Até pouco tempo, acreditava-se que estes animais tinham em comum apenas a morfologia externa, apresentando cabeça arredondada sem rostro definido e corpos escuros com padrões de coloração não discerníveis (Reeves et al. 2002). Moreno (2008) relata que estes caracteres provavelmente seriam plesiomórficos e que a morfologia craniana é muito diversificada e possui vários morfotipos reconhecidos.

Diferentemente do relato de Moreno (2008) e suportado por 4 sinapomorfias exclusivas (ver sinapomorfias 4, 6, 7 e 8 do clado 6), recuperamos um clado formado por *Globicephala*, *Orcinus*, *Pseudorca*, *Feresa* e *Grampus*, condizente com a subfamília Globicephalinae e semelhante a estudos prévios, tanto morfológicos quanto moleculares, em espécies atuais e fósseis (Kasuya 1973, Muizon 1988, Perrin 1989, LeDuc et al. 1999, Caballero et al. 2008, Aguirre-Fernández et al. 2009). Todos estudos supracitados, incluíram também *Peponocephala* (não amostrada neste estudo) em Globicephalinae. A topologia da árvore consenso, utilizada como hipótese final deste trabalho, recuperou Globicephalinae como grupo-irmão de todos Delphininae.

As principais divergências entre a topologia aqui recuperada e alguns trabalhos previamente publicados foram relacionadas à presença/ausência de *Grampus* e *Orcinus* na subfamília. Muizon (1988) e Perrin (1989), através de um estudo morfológico não cladístico sugerem a presença de *Orcinus* em Globicephalinae e incluíram *Grampus* na subfamília Delphininae assim como feito por Fraser e Purves (1960), Mead (1975) e Barnes (1985, 1990). *Orcinus* foi excluído de Globicephalinae e alocado em Orcininae (*Orcinus* e *Pseudorca*) por Kasuya (1973) e em Orcininae (*Orcinus* e *Orcaella*) por LeDuc et al. (1999). Fraser e Purves (1960) e Mead (1975) alocaram *Orcinus* com os mesmos gêneros tradicionalmente descritos como pertencentes a Globicephalinae (*Orcinus*, *Pseudorca*, *Globicephala*, *Feresa* e *Orcaella*) porém, nomearam este clado como Orcinae e Orcininae respectivamente. Caballero et al. (2008) consideraram *Orcinus* como *incertae sedis*. Moreno (2008) dividiu Globicephalinae em 3 grupos: Orcininae (*Orcinus*, *Pseudorca* e *Globicephala*), Orcaellinae (*Orcaella*, *Feresa* e *Grampus*) e sugeriu a criação de uma nova subfamília (Peponocephalinae) para alocar *Peponocephala electra*. Este arranjo difere da maioria dos trabalhos prévios que agrupam todos (ou a maioria) dos cetáceos popularmente conhecidos como “blackfishes” em uma única subfamília.

Com 18 sinapomorfias, sendo três exclusivas (ver sinapomorfias 9, 10 e 17 do clado 9) a análise recuperou a relação de irmãos entre *Orcinus* e *Pseudorca* corroborando o estudo de Buchholtz e Schur (2004) que isola estes gêneros dos delfínídeos remanescentes e sugere uma origem precoce deste clado suportada pela osteologia vertebral. Murakami et al. (2014) ao analisar o posicionamento filogenético de *Eodelphis kabatensis* (mais antigo registro fóssil relatado de Delphinidae) encontraram um clado unindo esta espécie à *Orcinus* e

Hemisyntrochelus e sugeriram que esta linhagem teria sido uma das primeiras a divergir dentro de Delphinidae. Além destes estudos, Fraser e Purves (1960), também agruparam *Orcinus* e *Pseudorca*, mas desta vez, devido a semelhança entre os sistemas sinusais das duas espécies.

Com 10 sinapomorfias sendo três exclusivas (ver sinapomorfias 1, 4 e 8 do clado 10) a análise recuperou a relação de irmãos entre *Feresa* e *Grampus* corroborando o estudo de Fraser e Purves (1960) que aponta a proximidade entre as duas espécies.

Delphininae (*sensu* LeDuc et al. 1999) + *Sotalia*

Gênero tipo: *Delphinus* Linnaeus, 1758

O registro geológico dos últimos 5 milhões de anos revela muitos eventos oceânicos e geográficos que podem ter afetado a história de Delphininae. Dados fósseis e moleculares sugerem uma origem geologicamente recente da subfamília, no Plioceno. Esse período apresentou altas taxas de extinção e especiação associadas a origem de taxa existentes, tendo a história biogeográfica do grupo provavelmente envolvido um mosaico de eventos vicariantes e dispersivos associados a barreiras brandas e duras, todas influenciadas pela reorganização geológica, oceânica e climática (Bianucci 2013). Amaral et al. (2016) sugerem um cenário biogeográfico para a evolução de Delphininae onde a passagem centro-americana foi tornando-se cada vez mais restrita, durante o final do Mioceno e início do Plioceno, levando ao isolamento do Atlântico tropical. Nesse cenário, a vicariância pode ter dado origem a algumas linhagens existentes de Delphininae agora reconhecidas como gêneros distintos, por exemplo, *Sotalia*. Isso é refletido nos mais antigos fósseis de Delphininae que datam de aproximadamente 4 Ma

(Bianucci 2013). Amaral et al. (2016) sugerem ainda que há cerca de 3 Ma as conexões tropicais entre os oceanos Atlântico e Indo-Pacífico ficaram restritas ao portal sul-africano por causa de fechamentos tectônicos, resfriamento e aumento das flutuações no nível do mar. Ciclos de temperaturas mais quentes e níveis do mar mais altos podem ter aberto repetidamente essas passagens mas, por outro lado, as conexões bloqueadas durante os tempos frios de nível do mar mais baixo, poderiam explicar as origens alopátricas de algumas espécies de Delphininae. De qualquer forma, os ecossistemas marinhos são dinâmicos e fluidos em escalas temporais e espaciais e é provável que os cetáceos tenham respondido a essa variabilidade, alterando seus padrões de distribuição (Redfern et al. 2006) e, que não haja um único fator responsável pela diversificação do grupo.

Tradicionalmente, são agrupados em Delphininae golfinhos de pequeno e médio portes com rostro bem definido (Rice 1998). São comuns em regiões tropicais, subtropicais e temperadas, tanto em águas neríticas como pelágicas (Perrin et al. 2013). Essa subfamília é muito diversa e exemplifica os desafios de inferir número de espécies e relações filogenéticas, não havendo ainda consenso sobre estes assuntos (Amaral et al. 2012, Perrin et al. 2013). Apesar das controvérsias, a maioria dos estudos prévios agrupa *Delphinus*, *Lagenodelphis*, *Stenella* e *Tursiops* nessa subfamília, com a adição/deleção de diversos outros gêneros (Moreno 2008).

Neste estudo, encontramos um clado composto por ((*Sotalia guianensis* + *Sousa chinensis*) + ((*Stenella attenuata* + *Stenella frontalis*) + ((*Tursiops truncatus* + *Tursiops gephyreus*) + ((*Lagenodelphis hosei* + *Stenella coeruleoalba*) + (*Stenella longirostris* + (*Delphinus* sp. + *Stenella clymene*)))))) que apresentou 12

sinapomorfias, sendo sete delas exclusivas (ver sinapomorfias 1, 3, 8, 9, 10, 11 e 12 do clado 7).

A principal novidade foi relacionada à presença de *Sotalia* dentro da subfamília. A maioria dos trabalhos baseados em similaridades da morfologia craniana agrupou *Sousa* e *Sotalia* em um clado denominado Steninae ou Stenoninae junto com *Steno bredanensis* (Flower 1883, Fraser e Purves 1960; Perrin 1989, Moreno 2008). Membros de *Sousa* foram classificados como *Sotalia* até que Kellogg (como reportado por Fraser, 1966) dividiu o gênero em *Sotalia*, para espécimes encontrados na América do Sul, e *Sousa* para espécimes encontrados no Atlântico Tropical Oriental e Indo-Pacífico (Caballero et al. 2008). O estudo morfológico não-cladístico de Muizon (1988) alocou *Sousa*, *Sotalia* e *Steno*, em Delphininae, juntamente com *Delphinus*, *Stenella*, *Tursiops*, *Grampus*, *Lissodelphis*, *Lagenodelphis* e *Lagenorhynchus*. Murakami et al. (2014), ao analisarem o posicionamento de *Eodelphis kabatensis* em Delphinidae, através de análises cladísticas morfológicas e paleobiogeográficas encontraram um clado composto por *Delphinus*, *Tursiops*, *Stenella*, *Lagenodelphis*, *Steno*, *Sotalia* e *Sousa*. Porém, ao analisarem os mesmos dados mas sob a árvore de restrição da análise filogenética molecular de McGowen et al. (2009), recuperaram um clado composto por *Delphinus*, *Tursiops*, *Stenella*, *Lagenodelphis*, *Sotalia* e *Sousa*, sem a presença de *Steno*. Estudos moleculares são unânimes em agrupar *Sousa* aos demais Delphininae (LeDuc et al. 1999, Agnarsson e May-Collado 2008, Caballero et al. 2008, Kingston et al. 2009, Amaral et al. 2012). Porém, no geral, mantém *Sotalia* e *Steno* como membros de Stenoninae. Caballero et al. (2008), em um estudo realizado a partir de dados mitocondriais, íntrons autossômicos e do cromossomo Y demonstraram que *Sotalia* e *Sousa* são incluídos em um clado contendo todos os

outros membros de Delphininae e sem a presença de *Steno*. Além disso, *Sousa* foi recuperado como grupo irmão de *Sotalia* de acordo com as análises de nuDNA. McGowen (2011) através da análise de quatro genes nucleares e 20 mitocondriais recuperou uma filogenia com amplo suporte para a colocação de *Sotalia* com Delphininae. Amaral et al. (2012) aplicaram múltiplos métodos destinados a estimar árvores de espécies usando um banco de dados multigene para Delphininae (*Sousa*, *Sotalia*, *Stenella*, *Tursiops*, *Delphinus* e *Lagenodelphis*). Apesar de encontrarem *Sotalia* e *Sousa* como grupos irmãos em uma árvore obtida com máxima parcimônia e outra obtida através de inferência Bayesiana nenhum comentário foi feito ao longo do trabalho sobre esta relação. Argumentam apenas que a posição de *Sousa* variou entre as diferentes análises, mas que sua inclusão em Delphininae é suportada, como sugerido por outras filogenias moleculares (LeDuc et al. 1999, Caballero et al. 2008).

