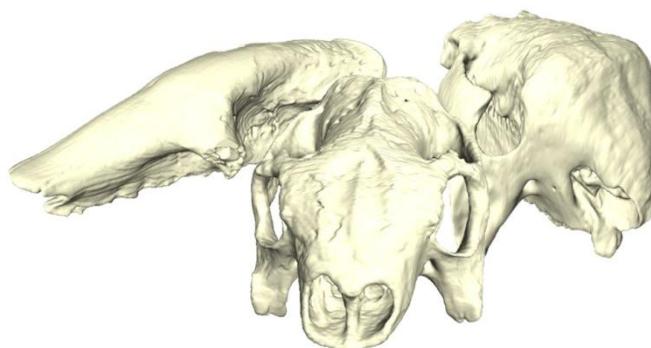


PEDCIBA BIOLOGÍA.
SUB-ÁREA: ZOOLOGÍA
UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA, FACULTAD DE CIENCIAS

PALEONEUROLOGÍA DE XENARTROS FÓSILES

Pablo Sebastián Tambusso



Tesis de Maestría

Orientador: Dr. Richard A. Fariña

Tribunal:

Dr. Enrique P. Lessa, Dra. María E. Castelló & Dr. Sergio F. Vizcaíno

Montevideo, 2013

AGRADECIMIENTOS

Son muchas las personas a quienes deseo agradecer ya que han permitido, de manera directa o indirecta, a que esta tesis se llevara a cabo. Trataré de enumerar a la gran mayoría pero sé que muchos quedarán fuera de estas páginas, aunque no por eso son menos importantes.

Quiero empezar por mi orientador, Richard Fariña, a quién le agradezco mucho el apoyo que siempre me ha brindado, la libertad que me ha dado para desarrollar los temas que más me interesan y la paciencia que ha tenido para soportar mi obsesivo detallismo con las imágenes.

Estoy muy agradecido con mis amigos y colegas de laboratorio, Mariana Di Giacomo, Luciano Varela, Jean Phillip Gibert, Ximena Martínez, Leticia Tejera, Santiago Patiño, Ada Czerwonowora y Ángeles Beri, quienes han sido de vital importancia ya que siempre estuvieron a mi lado para darme una mano en cualquier aspecto que fuera necesario.

Les agradezco mucho a los encargados de las colecciones paleontológicas del Museo Municipal “Bautista Rebuffo”, Museo paleontológico “Armando Calcaterra” y Facultad de Ciencias, quienes permitieron que tuviera acceso a los materiales.

A Sergio Olivieri y los demás técnicos del Hospital Mautone de Maldonado les agradezco la disponibilidad que siempre prestaron para que pudiera realizar las tomografías computadas de los cráneos.

Le agradezco a Pablo Toriño y Alfredo Zurita la ayuda que me brindaron con la bibliografía y sistemática de los gliptodontes. Andrés Rinderknecht y Daniel Perea fueron muy amables al sugerirme y facilitarme bibliografía.

A Martín de los Heros le agradezco por haberme dado la posibilidad de utilizar el software BioVis3D, así como también por el soporte técnico que siempre ha brindado.

A la Agencia Nacional de Investigación e Innovación por haberme otorgado la beca de maestría, la cual facilitó en muchos aspectos la realización de la tesis.

Le agradezco mucho a Mariana Di Giacomo por los comentarios y sugerencias realizadas en versiones previas del manuscrito ya que fueron de gran valor.

También quiero agradecerle a los miembros del tribunal: Enrique Lessa, Marita Castelló y Sergio Vizcaíno, por haber accedido a evaluar esta tesis y por los comentarios y sugerencias que permitieron una mejor calidad del manuscrito en su forma final.

Para finalizar, quiero agradecer a todos mis amigos, que siempre me alentaron para seguir adelante. A mis padres (los tres), mi hermana y el resto de mi familia, les agradezco enormemente el soporte que siempre me han dado y la comprensión que han tenido, ya que por estar inmerso en este trabajo muchas veces han sufrido mi ausencia.

Y por último, no tengo palabras para agradecer a la persona que, sin dudas, ha sufrido en mayor medida los efectos de esta tesis, ya que ha estado a mi lado en los momentos buenos y en los más complicados y ha sido uno de los pilares fundamentales que me han permitido salir adelante, mi amor, Valeria.

ÍNDICE

RESUMEN.....	8
INTRODUCCIÓN	11
Antecedentes	17
Objetivos	21
Hipótesis.....	21
MATERIALES Y METODOLOGÍA	22
MATERIALES	22
Acrónimos	23
Abreviaciones anatómicas (Dozo, 1987, 1998; Butler & Hodos, 1996).....	24
MÉTODOS	25
Tomografías computadas	25
Moldes endocraneanos	27
Estimación de masa corporal.....	28
Análisis cuantitativos	31
RESULTADOS.....	34
Moldes endocraneanos	34
<i>Armadillos actuales</i>	34
<i>Gliptodontes</i>	44
<i>Pampaterio</i>	56
<i>Perezosos actuales</i>	58
<i>Perezosos terrestres</i>	62
Análisis cuantitativos	68
DISCUSIÓN	80
Morfología endocraneana.....	80

<i>Armadillos actuales</i>	80
<i>Glyptodontes</i>	82
<i>Pampaterio</i>	86
<i>Perezosos actuales y fósiles</i>	87
Análisis cuantitativos	90
CONCLUSIONES	96
BIBLIOGRAFÍA.....	98
APÉNDICE	121
Tabla A1	121
Figuras suplementarias A1 a A16	141

ÍNDICE DE TABLAS Y FIGURAS

Tabla 1: Parámetros de las tomografías obtenidas para las especies analizadas	28
Tabla 2: Masa corporal, volumen total de los moldes endocraneanos digitales y volúmenes de las tres regiones de los moldes endocraneanos en xenartros actuales y fósiles.	69
Tabla 3: Valores obtenidos en el análisis de la relación log masa corporal vs log volumen cerebral en los distintos órdenes de placentados	72
Tabla 4: Cociente de encefalización (CE) en xenartros fósiles y actuales.	75
Tabla 5: Logaritmo de la masa corporal y volumen cerebral y logaritmo de la masa corporal y tasa metabólica basal en xenartros actuales.....	79

Figura 1: A, relaciones filogenéticas entre los tres órdenes de Xenarthra. B, relaciones filogenéticas dentro del orden Cingulata (modificado a partir de Gaudin & Wible, 2006 y Porpino *et al.*, 2010). 13

Figura 2: Esqueleto y coraza de *Panochthus tuberculatus*. La coraza fue transparentada para que se pueda observar la fusión de las vértebras torácicas y lumbares. Modificado de Lydekker, 1894..... 14

Figura 3: Molde endocraneano de *Glyptodon clavipes* ilustrado por Gervais, 1869. 19

Figura 4: A, reconstrucción digital del cráneo de <i>Dasypus hybridus</i> . B, renderización transparente del cráneo para mostrar la ubicación del molde endocraneano. C, vista dorsal del molde endocraneano digital. D, vista lateral. E, vista ventral. La escala representa 5 cm.	35
Figura 5: A, reconstrucción digital del cráneo de <i>Dasypus novemcinctus</i> . B, renderización transparente del cráneo para mostrar la ubicación del molde endocraneano. C, vista dorsal del molde endocraneano digital. D, vista lateral. E, vista ventral. La escala representa 5 cm.	37
Figura 6: A, reconstrucción digital del cráneo de <i>Chaetophractus villosus</i> . B, renderización transparente del cráneo para mostrar la ubicación del molde endocraneano. C, vista dorsal del molde endocraneano digital. D, vista lateral. E, vista ventral. La escala representa 5 cm.	39
Figura 7: A, reconstrucción digital del cráneo de <i>Euphractus sexcinctus</i> . B, renderización transparente del cráneo para mostrar la ubicación del molde endocraneano. C, vista dorsal del molde endocraneano digital. D, vista lateral. E, vista ventral. La escala representa 5 cm.	41
Figura 8: A, reconstrucción digital del cráneo de <i>Zaedyus pichiy</i> . B, renderización transparente del cráneo para mostrar la ubicación del molde endocraneano. C, vista dorsal del molde endocraneano digital. D, vista lateral. E, vista ventral. La escala representa 5 cm.	43
Figura 9: A, reconstrucción digital del cráneo de <i>Glyptodon</i> sp. Mpa 11-04. B, renderización transparente del cráneo para mostrar la ubicación del molde endocraneano. C, vista dorsal del molde endocraneano digital. D, vista lateral. E, vista ventral. La escala representa 10 cm.	45
Figura 10: A, reconstrucción digital del cráneo de <i>Glyptodon</i> sp. MACN-Pv 15152. B, renderización transparente del cráneo para mostrar la ubicación del molde endocraneano. C, vista dorsal del molde endocraneano digital. D, vista lateral. E, vista ventral. La escala representa 10 cm.	48
Figura 11: A, reconstrucción digital del cráneo de <i>Panochthus tuberculatus</i> . B, renderización transparente del cráneo para mostrar la ubicación del molde endocraneano. C, vista dorsal del molde endocraneano digital. D, vista lateral. E, vista ventral. La escala representa 10 cm.	50
Figura 12: A, reconstrucción digital del cráneo de <i>Doedicurus clavicaudatus</i> . B, renderización transparente del cráneo para mostrar la ubicación del molde endocraneano. C, vista dorsal del molde endocraneano digital. D, vista lateral. E, vista ventral. La escala representa 10 cm.	52
Figura 13: A, reconstrucción digital del cráneo de <i>Pseudoplohophorus absolutus</i> . B, renderización transparente del cráneo para mostrar la ubicación del molde endocraneano. C, vista dorsal del molde endocraneano digital. D, vista lateral. E, vista ventral. La escala representa 10 cm.	54
Figura 14: A, reconstrucción digital del cráneo de <i>Pampatherium humboldtii</i> . B, renderización transparente del cráneo para mostrar la ubicación del molde endocraneano. C, vista dorsal del molde endocraneano digital. D, vista lateral. E, vista ventral. La escala representa 10 cm.	57

Figura 15: A, reconstrucción digital del cráneo de *Choloepus hoffmanni*. B, renderización transparente del cráneo para mostrar la ubicación del molde endocraneano. C, vista dorsal del molde endocraneano digital. D, vista lateral. E, vista ventral. La escala representa 5 cm. 59

Figura 16: A, reconstrucción digital del cráneo de *Bradypus variegatus*. B, renderización transparente del cráneo para mostrar la ubicación del molde endocraneano. C, vista dorsal del molde endocraneano digital. D, vista lateral. E, vista ventral. La escala representa 5 cm. 61

Figura 17: A, reconstrucción digital del cráneo de *Lestodon armatus*. B, renderización transparente del cráneo para mostrar la ubicación del molde endocraneano. C, vista dorsal del molde endocraneano digital. D, vista lateral. E, vista ventral. La escala representa 10 cm. 62

Figura 18: A, reconstrucción digital del cráneo de *Glossotherium robustum*. B, renderización transparente del cráneo para mostrar la ubicación del molde endocraneano. C, vista dorsal del molde endocraneano digital. D, vista lateral. E, vista ventral. La escala representa 10 cm. 65

Figura 19: A, reconstrucción digital del cráneo de *Catonyx cuvieri*. B, renderización transparente del cráneo para mostrar la ubicación del molde endocraneano. C, vista dorsal del molde endocraneano digital. D, vista lateral. E, vista ventral. La escala representa 10 cm. 67

Figura 20: Relación alométrica entre el logaritmo del volumen cerebral y el logaritmo de la masa corporal en mamíferos actuales. Línea roja: regresión en placentados. Línea azul: regresión en marsupiales. 70

Figura 21: Gráfico de los residuos del volumen cerebral en cada uno de los órdenes de mamíferos actuales. Las líneas verdes representan el valor medio dentro de cada orden. 71

Figura 22: Box plots de los valores del cociente de encefalización en los distintos órdenes, obtenidos a partir de la ecuación total de mamíferos. La línea marca el valor de CE = 1 74

Figura 23: Box plots de las proporciones de los bulbos olfatorios, cerebro y cerebelo, expresados como el arcoseno del porcentaje del volumen total del molde endocraneano. 77

Figura 24: Relación entre los residuos del volumen cerebral y la tasa metabólica basal en Cingulata y Pilosa actuales. 78

Figura 25: Cortes sagitales de los cráneos de **A**, *Glyptodon* sp. MACN-Pv 15152. **B**, *Glyptodon* sp. Mpa 11-04. **C**, *Doedicurus clavicaudatus*. **D**, *Panochthus tuberculatus*, donde se observan los senos paranasales. Las barras representan 10 cm. 84

RESUMEN

Los xenartros se caracterizan por ser un grupo endémico de América del Sur y constituyen uno de los cuatro mayores clados de mamíferos placentados. Actualmente, este clado no forma un grupo muy diverso y se encuentra representado sólo por 31 especies. Sin embargo, cuando se observa el registro fósil, se aprecia que la diversidad de este grupo fue mucho mayor. El superorden Xenarthra se compone por el orden Cingulata, aquellos xenartros actuales y extintos que presentan una coraza formada por placas dérmicas (armadillos y gliptodontes) y por el orden Pilosa, entre los que se encuentran los osos hormigueros, los perezosos arborícolas actuales y los perezosos extintos (terrestres y arborícolas).

Los gliptodontes poseen un gran número de particularidades anatómicas que los convierte en un grupo de mamíferos muy interesante de estudiar, entre las que se cuentan: una coraza mayormente inmóvil, la completa fusión de las vértebras torácicas y lumbares, la presencia de un tubo caudal (que en algunos finaliza en una especie de maza) y una singular posición del aparato masticatorio.

Hacia finales del siglo XIX, algunos autores comenzaron a analizar el cerebro de los xenartros fósiles gracias a los hallazgos de moldes endocraneanos naturales. Estos estudios revelaron que el cerebro de los gliptodontes era un órgano bastante pequeño para el tamaño corporal de estos animales. Estas descripciones mostraron de forma general la neuroanatomía externa de algunos gliptodontes pleistocénicos y los caracterizaron como animales con cerebros extraños, particularmente por el gran tamaño de los bulbos olfatorios y el cerebelo y el pequeño tamaño del cerebro.

Sin embargo, hasta el momento no se ha profundizado en cómo ha sido la evolución del encéfalo en dicho grupo o cómo se ajusta en un contexto filogenético con el resto de los xenartros.

El objetivo general de este trabajo es realizar un estudio paleoneurológico de xenartros Cingulata y Pilosa (con particular énfasis en los gliptodontes) y analizar los posibles patrones evolutivos que puedan dar cuenta de las características neuroanatómicas en dichos grupos.

Para lograr este objetivo, se realizaron moldes endocraneanos digitales a partir de tomografías computadas de cráneos de xenartros fósiles y actuales mediante la utilización de los programas BioVis 3D (Versión 3.0) y Amira (Versión 5.2). Se analizaron cuatro géneros de gliptodontes (*Glyptodon*, *Doedicurus*, *Panochthus* y *Pseudoplohophorus*), un género de pampaterio (*Pampatherium*), cuatro géneros de armadillos actuales (*Dasypus*, *Zaedyus*, *Euphractus* y *Chaetophractus*), tres géneros de perezosos terrestres (*Lestodon*, *Glossotherium* y *Catonyx*) y dos géneros de perezosos actuales (*Bradypus* y *Choloepus*).

Se realizaron análisis cuantitativos para evaluar el tamaño cerebral con respecto a la masa corporal. Para ello, se calculó el volumen de los moldes endocraneanos y se estimó la masa corporal en los xenartros. Se obtuvieron datos de masa corporal y volumen cerebral de 796 mamíferos actuales comprendidos en 26 órdenes y se llevaron a cabo varios análisis del cociente de encefalización para comparar los datos entre los xenartros y el resto de los mamíferos.

Los resultados muestran que los Pilosa actuales y fósiles se caracterizan por tener mayor volumen endocraneano total relativo y mayor complejidad en el esquema de surcos corticales que los Cingulata actuales y fósiles.

En los gliptodontes, el tamaño relativo del molde endocraneano es similar al de los armadillos actuales. Esto quiere decir que la relación alométrica entre el encéfalo y la masa corporal en los gliptodontes no difiere de los armadillos actuales y se puede considerar que es igual en todos los Cingulata.

Sin embargo, teniendo en cuenta todos los xenartros, los gliptodontes y pampaterios son los grupos que presentan menor complejidad en el cerebro, ya que tienen un esquema de surcos corticales muy simple (se encuentra solamente el surco suprasilviano) y la proporción del tamaño cerebral en relación al tamaño total del encéfalo muestra los valores más bajos entre todos los xenartros.

Esta pequeña proporción del tamaño del cerebro podría estar relacionada con el uso de la energía metabólica en los gliptodontes. Disminuir el tamaño del cerebro podría ser una forma de ahorrar energía en un órgano costoso. La presencia de la coraza podría actuar como un método de defensa pasiva y, por lo tanto, estos animales no habrían requerido un elevado procesamiento neuronal para el desarrollo de estrategias de evasión o defensa ante depredadores.

Por otra parte, la gran proporción del tamaño del cerebelo en los gliptodontes podría relacionarse con la presencia del estuche caudal, ya que éste requeriría de una gran coordinación del balance y la postura durante la locomoción y durante las luchas intraespecíficas propuestas para algunos géneros.

INTRODUCCIÓN

La fauna de mamíferos fósiles del Pleistoceno tardío y Holoceno de América del Sur ha llamado la atención de los paleontólogos desde finales del siglo XVIII y durante el siglo XIX, cuando autores como Cuvier (1796), Owen (1841, 1842), Lund (1839), Ameghino (1889, 1895) y Lydekker (1894), entre otros, comenzaron a realizar las primeras descripciones de esta fauna. Algunas de las características que se destacan entre sus representantes son el gran tamaño, su alto grado de endemismo y, en el caso de los xenartros, su particular anatomía, diversidad de formas corporales y modos de vida (Vizcaíno & Loughry, 2008; Fariña *et al.*, 2013).