Os resultados encontrados no presente estudo sugerem que *Sotalia* deve ser incluído como membro de Delphininae, como sugerido por Caballero et al. (2008) e McGowen (2011), assim como *Sousa*, como sugerido por LeDuc et al. (1999), Agnarsson e May-Collado (2008), Caballero et al. (2008), Kingston et al. (2009), McGowen (2011) e Amaral et al. (2012). Além disso, demonstram que *Sotalia* e *Sousa* formam o grupo-irmão de todos os Delphininae remanescentes.

É importante salientar que poderíamos ter optado por manter *Sotalia* fora de Delphininae, como é tradicionalmente aceito. Porém, optamos por adicionar *Sotalia* e corroborar o posicionamento de *Sousa* na referida subfamília devido aos seguintes fatos: 1. *Sotalia* está agrupada com *Sousa* neste estudo (presença de 5 sinapomorfias não exclusivas) e na maioria dos estudos prévios (Flower, 1883, Fraser e Purves 1960, Muizon 1988, Perrin 1989, Moreno 2008, Caballero et al.

2008, McGowen 2011, Amaral et al. 2012); 2. *Sousa* foi recuperado como Delphininae na maioria dos estudos filogenéticos moleculares realizados até o momento (LeDuc et al. 1999, Agnarsson e May-Collado 2008, Caballero et al. 2008, Kingston et al. 2009, Amaral et al. 2012.) e 3. Recuperamos sete sinapomorfias exclusivas para um clado que contém *Sotalia*, *Sousa* e todos os outros gêneros tradicionalmente reconhecidos como Delphininae.

***Stenella* Gray, 1866**

Stenella foi originalmente descrito como subgênero de *Steno*, com *Stenella attenuata* sendo a única espécie do grupo. Inicialmente, as espécies atualmente incluídas em *Stenella*, uniam-se nos gêneros *Clymenia* e *Prodelphinus*, embora estes gêneros também incluíssem algumas espécies que hoje são agrupadas em *Lagenorhynchus* e *Lissodelphis* (Gray 1868, Flower 1883). Oliver (1922) elevou *Stenella* à posição de gênero e demonstrou sua prioridade, embora alguns autores posteriores ainda usassem *Prodelphinus* e incluíssem outras espécies dentro do referido gênero. Além desses problemas, as sinonímias complicadas e a falta de compreensão da variação intraespecífica levaram a mais confusão em relação ao número de espécies válidas. A quantidade de espécies em *Stenella* e as relações entre elas e com os demais Delphininae continua sendo um dos principais debates sobre a subfamília. Porém, um pouco da confusão foi esclarecida no início da década de 1980 quando *S. clymene* foi redescrita (Perrin et al. 1981) e os golfinhos-pintados, *S. attenuata* e *S. frontalis*, foram revisados (Perrin et al. 1987).

Embora as cinco espécies pertencentes a *Stenella* sejam atualmente bem caracterizadas, a monofilia do gênero tem sido questionada por mais de um século devido a um complexo de caracteres cranianos não compartilhados por todas as

espécies, alguns dos quais parecem ser mais proximamente relacionados com *Tursiops* e *Delphinus*, do que com seus congêneres (True 1889, Moreno 2008, Amaral et al. 2012). Estudos filogenéticos baseados em diferentes marcadores moleculares tem discutido e suportado a polifilia de *Stenella* (LeDuc et al. 1999, Caballero et al. 2008, McGowen et al. 2009, Kingston et al. 2009, Steeman et al. 2009, Xiong et al. 2009, Amaral et al. 2012).

De acordo com Rice (1998), as cinco espécies de *Stenella* dividem-se em 3 grupos: os golfinhos-pintados (*S. attenuata* e *S. frontalis*), os golfinhos-rotadores (*S. longirostris* e *S. clymene*) e o golfinho-listrado (*S. coeruleoalba*). Considerando as evidências disponíveis na literatura e os resultados das análises do presente estudo, corroboramos a hipótese de que *Stenella* não é um táxon natural pois não contém todos os grupos monofiléticos descendentes de um ancestral comum e, baseados na topologia da nossa hipótese final, concordamos com a divisão sugerida por Rice (1998).

Golfinhos-pintados (*S. attenuata* e *S. frontalis*):

Os golfinhos-pintados, *S. attenuata* e *S. frontalis*, são muito similares tanto em coloração quanto em caracteres cranianos (Perrin et al. 1987). Apesar dessa semelhança, a maioria dos estudos filogenéticos moleculares conduzidos até o momento não tem recuperado a monofilia entre estas espécies (LeDuc et al. 1999). No entanto, árvores de espécies obtidas por Amaral et al. (2012) recuperaram uma relação de irmãos entre esses dois taxa, apoiando o estudo filogenético baseado em marcadores AFLP de Kingston et al. (2009) que chegou ao mesmo resultado.

Com 8 sinapomorfias não exclusivas, sendo quatro do crânio, uma do timpanoperiótico, uma do pós-crânio e duas de coloração (ver sinapomorfias do

clado 13), a topologia da árvore consenso apresentada como hipótese final deste trabalho, corrobora os trabalhos de Amaral et al. (2012) e Kingston et al. (2009) pois recuperou um relacionamento de irmãos entre *S. attenuata* e *S. frontalis*. Dessa forma, levando em consideração que *S. attenuata* é a espécie-tipo do gênero, argumentamos que pelo menos estas duas espécies devem ser mantidas em *Stenella*.

***Delphinus* sp., *Lagenodelphis hosei*, *Stenella coeruleoalba*,
S. longirostris e *S. clymene***

Análises não-cladísticas, sugerem que *Delphinus* spp., *S. clymene*, *S. coeruleoalba*, *S. longirostris* e *L. hosei* compartilham um conjunto de características cranianas e de padrões de pigmentação (Perrin et al. 1981, 1997). Perrin et al. (1981) demonstraram semelhanças na morfologia externa e no comportamento de *S. clymene* e *S. longirostris* e, com base nas semelhanças dentro do grupo, inferem que *S. clymene* é mais estreitamente relacionado com *S. longirostris* do que com *S. coeruleoalba*. Moreno (2008) através de um estudo morfológico cladístico, encontrou um clado formado por *Delphinus*, *S. clymene*, *S. coeruleoalba*, *S. longirostris*, *L. hosei* e *Leucoplurus acutus*, formando o grupo irmão de *Tursiops* (*T. truncatus*, *T. aduncus*, *T. gephyreus* e *S. frontalis*). Amaral et al. (2012) utilizando um banco de dados multigene, aplicaram diversos métodos para estimar árvores de espécies em Delphininae. Em todas as análises encontraram um clado formado por *Delphinus*, *S. coeruleoalba*, *S. longirostris* e *L. hosei* que diferiu apenas na ordem de ramificação dentro do clado (*S. clymene* e *L. acutus* não foram utilizados no referido estudo).

Com 9 sinapomorfias não exclusivas e uma exclusiva (menor largura em relação a altura na parte posterior do esquamosal - caráter 72), recuperamos um clado composto por ((*Lagenodelphis hosei* + *Stenella coeruleoalba*) + (*Stenella longirostris* + (*Delphinus* sp. + *Stenella clymene*))), semelhante aos resultados de Perrin et al. (1981), Moreno (2008) e Amaral et al. (2012) e que corrobora a hipótese de que algumas espécies de *Stenella* são mais relacionadas com *Delphinus* e *Lagenodelphis* do que com outras espécies de *Stenella*. A topologia da árvore obtida como hipótese final deste estudo, assim como em Moreno (2008), também recuperou a relação de grupos irmãos entre *Tursiops* (sem a presença de *S. frontalis* como sugerido em Moreno, 2008) e *L. hosei*, *S. coeruleoalba*, *S. longirostris*, *Delphinus* sp. e *S. clymene*.

Golfinho-listrado (*S. coeruleoalba*) + *L. hosei*

Os crânios de *L. hosei*, *S. coeruleoalba* e *Delphinus* spp. mostram uma forte semelhança no que diz respeito à presença de sulcos palatinos profundos, uma característica derivada que nenhuma outra espécie de Delphinidae possui (Dolar 2009). Moreno (2008) recuperou um relacionamento entre *L. hosei* e *S. coeruleoalba* suportado por quatro sinapomorfias não exclusivas (uma de coloração e três de caracteres cranianos) e uma exclusiva (presença de uma grande fossa alisfenoide no seio peribular). Amaral et al. (2012), através de uma filogenia baseada em DNA nuclear, recuperou *L. hosei* proximamente relacionado com *S. coeruleoalba* e *Delphinus* spp. Assim como em Moreno (2008) e Amaral et al. (2012), recuperamos uma relação de irmãos entre *L. hosei* e *S. coeruleoalba*, porém, com estas duas espécies juntas sendo grupo irmão de *Delphinus*, *S.*

clymene e *S. longirostris* (9 sinapomorfias não exclusivas; ver sinapomorfias do clado 17).

Golfinhos-rotadores (*S. longirostris* + *S. clymene*) + *Delphinus*

A morfologia externa e padrão de coloração dos golfinhos-rotadores, *S. longirostris* e *S. clymene*, é muito semelhante entre si e com *Delphinus* spp. (Perrin 1981, Fertl et al. 2003, Moreno 2005). Essa similaridade levou a muitas confusões sobre a identificação das espécies (Fertl et al. 2003).

Em nossas análises, recuperamos um clado composto por (*S. longirostris* + (*Delphinus* sp. + *S. clymene*)) apoiado por 9 sinapomorfias, sendo 3 delas exclusivas (uma relacionada ao crânio, outra ao pós-crânio e a terceira relacionada à coloração): pterigoides compondo a porção óssea anterior do ectethmoide (caráter 16), quatro costelas vertebrais com dupla cabeça (caráter 121) e presença de coloração em forma de linha no rosto (caráter 128).

***Tursiops* Gervais, 1855**

Golfinhos-nariz-de-garrafa são amplamente distribuídos em águas tropicais e temperadas de todos os oceanos, ocorrendo ao longo de zonas costeiras e oceânicas, sobre a plataforma continental e em mar aberto (Perrin 2009).

Nos últimos 200 anos, a taxonomia dos golfinhos-nariz-de-garrafa tem sido matéria de debate. Mais de 20 espécies nominais foram descritas ou transferidas para o gênero *Tursiops*; porém, a maioria delas foi subsequentemente sinonimizada à *T. truncatus* (Hershkovitz 1966, Ross 1977, Rice 1998). Recentes estudos morfológicos e moleculares tem fornecido evidências de que o gênero inclui pelo menos mais três espécies além de *T. truncatus*: *T. aduncus* (Ehrenberg 1833) em

águas costeiras do Indo-Pacífico, *T. australis* Charlton-Robb et al. 2011, no sudeste da Austrália e *T. gephyreus* Lahille 1908, no Oceano Atlântico Sul Ocidental (Wang et al. 2000a, 2000b, Charlton-Robb et al. 2011, Wickert et al. 2016).