Diversos aspectos de la paleobiología de esta megafauna (es decir, aquellos mamíferos que superan los 1000 kg de masa) han sido temas de importante discusión en las últimas dos décadas (Fariña & Álvarez, 1994; Fariña, 1996; Fariña & Blanco, 1996; Fariña *et al.*, 1998, 2005; Vizcaíno *et al.*, 1998, 2006; De Esteban-Trivigno, 2011a, b; Pujos *et al.*, 2012), con especial atención en lo que se refiere al aparato masticatorio, debido en gran parte a la relación que éste tiene con la dieta (Fariña, 1985, 1988; Bargo, 2001a, b; Fariña & Vizcaíno, 2001; Bargo *et al.*, 2006a, b; Bargo & Vizcaíno, 2008; Vizcaíno, 2009; Vizcaíno *et al.*, 2011b). Los aspectos relacionados a la biomecánica de estos megamamíferos han sido de particular interés debido a que muchos de los mencionados organismos carecen de análogos actuales (Fariña, 1995; Fariña & Blanco, 1996; Fariña *et al.*, 1997; Alexander *et al.*, 1999; Bargo *et al.*, 2000; Blanco & Czerwonogora, 2003; Blanco *et al.*, 2009; Vizcaíno *et al.*, 2011a).

Los xenartros se caracterizan por ser un grupo endémico de América del Sur, aunque alcanzaron América del Norte y América Central durante el fenómeno de dispersión bidireccional conocido Gran Intercambio Biótico Americano, que tuvo una expansión temporal entre los 9 y 3 millones de años antes del presente (Webb, 1976, 2006; Woodburne, 2010, Campbell Jr. *et al.*, 2010). Constituyen uno de los cuatro mayores clados de mamíferos placentados, junto con los Afrotheria, Laurasiatheria y Euarchontoglires (Murphy *et al.*, 2001; Delsuc *et al.*, 2002; Hallström *et al.*, 2007; Delsuc & Douzery, 2008; O'Leary *et al.*, 2013) y de acuerdo a las más recientes reconstrucciones filogenéticas, el

más basal de éstos (O’Leary *et al.*, 2013). Actualmente, este clado no forma un grupo muy diverso y se encuentra representado sólo por 31 especies. Sin embargo, cuando se observa el registro fósil, puede apreciarse que la diversidad de este grupo fue mucho mayor. Se han identificado más de 200 géneros de xenartros (McKenna & Bell, 1997), llegando a ser uno de los grupos más característicos de la fauna cenozoica de América de Sur. Durante el Pleistoceno tardío los xenartros representaron más de la mitad de los megamamíferos de esa época (Fariña, 1996). La singularidad de este grupo puede verse reflejada en las palabras de Patterson & Pascual (1968: 422): “*No elements of the South American mammalian fauna are more characteristic than the members of the Xenarthra. Armadillos and glyptodonts, anteaters, ground sloths, and tree sloths together make up an assemblage unlike anything that evolved elsewhere in the world.*”

El superorden Xenarthra se encuentra compuesto por el orden Cingulata, aquellos xenartros actuales y extintos que presentan una coraza formada por placas dérmicas, y el orden Pilosa, compuesto por dos subórdenes: Vermilingua (osos hormigueros) y Phyllophaga (perezosos arborícolas actuales y perezosos terrestres extintos) (Gaudin & McDonald, 2008). De acuerdo a McKenna & Bell (1997) los Cingulata se dividen en dos grandes clados: por un lado los *Dasypodoidea*, compuesto por un grupo parafilético que incluye eufractinos y eutatinos extintos, un grupo monofilético de eufractinos actuales, un grupo de tolipeutinos actuales y un grupo de dasipodinos actuales. Por otro lado se encuentran los *Glyptodontoidea*, un grupo monofilético en el cual se incluye a los gliptodontes y pampaterios, ambos extintos (Figura 1, Gaudin & Wible, 2006; Fernicola, 2008; Fernicola *et al.*, 2008; Gaudin & McDonald, 2008).

Los gliptodontes poseen un gran número de particularidades anatómicas que los convierte en un grupo de mamíferos muy interesante de estudiar. Al igual que todos los cingulados poseen el cuerpo cubierto por una serie de placas dérmicas, aunque, a diferencia de los armadillos o los pampaterios, en los gliptodontes de gran tamaño estas placas forman una coraza mayormente inmóvil. Esta característica está acompañada de otra singularidad anatómica, la completa fusión de las vértebras torácicas y lumbares en sólidos tubos dorsales (Figura 2, Lydekker 1894; Gillette & Ray, 1981). Otra peculiaridad es la presencia de un tubo caudal (excepto en los clados Propalaeohoplophoridae y Glyptodontinae, Fernicola & Porpino, 2012), el cual en el caso particular del género *Doedicurus* finaliza en

una especie de maza, la cual se especula que pudo haber sido utilizada con fines antidepredadores o en luchas intraespecíficas (Fariña, 1995; Alexander *et al.*, 1999; Blanco *et al.*, 2009). Esta maza posee depresiones ovaladas, en las que diversos autores proponen que se situarían espinas o protuberancias córneas (Burmeister 1874; Lydekker 1894; Paula Couto, 1979). Una característica morfológica similar se puede encontrar solo en otro grupo de vertebrados, los dinosaurios anquilosáuridos. Algunos de estos dinosaurios poseían al final de la cola una gran maza que se especula era utilizada como defensa ante los depredadores (Coombs, 1979; Arbour 2009; Arbour & Snively, 2009; Hayashi *et al.*, 2010).

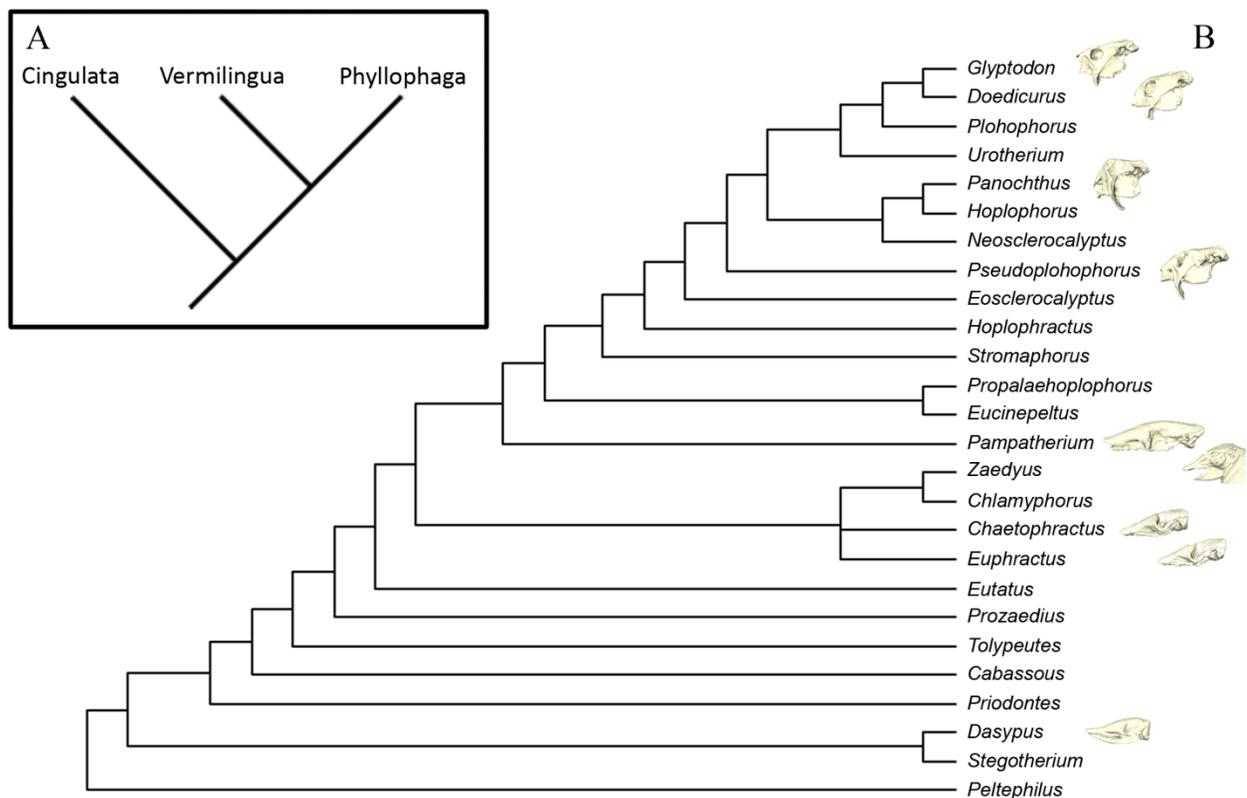


Figura 1: **A**, relaciones filogenéticas entre los tres órdenes de Xenarthra. **B**, relaciones filogenéticas dentro del orden Cingulata (modificado a partir de Gaudin & Wible, 2006 y Porpino *et al.*, 2010).

En los gliptodontes se destaca también la singular posición del aparato masticatorio, el cual se encuentra posicionado debajo de la caja craneana, a diferencia del resto de los xenartros y de los placentados en general (Fariña & Parietti, 1983; Fariña & Vizcaíno, 2001). Esta particular morfología craneana pudo haber evolucionado como respuesta a un aumento en el tamaño corporal a lo largo del tiempo conjuntamente con el hecho de

mantener una gran coraza. El aumento del tamaño del cráneo estaría acompañado de un aumento en la masa muscular del cuello para mantenerlo en posición. Sin embargo, la cobertura proporcionada por la coraza impediría que estos músculos continuaran aumentando de tamaño, por lo que una posición más retrasada del aparato masticatorio disminuiría el brazo de momento y permitiría que una musculatura con menos desarrollo pudiera cumplir su función correctamente. Este patrón evolutivo puede verse afirmado al comparar los gliptodontes de menor tamaño como *Propalaeohoplophorus*, ya que en éstos el aparato masticatorio se encuentra menos retraído que en los géneros de gran tamaño como *Glyptodon* (Fariña & Vizcaíno, 2001).

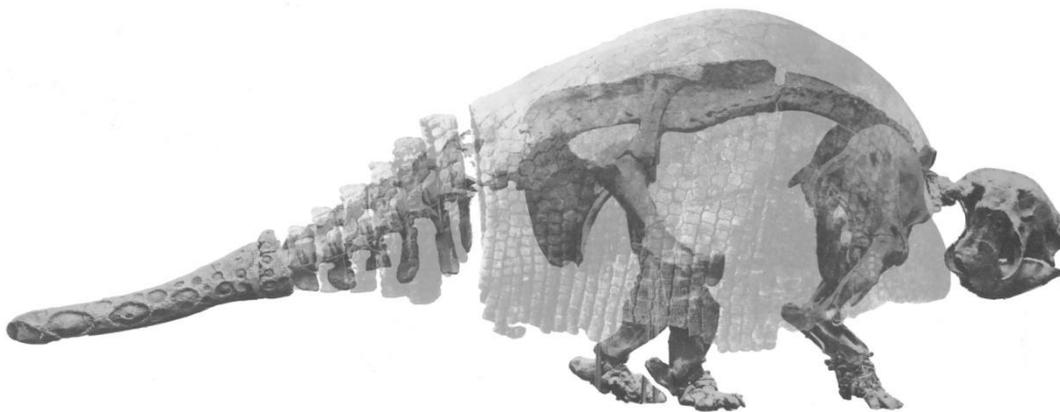


Figura 2: Esqueleto y coraza de *Panochthus tuberculatus*. La coraza fue transparentada para que se pueda observar la fusión de las vértebras torácicas y lumbares. Modificado de Lydekker, 1894.

Los hábitos alimenticios de este grupo de xenartros han sido evaluados a partir del análisis de la morfología del cráneo y del aparato masticatorio (Fariña & Vizcaíno, 2001; Vizcaíno *et al.*, 2004, 2011b). Estos estudios concuerdan en que los gliptodontes en general habrían sido pastadores, presentando algunos de ellos un hábito más selectivo, como en las formas de menor tamaño del Mioceno, mientras que las formas de gran tamaño del Pleistoceno tardío serían pastadores al bulto (aunque el género *Glyptodon* presentaría un hábito selectivo).

La taxonomía y filogenia de los gliptodontes, así como de los armadillos actuales y fósiles, son un tema de discusión actual, debido en parte a que muchas de las especies han sido caracterizadas en base a la morfología de las placas dérmicas e incluso del tubo caudal

(Ameghino, 1889). Esto ha llevado a una sobreestimación de la cantidad de especies y a diferentes hipótesis en cuanto a las relaciones filogenéticas entre ellos (Perea, 2005; Gaudin & Wible 2006; Fernicola, 2008; Gaudin & McDonald, 2008; Porpino *et al.*, 2010), ya que la coraza y el tubo caudal pueden presentar variación intragenérica e intraespecífica, e incluso la coraza de un individuo puede presentar variación en sus distintas regiones (Zurita *et al.*, 2009, 2011a, 2013).

Otro tema de actual discusión en cuanto a la biología de los gliptodontes, y de los xenartros fósiles en general, es el referido a su tasa metabólica. Los xenartros actuales se caracterizan por ser uno de los grupos de placentados que presentan las tasas metabólicas más bajas (McNab, 1985, 2008), así como también menor temperatura corporal. En algunas especies, como *Cyclopes*, a temperaturas ambientales bajas la homeotermia se ve comprometida debido a la reducida tasa metabólica y a una masa corporal muy pequeña. En el caso de los perezosos arborícolas, la baja temperatura corporal y la escasa masa muscular limitan la amplitud metabólica (McNab, 1985). En ciertas condiciones climáticas, algunas especies pueden alcanzar un estado de torpor o hibernación, en el que el metabolismo del organismo se reduce drásticamente de manera de disminuir al mínimo los requerimientos energéticos (McNab, 1985). Este estado de torpor se ha observado en *Zaedyus pichiy*, un armadillo que habita regiones áridas y semiáridas de Argentina y Chile (Superina & Boily, 2007).

La tasa metabólica es un factor muy importante en la biología de los organismos ya que tiene un gran efecto en diversos aspectos de su historia de vida como la tasa de reproducción, el período de gestación y el tamaño de la camada, los cuales a su vez condicionan la densidad poblacional (McNab, 1985, 2002). Es por esto que diversas aproximaciones se han utilizado para intentar estimar la capacidad metabólica de los xenartros fósiles (McNab, 1985; Vizcaíno *et al.*, 2006), las cuales han sugerido que éstos podrían presentar bajas tasas metabólicas, similar a lo que se observa en los representantes actuales.

La variación en la tasa metabólica de los mamíferos se ve relacionada principalmente a la masa corporal, aunque también se ve afectada (en menor grado) por factores fisiológicos, ecológicos y filogenéticos (McNab, 1988, 2002, 2007, 2008). El orden sistemático al que pertenece un organismo es importante a la hora de determinar su

tasa metabólica, aunque las diferencias en el uso del sustrato, el ambiente en el que viven y el tipo de dieta, pueden ser mucho más determinantes. Por ejemplo, dentro del orden Chiroptera, aquellas especies que poseen una dieta insectívora se caracterizan por tener una tasa metabólica menor que la de las especies que poseen una dieta frugívora (McNab 1980b; Armstrong, 1983). A su vez, Eisenberg & Wilson (1978) observaron que, dentro de los Chiroptera, las especies insectívoras presentaron tamaños cerebrales comparativamente menores que las especies frugívoras. Sin embargo, un estudio reciente no encontró suficientes evidencias que apoyaran esta hipótesis (Rojas *et al.*, 2013).

La relación entre la tasa metabólica y el cerebro ha sido un tema de amplia discusión y han sido planteadas diversas hipótesis de cómo influye uno sobre el otro. Según Martin (1981), Armstrong (1983) y Hofman (1983), existe una relación funcional entre ambas variables debido a que la tasa metabólica basal y el tamaño cerebral escalan de forma comparable con la masa corporal. Por otra parte, McNab & Eisenberg (1989), plantearon que hay poca evidencia que sustente esta hipótesis. Sin embargo, Martin & Isler (2010) mencionan que esta conclusión es errónea debido a que la base de datos de McNab & Eisenberg (1989) presentaba errores numéricos y que los análisis estadísticos no fueron bien utilizados.

Martin (1981, 1996) y Martin & Isler (2010) propusieron la Hipótesis de la Energía Materna, la cual plantea que el tamaño cerebral en el adulto puede no estar ligado a la tasa metabólica basal propia del individuo, sino a la de su madre. Es decir, la tasa metabólica de la madre sería la que en primera instancia limitaría o favorecería el desarrollo del cerebro en el feto. Existen teorías alternativas como la Hipótesis del Tejido Costo propuesta por Aiello & Wheeler (1995) o la Hipótesis de Compensación de la Energía propuesta por Isler & van Schaik (2006a, b, 2009a, b) que plantean que existe un balance entre el tamaño cerebral y el tamaño de otros órganos con alta demanda energética en el adulto.

El cerebro es un órgano que consume mucha energía, por lo que puede afectar el metabolismo general del animal (Laughlin *et al.*, 1998; Nieven & Laughlin, 2008; Isler & van Schaik, 2009a). Por lo tanto, el análisis del cerebro en xenartros fósiles, junto con las teorías planteadas acerca de la relación entre el cerebro y la tasa metabólica, podría brindar nueva información acerca de los requerimientos energéticos en este grupo de mamíferos tan particular.

Antecedentes

La paleoneurología es la disciplina que se encarga del estudio de los cerebros fósiles. Debido a que se trata de un tejido blando, el potencial de fosilización del cerebro es extremadamente bajo, aunque puede llegar a preservarse en casos especiales como las momias de mamuts (Mozolevskaya, 2013). Por esta razón, el estudio de los cerebros fósiles se realiza por medio de moldes endocraneanos. Es importante remarcar el hecho de que aunque los hallazgos de moldes endocraneanos se realicen prácticamente en todos los grupos de vertebrados, las características externas del cerebro no se reflejan en igual medida en todos ellos (Jerison, 1973). A modo de ejemplo, la cavidad craneana de peces y de reptiles no solo está ocupada por el cerebro, sino que también incluye cartílago, hueso y puede poseer algún tejido mesentérico de soporte para el cerebro. Por lo tanto la cavidad craneana será mayor que el tamaño real del cerebro, lo que puede dificultar u oscurecer un poco su estudio. Este no es el caso de aves y mamíferos, debido a que en ellos el cerebro ocupa por completo la cavidad craneana y los moldes endocraneanos reflejan más fielmente la morfología externa del cerebro (Jerison, 1973).

Los moldes endocraneanos pueden encontrarse de forma natural gracias al proceso de llenado de la caja craneana con material sedimentario que durante la diagénesis se consolida y deja como resultado una impresión de las características internas del cráneo. Además, pueden ser contruidos de manera artificial mediante el uso de diversos materiales como látex o goma siliconada. Los avances tecnológicos actuales han permitido la realización de un nuevo tipo de molde artificial basado en tomografías computadas de los cráneos y mediante el uso de software de reconstrucción tridimensional (3D). A este tipo de molde se le conoce como molde endocraneano digital y es de uso muy común en estudios paleoneurológicos (Larsson *et al.*, 2000; Marino *et al.*, 2001; Tobias, 2001; Balzeau *et al.*, 2005; Sanders & Smith, 2005; García *et al.*, 2006; Jerison, 2007; Macrini *et al.*, 2007a, b; Sutton, 2008; Evans *et al.*, 2009; Witmer & Ridgely, 2009; Bever *et al.*, 2011; Rowe *et al.*, 2011; Sakai *et al.*, 2011; Silcox *et al.*, 2011; Lautenschlager *et al.*, 2012; Orliac *et al.*, 2012; Holloway *et al.*, 2013). Este tipo de reconstrucciones tienen como punto favorable el ser muy poco invasivas y brindan la ventaja de poder reconstruir otras estructuras craneanas, como ser el sistema vestibular del oído interno o los turbinales nasales (Macrini *et al.*, 2010;

Billet *et al.*, 2012; Green *et al.*, 2012; Knoll *et al.*, 2012; Macrini, 2012; Smith & Clarke, 2012), que de otra manera serían muy difíciles de visualizar o de analizar.

En lo que respecta a la fauna de mamíferos cenozoicos sudamericanos, se han realizado un número considerable de estudios paleoneurológicos, muchos de los cuales se llevaron a cabo en marsupiales y xenartros (Gervais, 1869; Dechaseaux, 1958, 1962; Quiroga, 1980, 1988; Dozo, 1987, 1989a, b, 1994a, b, 1998; Quiroga & Dozo, 1988), así como también en ungulados, roedores y carnívoros (Simpson, 1933a, b; Dechaseaux, 1962; Jerison, 1973; Radinsky, 1981; Dozo, 1997a, b; Dozo *et al.*, 2004). Estos trabajos se han basado tanto en moldes endocraneanos naturales como en moldes artificiales construidos con látex o goma siliconada. Hasta el momento, en esta fauna no se han realizado estudios basados en moldes endocraneanos digitales.

Dentro de los xenartros, los gliptodontes son el grupo en el que menos estudios paleoneurológicos se han realizado (Serres, 1865; Gervais, 1869; Dechaseaux, 1958) y éstos han sido principalmente de carácter descriptivo, encontrándose escasos datos cuantitativos que permitan realizar comparaciones como las que se describen más adelante.

Los primeros autores que estudiaron el cerebro de los gliptodontes pleistocénicos notaron que, en términos absolutos, éste era un órgano bastante pequeño para el tamaño corporal de estos animales (Serres, 1865; Gervais, 1869). Este hecho parecería ser más notorio cuando se los compara con otros mamíferos de similar tamaño, en particular, con otros xenartros de gran talla. Serres (1865: 458) da cuenta de esta particularidad en un molde endocraneano de un ejemplar de *Glyptodon clavipes*: “*La cavité crânienne offre quelques particularités qu’il peut être intéressant de signaler ici: sa face inférieure présente un plan à peu près horizontal. Elle est terminée, à la partie antérieure, par deux cavités de taille à peu près à loger une noisette et qui étaient remplies par les lobes olfactifs. Plus en arrière, les hémisphères cérébraux mesurent environ 55 millimètres de long et 40 millimètres de large en moyenne.*” Esta característica también es mencionada por Gervais (1869: 45) “*...le cerveau des Glyptodontes ... rentre assez bien, sous ce rapport, dans le type général des Dasypides (sic), mais il a évidemment les hémisphères de petite dimension eu égard à la taille gigantesque de l’animal.*” Posteriormente hace referencia a la condición lisencefálica de los gliptodontes “*Il est également digne de remarque qu’appartenant à des mammifères d’aussi grande dimension, le cerveau des Glyptodontes*

soit aussi pauvre en replis entérioriformes, et l'on ne saurait douter que ce curieux groupe d'Edentés n'ait eu une intelligence plus bornée que le Scélidothérium, le Mylodon ou le Mégathérium.” Sin embargo, estos autores no hacen mención de datos cuantitativos como el volumen del molde endocraneano, aunque sí hacen mención a algunas medidas lineales. Por otro lado, los trabajos o bien no muestran ilustraciones o éstas son escasas, lo que dificulta tomar algunas medidas que pudieran ser utilizadas para estimar el volumen del molde endocraneano (Figura 3).

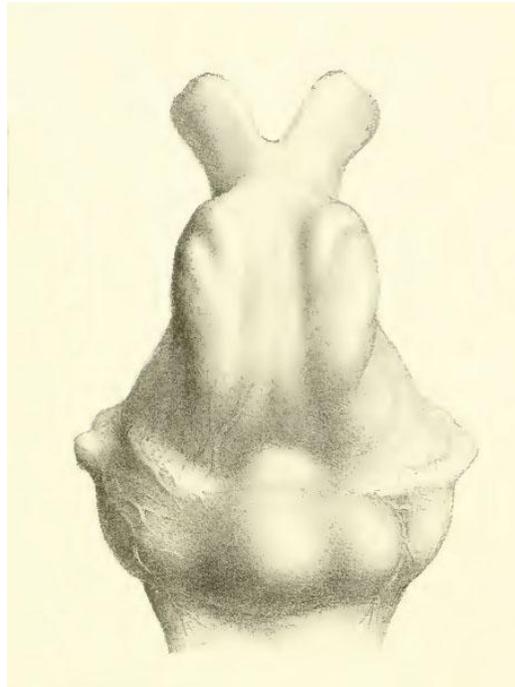


Figura 3: Molde endocraneano de *Glyptodon clavipes* ilustrado por Gervais, 1869.

Un pequeño tamaño cerebral relativo a la masa corporal y un esquema simple de surcos corticales son característicos de las etapas tempranas en la evolución de los mamíferos (Jerison, 1973). Sin embargo, los gliptodontes analizados por Serres y Gervais pertenecen a líneas bastante derivadas dentro de los xenartros y son relativamente recientes, ya que vivieron en las etapas terminales del Pleistoceno. Estas descripciones mostraron de forma general la neuroanatomía externa de algunos gliptodontes pleistocénicos y los caracterizaron como animales con cerebros extraños, particularmente por el gran tamaño de los bulbos olfatorios y el cerebelo y el pequeño tamaño del cerebro. Sin embargo hasta el

momento no se ha profundizado en cómo ha sido la evolución del encéfalo en dicho grupo o cómo se ajusta en un contexto filogenético con el resto de los xenartros; es decir, en cuanto a sus características neuroanatómicas ¿se trata efectivamente de un grupo de xenartros inusuales o no? El aparente pequeño tamaño cerebral de los gliptodontes pleistocénicos ¿se debe a una reducción progresiva del tamaño dentro de los linajes? De ser así, ¿es posible identificar las causas que llevaron a esta reducción? ¿cómo pudo ésta afectar diversos aspectos de la biología de estos organismos?

El campo de la paleoneurología no solo abarca la descripción morfológica y anatómica de los cerebros fósiles (Edinger, 1921; Dechaseaux, 1958, 1962; Quiroga, 1988; Quiroga & Dozo, 1988; Dozo, 1989, 1994; Picasso *et al.*, 2009; Silcox *et al.*, 2011), sino que también permite realizar inferencias funcionales, como la importancia relativa de modalidades sensoriales en base al análisis comparativo con los cerebros de otras especies extintas o actuales (Brochu, 2000; Kielan-Jaworowska & Lancaster, 2004; Saveliev & Lavrov, 2007; Kemp, 2009; Witmer & Ridgely, 2009; Lautenschlager *et al.*, 2012; Orliac *et al.*, 2012; Holloway *et al.*, 2013) e inferencias sobre aspectos del comportamiento (Hopson, 1977; Dozo, 1987, 1989; Buchholtz & Seyfarth, 2001; Witmer *et al.*, 2003; Burish *et al.*, 2004; Rogers, 2005; Jerison, 2007; Scofield & Ashwell, 2009; Sakai *et al.*, 2011; Orliac *et al.*, 2012). Asimismo, los estudios paleoneurológicos han permitido analizar las pautas evolutivas del cerebro en los diversos grupos (Edinger, 1942, 1948; Radinsky, 1978, 1981; Quiroga, 1980; Dozo, 1998; Buchholtz & Seyfarth, 2001; Bruner, 2004; Macrini *et al.*, 2007a; Lyras, 2009; Rowe *et al.*, 2011; Silcox *et al.*, 2011) y aportar información relevante para establecer las relaciones filogenéticas entre diversas especies (Lyras & Van der Geer, 2003; Macrini *et al.*, 2006, 2007b; Macrini, 2009; Bever *et al.*, 2011; Benoit *et al.*, 2013).

En suma, los estudios paleoneurológicos han probado ser de gran relevancia para los análisis paleobiológicos. Es debido a este hecho que en el presente trabajo se plantea realizar este tipo de estudios para contribuir en el conocimiento de la paleobiología de los xenartros fósiles de América del Sur. Se busca progresar en el conocimiento que se tiene de la morfología encefálica y su evolución en los xenartros fósiles, así como también avanzar sobre la posibilidad de realizar inferencias comportamentales y metabólicas a partir de estos estudios y aportar información que contribuya en el establecimiento de las relaciones filogenéticas dentro de este grupo de xenartros.

Objetivos

El objetivo general de este proyecto es realizar un estudio paleoneurológico de xenartros Cingulata y Pilosa (con particular énfasis en los gliptodontes) y analizar los posibles patrones evolutivos que puedan dar cuenta de las características neuroanatómicas en dichos grupos.

Específicamente, se describirán y compararán los encéfalos de xenartros actuales y fósiles mediante el análisis de moldes endocraneanos digitales.

Se evaluará la relación entre el tamaño cerebral y el tamaño corporal mediante análisis cuantitativos y a través del uso de coeficientes de encefalización.

Se indagará la utilidad de los caracteres morfológicos cerebrales para su utilización en un contexto filogenético dentro del Orden Cingulata.

Hipótesis

Como hipótesis nula se plantea que el tamaño cerebral de los gliptodontes y perezosos terrestres escala de igual manera al de los xenartros actuales en relación al tamaño corporal.

Si esta hipótesis es correcta el tamaño cerebral de los gliptodontes y perezosos terrestres serían los correspondientes al de un xenartro actual de similar tamaño corporal y por lo tanto, los coeficientes de encefalización de los xenartros fósiles deberían presentar valores similares al de los xenartros actuales.

De no ser así, sería necesario plantear una explicación que dé cuenta de la diferencia entre los xenartros actuales y fósiles.

MATERIALES Y METODOLOGÍA

MATERIALES

Para este trabajo se analizaron cráneos de xenartros fósiles y actuales, dentro de los cuales se encuentran representantes del orden Cingulata y del suborden Phyllophaga dentro del orden Pilosa. Estos materiales pertenecen a diversas colecciones tanto paleontológicas como actuales, y todos ellos representan cráneos completos.

Dentro de los Cingulata fósiles se analizaron los gliptodontes *Glyptodon* sp. (Mpa 11-04), procedencia geográfica: bahía de Colonia, Uruguay; procedencia estratigráfica: Formación Sopas, Pleistoceno. *Glyptodon* sp. (MACN-Pv 15152), procedencia geográfica: sin datos; procedencia estratigráfica: sin datos. *Doedicurus* sp. (s/n), procedencia geográfica: sin datos; procedencia estratigráfica: sin datos. *Panochthus tuberculatus* (MM 1103a), procedencia geográfica: arroyo Chileno, Uruguay; procedencia estratigráfica: Formación Sopas, Pleistoceno. *Pseudoplohophorus absolutus* (FC-DPV-475), procedencia geográfica: barrancas costeras de Arazatí, departamento de San José, Uruguay; procedencia estratigráfica: Formación Camacho, Mioceno Superior. En cuanto a los pampaterios, se pudo analizar sólo un ejemplar: *Pampatherium humboldtii* (MHD-P-28), procedencia geográfica: sin datos; procedencia estratigráfica: Formación Sopas, Pleistoceno.

Los Cingulata actuales analizados corresponden a *Dasypus novemcinctus* (TMM M-7417), *Dasypus hybridus* (s/n), *Zaedyus pichiy* (s/n), *Euphractus sexcinctus* (ZVC-M 105) y *Chaetophractus villosus* (s/n).

Los Phyllophaga fósiles analizados corresponden a los perezosos terrestres *Lestodon armatus* (Mpa 11-01), procedencia geográfica: bahía de Colonia, Uruguay; procedencia estratigráfica: Formación Sopas, Pleistoceno. *Glossotherium robustum* (FC-DPV-1051), procedencia geográfica: departamento de Lavalleja, Uruguay; procedencia estratigráfica: sin datos. *Catonyx cuvieri* (Mpa 11-03), procedencia geográfica: arroyo Chileno, Uruguay; procedencia estratigráfica: Formación Sopas, Pleistoceno. En cuanto a los representantes actuales se analizaron los perezosos arborícolas *Bradypus variegatus* (AMNH 95105) y *Choloepus hoffmanni* (AMNH 30765).

No fue posible obtener cráneos de ninguna de las especies actuales o fósiles pertenecientes al suborden Vermilingua, por lo que no se tuvieron en consideración para la descripción de moldes endocraneanos.

Los géneros de gliptodontes *Glyptodon*, *Doedicurus* y *Panochthus* se seleccionaron para su análisis debido a que son los representantes de mayor tamaño de este grupo (Fariña *et al.*, 1998; Vizcaíno *et al.*, 2008) y son a su vez algunos de los más derivados (Fericola, 2008). También se incluyó en los análisis el género *Pseudoplohophorus* del Mioceno Superior, ya que se trata de un género más basal de gliptodontes (Perea, 2005; Fericola, 2008) y de un tamaño menor, por lo que puede aportar datos relevantes en cuanto a los análisis evolutivos. Para complementar estos estudios se incluyeron los ejemplares de armadillos actuales. Los armadillos son el grupo más basal dentro de los Cingulata y los únicos representantes actuales de este suborden. Además presentan un tamaño corporal muy pequeño en comparación con los gliptodontes, por lo que su inclusión en este trabajo tiene un propósito doble: por un lado, serán utilizados para realizar comparaciones evolutivas con los gliptodontes y otros xenartros y, por otro, serán de utilidad para evaluar o validar los moldes endocraneanos digitales. En cuanto a la inclusión en los análisis de los perezosos terrestres *Lestodon*, *Glossotherium* y *Catonyx*, ésta se debe a que forman parte del grupo hermano de los Cingulata y a que presentan un gran tamaño corporal. Estos géneros (junto a los perezosos arborícolas actuales, de un tamaño mucho menor) son de utilidad para evaluar si las pautas evolutivas que puedan observarse en los gliptodontes son exclusivos de ese grupo o están presentes en otros grupos de xenartros.

Acrónimos

AMNH: American Museum of Natural History, New York, USA

FC-DPV: Departamento de Paleontología de Vertebrados, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Uruguay

MACN-Pv: Colección Nacional de Paleontología de Vertebrados, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Argentina.

MHD-P: Museo Histórico Departamental de Artigas, Uruguay

TMM: Texas Memorial Museum, University of Texas, Austin, USA

MM: Museo Municipal “Bautista Rebuffo”, Colonia, Uruguay.

Mpa: Museo paleontológico “Armando Calcaterra”, Colonia, Uruguay.

ZVC-M: Colección de Vertebrados, Mamíferos, de Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Uruguay

s/n: Sin número de catálogo

Abreviaciones anatómicas (Dozo, 1987, 1998; Butler & Hodos, 1996)

B.O.: bulbos olfatorios

H.C.: hemisferios cerebrales

H.Cb.: hemisferios cerebelares

L.P.: lóbulo piriforme

R.H.: región hipofisiaria

V.: vermis

c.i.: carótida interna

se.l.s.: seno longitudinal superior

se.tr.: seno transversal

s.i.h.: surco interhemisférico

s.t.: surco transversal

f.r.: fisura rinal

s.l.: surco lateral

s.l.p.: surco lateral posterior

s.enl.: surco entolateral

s.p.: surco presilviano

s.ps.: surco pseudosilviano

s.s.: surco suprasilviano

II: nervio óptico

III: nervio oculomotor

IV: nervio troclear

V_{1,2,3}: nervio trigémino, ramas oftálmica, maxilar y mandibular, respectivamente.

VI: nervio abducens

VII: nervio facial

VIII: nervio vestibulococlear

IX: nervio glossofaríngeo

X: nervio vago

XI: nervio accesorio

XII: nervio hipogloso

MÉTODOS

Tomografías computadas

La tomografía computada es un método no destructivo que permite obtener información volumétrica del objeto analizado a través del agrupamiento de una serie sucesiva de imágenes (cortes) bidimensionales (Dardon *et al.*, 2010; Abel *et al.*, 2012). Los resultados permiten la reconstrucción tridimensional del objeto analizado y la visualización de sus estructuras internas.

La calidad o resolución de las reconstrucciones tridimensionales obtenidas a través de tomografías computadas depende casi en su totalidad de la capacidad del escáner tomográfico. Aquellos que se utilizan en instituciones médicas por lo general tienen una menor resolución que aquellos que son utilizados con fines industriales. Esto es debido al hecho de intentar minimizar la exposición de los pacientes a los rayos emitidos por el tomógrafo, por lo que en general los tomógrafos médicos poseen menos detectores de rayos y tienen un tiempo de exposición relativamente bajo. Los tomógrafos industriales no tienen el problema de analizar objetos vivos, por lo que pueden ser diseñados para maximizar su resolución. Los tomógrafos industriales de alta resolución por lo general poseen, entre otras características, mayor número de detectores de rayos y un tiempo de exposición más prolongado. De esta manera, es posible obtener una serie de imágenes con una distancia entre cortes menor a 0,05 mm, resultando luego en una reconstrucción tridimensional de alta calidad.

Si bien los tomógrafos médicos no alcanzan este nivel de resolución, ajustando los parámetros de energía de rayos, corriente y tiempo de exposición es posible obtener una serie de imágenes con una distancia entre cortes cercana a 0,5 mm. Para este trabajo las

tomografías se realizaron en tomógrafos médicos que pueden alcanzar este nivel de resolución.

Las tomografías computadas de *Glyptodon* sp. Mpa 11-04, *Doedicurus* sp., *P. tuberculatus*, *P. absolutus*, *L. armatus* y *C. cuvieri* se realizaron en el Hospital Mautone de la ciudad de Maldonado en el año 2011 y fueron obtenidas con un equipo General Electric Bright Speed 16 cortes. Los cráneos fueron escaneados en el plano coronal desde su extremo rostral al extremo caudal con una distancia entre cortes tomográficos de 0,625 milímetros, una energía de 120 kV y una corriente de 200 mA.