A monofilia de *Tursiops* tem sido uma questão controversa. Estudos filogenéticos baseados em diferentes marcadores moleculares tem discutido e suportado a polifilia do gênero (LeDuc et al. 1999, Kingston et al. 2009, Xiong et al. 2009). Porém, estudos recentes, tanto morfológicos quanto moleculares, recuperaram o gênero como monofilético, assim como a árvore de espécies obtida no presente estudo (presença de 11 sinapomorfias não exclusivas – ver clado 15) (Moreno 2008, McGowen et al. 2009, Steeman et al. 2009, Amaral et al. 2012).

Além do presente estudo, o único trabalho a utilizar *T. gephyreus* em suas análises foi realizado por Moreno (2008). Nesse estudo, o autor recuperou *Tursiops* como monofilético, com *T. gephyreus* sendo mais proximamente relacionado com *T. aduncus* do que com *T. truncatus*. Devido a presença de três sinapomorfias não exclusivas entre *Tursiops* e *S. frontalis*, o autor sugeriu transferir *Stenella frontalis* para *Tursiops*. Este clado foi recuperado como grupo irmão de um clado composto por *Delphinus* spp., *S. longirostris*, *Leucopleurus acutus*, *Stenella clymene*, *Lagenodelphis hosei* e *Stenella coeruleoalba*.

Notas taxonômicas:

Talvez mais do que qualquer outro campo da ciência, a taxonomia afeta como as pessoas lidam com a natureza. Dessa forma, não devemos mudar a taxonomia, a menos que tenhamos algum acordo de que o que estamos propondo é preciso e durará (pelo menos por enquanto - a taxonomia sempre mudará à medida que aprendemos mais) (Jefferson 2014).

Foram propostas duas maneiras diferentes de representar o conhecimento das relações de parentesco em classificações filogenéticas: por subordinação e por sequenciação (Amorim 2002). Na subordinação (*sensu* Hennig 1968), grupos de níveis hierárquicos subordinados diferentes tem sempre categorias taxonômicas de nível menor que aquela do grupo mais abrangente. Nesse método, todos os grupos monofiléticos do cladograma tem um nome próprio e estão representados na classificação; além disso, e mais importante, os taxa irmãos recebem sempre a mesma classificação taxonômica. Na sequenciação (*sensu* Nelson 1973), diversamente, alguns grupos monofiléticos que incluem taxa terminais sucessivos em uma filogenia permanecem sem denominação e ramos laterais sucessivos são associados à mesma categoria taxonômica, com o primeiro táxon em uma sequência sendo irmão dos taxa subsequentes. Naturalmente, existem vantagens e desvantagens nos procedimentos de subordinação e sequenciação; porém, estas não modificam seu valor mais importante: os dois procedimentos, sozinhos ou combinados, preenchem os requisitos fundamentais das relações filogenéticas, de transmitir ao leitor o conhecimento da diversidade biológica junto com a informação filogenética (Amorim 2002, Carlos 2015).

Em zoologia, existem oito categorias entre família e espécie, portanto, dependendo do número de taxa, o método de subordinação por si só não é viável (Amorim 2002, Carlos 2017). Como a abordagem de sequenciação requer um número menor de categorias lineanas e resulta em uma menor redundância nomenclatural, é mais adequada para classificar os taxa em famílias, gêneros e espécies (Amorim 2002, Carlos 2017). Dessa forma, utilizando o método de sequenciação, propomos as seguintes alterações na classificação de Delphininae:

1. *Sotalia* e *Sousa*: manter nos gêneros atualmente aceitos, priorizando a estabilidade da nomenclatura até que outros estudos mais aprofundados sobre o grupo sejam realizados.
2. *Stenella attenuata* e *S. frontalis*: Manter ambas espécies em *Stenella* visto que *Steno attenuatus* Gray, 1846 (= *Stenella attenuata*) é a espécie-tipo do gênero e *S. frontalis* e *S. attenuata* possuem um relacionamento de irmãos.
3. *Tursiops truncatus* e *T. gephyreus*: Manter em *Tursiops* visto que *Delphinus truncatus* Montagu, 1821 (= *T. truncatus*) é a espécie-tipo do gênero e *T. gephyreus* e *T. truncatus* possuem um relacionamento de irmãos.
4. *Lagenodelphis hosei* e *Stenella coeruleoalba*: transferir *S. coeruleoalba* para o gênero *Lagenodelphis* visto que *Lagenodelphis hosei* Fraser, 1956 é a espécie-tipo do gênero. *S. coeruleoalba* passaria a se chamar *Lagenodelphis coeruleoalbus* (Fraser, 1956) (*sensu* Moreno).
5. *Delphinus* spp., *Stenella longirostris* e *S. clymene*: transferir *S. longirostris* e *S. clymene* para o gênero *Delphinus* visto que *Delphinus delphis* Linnaeus, 1758 é a espécie-tipo do gênero. *S. longirostris* passaria a se chamar *Delphinus longirostris* Gray, 1828 e *S. clymene*, *Delphinus clymene* Gray, 1850.

LITERATURA CITADA:

- Adams, L. D. and P. E. Rosel. 2006. Population differentiation of the Atlantic spotted dolphin (*Stenella frontalis*) in the western North Atlantic, including the Gulf of Mexico. *Marine Biology*. 148:671–681.
- Agnarsson, I. and L. J. May-Collado. 2008. The phylogeny of Cetartiodactyla: the importance of dense taxon sampling, missing data, and the remarkable promise of cytochrome b to provide reliable species-level phylogenies. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 48:964 – 985.

- Aguirre-Fernández, G., L. G. Barnes, F. J. Aranda-Manteca and J. R. Fernandez-Rivera. 2009. *Protoglobicephala mexicana*, a new genus and species of Pliocene fossil dolphin (Cetacea; Odontoceti; Delphinidae) from the Gulf of California, Mexico. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*. 61:245–265.
- Amaral, A. R., J. A. Jackson, L. M. Möller, L. B. Beheregaray and M. M. Coelho. 2012. Species tree of a recent radiation: the subfamily Delphininae (Cetacea, Mammalia). *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 64:243-253.
- Amaral, A. R., G. Lovewell, M. M. Coelho, G. Amato and H. C. Rosenbaum. 2014. Hybrid speciation in a marine mammal: the clymene dolphin (*Stenella clymene*). *Plos One*. 9:1-8.
- Amaral K. B., A. R. Amaral, R. E. Fordyce and I. B. Moreno. 2016. Historical biogeography of Delphininae dolphins and related taxa (Artiodactyla: Delphinidae). *Journal of Mammalian Evolution*. 1-19.
- Amorim, D. S. 2002. *Fundamentos de sistemática filogenética*. Ribeirão Preto: Holos. Editora. 154p.
- Arnold, P. W. and G. E. Heinsohn. 1996. Phylogenetic status of the Irrawaddy Dolphin *Orcaella brevirostris* (Owen in Gray): a cladistic analysis. *Memoirs Queensland Museum*. 39:141–204
- Berta, A., J. L. Sumich, K. M. Kovacs. 2006. *Marine mammals: evolutionary biology*. Academic Press, San Diego.
- Barnes, L. G. 1985. Evolution, taxonomy and antitropical distributions of the porpoises (Phocoenidae, Mammalia). *Marine Mammals Science*. 1:149-165
- Barnes, L. G. 1990. The fossil record and evolutionary relationships of the genus *Tursiops*. In: Leatherwood D, Reeves RR (eds.) *The bottlenose dolphin*. Academic Press, San Diego. 3-26
- Bianucci, G. 2013. *Septidelphis morii*, n. gen. et sp., from the Pliocene of Italy: new evidence of the explosive radiation of true dolphins (Odontoceti, Delphinidae). *Journal of Vertebrate Paleontology*. 33:722-740.

- Buchholtz, E. A. and S. A. Schur. 2004. Vertebral osteology in Delphinidae (Cetacea). *Zoological Journal of the Linnean Society*. 140:383-401.
- Caballero, S., J. Jackson, A. A. Mignucci-Giannoni, et al. 2008. Molecular systematics of South American dolphins *Sotalia*: sister taxa determination and phylogenetic relationships, with insights into a multi-locus phylogeny of the Delphinidae. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 46:252-268.
- Caballero, S., M. C. O. Santos, A. Sanches and A. A. Mignucci-Giannoni. 2013. Initial description of the phylogeography, population structure and genetic diversity of Atlantic spotted dolphins from Brazil and the Caribbean, inferred from analyses of mitochondrial and nuclear DNA. *Biochemical Systematics and Ecology*. 48:263–270.
- Carlos, C. J. 2015. Relações filogenéticas do “clado das aves aquáticas”, com ênfase nas “aves totipalmadas” (Aves: natatores aut aequornithes). Tese de doutorado. Universidade Federal do Rio Grande do Sul. 156 p.
- Carlos, C. J. 2017. Reflections on the phylogenetic position and generic status of Abbott's Booby '*Papasula abbotti*' (Aves, Sulidae). *Entomology, Ornithology & Herpetology: Current Research*. 6:1-4.
- Charlton-Robb, K., L. Gershwin, R. Thompson, J. Austin, K. Owen and S. W. McKechnie. 2011. A new dolphin species, the Burrunan dolphin *Tursiops australis* sp. nov., endemic to southern Australian coastal waters. *Plos One*. 6:1-17.
- Cozzi, B., S. Huguenberger and H. Oelschläger. 2017. *Anatomy of dolphins: insights into body structure and function*. Academic Press. 438p.
- Danilewicz, D., P. H. Ott, E. R. Secchi, A. Andriolo and A. N. Zerbini. 2013. Occurrence of the Atlantic spotted dolphin, *Stenella frontalis*, in southern Abrolhos Bank, Brazil. *Marine Biodiversity Records*. 6:1-3.
- De Pinna, M. G. G. 1991. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics*. 7:367-394.

Dolar, M. L., 2009. Fraser's dolphin *Lagenodelphis hosei*. In: Perrin, W.F., Würsig, B., Thewissen, J.G.M. (Eds.), Encyclopedia of Marine Mammals. Academic Press Inc., San Diego. 469–472.

Fajardo-Mellor, L., A. Berta, R. L. Brownell, C. C. Boy and R. N. P. Goodall. 2006. The phylogenetic relationships and biogeography of true porpoises (Mammalia: Phocoenidae) based on morphological data. Marine Mammals Science. 22:910-932.

Fertl, D., T. A. Jefferson, I. B. Moreno, A. N. Zerbini and K. D. Mullin. 2003. Distribution of the Clymene dolphin *Stenella clymene*. Mammal Review. 33:253-271.