Las tomografías computadas de *Glyptodon* sp. MACN-Pv 15152, *P. humboldtii*, *G. robustum*, *D. hybridus*, *E. sexcinctus* y *C. villosus* se realizaron en el Hospital Mautone de la ciudad de Maldonado en el año 2005 y fueron obtenidas con un equipo General Electric CT/E con detectores de estado sólido helicoidal. Debido a que este equipo era más antiguo que el anterior, la resolución obtenida fue un poco menor. En el caso de *Glyptodon* sp. MACN-Pv 15152 el cráneo se escaneó en un plano coronal desde la parte anterior hasta la posterior con una distancia entre cortes de 2 milímetros, una energía de 120 kV y una corriente de 200 mA. El resto de los ejemplares fueron escaneados en un plano sagital con los mismos valores de energía y corriente, obteniendo también una distancia entre cortes de 2 milímetros. Para obtener una mejor resolución, en estos últimos casos se utilizó el programa VRRender el cual permite, a partir de un set de imágenes DICOM (formato de imagen generado por el tomógrafo), generar una visualización multiplanar, es decir, permite observar los planos sagital, coronal y frontal. Luego se exportaron las imágenes del plano coronal ya que éste brindaba un aumento en la resolución, obteniéndose una nueva distancia entre cortes de 0,7 milímetros.

Las imágenes tomográficas de los restantes xenartros actuales, *D. novemcinctus*, *Z. pichiy*, *B. variegatus* y *C. hoffmanni*, fueron obtenidas en el sitio digital morphology de la Universidad de Texas (<http://www.digimorph.org>).

En la Tabla 1 se muestran algunos parámetros de las tomografías de cada uno de los ejemplares analizados.

Moldes endocraneanos

Las imágenes obtenidas de los cortes tomográficos se utilizaron luego para la construcción de los moldes endocraneanos digitales. El uso de tomografías computadas es de uso muy común para la construcción de moldes endocraneanos, ya que a pesar de que pueda consumir un tiempo considerable, es una metodología poco invasiva y muy efectiva para obtener datos de la estructura interna de los cráneos (Marino *et al.*, 2001; Macrini *et al.*, 2007a, b; Sutton, 2008).

La construcción de los moldes digitales se llevó a cabo mediante la utilización de los softwares BioVis 3D (Versión 3.0) y Amira (Versión 5.2), los cuales permiten la reconstrucción tridimensional de estructuras a partir de una serie de imágenes bidimensionales.

Las imágenes calibradas de cortes tomográficos de cada espécimen se importaron a BioVis 3D como archivos de imagen del tipo .jpg, para crear una serie de imágenes. Debido a que el programa BioVis 3D no soporta el formato DICOM, el cual es generado por el tomógrafo, se modificó el formato de las imágenes obtenidas mediante el programa InfanView (Versión 4.32). Este programa permite convertir archivos en formato DICOM a archivos en formato jpg. Posteriormente, en cada una de las imágenes de la serie se procedió a seleccionar el área de interés (en este caso, el espacio que ocupaba el encéfalo) trazando de forma semiautomática su contorno. En este procedimiento se utilizó en primera instancia la herramienta “detección automática de contorno”, la cual genera un primer contorno que en general se ajusta de forma bastante precisa al contorno deseado. Posteriormente el contorno es editado manualmente con la herramienta “edición de contorno” para mejorar la selección. El programa se encarga automáticamente de generar el molde tridimensional uniendo los contornos construidos de las áreas de todas las imágenes de la serie. Este software también se utilizó para el cálculo de medidas lineales y volumétricas de las reconstrucciones, las cuales permitieron realizar comparaciones cuantitativas entre los moldes endocraneanos generados. Este programa también fue utilizado para generar la visualización de los moldes endocraneanos.

Tabla 1: Parámetros de las tomografías obtenidas para las especies analizadas

	Nº de cortes	Tamaño de imagen	Distancia entre cortes (mm)
<i>Glyptodon</i> sp. MACN-Pv 15152	184	512 x 512	2
<i>Glyptodon</i> sp. Mpa 11-04	529	512 x 512	0,625
<i>Doedicurus</i> sp.	650	512 x 512	0,625
<i>Panochthus tuberculatus</i>	543	512 x 512	0,625
<i>Pseudoplohophorus absolutus</i>	371	512 x 512	0,625
<i>Pampatherium humboldtii</i>	495	512 x 512	0,7
<i>Dasypus novemcinctus</i>	711	512 x 512	0,123
<i>Dasypus hybridus</i>	200	512 x 512	0,7
<i>Zaedyus pichiy</i>	999	512 x 512	0,1
<i>Euphractus sexcinctus</i>	200	512 x 512	0,7
<i>Chaetophractus villosus</i>	200	512 x 512	0,7
<i>Lestodon armatus</i>	1065	512 x 512	0,625
<i>Glossotherium robustum</i>	131	512 x 512	2
<i>Catonyx cuvieri</i>	661	512 x 512	0,625
<i>Bradypus variegatus</i>	369	512 x 512	0,197
<i>Choloepus hoffmanni</i>	441	512 x 512	0,241

Amira permite la importación directa de archivos con formato DICOM, por lo que en este caso no fue necesario modificar el formato. En este programa la construcción de los moldes endocraneanos se realizó por medio de las herramientas de segmentación, que permiten obtener un molde 3D de las estructuras seleccionadas. Amira también fue utilizado para reconstrucción digital y visualización de los cráneos.

A partir de los moldes endocraneales digitales, se realizó una descripción cualitativa de los encéfalos y de algunas regiones de éstos, tales como los hemisferios cerebrales, el cerebelo y los bulbos olfatorios. Asimismo, se compararon con descripciones previas tanto en xenartros actuales como fósiles

Estimación de masa corporal

La masa corporal se encuentra correlacionada con numerosos aspectos de la vida de los mamíferos; entre éstos se pueden mencionar variables fisiológicas como la tasa metabólica, el flujo de calor y la temperatura corporal, el crecimiento y la reproducción, hasta variables ecológicas como la densidad poblacional, la tasa de crecimiento poblacional

y la dieta, entre otras. Por esta razón, se han realizado muchos esfuerzos por desarrollar metodologías para estimar la masa corporal en animales fósiles dada la implicancia que ésta ejerce en la paleobiología y paleoecología de los mamíferos extintos (Damuth & McFadden, 1990; Fariña *et al.*, 1998; Biknevicius, 1999; Motani, 2001; Myers, 2001; Mendoza, *et al.*, 2006; De Esteban-Trivigno *et al.*, 2008; Rinderknecht & Blanco, 2008; Millien & Bovy, 2010; Cassini *et al.*, 2012). Por otra parte, muchos estudios paleoecológicos o de morfología funcional deben correlacionarse con el tamaño corporal para poder realizar las interpretaciones.

Para llevar a cabo los análisis cuantitativos del cerebro es necesario conocer la masa corporal de los ejemplares en estudio, ya que la comparación del tamaño del cerebro se realiza en base a ésta.

Cuando interviene la masa corporal en algún estudio, es muy común encontrar en la literatura la utilización del promedio de la masa corporal para cada especie. Este promedio muchas veces se realiza incluyendo los datos más extremos encontrados en la literatura. Si, para cumplir con el objetivo del estudio, solo se necesita una mera aproximación de la masa corporal de una especie, el uso del promedio no significaría ningún problema. Sin embargo, cuando se necesita tener una aproximación más precisa de la masa corporal de una especie (o un individuo), o si se intenta correlacionar con otra variable el uso de promedios puede conducir a sub o sobre-estimaciones.

Dado que en este trabajo las medidas del volumen cerebral obtenidas se realizaron para cada individuo y no como un promedio de la especie, es deseable obtener una aproximación precisa de la masa corporal de cada uno de ellos, para que de esta manera se intente minimizar las interpretaciones erróneas de los resultados debidas a errores en las estimaciones de las masas.

Debido a que los materiales analizados corresponden solamente a cráneos y que en su amplia mayoría no se encontraban asociados a material poscraneano, fue necesario realizar una estimación de la masa corporal basada en medidas craneanas. Se utilizó como referencia el trabajo de Fariña *et al.* (1998), en el cual las estimaciones de masa corporal de varias especies de xenartros pleistocénicos se obtuvieron a partir de diversas ecuaciones alométricas correspondientes a medidas craneodentarias y poscraneanas.

Dada la peculiar morfología craneana de los gliptodontes las estimaciones de masa corporal en base a medidas craneodentarias tienden a subestimar la masa corporal, mientras que algunas medidas poscraneanas sobreestiman estos valores (Fariña *et al.*, 1998), por lo que utilizar solamente medidas craneodentarias no permitiría obtener una estimación de masa precisa.

Para intentar minimizar el error en la estimación de masa se tomó la mayor cantidad posible de medidas craneanas para cada ejemplar y se estimó la masa a partir de cada una de ellas, luego se calculó la media aritmética y la media geométrica de los resultados. Para cada una de las especies analizadas se realizó la misma operación con los datos de Fariña *et al.* (1998) por lo que se pudo obtener una proporción entre la masa estimada en los ejemplares de este trabajo y aquellos de Fariña *et al.* (1998). La proporción obtenida se utilizó luego con la media aritmética y la media geométrica del total de las estimaciones de masa de Fariña *et al.* (1998) para cada especie. De esta manera, se podría compensar la subestimación de las medidas craneales y obtener una estimación de masa corporal que se encuentre dentro de los parámetros esperados.

Este mismo procedimiento fue utilizado para estimar la masa corporal de los perezosos terrestres debido al mismo problema de subestimación a partir de las medidas craneodentarias y sobreestimación por parte de las medidas poscraneanas (Fariña *et al.* 1998).

La masa corporal del ejemplar de *P. humboldtii* se estimó asumiendo similitud geométrica como una proporción a partir datos de armadillos actuales debido a la similitud en las proporciones relativas craneanas como poscraneanas entre ambos grupos.

Para los armadillos actuales no se encontraron datos de estimación de la masa corporal a partir de medidas craneanas. La masa corporal se estimó a partir del promedio de la masa corporal y del promedio del tamaño del cráneo tomados de la literatura, asumiendo similitud geométrica en el largo total del cráneo.

La masa corporal de los ejemplares actuales de perezosos arborícolas se estimó en base a datos de masa corporal y de la medida del largo del cráneo obtenidas de Anderson & Handley (2001). Con estos datos se realizó una regresión lineal para obtener una ecuación alométrica que permitiera estimar la masa corporal a partir del cráneo.

Análisis cuantitativos

Los estudios neuroanatómicos cuantitativos son útiles a la hora de realizar comparaciones entre distintos grupos o dentro de ellos. Para esto es necesario calcular o estimar el tamaño cerebral relativo con respecto a la masa corporal. Así, es posible evaluar el nivel de encefalización, el cual se ha propuesto como un indicador del “grado de inteligencia” de las especies o individuos integrantes de un grupo. La forma de evaluar el nivel de encefalización es a través del uso de un índice de encefalización.

Uno de los primeros autores en generar un índice de encefalización fue Henry Jerison (1973) en su trabajo seminal acerca de la evolución del cerebro en los vertebrados. Jerison realizó sus análisis por medio del cociente de encefalización (CE), el cual representa la proporción del tamaño cerebral de un ejemplar en comparación con el tamaño cerebral esperado para un animal promedio de igual masa corporal. Este cociente se calcula mediante la ecuación: $CE = E_i/E_e$, donde E_i es el volumen del cerebro (o del molde endocraneano) medido en cm^3 , y E_e es el volumen esperado del cerebro del ejemplar según su masa corporal como si fuera un mamífero actual promedio. Éste se calcula mediante la ecuación $E_e = 0,12 m^{0,67}$, donde m es la masa corporal medida en gramos. Esta ecuación se obtiene a partir de una regresión lineal al graficar la masa corporal y el volumen cerebral de varias especies de mamíferos.

Si bien este cociente de encefalización fue ampliamente aceptado durante un largo tiempo, posteriormente, a partir del análisis de nuevos datos empíricos, varios autores llevaron a cabo modificaciones en cuanto al cálculo del volumen esperado.

A partir de una mayor cantidad de datos y una mayor variedad de mamíferos actuales, Eisenberg (1981) obtuvo una ecuación para el volumen esperado del cerebro correspondiente a $E_e = 0,055 m^{0,74}$. Esta nueva estimación no solo difiere en el valor del intercepto sino que también obtuvo un valor de pendiente mayor.

Martin (1981) también reexaminó la relación entre el tamaño cerebral y el tamaño corporal utilizando una base de datos de más de 300 especies de mamíferos actuales. El resultado que obtuvo es consistente con aquel calculado por Eisenberg (1981). En el caso de Martin (1980), la ecuación para el tamaño cerebral esperado fue $E_e = 0,059 m^{0,755}$, lo cual estaría corroborando que la ecuación obtenida por Jerison (1973) no sería representativa de la relación entre el tamaño corporal y el tamaño cerebral en mamíferos.

En efecto, Jerison (2001) dio cuenta del error cometido al utilizar un exponente de 0,67 calculado *a priori* y explicó que prefirió utilizar este valor ya que para él tenía más sentido: “*the value of 2/3... made good sense. It reflected the brain's work in mapping information between surfaces and volumes, and it was easy to incorporate into a theory of encephalization...*” (Jerison 2001: 310). Posteriormente, los datos empíricos demostraron que, en mamíferos, un exponente de 0,75 sería más adecuado para la relación entre el tamaño cerebral y el tamaño corporal (Eisenberg, 1981; Martin, 1981, 1996; Isler, 2011; Boddy *et al.*, 2012).

Si bien actualmente un exponente de 0,75 es el más aceptado, en este trabajo se realizó un análisis de la relación entre el tamaño cerebral y la masa corporal en los mamíferos actuales para luego evaluar los cocientes de encefalización de los xenartros actuales y fósiles.

A partir de la bibliografía se obtuvieron datos de masa corporal y volumen (o masa) cerebral de 796 mamíferos actuales comprendidos en 26 órdenes, en los cuales se incluyen tanto marsupiales como placentados (Tabla A1). También se obtuvieron datos de 5 xenartros fósiles que fueron incluidos en los análisis de este trabajo.

Estos datos se utilizaron para analizar cómo escalan estas variables en los distintos grupos de mamíferos y si existen o no diferencias entre ellos. Para esto, primero se realizó una regresión lineal entre el tamaño cerebral y la masa corporal tomando el total de los datos para obtener una ecuación general de mamíferos. Luego se tomaron en cuenta las divisiones (como las subclases y los órdenes) y se compararon los resultados por medio del análisis de covarianza (ANCOVA). De esta manera, fue posible analizar si la relación alométrica entre el tamaño cerebral y la masa corporal en los xenartros actuales es igual o diferente a los demás órdenes de mamíferos y si es válido analizarlos de manera aislada.

Se llevó a cabo un análisis del cociente de encefalización (CE) para todos los mamíferos considerando el volumen cerebral esperado (E_e) como el valor de la pendiente obtenido a partir de la ecuación general de mamíferos.

Se realizó un análisis del cociente de encefalización en xenartros (CE_X) considerando el E_e a partir de una regresión lineal del conjunto de xenartros actuales y fósiles. Para comparar los resultados con la metodología clásica, también se calculó el cociente de encefalización en base a la ecuación obtenida del total de mamíferos (CE_T).

Para una comparación más detallada entre los grupos de xenartros (Cingulata, Pilosa, actuales y extintos), se calculó el volumen y el porcentaje que ocupan los bulbos olfatorios, el cerebro y el cerebelo, con respecto al volumen total del molde endocraneano (Tabla 2). Se llevó a cabo un análisis de la varianza para comparar los datos entre los distintos grupos y el test a posteriori HSD de Tukey para identificar entre cuales grupos había diferencias. Debido a que los datos se encuentran expresados en porcentaje, se realizó la transformación del arcoseno para poder cumplir con los supuestos del ANOVA (Sokal & Rohlf, 1981).

Para evaluar la relación entre el tamaño cerebral y el metabolismo en xenartros actuales, se realizó un análisis entre el tamaño cerebral y la tasa metabólica basal (obtenida de McNab, 2008) de manera independiente de la masa corporal, es decir, graficando los residuos de las relaciones tamaño cerebral vs. masa corporal y tasa metabólica basal vs. masa corporal.

RESULTADOS

Moldes endocraneanos

En todos los ejemplares analizados se pudo reconstruir y visualizar un molde endocraneano que representa las mayores regiones del encéfalo, por lo que fue posible describir el cerebro, cerebelo y bulbos olfatorios, así como también gran parte de los nervios craneanos y algunos vasos sanguíneos. De esta manera fue posible comparar entre todos los ejemplares las características más sobresalientes de las distintas regiones del encéfalo y la manera en que se modificaron en los distintos linajes analizados.

Armadillos actuales

Dasypus hybridus

El molde endocraneano (Figura 4) muestra un encéfalo poco alargado en sentido antero-posterior, los bulbos olfatorios son de forma piramidal o cónica y se encuentran bastante juntos uno del otro. No es posible observar los pedúnculos olfatorios ya que estos quedan cubiertos por los hemisferios cerebrales. Esta morfología de los bulbos olfatorios se denomina sésil.

El cerebro presenta una forma algo globosa y no llega a cubrir los bulbos olfatorios ni el cerebelo. El patrón de fisuración neocortical es congruente con el de los Dasypodidae presentados en la literatura (Turner, 1867; Gervais, 1869; Elliot Smith, 1898; Dozo, 1998) y muestra un cerebro poco complejo. Puede observarse tanto en vista lateral como dorsal una fisura rinal anterior y una posterior que delimitan un lóbulo piriforme de gran tamaño. Se observa un surco suprasilviano orientado oblicuamente en dirección postero-dorsal a la fisura rinal posterior y en el lóbulo frontal un surco presilviano en dirección antero-dorsal a la fisura rinal anterior. La medida transversal máxima del cerebro se encuentra en la región media y corresponde al ensanchamiento lateral del paleocortex.

El cerebelo está separado del cerebro por un surco (o seno) en el cual es posible observar un tentorio cerebeloso osificado. El vermis es la estructura más prominente del cerebelo; a ambos lados del mismo se pueden observar los hemisferios cerebelares y los paraflóculos. La medida transversal máxima del cerebelo no alcanza a ser mayor que aquella del cerebro.