Fettuccia, D. C. and P. C. Simões-Lopes. 2004. Morfologia da coluna vertebral do boto-cinza, *Sotalia guianensis* (Cetacea, Delphinidae). Biotemas. 17:125-148.

Flower, W. H. 1883. On the characters and divisions of the family Delphinidae. Proceedings of the Zoological Society of London. 466-513.

Foletto, P. G. 2015. Morfologia pós-craniana do golfinho-nariz-de-garrafa *Tursiops* spp. Gervais, 1855 (Cetartiodactyla: Delphinidae) no sul do Brasil. Trabalho de Conclusão de Curso. Universidade Federal do Rio Grande do Sul. 44p.

Fordyce, R. E. and L. G. Barnes. 1994. The evolutionary history of whales and dolphins. Annual Review of Earth and Planetary Sciences. 22:419-455.

Fraser, F. C. and P. E. Purves. 1960. Hearing in cetaceans evolution of the accessory air sacs and the structure and function of the outer and middle ear recent cetaceans. Bulletin of the British Museum (Natural History). 7:500.

Fraser, F. C. 1966. Comments on Delphinoidea. In: Norris, K. S. Ed., Whales, dolphins and porpoises. University of California Press, Berkeley and Los Angeles. 7-31.

Geisler, J. H. and A. E. Sanders. 2003. Morphological evidence for the phylogeny of Cetacea. Journal of Mammalian Evolution. 10:23-129.

Geisler, J. H., J. M. Teheodor, M. D. Uhen and S. E. Foss. 2007. Phylogenetic relationships of cetaceans to terrestrial artiodactyls. In: The Evolution of Artiodactyls. 19-31.

- Goloboff, P. A. 1993. Estimating character weights during tree search. *Cladistics*. 9:83-91.
- Goloboff, P. A. 1995. Parsimony and weighting: a reply to Turner and Zandee. *Cladistics*. 11:91-104.
- Goloboff, P. A., J. S. Farris and K. C. Nixon. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*. 24:774–786.
- Goloboff, P. A. 2008. Calculating SPR distances between trees. *Cladistics*. 24:1-7.
- Goloboff, P. A. and J. S. Farris. 2001. Methods for quick consensus estimation. *Cladistics*. 17:26-34.
- Grant, T. and A.G. Kluge. 2008. Clade support measures and their adequacy. *Cladistics*. 24:1051-1064.
- Hennig, W. 1966. *Phylogenetic Systematics*, University of Illinois Press.
- Hennig, W. 1968. *Elementos de una sistemática filogenética*. Buenos Aires: Editorial Universitaria, 353 p.
- Hershkovitz, P. 1966. Catalog of living whales. *In*: Smithsonian Institution. United States National Museum Bulletin 246 Washington, D. C.
- Heyning, J. E. 1989. Comparative facial anatomy of beaked whales (Ziphiidae) and a systematic revision among the families of extant Odontoceti. *Natural History Museum of Los Angeles County - Contributions in Science*. 405:1-64.
- Jefferson, T. A., M. A. Webber and R. L. Pitman. 2008. *Marine mammals of the world: a comprehensive guide to their identification*. Academic Press, London.
- Jefferson, T. A. 2014. Scientific correspondence: taxonomy of dolphins of the subfamily Delphininae. *Marine Mammal Science*. 30:835–837.
- Kasuya, T. 1973. Systematic consideration of recent toothed whales based on the morphology of tympano-periotic bone. *The Scientific Reports of the Whales Research Institute*. 25:1-103.

- Kingston, S. E., L. D. Adams and P. E. Rosel. 2009. Testing mitochondrial sequences and anonymous nuclear markers for phylogeny reconstruction in a rapidly radiating group: molecular systematics of the Delphininae (Cetacea: Odontoceti: Delphinidae). *BMC Evolutionary Biology*. 1-19.
- Kurihara, N. and S. Oda. 2007. Cranial variation in bottlenose dolphins *Tursiops* spp. from the Indian and western Pacific Oceans: additional evidence for two species. *Acta Theriologica*. 52:403-418.
- Leduc, R. G., W. F. Perrin and A. E. Dizon. 1999. Phylogenetic relationships among the delphinid cetaceans based on full cytochrome *b* sequences. *Marine Mammal Science*. 15:619-648.
- LeDuc, R. 2009. Delphinids, overview. *In*: Perrin, W. F., B. Würsig and J. G. M. Thewissen. 2009. *Encyclopedia of Marine Mammals*. 298-302.
- Luo, Z. and P. D. Gingerich. 1999. Terrestrial mesonychia to aquatic Cetacea: transformation of the basicranium and evolution of hearing in whales. *Papers on Paleontology*. 31:1-98.
- McGowen, M. R., M. Spaulding and J. Gatesy. 2009. Divergence date estimation and a comprehensive molecular tree of extant cetaceans. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 53:891–906.
- McGowen, M. R. 2011. Toward the resolution of an explosive radiation - A multilocus phylogeny of oceanic dolphins (Delphinidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 60:345-57.
- Mead, J. G. 1975. Anatomy of the external nasal passages and facial complex in the Delphinidae (Mammalia: Cetacea). *Smithsonian Contributions to Zoology*. 207:1-72.
- Mead, J. G. and E. Fordyce. 2009. *The therian skull - a lexicon with emphasis on the odontocetes*. Smithsonian Institution Scholarly Press, Washington, D.C.
- Messenger, S. L. and J. A. McGuire. 1998. Morphology, molecules, and the phylogenetics of cetaceans. *Systematic Biology*. 47:90-124.

- Mirande, J. M. 2009. Weighted parsimony phylogeny of the family Characidae (Teleostei: Characiformes). *Cladistics*. 25:576-613.
- Montgelard, C., F. F. M. Catzeffis and E. Douzery. 1997. Phylogenetic relationships of Artiodactyls and Cetaceans as deduced from the comparison of cytochrome b and 12s rRNA mitochondrial sequences. *Molecular Biology and Evolution*. 14:550-559.
- Moreno, I. B. 2008. Relações filogenéticas entre os golfinhos da família Delphinidae. Tese de Doutorado, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre. 128 p.
- Moreno, I. B., A. N. Zerbini, D. Danilewicz, M. C. O. Santos, P. C. Simões-Lopes, J. J. Lailson-Brito and A. F. Azevedo. 2005. Distribution and habitat characteristics of dolphins of the genus *Stenella* (Cetacea: Delphinidae) in the southwest Atlantic Ocean. *Marine Ecology Progress Series*. 300:229-240.
- Muizon, C. 1988. Les relations phylogénétiques des Delphinida (Cetacea, Mammalia). *Annales de Paléontologie*. 74:159-257.
- Murakami, M., C. Shimada, Y. Hikida, Y. Soeda and H. Hirano. 2014. *Eodelphis kabatensis*, a new name for the oldest true dolphin *Stenella kabatensis* Horikawa, 1977 (Cetacea, Odontoceti, Delphinidae), from the upper Miocene of Japan, and the phylogeny and paleobiogeography of Delphinoidea, *Journal of Vertebrate Paleontology*. 34:491-511.
- O'Leary, M. A. and J. Gatesy. 2008. Impact of increased character sampling on the phylogeny of Cetartiodactyla (Mammalia): combined analysis including fossils. *Cladistics*. 24:397-442.
- Perrin, W. F., E. D. Mitchell, J. G. Mead, D. K. Caldwell and P. J. H. Vanbree. 1981. *Stenella clymene*, a rediscovered tropical dolphin of the Atlantic. *Journal of Mammalogy*. 62:583-598.
- Perrin, W. F., E. D. Mitchell, J. G. Mead, D. K. Caldwell, M. C. Caldwell, P. J. H. Vanbree and W. H. Dawbin. 1987. Revision of the spotted dolphins, *Stenella* spp. *Marine Mammals Science*. 3:99-170.

Perrin, W. F. 1989. Dolphins, porpoises and whales: An action plan for the conservation of biological diversity: 1988-1992. IUCN Cetaceans Specialist Group and U.S. National Marine Fisheries Service, NOAA.

Perrin, W. F., J. G. Mead, S. H. Ridgway and R. Harrison. 1994. Handbook of marine mammals: The first book of dolphins.

Perrin, W. F. 1997. Development and homologies of head stripes in the delphinoid cetaceans. *Marine Mammals Science*. 13:1-43.

Perrin, W. F., B. Würsig and J. G. M. Thewissen. 2009. *Encyclopedia of Marine Mammals*. 2 ed.

Perrin, W. F., P. E. Rosel and F. Cipriano. 2013. How to contend with paraphyly in the taxonomy of the delphinine cetaceans? *Marine Mammal Science*. 29:567-588.

Perrin, W.F. 2018. World Cetacea Database. Delphinidae Gray, 1821. Accessed through: World Register of Marine Species at: <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=136980> on 2018-04-15

Pitman, R. L. and P. Ensor. 2003. Three forms of killer whale (*Orcinus orca*) in Antarctic waters. *Journal of Cetacean Research and Management*. 5:131-139.

Redfern J., M. Ferguson, E. Becker, K. Hyrenbach, C. P. Good, J. Barlow, K. Kaschner, M. F. Baumgartner, K. Forney and L. Ballance. 2006. Techniques for cetacean-habitat modeling. *Marine Ecology Progress Series*. 310:271-295.

Reeves, R. R., B. S. Stewart, P. J. Clapham, J. A. Powell and P. A. Folkens. 2002. *National Audubon Society Guide to Marine Mammals of the World*, Alfred A. Knopf, New York.

Rice, D. W. 1998. *Marine Mammals of the world - Systematics and Distribution*. 231p.

Rommel, S. 1990. Osteology of the bottlenose dolphin. *In: The bottlenose dolphin*. 29-49.

- Sanders, A. E. and L. G. Barnes. 2002. Paleontology of the late oligocene ashley and chandler bridge formations of south Carolina: *Micromysticetus rothauseni*, a primitive cetotheriid mysticete (Mammalia: Cetacea). *In*: Emry R. E. ed. Cenozoic Mammals of Land and Sea: Tributes to the Career of Clayton E Ray Smithsonian Contributions to Paleobiology. 93:271–293.
- Santos, C. M. D. and R. S. Capellari. 2009. On reciprocal illumination and consilience in biogeography. *Evolutionary Biology*. 36:407-415.
- Sereno, P. C. 2007. Logical basis for morphological characters in phylogenetics. *Cladistics*. 23:565–587.
- Steehan, M. E., M. B. Hebsgaard, Fordyce, et al. 2009. Radiation of extant cetaceans driven by restructuring of the oceans. *Systematic Biology*. 58:1-13.
- Thewissen J. G., L. N. Cooper, M.T. Clementz, S. Bajpai, B.N. Tiwari. 2007. Whales originated from aquatic artiodactyls in the Eocene epoch of India. *Nature*. 450:1190-1194.
- True, F. W. 1889. Contributions to the natural history of the cetaceans, a review of the family Delphinidae. *Bulletin of the United States National Museum*. 36:1-238.
- Waddell, V. G., M. C. Milinkovitch, M. Rube and M. J. Stanhope. 2000. Molecular phylogenetic examination of the Delphinoidea trichotomy: congruent evidence from three nuclear loci indicates that porpoises (Phocoenidae) share a more recent common ancestry with white whales (Monodontidae) than they do with true dolphins (Delphinidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 15:314–318.
- Xiong, Y., M. C. Bradley, S. X. Xu, K. Y. Zhou and G. Yang. 2009. Seven new dolphin mitochondrial genomes and a time-calibrated phylogeny of whales. *BMC Evolutionary Biology*. 9-13.
- Wang, J., L. S. Chou, and B. N. White. 2000a. Differences in the external morphology of two sympatric species of bottlenose dolphins (genus *Tursiops*) in the waters of China. *Journal of Mammalogy*. 81:1157-1165.

Wang, J., L. S. Chou, and B. N. White. 2000b. Osteological differences between two sympatric forms of bottlenose dolphins (genus *Tursiops*) in Chinese waters. *Journal of Zoology*. 252:147-162.

Wang, J. Y. 2014. Scientific Correspondence: Slow and steady: Comments on “How to contend with paraphyly in the taxonomy of the delphinine cetaceans?” by Perrin et al. (2013). *Marine Mammal Science*. 30:838-839.

Wickert, J. C, S. M. Eye, L. R. Oliveira and I. B. Moreno. 2016. Revalidation of *Tursiops gephyreus* Lahille, 1908 (Cetartiodactyla: Delphinidae) from the southwestern Atlantic Ocean. *Journal of Mammalogy*. 97:1728-1737.

TABELAS:

Tabela 1: Resultado das análises com pesagem implícita com diferentes constantes de concavidade K . Cladogramas usados para construir a hipótese final estão sombreados em cinza (ver tabela 2). CI = índice de consistência, RI = índice de retenção.

K	Nº. of trees	Steps	Tree fit	Adjusted homoplasy	CI	RI
K0 = 1.8958	1	568	74.89	55.11	0.331	0.383
K1 = 2.0538	1	568	74.89	55.11	0.331	0.383
K2 = 2.2255	1	568	74.89	55.11	0.331	0.383
K3 = 2.4129	1	568	74.89	55.11	0.331	0.383
K4 = 2.6181	1	568	74.89	55.11	0.331	0.383
K5 = 2.8438	1	568	74.89	55.11	0.331	0.383
K6 = 3.0932	1	557	75.14	54.86	0.338	0.401
K7 = 3.3704	1	557	75.14	54.86	0.338	0.401
K8 = 3.6801	1	557	75.14	54.86	0.338	0.401
K9 = 4.0286	1	557	75.14	54.86	0.338	0.401
K10 = 4.4236	1	557	75.14	54.86	0.338	0.401
K11 = 4.8750	1	557	75.14	54.86	0.338	0.401
K12 = 5.3958	1	557	75.14	54.86	0.338	0.401
K13 = 6.0035	1	557	75.14	54.86	0.338	0.401
K14 = 6.7216	1	557	75.14	54.86	0.338	0.401
K15 = 7.5833	1	557	75.14	54.86	0.338	0.401
K16 = 8.6366	1	557	75.14	54.86	0.338	0.401
K17 = 9.9531	1	557	75.14	54.86	0.338	0.401
K18 = 11.6458	1	557	75.14	54.86	0.338	0.401
K19 = 13.9028	1	557	75.14	54.86	0.338	0.401
K20 = 17.0625	1	557	75.14	54.86	0.338	0.401

Tabela 2: Distâncias SPR para os 21 cladogramas mais aptos resultantes da análise final com pesos implícitos com diferentes constantes de concavidade K (ver tabela 1). Os cladogramas usados para construir as hipóteses finais são aqueles sombreados em cinza.

Trees	k0	k1	k2	k3	k4	k5	k6	k7	k8	k9	k10	k11	k12	k13	k14	k15	k16	k17	k18	k19	k20
0	-	0	0	0	0	0	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7
1	0	-	0	0	0	0	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7
2	0	0	-	0	0	0	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7
3	0	0	0	-	0	0	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7
4	0	0	0	0	-	0	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7
5	0	0	0	0	0	-	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7
6	7	7	7	7	7	7	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
7	7	7	7	7	7	7	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
8	7	7	7	7	7	7	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
9	7	7	7	7	7	7	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
10	7	7	7	7	7	7	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
11	7	7	7	7	7	7	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0
12	7	7	7	7	7	7	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0
13	7	7	7	7	7	7	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0
14	7	7	7	7	7	7	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0
15	7	7	7	7	7	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0
16	7	7	7	7	7	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0
17	7	7	7	7	7	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0
18	7	7	7	7	7	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0
19	7	7	7	7	7	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0
20	7	7	7	7	7	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-
Total	105	105	105	105	105	105	42	42	42	42	42	42	42	42	42	42	42	42	42	42	42

APÊNDICES

Apêndice 1: Lista de espécimes estudados:

Delphinus sp. GEMARS 1183, 1316, 1626; *Feresa attenuata* MN 83521, NMNH 504916, 550389; *Globicephala melas* GEMARS 1173, 1444, NMNH 571348, 571557; *Grampus griseus* GEMARS 1236, 1638, NMNH 504126, 571602; *Inia geoffrensis* MN6423, 6424, 6425, 6426, MPEG 4610, 12756, 38764; *Lagenodelphis hosei* GEMARS 0464, 0488; *Lagenorhynchus obscurus* NMNH 550740, sem número; *Orcinus orca* GEMARS 0139, 0366; *Phocoena phocoena* NMNH 572012; *Phocoena spinipinnis* GEMARS didático, 0633, NMNH 57012, 572012, 572783; *Pontoporia blainvillei* GEMARS 0257, 1299, MUCIN 035; *Pseudorca crassidens* GEMARS 0092, 1659; *Sotalia guianensis* GEMM 089, MPEG 39447, 38482; *Sousa chinensis* MN 131, NMNH 258859; *Stenella attenuata* MN 83413, NMNH 395389, 487116; *Stenella clymene* GEMARS 0795, MN 83473; *Stenella coeruleoalba* GEMARS 1084, 1416; *Stenella frontalis* GEMARS 0599, 1312, MN 550748; *Stenella longirostris* GEMARS 1317, MN 504149, 504470; *Steno bredanensis* GEMARS 0512, 1340; *Tursiops gephyreus* GEMARS 0333, 1298, 1313, 1442, 1259, 1620; *Tursiops truncatus* GEMARS 1050, 1480, 1485, IPeC 305, PA 096, UFSC 1230.

Apêndice 2: Matriz táxon/caráter usada nas análises cladísticas:

Taxon/characters	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
<i>Delphinus sp.</i>	0	1	2	0	1	2	0	0	1	0	1	1	0	1	-	-	0	2	0	0
<i>Feresa attenuata</i>	1	0	2	0	0	-	1	0	1	0	0	0	0	1	0	?	1	0	0	0
<i>Globicephala melas</i>	1	0	2	0	-	-	0	0	2	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	-
<i>Grampus griseus</i>	1	0	2	-	1	1	1	0-1	0	0	1	2	0	1	1	0	2	0	0	0
<i>Inia geoffrensis</i>	0	0	1	-	-	-	1	1	2	0	1	0	1	0	0	-	1	2	1	0
<i>Lagenodelphis hosei</i>	0	0	0	0-1	1	2	1	0	0	0	1	2	0	0	1	1	1	0	0	0
<i>Lagenorhynchus obscurus</i>	0	0	1	1	-	-	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	2	0	0
<i>Orcinus orca</i>	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	2	0	?	0	-	1	2	0	-
<i>Phocoena spinipinis</i>	1	0	2	2	1	1	1	1	0	0	-	-	-	-	1	0	1	2	0	0
<i>Pontoporia blainvillei</i>	0	0	2	0	1	0	1	1	2	1	1	2	1	0	0	-	1	2	0	1
<i>Pseudorca crassidens</i>	1	0	2	0	0	-	1	1	1	0	0	0	0	0	0	-	0	2	0	0
<i>S. chinensis</i>	0	0	1	0	1	0	1	0	2	0	0	-	-	0	1	-	1	1	1	0
<i>Sotalia guianensis</i>	0	0	2	0	1	-	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	2	1	1	0
<i>Stenella attenuata</i>	0	0	2	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	2	1	1	0	0
<i>Stenella clymene</i>	0	1	0	1	1	-	0	0	1	0	1	2	0	0	0	-	1	0	0	0
<i>Stenella coeruleoalba</i>	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	1	2	0	0	1	1	1	0	0	0
<i>Stenella frontalis</i>	0	0	1	0	1	2	1	0	1	0	1	2	1	1	1	1	2	1	0	0
<i>Stenella longirostris</i>	0	0	0	1	-	-	0	0	0	0	1	2	0	1	1	3	1	1	0	0
<i>Steno bredanensis</i>	0	0	2	0	0	-	1	0	2	0	1	0	2	1	1	1	2	1	1	0
<i>Tursiops geophyreus</i>	0	0-1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	2	0	0
<i>Tursiops truncatus</i>	0	0	2	0	1	1	1	1	0	0	0	2	0	1	1	1	1	0	0	0

Taxon/characters	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40
<i>Delphinus sp.</i>	0	1	1	0	1	1	0	2	1	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1
<i>Feresa attenuata</i>	0	1	1	0	0	1	0	2	1	1	2	0	2	0	1	0	0	1	1	1
<i>Globicephala melas</i>	0	1	1	0	0	0	0	2	1	0	2	0	2	1	1	0	0	1	2	1
<i>Grampus griseus</i>	0	0	0	1	0	0	1	2	0	1	2	2	2	1	1	0	0	1	0	0
<i>Inia geoffrensis</i>	1	0	0	2	-	2	1	2	0	0	2	2	2	0	0	1	1	1	2	0
<i>Lagenodelphis hosei</i>	0	1	1	?	0	0	0	2	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	2
<i>Lagenorhynchus obscurus</i>	0	1	1	1	0	0	0	2	0	0	0	1	2	0	0	0	0	1	0	-
<i>Orcinus orca</i>	-	1	0	0	-	2	0	2	1	0	2	0	2	1	1	0	0	0	1	0
<i>Phocoena spinipinis</i>	0	1	0	?	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Pontoporia blainvillei</i>	-	1	0	2	1	2	1	2	0	0	2	0	2	0	0	1	1	2	0	0
<i>Pseudorca crassidens</i>	0	1	2	0	0	0	1	2	1	0	2	2	1	1	1	0	0	2	2	0
<i>S. chinensis</i>	0	1	1	0	1	0	0	2	0	0	0	2	1	1	1	0	1	1	1	0
<i>Sotalia guianensis</i>	0	1	2	0	0	2	0	2	0	0	0	0	1	1	1	0	0	2	2	0
<i>Stenella attenuata</i>	0	1	1	0	0	0	0	2	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1
<i>Stenella clymene</i>	0	1	1	0	1	1	0	2	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	2	1
<i>Stenella coeruleoalba</i>	1	1	0-1	1	0	0	0	2	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1
<i>Stenella frontalis</i>	0	1	0	0	0	1	0	2	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1
<i>Stenella longirostris</i>	0	1	1	0	0	2	1	2	0	0	0	0	2	1	1	0	0	1	2	1
<i>Steno bredanensis</i>	1	0	2	0	1	0	1	2	1	0	0	2	0	1	1	0	0	1	0	0
<i>Tursiops geophyreus</i>	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	1	0-1	0	1	2	0
<i>Tursiops truncatus</i>	0	1	1	1	1	0	0	2	1	0	0	2	1	1	1	0	0	1	1	0