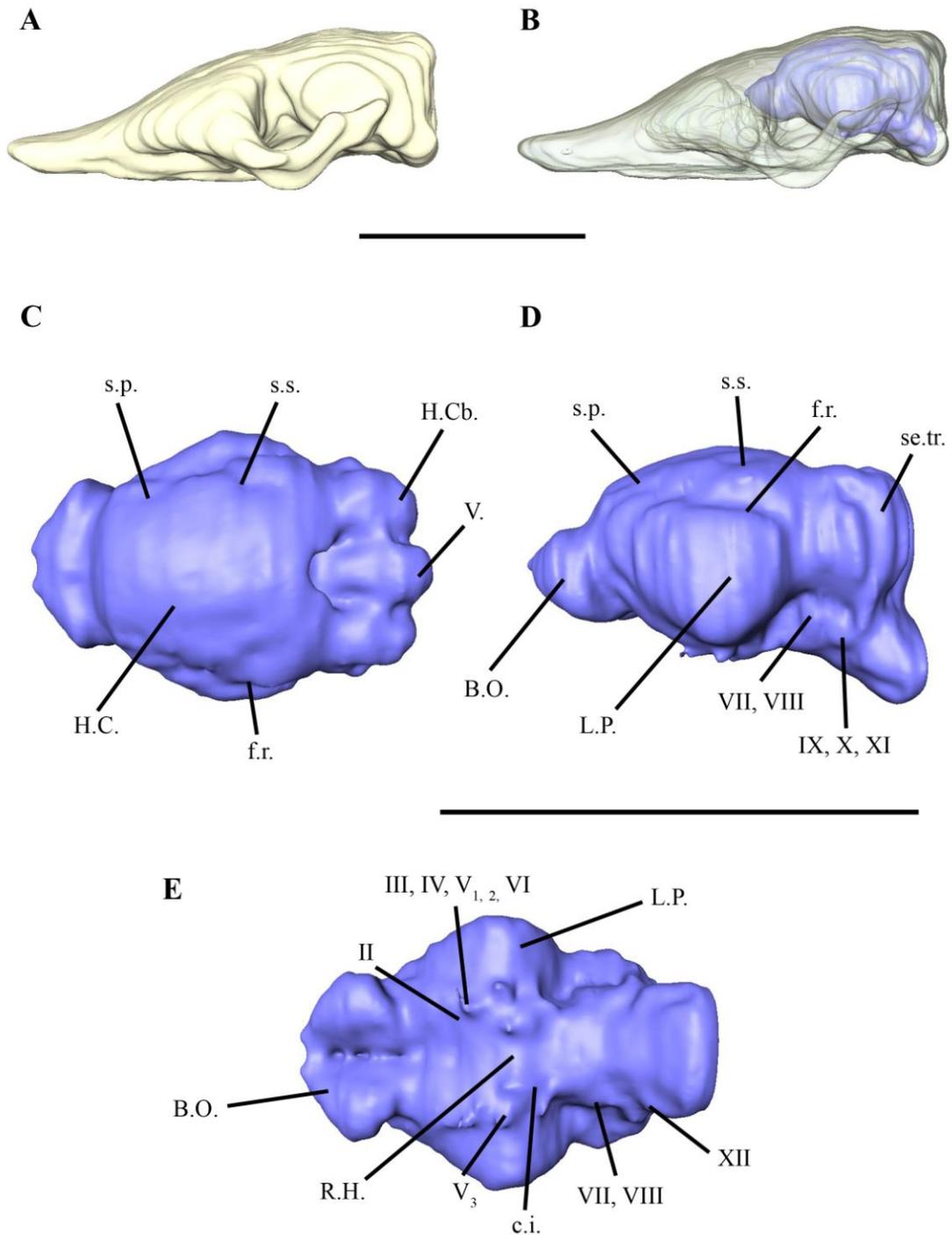


Figura 4: **A**, reconstrucción digital del cráneo de *Dasypus hybridus*. **B**, renderización transparente del cráneo para mostrar la ubicación del molde endocraneano. **C**, vista dorsal del molde endocraneano digital. **D**, vista lateral. **E**, vista ventral. La escala representa 5 cm.

En la región media de la superficie ventral del molde digital fue posible identificar el nervio óptico (II), seguido inmediatamente detrás y un poco lateralmente por el comienzo del trayecto de los nervios III, IV, V_{1,2} y VI. Postero-lateralmente a éstos se observa el nervio V₃ y medialmente a éste se distingue la región hipofisaria. A nivel de la base del cerebelo es posible observar el meato auditivo interno (nervios VII y VIII), luego el foramen yugular (nervios IX, X y XI) y por último a nivel de la médula el nervio hipogloso (XII).

En cuanto a la vasculatura craneal, no es posible observar el seno sagital, el seno transversal se encuentra a los lados del cerebelo y en vista ventral se puede ver parte del trayecto de la carótida interna, posterolateralmente a la región hipofisaria.

Dasypus novemcinctus

El molde endocraneano es muy similar al de *D. hybridus* (Figura 5). Los bulbos olfatorios son de gran tamaño y forma cónica; se encuentran muy juntos uno de otro y no presentan una gran divergencia entre ellos. Los pedúnculos olfatorios quedan cubiertos por el cerebro, por lo que los bulbos se consideran sésiles.

El cerebro presenta una morfología general bastante globosa, el lóbulo fronto-parietal muestra un desarrollo algo mayor que en *D. hybridus*. En cuanto a los surcos corticales, el surco suprasilviano se encuentra orientado oblicuamente hacia la región posterior y el surco presilviano orientado oblicuamente hacia la región anterior de los hemisferios cerebrales. La fisura rinal se observa tanto en vista dorsal como en vista lateral y delimita ventralmente un gran lóbulo piriforme, el cual es responsable de la medida transversal máxima del cerebro, que, a diferencia de *D. hybridus*, se encuentra un poco más posterior.

En la superficie ventral del molde, hacia el tercio anterior, se encuentra el nervio óptico (II), postero-lateralmente a éste se observa el comienzo del trayecto de los nervios III, IV, V_{1,2} y VI y más posteriormente el nervio V₃. Medialmente a éstos se encuentra la región hipofisaria y cerca de la base del cerebelo, el meato auditivo interno (nervios VII y VIII). Hacia la región posterior del molde se aprecia el foramen yugular (nervios IX, X y XI) y por último, a nivel de la médula, el nervio hipogloso (XII).

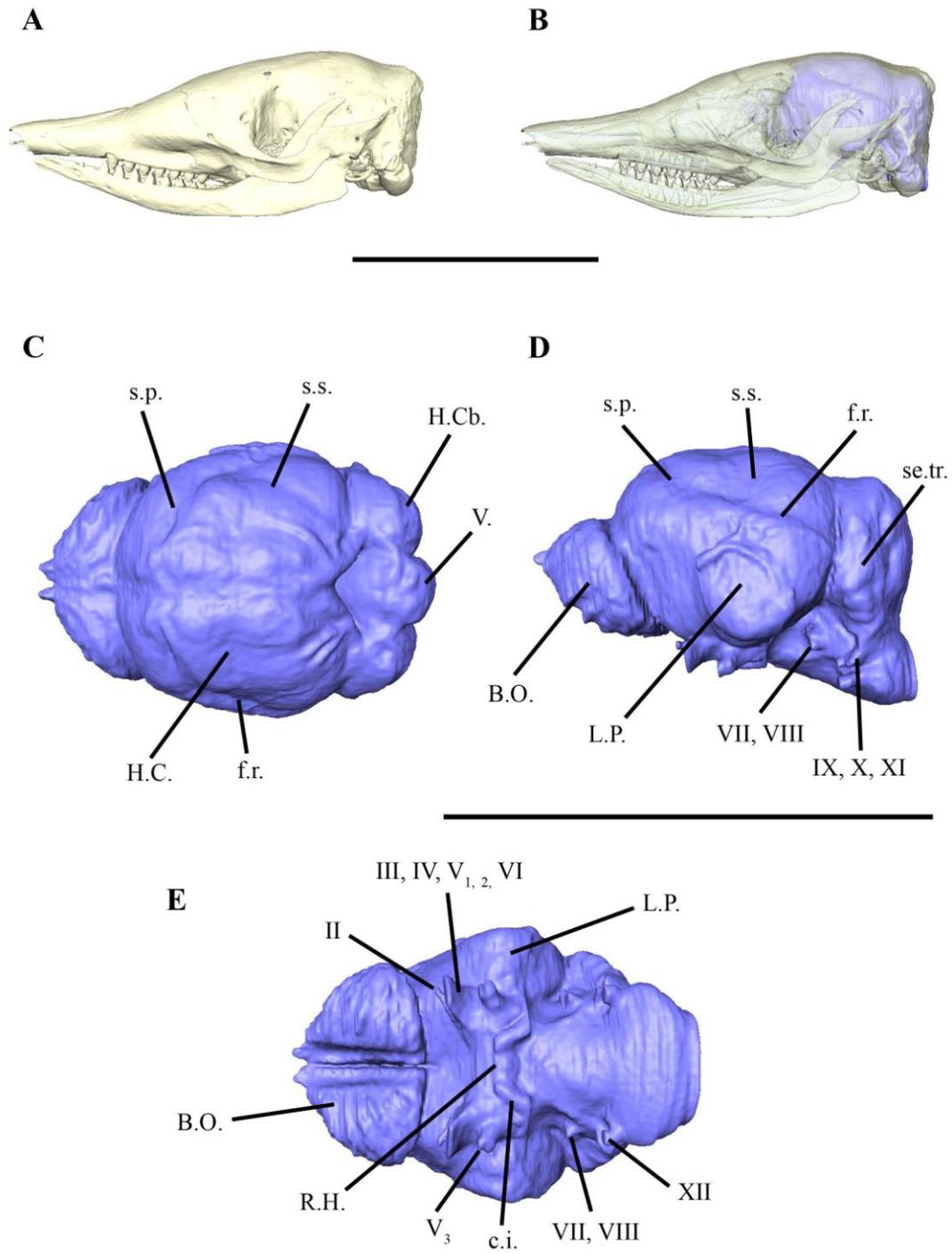


Figura 5: **A**, reconstrucción digital del cráneo de *Dasypus novemcinctus*. **B**, renderización transparente del cráneo para mostrar la ubicación del molde endocraneano. **C**, vista dorsal del molde endocraneano digital. **D**, vista lateral. **E**, vista ventral. La escala representa 5 cm.

La vasculatura craneal se ve representada por unos vasos sobre el lóbulo temporo-occipital y sobre el lóbulo piriforme, no se observan evidencias del seno sagital y sólo se encuentra parte del seno transversal a los lados del cerebelo. Ventralmente en la región media del molde endocraneano se aprecia parte del trayecto de la carótida interna.

Chaetophractus villosus

El encéfalo presenta una morfología general más triangular en vista dorsal presentando una medida transversal máxima en la parte más posterior del cerebro (Figura 6). Como en los casos anteriores, éste no alcanza a cubrir ni el cerebelo ni los bulbos olfatorios. Al igual que en *D. hybridus* y *D. novemcinctus*, los bulbos olfatorios son sésiles, presentan forma piramidal o cónica y no son divergentes entre sí.

Tanto en vista dorsal como lateral se puede observar la fisura rinal anterior y posterior, así como también es posible apreciar el surco presilviano y el surco suprasilviano. El lóbulo fronto-parietal se muestra menos prominente que en los ejemplares del género *Dasypus* y el lóbulo temporo-occipital también parecería estar menos desarrollado, resultando en que el cerebro de *C. villosus* tenga una forma menos globosa en vista lateral. Al igual que en el género *Dasypus*, el lóbulo piriforme presenta un gran desarrollo y es la expansión lateral de éste la que corresponde al ancho máximo del cerebro.

Entre el cerebro y el cerebelo se encuentra un tentorio cerebeloso osificado. En el cerebelo se observan claramente los hemisferios cerebelares y el vermis, siendo los primeros casi tan anchos como el último, aunque éste tiene una medida dorso-ventral que sobrepasa la de los hemisferios cerebelares. La medida transversal máxima del cerebelo alcanza el ancho máximo del cerebro, aunque no alcanza a superarlo.

En la superficie ventral del molde, en la región media, se encuentra el origen del nervio óptico (II), hacia la región posterior se observa medialmente la región hipofisaria, lateralmente a ésta aparece el trayecto de los nervios III, IV, V_{1,2} y VI y más postero-lateralmente a éstos el nervio V₃. A nivel de la base del cerebelo se encuentra el meato auditivo interno (nervios VII y VIII), luego el foramen yugular (nervios IX, X y XI) y por último el nervio hipogloso (XII).

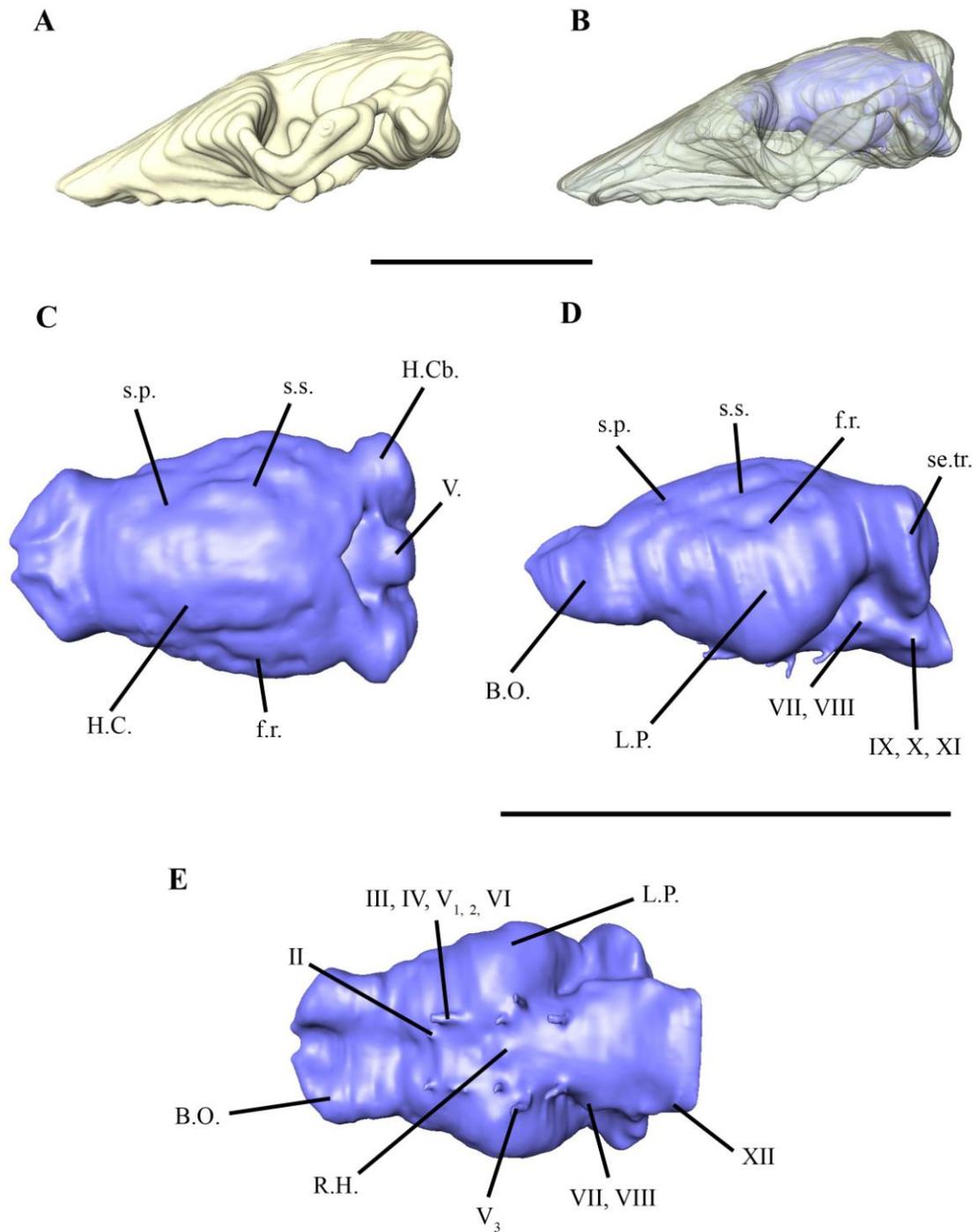


Figura 6: **A**, reconstrucción digital del cráneo de *Chaetophractus villosus*. **B**, renderización transparente del cráneo para mostrar la ubicación del molde endocraneano. **C**, vista dorsal del molde endocraneano digital. **D**, vista lateral. **E**, vista ventral. La escala representa 5 cm.

La vasculatura craneal no se encuentra bien representada, no se aprecia el seno sagital y solo se observa parte del seno transversal a los lados del cerebelo. A los lados de la región hipofisaria hay unos relieves que podrían representar parte del trayecto de la carótida interna.

Euphractus sexcinctus

La morfología general del molde endocraneano en esta especie es muy similar al molde de *C. villosus*, aunque es posible identificar algunas diferencias, sobre todo en el cerebro (Figura 7).

Los bulbos olfatorios son sésiles y muestran la misma morfología cónica que se observó en los armadillos anteriormente descritos, así como también la misma disposición poco divergente entre ellos.

Si bien la forma general del encéfalo de *E. sexcinctus* en vista dorsal también es triangular o piramidal, en vista dorsal el lóbulo temporo-occipital presenta una medida dorso-ventral mayor que la de *C. villosus*. Al igual que este último, el lóbulo fronto-parietal presenta un escaso desarrollo comparado con el género *Dasypus*, por lo que en vista lateral el cerebro de *E. sexcinctus* presenta una gran “depresión” oblicua hacia la región anterior. La fisura rinal se observa en vista dorsal y lateral y delimita ventralmente un gran lóbulo piriforme, cuya expansión lateral marca la medida transversal máxima del cerebro. El surco suprasilviano presenta un recorrido postero-dorsal algo más desarrollado que en *C. villosus*, mientras que el surco presilviano no difiere en gran medida ni en posición ni en recorrido.

Entre el cerebro y el cerebelo también es posible observar un tentorio cerebeloso osificado. El vermis y los hemisferios cerebelares presentan tamaños similares, siendo el vermis un poco mayor que los hemisferios en sentido dorso-ventral. La medida transversal máxima del cerebelo es menor que el ancho máximo del cerebro.

En vista ventral se puede apreciar hacia la región anterior el origen del nervio óptico (II) y posterior a éste el trayecto de los nervios III, IV, V_{1,2} y VI. Algo más postero-lateralmente se encuentra el trayecto del nervio V₃ y medialmente a éste se distingue la región hipofisaria. Hacia la región posterior del molde se puede observar el meato auditivo interno (nervios VII y VIII), luego el foramen yugular (nervios IX, X y XI) y por último el nervio hipogloso (XII).

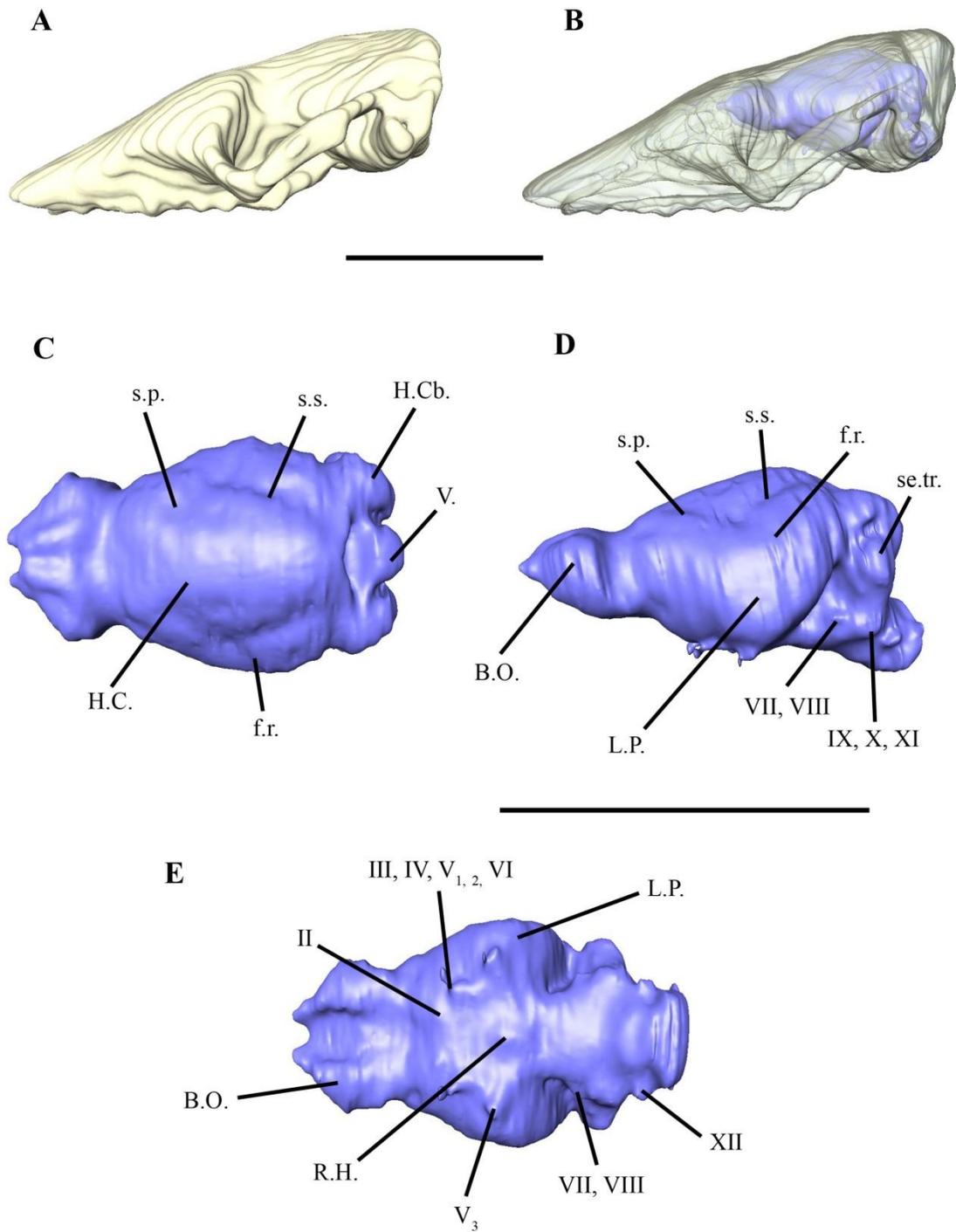


Figura 7: **A**, reconstrucción digital del cráneo de *Euphractus sexcinctus*. **B**, renderización transparente del cráneo para mostrar la ubicación del molde endocraneano. **C**, vista dorsal del molde endocraneano digital. **D**, vista lateral. **E**, vista ventral. La escala representa 5 cm.

En cuanto a la vasculatura craneal solo se puede encontrar parte del seno transversal, no es posible observar el seno sagital y la carótida interna no se distingue claramente.

Zaedyus pichi

Presenta un encéfalo que comparte muchas características con *C. villosus* y *E. sexcinctus*, con una morfología general algo triangular aunque menos elongado en sentido antero-posterior que estos dos últimos (Figura 8).

Los bulbos olfatorios son sésiles. Muestran la misma forma cónica que se observó en los armadillos descritos anteriormente, se encuentran muy juntos uno de otro y muestran poca divergencia entre sí.

El cerebro no alcanza a cubrir ni a los bulbos olfatorios ni al cerebelo. La fisura rinal presenta un recorrido bastante horizontal y delimita ventralmente un lóbulo piriforme un poco menor en comparación con los armadillos previamente descritos. El lóbulo fronto-parietal presenta un escaso desarrollo, incluso algo menor que en *C. villosus* y *E. sexcinctus*, mientras que el lóbulo temporo-occipital presenta un desarrollo comparable al de éstos. Se observa un prominente surco interhemisférico que no había sido posible ver en los anteriores moldes endocraneanos. El surco suprasilviano muestra una posición y recorrido más similar al que presenta *Cheatophractus*, el surco presilviano no presenta ninguna característica particular. La medida transversal máxima del cerebro se encuentra hacia la región posterior y se debe a la expansión lateral del lóbulo piriforme.

En el cerebelo están bien representados el vermis y los hemisferios cerebelares, todos con tamaños muy similares, por lo que el vermis no sobresale en gran medida por sobre los hemisferios como en las especies analizadas anteriormente. La medida transversal máxima del cerebelo no alcanza a igualar la medida transversal máxima del cerebro.

En la superficie ventral, hacia la región anterior se encuentra el nervio óptico (II) y postero-lateralmente a éste el trayecto de los nervios III, IV, V_{1,2} y VI. En la región media del molde y posteriormente a los nervios mencionados se encuentra el trayecto del nervio V₃ y medialmente a éste se aprecia la región hipofisaria. A nivel de la base del cerebelo se observa el meato auditivo interno (nervios VII y VIII), posteriormente a éste el foramen yugalr (nervios IX, X y XI) y luego, ubicado un poco más ventralmente, el nervio hipogloso (XII).

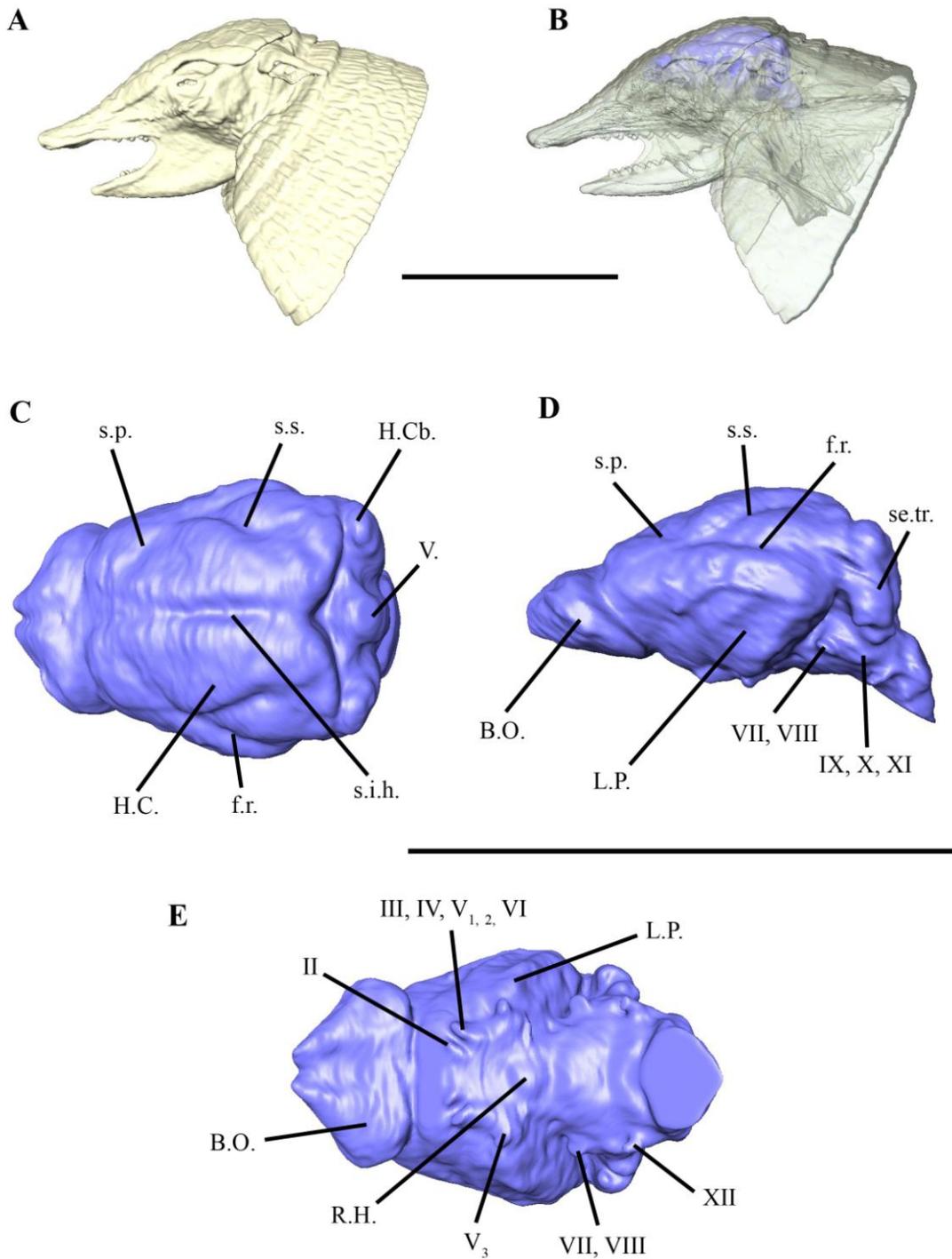


Figura 8: **A**, reconstrucción digital del cráneo de *Zaedyus pichiy*. **B**, renderización transparente del cráneo para mostrar la ubicación del molde endocraneano. **C**, vista dorsal del molde endocraneano digital. **D**, vista lateral. **E**, vista ventral. La escala representa 5 cm.

Con respecto a la vasculatura craneal, se aprecia sólo una pequeña porción del seno sagital en la región anterior del cerebro, sobre el lóbulo piriforme se puede observar parte de un vaso que irriga al cerebro y a los lados del cerebelo parte del seno transversal.

Glyptodontes

Glyptodon sp. Mpa 11-04

La morfología general del encéfalo puede describirse como triangular o trapezoidal en vista dorsal (Figura 9). Los bulbos olfatorios son de gran tamaño, con una forma algo ovalada en sentido dorso-ventral y orientados de manera divergente entre sí. A diferencia de lo que sucede en los armadillos, en este molde es posible observar los pedúnculos olfatorios, al igual que en la descripción realizada por Gervais (1869: 44): “...*les lobes olfactifs sont grands et reliés aux hémisphères par une sorte de col ou pédicule un peu étranglé...*”. Esta morfología de los bulbos olfatorios se denomina pedunculado.

Los hemisferios cerebrales son algo globosos en vista lateral, presentan un alto máximo en la región media de estos y son algo elongados en sentido antero-posterior. Al igual que en los armadillos, el cerebro de *Glyptodon* sp Mpa 11-04 no alcanza a cubrir los bulbos olfatorios ni el cerebelo. A diferencia de los armadillos, la fisura rinal no se encuentra dividida en anterior y posterior (Dozo, 1998), sino que se presenta como un surco continuo con un trayecto algo inclinado en sentido antero-ventral que puede observarse tanto en vista lateral como dorsal. La fisura rinal delimita ventralmente un lóbulo piriforme bastante prominente (cuya expansión lateral marca la medida transversal máxima del cerebro), dorsalmente, un lóbulo fronto-parietal algo más desarrollado que el observado en los armadillos Euphractinos (*Z. pichi*, *E. sexcinctus* y *C. villosus*) y un lóbulo temporo-occipital bastante desarrollado. Así como en los armadillos, el patrón de surcos neocorticales de *Glyptodon* sp. Mpa 11-04 es poco complejo, incluso presenta menos surcos que en éstos, se observa sólo el surco suprasilviano, con un recorrido oblicuo en sentido postero-dorsal por encima de la fisura rinal.

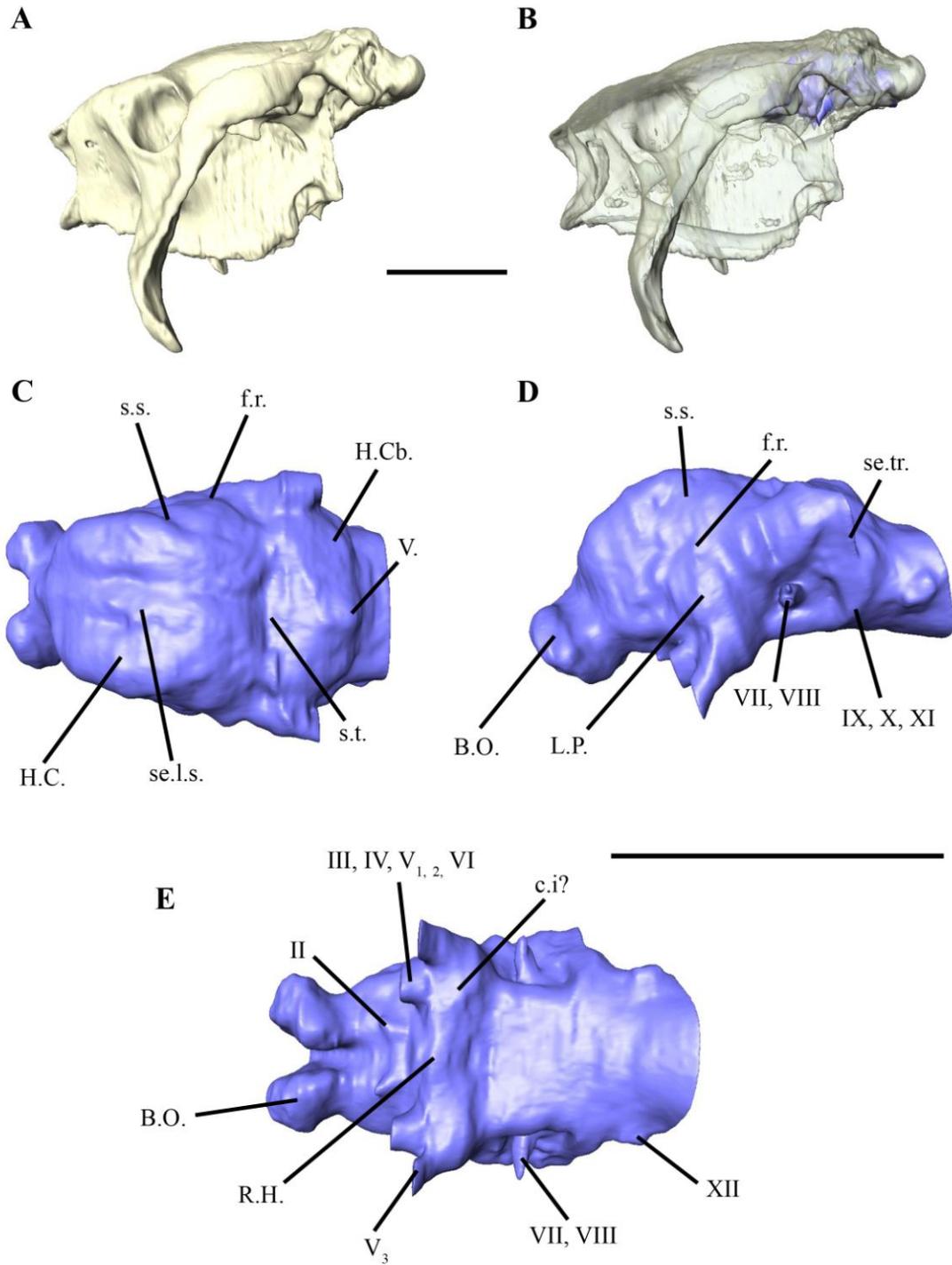


Figura 9: **A**, reconstrucción digital del cráneo de *Glyptodon* sp. Mpa 11-04. **B**, renderización transparente del cráneo para mostrar la ubicación del molde endocraneano. **C**, vista dorsal del molde endocraneano digital. **D**, vista lateral. **E**, vista ventral. La escala representa 10 cm.

El cerebelo se encuentra separado del cerebro por un surco transversal, aunque en este caso no se aprecia un tentorio cerebeloso osificado. Se observa de manera bastante clara el vermis y los hemisferios cerebelares, aunque los surcos paramedianos no se distinguen claramente. La medida transversal máxima del cerebelo supera el ancho máximo del cerebro, al igual que mencionaran Serres (1865) y Gervais (1869). Sin embargo, comparado con estas descripciones, el tamaño del cerebelo en relación con el del cerebro parecería ser un poco menor. El vermis presenta un mayor tamaño dorso-ventral que los hemisferios cerebelares, por lo que en vista lateral se proyecta un poco por encima de la superficie dorsal de éstos.

En la superficie ventral, hacia la región anterior del molde se encuentra el comienzo del trayecto del nervio óptico (II), posteriormente a éste, en la zona media del molde se distingue una región hipofisaria de gran tamaño. Lateralmente a ésta se aprecia el trayecto de los nervios III, IV, V_{1,2} y VI, los cuales luego de un trayecto bastante horizontal dejan el cráneo a través del foramen rasgado anterior. Inmediatamente posterior y lateralmente a estos nervios, se observa el trayecto del nervio V₃, que luego sale del cráneo por el foramen oval. Continuando hacia la parte posterior del molde, cerca de lo que sería la base del cerebelo se encuentra el meato auditivo interno (nervios VII y VIII). Posteriormente a éste, el foramen yugular (nervios IX, X y XI) y por último, en la región medular del molde endocraneano, el nervio hipogloso (XII) saliendo por el foramen condilar.