Apêndice 2 (continuação)

Taxon/characters	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60
<i>Delphinus</i> sp.	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	2	0	1	0	1	1
<i>Feresa attenuata</i>	0	2	0	0	0	0	?	0	0	0	-	-	-	2	-	0	0	1	1	0
<i>Globicephala melas</i>	1	-	-	0	0	0	0	0	0	0	-	1	2	2	2	1	0	0	0	1
<i>Grampus griseus</i>	-	1	-	0	-	0	0	0	0	0	0	1	1	2	2	1	0	1	1	1
<i>Inia geoffrensis</i>	0	0	1	0	-	0	?	0	1	1	0	0	-	-	-	-	0	0	0	0
<i>Lagenodelphis hosei</i>	-	2	1	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	2	2	1	1	0	0	1
<i>Lagenorhynchus obscurus</i>	1	0	0	0	0	0	1	0	-	1	0	1	0	1	-	0	1	0	0	0
<i>Orcinus orca</i>	1	-	1	0	1	0	0	0	1	0	?	0	0	1	2	0	0	0	1	1
<i>Phocoena spinipinis</i>	-	2	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	1	-	-	-	-
<i>Pontoporia blainvillei</i>	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	2	2	1	0	0	0	1
<i>Pseudorca crassidens</i>	-	-	-	0	0	1	1	0	1	0	0	1	2	1	1	1	0	0	1	1
<i>S. chinensis</i>	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	2	1	0	1	0	1
<i>Sotalia guianensis</i>	1	2	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	2	0	0	0	0	0	0	1
<i>Stenella attenuata</i>	1	2	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	2	1	1	0	0	1
<i>Stenella clymene</i>	0	1	0	0	0	0	?	1	0	0	1	1	0	0	2	1	1	1	0	-
<i>Stenella coeruleoalba</i>	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	2	1	1	1	0	1
<i>Stenella frontalis</i>	0	2	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	2	2	1	1	0	0	1
<i>Stenella longirostris</i>	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	2	0	1	0	0	1
<i>Steno bredanensis</i>	1	2	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	2	0-1	1	0	0	0	1
<i>Tursiops geophyreus</i>	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1
<i>Tursiops truncatus</i>	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	2	1	1	0	0	1

Taxon/characters	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80
<i>Delphinus</i> sp.	0-1	0	2	1	0	1	1	0	0	2	0	2	1	0	2	0	0	0	2	2
<i>Feresa attenuata</i>	0	0	2	1	0	-	0	2	0	2	0	2	0	0	0	0	1	0	2	1
<i>Globicephala melas</i>	0	0	2	0	1	-	1	2	0	1	0	2	1	0	2	1	0	0	0	1
<i>Grampus griseus</i>	0	0	0	1	0	2	1	2	0	0	0	2	0	0	0	1	1	0	0	1
<i>Inia geoffrensis</i>	0	-	-	-	1	-	1	-	0	1	0	2	1	1	0	0	0	-	0	1
<i>Lagenodelphis hosei</i>	0	0	2	1	0	2	0	1	2	2	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1
<i>Lagenorhynchus obscurus</i>	1	-	-	-	0	2	1	0	2	2	-	1	1	0	0	1	1	0	-	-
<i>Orcinus orca</i>	0	1	1	1	1	0	1	1	0	2	0	2	1	0	2	1	0	-	?	2
<i>Phocoena spinipinis</i>	0	0	2	0	0	1	1	0	0	2	0	2	1	0	0	1	1	0	1	0
<i>Pontoporia blainvillei</i>	0	2	0	0	0	-	1	1	0	2	0	2	0	1	0	0	0	2	1	0
<i>Pseudorca crassidens</i>	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	2	1	0	2	0	1	0	2	2
<i>S. chinensis</i>	0	0	0	0	0	-	0	0	0	2	0	1	-	1	1	1	0	0	-	-
<i>Sotalia guianensis</i>	0	0	2	0	1	2	1	0	0	1	0	2	1	0	2	1	1	-	0	1
<i>Stenella attenuata</i>	1	0	0	1	0	2	1	1	2	2	0	2	1	0	2	0	0	0	0	1
<i>Stenella clymene</i>	0	0	0	1	1	2	1	0	2	2	2	0	1	0	2	0	0	-	0	1
<i>Stenella coeruleoalba</i>	1	0	0	1	0	2	1	1	0	2	0	0	0-1	0	2	0	0	0	1	0
<i>Stenella frontalis</i>	1	0	2	0	1	2	1	0	2	2	1	2	1	0	2	1	0	0	0	1
<i>Stenella longirostris</i>	0	0	1	1	0	2	1	0	0	2	0	0	1	0	2	0	0	-	1	1
<i>Steno bredanensis</i>	0	0	2	1	0	2	1	0	0	2	1	2	1	1	2	1	0	0	0	2
<i>Tursiops geophyreus</i>	0	0	0	0	0	2	1	0	0	2	0	2	1	0	0	1	0	0	1	0
<i>Tursiops truncatus</i>	0	0	0	0	0	2	1	0	1	2	0	2	1	0	1	1	0	0	0	0

Apêndice 2 (continuação)

Taxon/characters	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98	99	100
<i>Delphinus sp.</i>	0	2	1	1	0	1	2	1	1	0	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1
<i>Feresa attenuata</i>	0	0	1	0	-	0	2	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1
<i>Globicephala melas</i>	0	0	1	0	0	0	2	2	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1
<i>Grampus griseus</i>	0	0	1	1	2	1	2	2	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1
<i>Inia geoffrensis</i>	0	1	1	1	2	0	2	2	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	-
<i>Lagenodelphis hosei</i>	1	0	1	1	2	0	2	2	1	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1
<i>Lagenorhynchus obscurus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Orcinus orca</i>	0	0	1	1	2	0	2	1	0	1	1	1	1	0	-	0	0	1	0	-
<i>Phocoena spinipinis</i>	0	0	1	1	1	0	1	2	0	0	0	0	0	0	-	0	?	?	0	-
<i>Pontoporia blainvillei</i>	0	2	0	1	2	0	1	2	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0
<i>Pseudorca crassidens</i>	0	0	1	1	2	0	2	1	0	0	1	1	0	1	1	0-1	0	0	0	0
<i>S. chinensis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Sotalia guianensis</i>	0	0	0	1	0	0	2	2	1	0	1	0	1	0	1	1	0	1	0	0
<i>Stenella attenuata</i>	0	2	1	1	0	0	2	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0
<i>Stenella clymene</i>	0	0	1	1	0	2	2	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1
<i>Stenella coeruleoalba</i>	0	1	1	1	0	0	2	2	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1
<i>Stenella frontalis</i>	0	1	1	1	1	1	2	2	1	1	1	0	1	0	1	1	?	0	0	1
<i>Stenella longirostris</i>	0	0	0	1	2	0	2	1	?	0	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1
<i>Steno bredanensis</i>	0	0	1	1	-	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1
<i>Tursiops geophyreus</i>	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0
<i>Tursiops truncatus</i>	1	0	1	0	2	1	2	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0

Taxon/characters	101	102	103	104	105	106	107	108	109	110	111	112	113	114	115	116	117	118	119	120
<i>Delphinus sp.</i>	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	-	1	2	1	2	0	1
<i>Feresa attenuata</i>	-	0	1	-	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	1	0	1	-	-
<i>Globicephala melas</i>	1	1	1	1	0	0	1	0	2	1	2	0	1	1	0	2	1	2	1	2
<i>Grampus griseus</i>	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	2	1	1	2	2
<i>Inia geoffrensis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lagenodelphis hosei</i>	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	2	1	0	0	2
<i>Lagenorhynchus obscurus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Orcinus orca</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Phocoena spinipinis</i>	1	0	1	0	1	1	1	1	2	0	0	0	2	1	0	1	0	2	2	2
<i>Pontoporia blainvillei</i>	0	-	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1	2	0	2	2	2
<i>Pseudorca crassidens</i>	1	1	1	1	1	0	1	2	-	1	2	-	1	1	0	0	0	2	1	2
<i>S. chinensis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Sotalia guianensis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Stenella attenuata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Stenella clymene</i>	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	2	1	0	0	2
<i>Stenella coeruleoalba</i>	-	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	2	1	0	0	1
<i>Stenella frontalis</i>	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	2	1	1	?	1	2	1	0	0	2
<i>Stenella longirostris</i>	1	0	1	0	1	0	1	2	0	1	0	1	1	1	0	2	0	2	1	2
<i>Steno bredanensis</i>	1	0	1	1	-	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	2	0	2	1	2
<i>Tursiops geophyreus</i>	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	2	1	1	0	0	2	0	2	1	2
<i>Tursiops truncatus</i>	1	0	1	1	0	1	1	1	0	1	2	0	0	0	1	2	1	2	0	1

Apêndice 2 (continuação)

Taxon/characters	121	122	123	124	125	126	127	128	129	130	131	132	133	134	135	136	137	138
<i>Delphinus</i> sp.	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0	1	1	2	0	1	1
<i>Feresa attenuata</i>	-	-	-	1	0	0	0	0	0	1	?	0	0	0	0	0	1	0
<i>Globicephala melas</i>	2	0	1	0	0	0	0	0	1	?	1	0	0	0	2	1	0	0
<i>Grampus griseus</i>	2	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0
<i>Inia geoffrensis</i>	-	-	-	2	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0-1	0	0	0
<i>Lagenodelphis hosei</i>	2	1	1	1	1	1	0	?	0	1	1	0	1	1	1&2	0	1	1
<i>Lagenorhynchus obscurus</i>	-	-	-	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	2	0	?	1
<i>Orcinus orca</i>	-	-	-	1	0	0-1	0	0	1	?	1	0	?	0	2	1	0-1	0
<i>Phocoena spinipinis</i>	-	1	0	2	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	2	0	0	0
<i>Pontoporia blainvillei</i>	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pseudorca crassidens</i>	2	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	2	0	1	0
<i>S. chinensis</i>	-	-	-	1	1	0-1	1	0	0	1	1	0	0	0	0-1	0	0	0
<i>Sotalia guianensis</i>	-	-	-	-	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0-1	0
<i>Stenella attenuata</i>	-	-	-	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	1
<i>Stenella clymene</i>	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0	1	0	2	0	1	1
<i>Stenella coeruleoalba</i>	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	2	0	1	1
<i>Stenella frontalis</i>	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1
<i>Stenella longirostris</i>	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	1	0	1	0	2	0	1	1
<i>Steno bredanensis</i>	1	2	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0-1	0	1	0
<i>Tursiops geophysus</i>	1	2	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1
<i>Tursiops truncatus</i>	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1

CAPÍTULO 3

Principais conclusões resultantes do trabalho



Crânios de *Tursiops* spp. do Grupo de Estudos de Mamíferos Aquáticos do Rio Grande do Sul (GEMARS). Foto: Janaína Wickert.

Principais conclusões resultantes do trabalho

- Suportado por 4 sinapomorfias exclusivas (clado 6: 4. Premaxillae, posterior end of ascending process, position in relation to postorbital process: posterior. 6. Tympanosquamosal recess, width in relation to the width of the mandibular fossa: bigger. 7. Tympanic bulla, elliptical foramen: absent. 8. Fused cervical vertebrae, number: 6 or 7), recuperamos um clado formado por *Globicephala*, *Orcinus*, *Pseudorca*, *Feresa* e *Grampus*, condizente com a subfamília Globicephalinae e semelhante a estudos prévios, tanto morfológicos quanto moleculares (Kasuya 1973, Muizon 1988, Perrin 1989, LeDuc et al. 1999, Caballero et al. 2008).
- Suportado por 12 sinapomorfias, sendo sete delas exclusivas (clado 7: 1. Premaxillae, posteriormost point, contact with the right nasal bone: no. 3. Squamosal, crest between tympanosquamosal recess and falciform process: present. 8. Thoracic vertebrae, last prezigapophyses: sixth vertebra. 9. Lombocaudal vertebrae, transverse process, crests on dorsal surface: present. 10. Scapula, acromion, overlap with coracoid: yes. 11. Scapula, anterior point, shape: straight. 12. Head, crease between rostrum and melon: present), recuperamos um clado composto por *Sotalia guianensis*, *Sousa chinensis*, *Stenella attenuata*, *S. frontalis*, *Tursiops truncatus*, *T. gephyreus*, *Lagenodelphis hosei*, *S. coeruleoalba*, *S. longirostris*, *Delphinus* sp. e *S. clymene* condizente com a subfamília Delphininae;
- Corroboramos a hipótese de que *Stenella* não é um táxon natural e que deve ser dividida em, pelo menos, três grupos como sugerido por Rice (1998);
- Recuperamos *S. attenuata* e *S. frontalis* com um relacionamento de irmãos corroborando os trabalhos de Amaral et al. (2012) e Kingston et al. (2009);

- Com 9 sinapomorfias não exclusivas e uma exclusiva (clado 16: 5. Squamosal, width in relation to the height in posteriormost part of the squamosal: smaller), recuperamos um clado composto por ((*Lagenodelphis hosei* + *Stenella coeruleoalba*) + (*Stenella longirostris* + (*Delphinus* + *Stenella clymene*))), semelhante aos resultados de Perrin et al. (1981), Moreno (2008) e Amaral et al. (2012) e que corrobora a hipótese de que algumas espécies de *Stenella* são mais relacionadas com *Delphinus* e *Lagenodelphis* do que com outras espécies de *Stenella*.

- Recuperamos a relação de grupos irmãos de *Tursiops* com *L. hosei*, *S. coeruleoalba*, *S. longirostris*, *Delphinus* e *S. clymene* assim como em Moreno (2008);

- Recuperamos uma relação de irmãos entre *S. coeruleoalba* e *L. hosei*, assim como em Moreno (2008);

- Recuperamos um clado composto por (*S. longirostris* + (*Delphinus* sp. + *S. clymene*)) apoiado por 9 sinapomorfias, sendo 3 delas exclusivas (clado 18: 2. Ethmoid, ectethmoids, anterior portion, bone composition: pterygoids. 8. Left vertebral ribs, double head, number: four. 9. Rostrum, dorsal line: present);

- Recuperamos *Tursiops* como monofilético, assim como em alguns estudos prévios (Moreno 2008, McGowen et al. 2009, Steeman et al. 2009. Amaral et al. 2012).

- Propomos as seguintes condutas quanto à classificação de Delphininae:

1. *Sotalia* e *Sousa*: manter as espécies conhecidas nos gêneros atualmente aceitos, priorizando a estabilidade nomenclatural;

2. *Stenella attenuata* e *S. frontalis*: Manter em *Stenella* visto que *Steno attenuatus* Gray, 1846 (= *Stenella attenuata*) é a espécie-tipo do gênero e *S. frontalis* e *S. attenuata* possuem relacionamento de irmãos;

3. *Tursiops truncatus* e *T. gephyreus*: Manter em *Tursiops* visto que *Delphinus truncatus* Montagu, 1821 (= *T. truncatus*) é a espécie-tipo do gênero e *T. gephyreus* possui relacionamento de irmão com *T. truncatus*;
4. *Lagenodelphis hosei* e *Stenella coeruleoalba*: transferir *S. coeruleoalba* para o gênero *Lagenodelphis* visto que *Lagenodelphis hosei* Fraser, 1956 é a espécie-tipo do gênero. *S. coeruleoalba* passaria a se chamar *Lagenodelphis coeruleoalbus* (Fraser, 1956) (*sensu* Moreno).
5. *Delphinus* spp., *Stenella longirostris* e *S. clymene*: transferir *S. longirostris* e *S. clymene* para o gênero *Delphinus* visto que *Delphinus delphis* Linnaeus, 1758 é a espécie-tipo do gênero. *S. longirostris* passaria a se chamar *Delphinus longirostris* Gray, 1828 e *S. clymene*, *Delphinus clymene* Gray, 1850.

LITERATURA CITADA:

- Amaral, A. R., J. A. Jackson, L. M. Möller, L. B. Beheregaray and M. M. Coelho. 2012. Species tree of a recent radiation: the subfamily Delphininae (Cetacea, Mammalia). *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 64:243-253.
- Caballero, S., J. Jackson, A. A. Mignucci-Giannoni, et al. 2008. Molecular systematics of South American dolphins *Sotalia*: sister taxa determination and phylogenetic relationships, with insights into a multi-locus phylogeny of the Delphinidae. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 46:252-268.
- Kasuya, T. 1973. Systematic consideration of recent toothed whales based on the morphology of tympano-periotic bone. *The Scientific Reports of the Whales Research Institute*. 25:1-103.
- Kingston, S. E., L. D. Adams and P. E. Rosel. 2009. Testing mitochondrial sequences and anonymous nuclear markers for phylogeny reconstruction in a

rapidly radiating group: molecular systematics of the Delphininae (Cetacea: Odontoceti: Delphinidae). *BMC Evolutionary Biology*. 1-19.

Leduc, R. G., W. F. Perrin and A. E. Dizon. 1999. Phylogenetic relationships among the delphinid cetaceans based on full cytochrome b sequences. *Marine Mammal Science*. 15:619-648.

McGowen, M. R., M. Spaulding and J. Gatesy. 2009. Divergence date estimation and a comprehensive molecular tree of extant cetaceans. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 53:891–906.

Moreno, I. B. 2008. Relações filogenéticas entre os golfinhos da família Delphinidae. Tese de Doutorado, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre 128 p.

Muizon. C. 1988. Les relations phylogénétiques des Delphinida (Cetacea, Mammalia). *Annales de Paléontologie*. 74:159-257.

Perrin, W. F., E. D. Mitchell, J. G. Mead, D. K. Caldwell and P. J. H. Vanbree. 1981. *Stenella clymene*, a rediscovered tropical dolphin of the Atlantic. *Journal of Mammalogy*. 62:583-598.

Perrin, W. F. 1989. Dolphins, porpoises and whales: An action plan for the conservation of biological diversity: 1988-1992. IUCN Cetaceans Specialist Group and U.S. National Marine Fisheries Service, NOAA.

Rice, D. W. 1998. *Marine Mammals of the world - Systematics and Distribution*.

Steeman, M. E., M. B. Hebsgaard, Fordyce, et al. 2009. Radiation of extant cetaceans driven by restructuring of the oceans. *Systematic Biology*. 58:1-13.

ANEXO 1: Guia para autores da Marine Mammal Science:

Guide for Authors

Marine Mammal Science publishes significant new findings on marine mammals resulting from original research on their form and function, evolution, systematics, physiology, biochemistry, behavior, population biology, life history, genetics, ecology and conservation. Range extensions, unusual observations of behavior, and preliminary studies of a few individuals are published only where there is sufficient new information to render the manuscript of general interest. Low priority will be given to confirmatory investigations of local or regional interest.

The Journal endorses the principle that experiments using live animals should be undertaken only for the purpose of advancing knowledge. Consideration should be given to the appropriateness of experimental procedures, species of animals used, and number of animals required. All animal experimentation reported in Marine Mammal Science must be conducted in conformity with the relevant animal care codes of the country of origin. The Editor will refuse manuscripts in which evidence of adherence to such codes is not apparent.

Marine Mammal Science publishes

1. Articles: important original research; 2. Review Articles: critical appraisals which place recent research in a new conceptual framework; 3. Notes: short communications on current research, important preliminary findings or new techniques; 4. Opinions: invited contributions on selected topics; 5. Letters: a forum for communications in response to papers previously published in Marine Mammal Science, opinion, interpretation, and new information about all topics of interest to marine mammalogists; 6. Obituaries and In Memoriam Notices: Obituaries are short announcements of recent deaths of Society for Marine Mammalogy members and In Memoriam notices are invited longer descriptions of the career and accomplishments of recently deceased members who have made major contributions to the field of marine mammal science and the Society.

Articles, Review Articles and Notes are subject to peer review. Any Letter challenging published results or interpretations is transmitted to the author of the published work with an invitation to respond. The letter and its response are published simultaneously. Letters are judged by the Editor on appropriateness of the subject and interest to readers.