En cuanto a la vasculatura craneal, se aprecia claramente el seno longitudinal superior (seno sagital) a lo largo de toda la superficie medial del cerebro y gran parte del seno transversal a los lados del cerebelo. En la región ventral del molde no se puede distinguir de manera clara el recorrido de la carótida interna, aunque hacia la parte posterior de la región hipofisaria se puede advertir un pequeño relieve que podría ser atribuido a ésta.

Glyptodon sp. MACN-Pv 15152

Los bulbos olfatorios son pedunculados. Son de gran tamaño, algo elongados en sentido antero-posterior y divergentes entre sí, se observan los pedúnculos olfatorios tanto en vista ventral como lateral (Figura 10).

El cerebro no alcanza a cubrir los bulbos olfatorios ni el cerebelo y en la vista dorsal presenta una forma algo más triangular que el ejemplar Mpa 11-04. La fisura rinal, continua

a lo largo de todo el cerebro, delimita ventralmente un gran lóbulo piriforme y un lóbulo fronto-parietal notoriamente menos desarrollado que en Mpa 11-04. Ésta es la principal causa de que el molde endocraneano presente una forma triangular más acentuada. El lóbulo temporo-occipital no presenta características particulares. El surco suprasilviano presenta una posición y desarrollo comparable con el de *Glyptodon* sp. Mpa 11-04, evidenciándose tanto en la vista lateral como la dorsal.

Los hemisferios cerebrales se encuentran separados del cerebelo por un surco transversal bastante profundo.

El cerebelo es de gran tamaño, presenta una medida transversal máxima que parece ser notoriamente mayor a la del cerebro, al igual que lo describieran Gervais (1869) y algo más someramente Dechaseax (1958) en *G. clavipes*, sin embargo esta medida puede ser engañosa ya que la presencia de otras estructuras como los senos venosos pueden conducir a una interpretación errónea del tamaño del cerebelo. La estructura más prominente que se observa en el cerebelo es el vermis, el cual se proyecta de manera considerable sobre la superficie de los hemisferios cerebelares.

En la superficie ventral, hacia la región anterior se observa el comienzo del trayecto del nervio óptico (II), postero-lateralmente a éste se encuentra el trayecto de los nervios III, IV, V_{1,2} y VI. La región hipofisaria se puede distinguir en la zona media del molde entre el trayecto de estos nervios. A diferencia de lo que ocurre en Mpa 11-04, en MACN-Pv 15152 el comienzo del trayecto del nervio V₃ no se encuentra tan cercano al de los anteriores nervios, sino que comienza en una posición más posterior. La posición del meato auditivo interno (nervios VII y VIII), el foramen yugular (nervios IX, X y XI) y el nervio hipogloso (XII) no difieren de manera significativa con aquellos en Mpa 11-04.

En cuanto a la vasculatura craneal, el seno longitudinal superior es claramente visible a lo largo de la línea media entre ambos hemisferios cerebrales. Se observa gran parte del seno transversal a los lados del cerebelo, que como se mencionó anteriormente, produce que el cerebelo tenga un tamaño aparente mayor. Medialmente al comienzo del trayecto del nervio V₃ se aprecia de manera muy tenue parte de lo que podría ser el recorrido de la carótida interna.

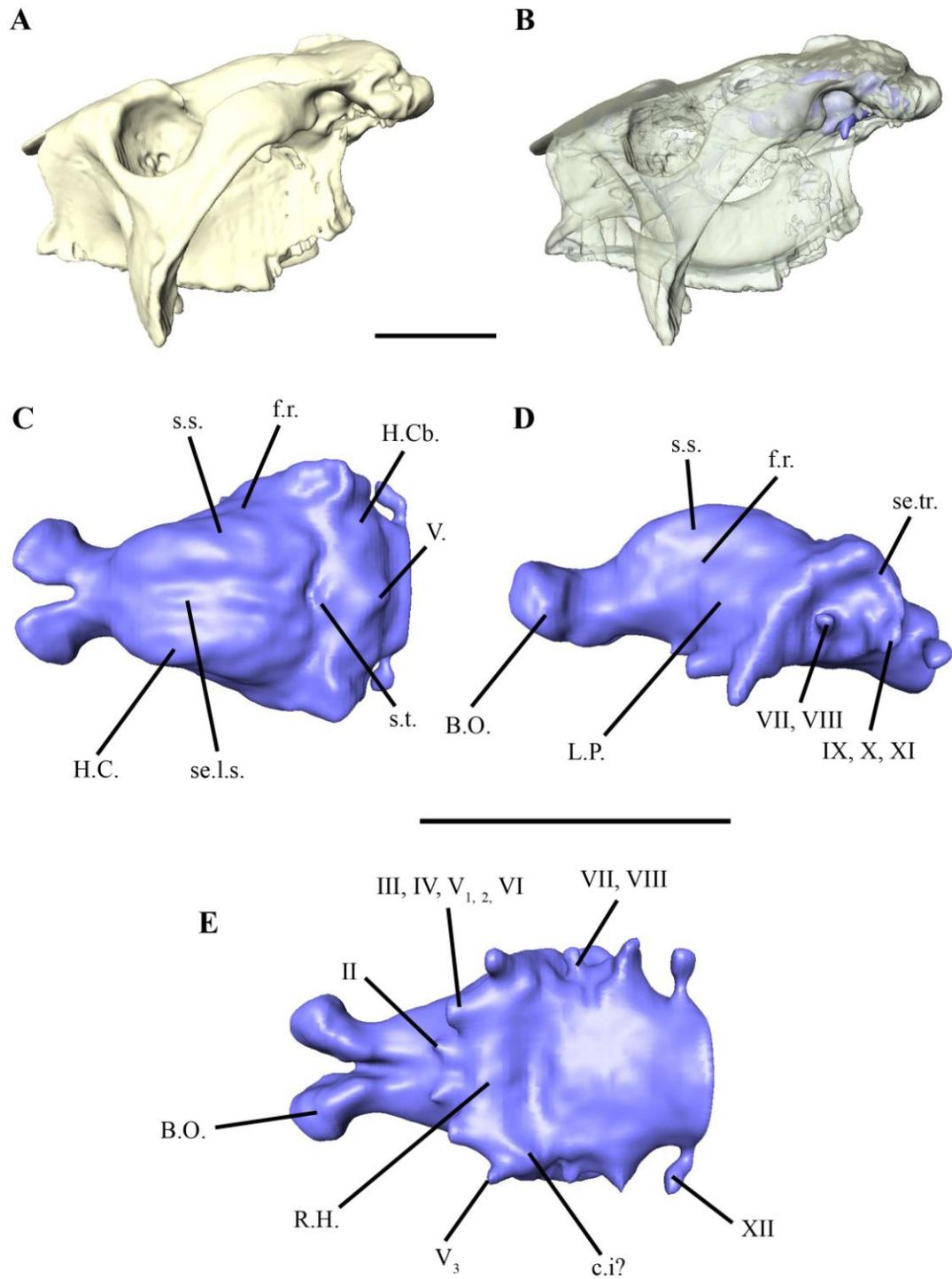


Figura 10: **A**, reconstrucción digital del cráneo de *Glyptodon* sp. MACN-Pv 15152. **B**, renderización transparente del cráneo para mostrar la ubicación del molde endocraneano. **C**, vista dorsal del molde endocraneano digital. **D**, vista lateral. **E**, vista ventral. La escala representa 10 cm.

Panochthus tuberculatus

Si bien el molde endocraneano (Figura 11) en términos generales es similar al de los dos ejemplares de *Glyptodon* anteriormente descritos, *P. tuberculatus* presenta varias características que permiten hacer una clara distinción con éstos. Gervais (1869) ilustra un molde que asigna a la especie *P. clavicaudatus*, pero esta asignación específica es errónea, correspondiendo actualmente a *Doedicurus clavicaudatus* (Gervais & Ameghino, 1880) por lo que éste no será utilizado como comparación del molde digital. Por otra parte, teniendo en cuenta lo dicho anteriormente, pasaría a ser la primera descripción de un molde endocraneano del género *Panochthus*.

La diferencia más notoria con los moldes endocraneanos de *Glyptodon* se encuentra en los bulbos olfatorios. Éstos son pedunculados, pero parecen ser relativamente más grandes y notoriamente más divergentes en *P. tuberculatus*. Los pedúnculos olfatorios son un poco más elongados, lo que produce que los bulbos se encuentren bastante más separados del cerebro y algo desplazados hacia la región ventral del cráneo.

El cerebro muestra una forma un poco más globosa, siendo más corto y alto que en los ejemplares de *Glyptodon* aquí descritos. El ancho máximo se encuentra en la región posterior y se debe principalmente a la expansión lateral del paleocortex. La fisura rinal presenta un recorrido algo más breve y el surco suprasilviano se encuentra desplazado hacia la parte anterior de los hemisferios cerebrales. El lóbulo fronto-parietal parecería presentar un mayor desarrollo, pero esto puede ser un efecto del desplazamiento anterior del surco suprasilviano. El lóbulo temporo-occipital también parecería estar un poco más desarrollado. Como en los casos anteriores no se advierte la presencia de un surco presilviano.

El surco transversal que separa el cerebro del cerebelo no aparece tan marcado con en los anteriores gliptodontes. El cerebelo es de gran tamaño, con un ancho transversal máximo que iguala el ancho máximo del cerebro, aunque no alcanza a superarlo. Comparado con los ejemplares de *Glyptodon*, el cerebelo presenta una medida dorso-ventral mayor que la de éstos. Sin embargo, en *P. tuberculatus* no se observa una clara distinción entre el vermis y los hemisferios cerebelares, aunque la estructura más prominente que se distingue corresponde con certeza al vermis.

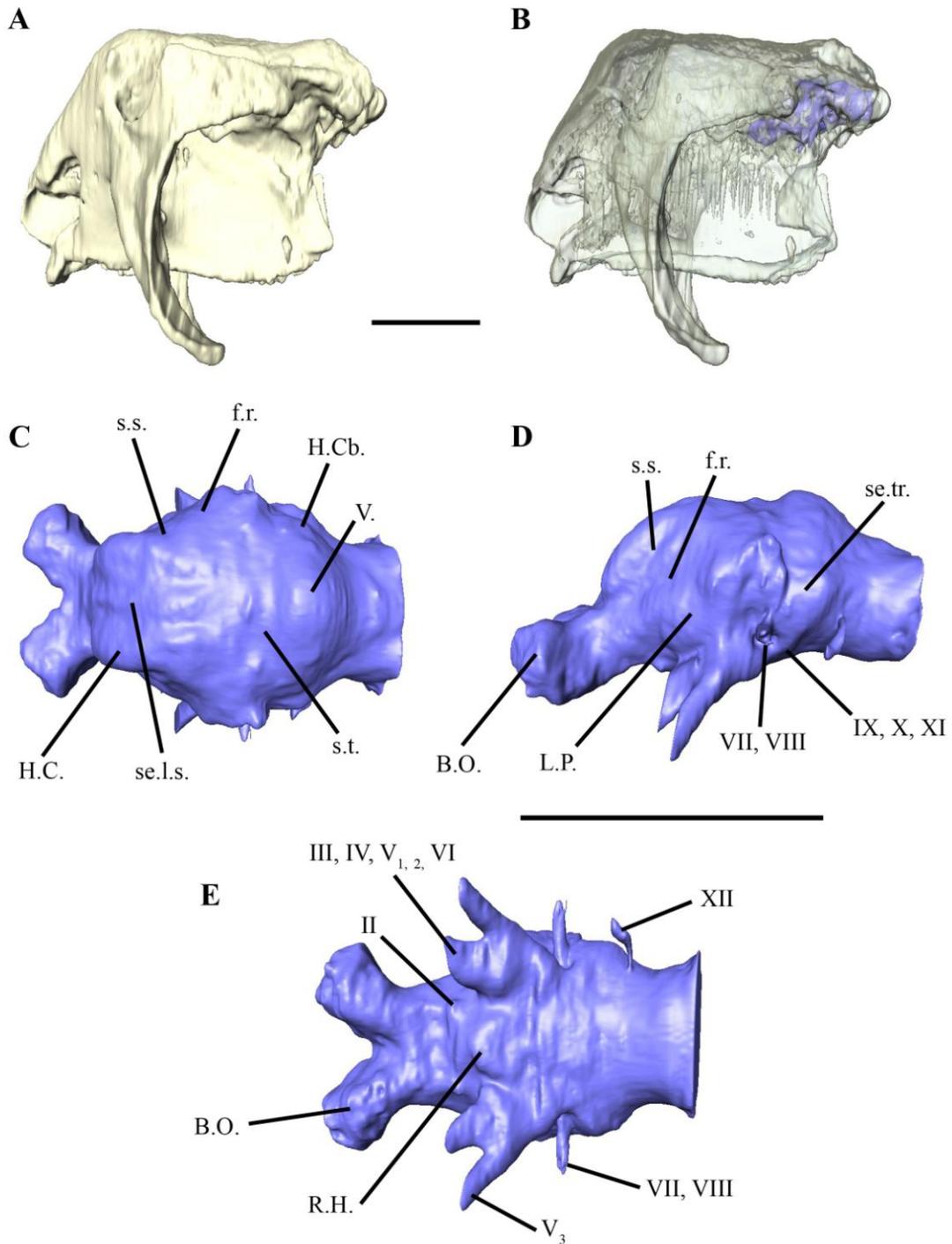


Figura 11: **A**, reconstrucción digital del cráneo de *Panochthus tuberculatus*. **B**, renderización transparente del cráneo para mostrar la ubicación del molde endocraneano. **C**, vista dorsal del molde endocraneano digital. **D**, vista lateral. **E**, vista ventral. La escala representa 10 cm.

En la superficie ventral del molde digital, el comienzo del trayecto del nervio óptico (II) se encuentra hacia la región anterior, pero se aprecia de manera menos clara que lo descrito en *Glyptodon*. Posteriormente a este nervio se encuentra un gran región hipofisaria y, lateralmente a ésta, los trayectos de los nervios III, IV, V_{1,2} y VI, los cuales comparados con los ejemplares anteriores presentan un trayecto algo más pronunciado en sentido ventral. Lateralmente al trayecto de estos nervios, se observa el comienzo del trayecto del nervio V₃. Posteriormente a éste, se encuentra el meato auditivo interno (VII y VIII), luego el foramen yugular (nervios IX, X, XI) y por último el nervio hipogloso (XII), el cual pudo ser reconstruido solamente de un lado.

La vasculatura craneal se ve representada principalmente por el seno longitudinal a lo largo de todo el cerebro. El seno lateral se aprecia de manera muy parcial a los lados del cerebelo y no es posible observar un claro indicio de la carótida interna.

Doedicurus clavicaudatus

El molde endocraneano presenta varias particularidades que permiten distinguirlo claramente de los anteriores gliptodontes (Figura 12).

Los bulbos olfatorios son de gran tamaño pero parecerían ser menos divergentes que en los anteriores gliptodontes descritos y presentan su extremo anterior orientado más dorsalmente. Si bien los bulbos son pedunculados, los pedúnculos olfatorios son cortos y poco visibles. Esto produce que los bulbos se posicionen más cerca del cerebro que en el resto de los gliptodontes anteriormente descritos.

El cerebro presenta una forma algo alargada en sentido antero-posterior y en vista lateral presenta un perfil poco globoso, similar al que se observa en *Glyptodon* sp. MACN-Pv 15152. La medida transversal máxima se encuentra en la región posterior y corresponde principalmente a la expansión lateral del paleocortex. La fisura rinal se evidencia a lo largo de todo el cerebro, el surco suprasilviano no presenta una posición tan anterior como en *P. tuberculatus* sino que está posicionado en la zona media del cerebro, similar a lo que ocurre en *Glyptodon*. Esto delimita un lóbulo fronto-parietal que presenta un desarrollo comparable al de *Glyptodon* sp. Mpa 11-04. Al igual que en los anteriores gliptodontes, no hay evidencias de un surco presilviano.

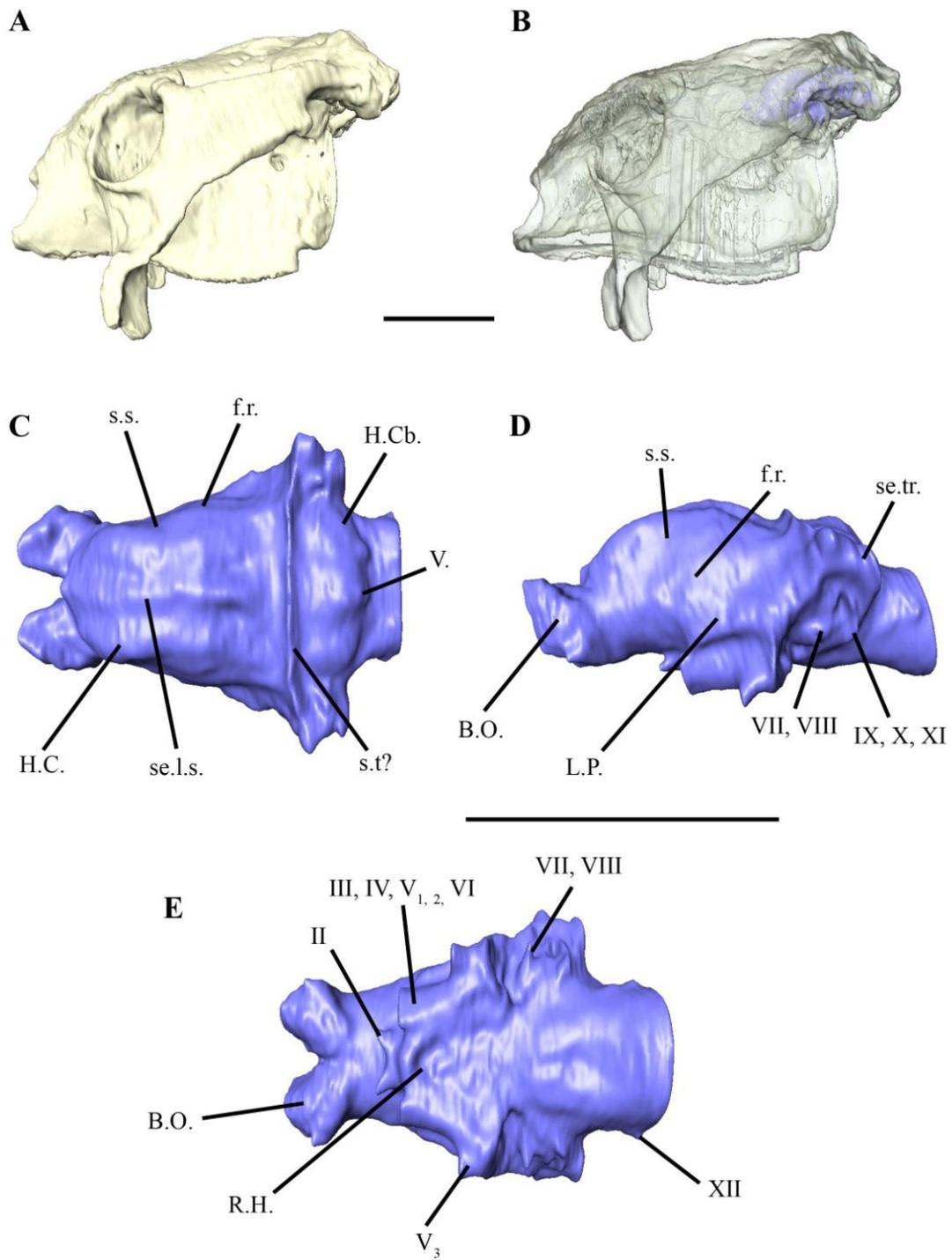


Figura 12: **A**, reconstrucción digital del cráneo de *Doedicurus clavicaudatus*. **B**, renderización transparente del cráneo para mostrar la ubicación del molde endocraneano digital. **C**, vista dorsal del molde endocraneano digital. **D**, vista lateral. **E**, vista ventral. La escala representa 10 cm.