Obituaries and In Memoriam Notices require contacting the Editor before submitting material. Brief Obituaries will be published after review by the Editor. In Memoriam Notices will be selected based on the deceased member's contribution. Requests to do an In Memoriam Notice must be made to the Editor, before being written. The Editor will consult with the Board of Governors of the Society to determine the appropriateness of publishing an In Memoriam Notice for the deceased member and will invite the submission if determined appropriate. A decision to invite an In Memoriam Notice will be determined by a majority vote of the Board of Governors.

Manuscript Preparation

The manuscript should be concise, logical, and unequivocal. Publication is facilitated if authors double-check for typographical and other errors and ensure that manuscripts and figures meet the requirements outlined below. Manuscripts that do not conform will be returned for correction before consideration. If in doubt, consult the Editorial Office. Authors are charged for excessive changes in proof.

If English is not your primary language before submitting your paper make sure to seek input from an appropriate source for proofreading it, if needed. It is the author's responsibility to ensure that the standards of English are suitable. It is not the job of reviewers or editors to make such editorial corrections during the review process. The Editor-in-Chief may reject a paper without assigning it for review if the quality of the writing is poor.

A full-length Article includes a title page, abstract, keywords, text, acknowledgments, literature citations, tables, figure captions, and figures. Notes and Letters do not have an abstract and are prepared in narrative form without headings, except for "Literature Cited."

All parts of the manuscript, including footnotes, tables, and figure captions, should be typewritten, double-spaced with margins at least 2.5 cm wide. Number all pages of the manuscript beginning with the title page and include line numbers on each page. Underline only when the material is to be set in italics or italicize directly. Use capital letters only when the letters or words are to be capitalized. Do not end a line of text with a hyphen.

Title Page

The first page should contain only the title and the name, affiliation, and complete address (plus current address, if different) of the author(s). The title should be brief and contain words useful for indexing and information retrieval.

Abstracts and Key Words

The abstract, of not more than 200 words typed on a separate page, should precisely reflect the contents of the paper, and focus attention on the purpose of the study, principal results, conclusions and their significance. Below the abstract, provide and identify as such three to ten key words or short phrases that will assist in cross-indexing your article.

Optimizing your article for search engines will greatly increase its chance of being viewed and/or cited in another work.

In addition to enhancing specific author metrics (individual article downloads and citations) creating an article that gets high returns through search engines helps Marine Mammal Science. Just as relevance is crucial to career advancement for you, it is also integral to library renewal decisions for the journal.

Text

As a general guide, The Chicago Manual of Style is recommended. Spelling should be standard U.S. (not British) to conform to Webster's Third New International Dictionary. Units should conform to the Système International d'Unités (SI). Non-standard abbreviations must be defined the first time they appear. Mathematical symbols, Greek letters, and unusual symbols should be identified clearly; superscripts and subscripts should be legible and carefully placed.

Standard Abbreviations

GENERAL: s, min, h (hour), d (day), wk, mo, yr, g (gram), mg, kg, Hz, kHz, MHz, km, m (meter), mm, cm, cc, mi(mile), ft, in. (note period), kn (knot), ha, gal, mL, L (liter, spell out when used alone).

STATISTICS: P (probability), (mean, X-bar above), SD, SE, CV, SEM, n (sample size), df, r (correlation coefficient), t, F, U, Z (statistical tests); letters in equations are italicized.

LATIN WORDS AND PHRASES (ALWAYS ITALICIZED): i.e., (note comma); e.g., (note comma); ca.; cf; in vivo; in situ; vs.; etc.; per se; et al.; via; sensu; sensu fero; sensu stricto; a priori.

Acknowledgments

List all acknowledgments briefly under a single heading at the end of the text on a separate page. If applicable, give the permit number under which the work was conducted.

Literature Cited

References should be cited in the text in the following form: Smith (1982); Smith (1982a, b); Smith (1983, 1984); Smith and Jones (1984); (Smith 1986); (Smith 1986, Jones 1987); (Smith 1986; Jones 1986, 1987); (Smith 1986a, b; Jones 1987); (U.S. Federal Register 1997); more than two authors, Smith et al. 1987. References are cited chronologically, not alphabetically in the text.

References should be double-spaced and listed alphabetically as "Literature Cited" in the following standard form, giving the journal titles in full and each author's last name starting with a full capital followed by lowercase for the rest of the name.

Armstrong, W. A., and C. W. Oliver. 1995. Recent use of fish aggregating device in the eastern tropical Pacific tuna purse-seine fishery: 1990-1994. National Marine Fisheries Service Center Administrative Report LJ-9514 (unpublished). 47 pp. Available from SWFC, PO Box 271, La Jolla, CA 92038.

Gentry, R. L., and J. R. Holt. 1982. Equipment and techniques for handling northern fur seals. U.S. Department of Commerce, NOAA Technical Report NMFS SSRF-758. 15 pp.

Hubbs, C. L., W. F. Perrin and K. C. Balcomb. 1973. *Stenella coeruleoalba* in the eastern and central tropical Pacific. *Journal of Mammalogy* 54:549-552.

Leatherwood, S., and R. R. Reeves. 1983. *The Sierra Club handbook of whales and dolphins*. Sierra Club Books, San Francisco, CA.

Murchison, A. E. 1980. Detection range and range resolution of echolocating bottlenose porpoise (*Tursiops truncatus*). Pages 43-70 in R.-G. Busnel and J.F. Fish, eds. *Animal sonar systems*. Plenum Press, New York, NY.

U.S. Federal Register. 1997. Endangered and threatened wildlife and plants; change in listening status of western population of Steller sea lion as endangered. FR 62(108):30772– 30773 (5 June 1997). National Marine Fisheries Service, National Oceanic and Atmospheric Administration, Department of Commerce, Washington, DC.

References with more than seven authors should be listed as follows (Note there are a total of 10 authors for this paper):

Zuerner, R. L., Cameron, C. E., Raverty, et al. 2009. Geographical dissemination of *Leptospira interrogans* serovar Pomona during seasonal migration of California sea lions. *Veterinary Microbiology* 137:105-110.

Multiple citations for an author and single co-author are arranged alphabetically according to co-author. If there is more than one co-author, citations are arranged chronologically.

Issue numbers are not used unless page numbering begins at 1 with each issue. The number of pages is not given for books, but should be included for unpublished documents, theses, and "gray literature" (government reports, technical bulletins, etc.)

Citation of personal communications and unpublished data are not to be included under 'Literature Cited' but should be referenced as footnotes that include the complete name and address of the source and the month and year of the communication or notification of the unpublished data. If the unpublished data citation is from the author or a coauthor, a footnote with details is not required. Meeting abstracts should not be cited as such or included in the Literature Cited Section. If information from an abstract is the only source of support for a point being made, it must be treated as a personal communication or unpublished data and have received prior approval from the author of the abstract before being cited. Such citations should be used minimally and shall not comprise a critical component of a major point being made in the manuscript because the validity or reliability of such data cannot be evaluated properly by readers.

A paper may be cited 'in press' only if it has been accepted in final form by a journal. Papers 'submitted' or 'in preparation' may not be cited as such, but information in them may be cited as 'personal communication.' Any citation of information based on a manuscript submitted or in preparation, must be with the explicit permission of the lead author or person who provided the information. Citations of non-refereed documents (e.g., contract reports, environmental impact statements, meeting working papers) and gray literature is discouraged and should not be used as "one more example" of a point when primary peer-reviewed literature is cited to support the point. However, if there is no primary peer-reviewed literature to support important findings or the interpretation of those findings presented in the manuscript, they may be cited. Such citations should only be referenced in the Literature Cited section if the reference is readily available to the reader. The source for the reference must be given, including if necessary the address where it can be obtained. Any document bearing a 'Do not cite without permission' statement may be cited only with the explicit permission of the lead author. A statement that all

necessary permissions have been obtained must be included in the cover material accompanying the submitted manuscript. Authors must double-check all literature cited; they are solely responsible for its accuracy.

Tables

Excessive tabular data are discouraged. Tables should be typed separately and double-spaced. Tables should be numbered with Arabic numerals in the sequence first referenced in the text and have a brief title. Column headings and descriptive footnotes should be brief. Do not use vertical rules.

Figures

Figures are costly and should be used with discretion. An illustration is justified only if it clarifies or reduces the text.

Please note that if accepted, figures will be requested in TIFF or EPS format. Please save line artwork (vector graphics) as Encapsulated PostScript (EPS) and bitmap files (halftones or photographic images) as Tagged Image Format (TIFF), with a resolution of at least 300 dpi at final size.

Statistics

Most papers require statistical analyses to support interpretation of the data. Use of appropriate statistical analyses is critical. Not all scientists are proficient at determining the correct or most appropriate analyses to be used for the nature of the data or design of the study. If none of the authors is a statistician or quantitative biologist, it is important for the authors to consult with someone who has the appropriate expertise to provide guidance on statistical analyses.

Taxonomic Usage

Taxonomic usage in Marine Mammal Science should follow the List of Marine Mammal Species and Subspecies on the Society for Marine Mammalogy website. This list will periodically be updated as appropriate. Authors wishing to use a different nomenclature should explain the departure in a footnote. The Editor may seek input from the Society's Committee on Taxonomy before accepting a departure.

Submission of Manuscripts

All manuscripts should be submitted online at: <http://mc.manuscriptcentral.com/mmsci>.

Useful guidelines can be found in ScholarOne's "Quick-Start Guide for Authors" and "Tips for Uploading Files in Manuscript Central" located at: <http://mcv3help.manuscriptcentral.com/tutorials/Author.pdf>. Please contact the

editorial office at marinemammalscience@gmail.com if you have problems submitting your manuscript. A manuscript number will be assigned to each new submission and sent to the submitting author via return email. In all correspondence beyond the initial submission, please put your assigned manuscript number on the subject line of your email.

Authors submitting a manuscript do so on the understanding that if it is accepted for publication, copyright of the article, including the right to reproduce the article in all forms and media, shall be assigned exclusively to The Society for Marine Mammalogy. The Society will not refuse any reasonable request by the author for permission to reproduce any of his or her contributions to MARINE MAMMAL SCIENCE.

Authors are responsible for page charges of \$15.00 (U.S.) per printed page or part thereof. If funds for publication are not supplied by an agency or grant, a waiver of page charges may be applied for by email to the Editor at editor@marinemammalscience.org. Please write "waiver request" and the manuscript number on the subject line.

The F. G. Wood Student Scholarship

Forest G. Wood, a founder of the Society for Marine Mammalogy, was noted for his editorial skills. All students submitting manuscripts accepted for publication in Marine Mammal Science should indicate at the time of submission if they want to be considered for this award. The editor will select the winner from among the accepted manuscripts submitted during the interval between successive Biennial Conferences on the Biology of Marine Mammals.