Si bien el cerebelo tiene un tamaño considerable en comparación con el resto de las estructuras del molde endocraneano, comparado con el resto de los gliptodontes analizados parecería ser relativamente un poco más pequeño. La medida transversal máxima no alcanza a superar el ancho máximo del cerebro, aunque al igual que en *Glyptodon* sp. MACN-Pv 15152 los senos venosos pueden conducir a sobreestimar el tamaño real. La estructura más prominente en el cerebelo corresponde al vermis, éste se diferencia claramente de los hemisferios cerebelares y se proyecta por encima de la superficie dorsal de éstos. Entre el cerebro y el cerebelo no se observa un surco, sino que se encuentra una estructura similar a una cresta a lo largo de toda la superficie transversal que los separa. Dicha estructura no se aprecia en los moldes digitales de gliptodontes anteriormente descritos.

En la región ventral del molde, hacia la región anterior se encuentra el nervio óptico (II), posteriormente a este aparece la región hipofisaria, aunque no se aprecia tan claramente como en los ejemplares anteriores. Lateralmente a esta última se observa el trayecto de los nervios III, IV, V_{1,2} y VI. El comienzo del trayecto del nervio V₃ no se encuentra tan cercano a estos últimos nervios, sino que comienza bastante más posteriormente, hacia la región media del molde. En la región posterior del molde aparece el meato auditivo interno (nervios VII y VIII), luego el foramen yugular (nervios IX, X y XI) y posteriormente el nervio hipogloso (XII).

La vasculatura craneal se ve representada por el seno longitudinal, que aparece en toda la longitud del cerebro, entre los hemisferios cerebrales y luego probablemente se bifurca en un seno transversal representado por la estructura que se observa entre el cerebro y el cerebelo. A los lados del cerebelo se encuentra el seno transversal, pero la carótida interna no se aprecia de forma clara por lo que no es seguro que aparezca representada en el molde digital. En la parte más posterior del molde, en la región de la médula aparecen dos estructuras simétricas que podrían corresponder a los tractos piramidales.

Pseudoplohophorus absolutus

En cuanto a este gliptodonte del Mioceno, el molde endocraneano digital aquí reconstruido constituye la primera descripción del encéfalo de dicha especie y para todos los Hoplophorinae (Figura 13).

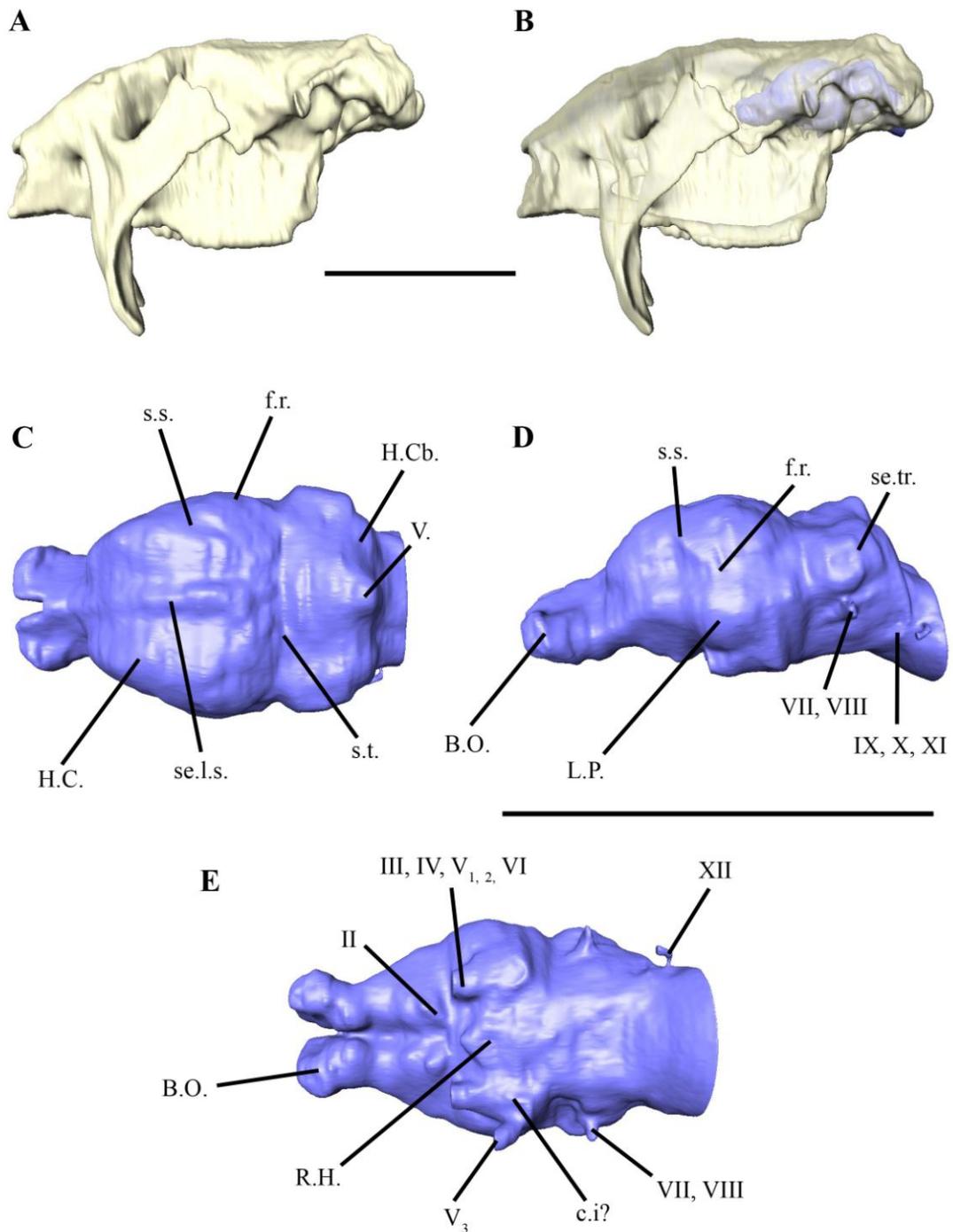


Figura 13: **A**, reconstrucción digital del cráneo de *Pseudoplohophorus absolutus*. **B**, renderización transparente del cráneo para mostrar la ubicación del molde endocraneano. **C**, vista dorsal del molde endocraneano digital. **D**, vista lateral. **E**, vista ventral. La escala representa 10 cm.

Los bulbos olfatorios son pedunculados, de gran tamaño y algo divergentes entre sí en su extremo anterior, aunque en menor medida que en los gliptodontes pleistocénicos. Los pedúnculos olfatorios son algo elongados en sentido antero-posterior por lo que los bulbos se encuentren bastante separados del cerebro.

El cerebro presenta una forma general algo triangular en vista dorsal, con una medida transversal máxima hacia la parte medio-posterior de los hemisferios debido a una expansión lateral tanto del paleocortex como del neocortex. La fisura rinal es continua a lo largo de todo el cerebro, con un recorrido bastante horizontal y se puede observar tanto en vista lateral como en vista dorsal, delimitando un lóbulo piriforme de gran tamaño. Los lóbulos fronto-parietal y temporo-occipital presentan un desarrollo comparable al de los gliptodontes pleistocénicos. El surco suprasilviano se aprecia aproximadamente en la región media de los hemisferios cerebrales y al igual que en los gliptodontes anteriormente descritos no hay evidencias de un surco presilviano.

El cerebelo presenta un gran tamaño y se encuentra separado del cerebro por un surco transversal. Su medida transversal máxima iguala a la del cerebro, pero no alcanza a superarla y comparado con los otros gliptodontes, la medida antero-posterior del cerebelo parecería ser relativamente mayor en *P. absolutus*. Se aprecian los hemisferios cerebelares y el vermis, siendo éste la estructura más prominente que se observa en el cerebelo, proyectada dorsalmente por encima de los hemisferios cerebelares de manera más notoria que en el resto de los gliptodontes.

En la región ventral, sobre la región más anterior del molde, se encuentra el nervio óptico (II), posteriormente a éste se distingue la región hipofisaria y lateralmente a esta se aprecia el comienzo del trayecto de los nervios III, IV, V_{1, 2} y VI. Éstos presentan un trayecto bastante horizontal, similar al de los anteriores gliptodontes a excepción de *P. tuberculatus*, en donde la trayectoria parecería estar orientada más ventralmente. Posterolateralmente a estos nervios, hacia la región media del molde se encuentra el comienzo del nervio V₃, aunque solo fue posible reconstruir parte del trayecto de un solo lado ya que en el otro no se encuentra bien preservada esa zona. Hacia la región posterior del molde se encuentra el meato auditivo interno (nervios VII y VIII), la salida de estos nervios se puede

observar en una posición algo más dorsal que en los gliptodontes pleistocénicos. Luego se encuentra el foramen yugular (nervios IX, X y XI) y por último el nervio hipogloso (XII).

En cuanto a la vasculatura craneal, el seno longitudinal es el que se puede apreciar mejor representado, no hay claros indicios del seno transversal y, ventralmente, en posición medial al nervio V₃, se puede observar una leve elevación que podría corresponder a parte del trayecto de la carótida interna.

Pampaterio

En este trabajo se presenta el molde endocraneano digital de *Pampatherium humboldtii* (Figura 14), el cual representa hasta el momento el primer molde endocraneano descrito para cualquier pampaterio, ya que Jerison (1973: 334) hace mención a un molde endocraneano perteneciente a *Vasalia*, pero no hace ninguna referencia a su descripción en ese trabajo ni en otros.

La diferencia más notable de *P. humboldtii* con los anteriores ejemplares analizados se encuentra en los bulbos olfatorios. Éstos son pedunculados, de gran tamaño, muy alargados en sentido antero-posterior y presentan su extremo anterior orientado hacia la parte dorsal. No son muy divergentes entre sí y se mantienen bastante juntos a lo largo de todo su trayecto. Los pedúnculos olfatorios son relativamente cortos comparados con el tamaño total de los bulbos, pero permiten una clara separación entre éstos y el cerebro.

El cerebro es bastante alargado en sentido antero-posterior, presenta una medida transversal máxima hacia la zona media, debida, principalmente, al ensanchamiento lateral del paleocortex. La fisura rinal es continua y presenta un trayecto algo sinuoso e inclinado en sentido antero-dorsal, con un punto de inflexión en la zona media del cerebro. A partir de este punto surge el surco suprasilviano, el cual presenta un trayecto relativamente corto. No se observan evidencias de un surco presilviano.

El cerebelo es una estructura de gran tamaño en el cual es posible distinguir el vermis, lateralmente a éste, separados por unos prominentes surcos paramedianos, los hemisferios cerebelares. A diferencia de lo que ocurre en los gliptodontes, el tamaño del vermis no es mucho mayor que el de los hemisferios cerebelares; en este caso es más comparable con lo que sucede en los armadillos. La separación entre el cerebro y el cerebelo parecería estar mediada por un tentorio cerebeloso osificado que abarca todo el

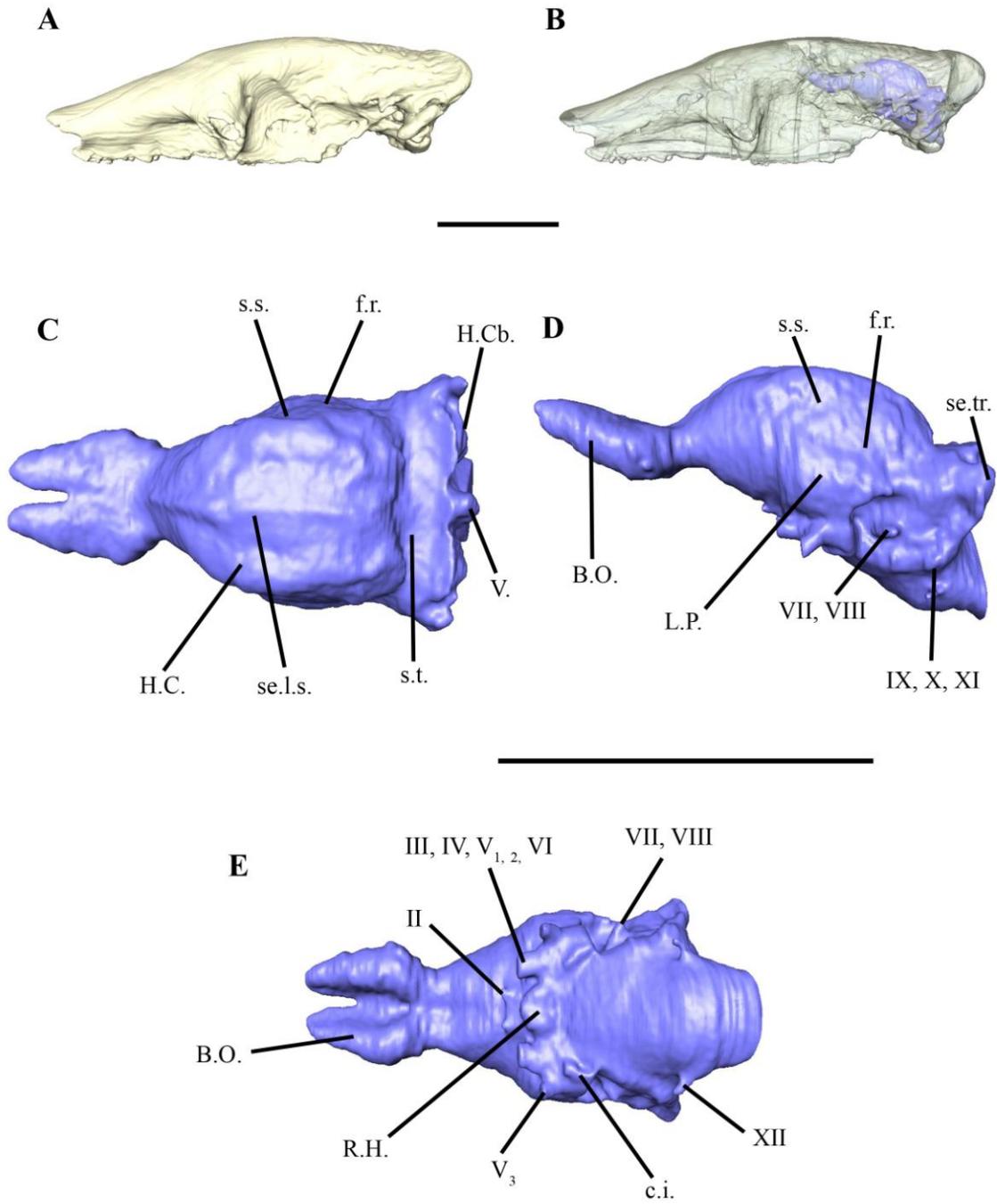


Figura 14: **A**, reconstrucción digital del cráneo de *Pampatherium humboldtii*. **B**, renderización transparente del cráneo para mostrar la ubicación del molde endocraneano. **C**, vista dorsal del molde endocraneano digital. **D**, vista lateral. **E**, vista ventral. La escala representa 10 cm.

ancho del cerebelo. La medida transversal máxima del cerebelo iguala al ancho máximo del cerebro sin alcanzar a superarlo.

En la superficie ventral, en la región media del molde endocraneano se encuentra el nervio óptico (II), posteriormente a éste se observa la región hipofisaria y lateralmente a ésta el trayecto de los nervios III, IV, V_{1, 2} y VI. Ubicado postero-lateralmente a estos últimos nervios se distingue el comienzo del trayecto del nervio V₃, con un recorrido latero-ventral poco acusado. Continuando hacia la región posterior del molde se aprecia el meato auditivo interno (nervios VII y VIII), luego el foramen yugular (nervios IX, X y XI) y por último el nervio hipogloso (XII).

En cuanto a la vasculatura craneal, se distingue el seno longitudinal, el cual transcurre a lo largo de todo el cerebro. Se observa parte del seno transversal en vista lateral. En la región ventral del molde, medialmente a la salida del nervio V₃, se aprecia parte del trayecto de la carótida interna.

Perezosos actuales

Choloepus hoffmanni

El molde endocraneano muestra bulbos olfatorios no muy grandes en comparación con el resto del encéfalo. Son poco divergentes entre sí y poseen unos pedúnculos olfatorios muy cortos, por lo que los bulbos pueden ser considerados sésiles (Figura 15).

El cerebro presenta un patrón de surcos corticales más complejo que el de los armadillos actuales. Se observan los surcos entolateral, lateral, lateral posterior, suprasilviano, pseudosilviano y presilviano (Dozo, 1987, 1994a). La fisura rinal, en vista lateral, presenta un trayecto algo sinuoso, con la porción anterior orientada hacia la región ventral del molde; ésta delimita ventralmente un lóbulo piriforme con un tamaño algo más pequeño que los hemisferios cerebrales. Estos últimos tienen un desarrollo bastante importante, tanto que la medida transversal máxima del cerebro corresponde al ensanchamiento lateral de la región occipito-temporal.

El cerebelo no presenta un gran tamaño, con una medida transversal máxima bastante menor que la del cerebro y está separado de éste por un prominente surco transversal. El vermis se proyecta un poco por encima de los hemisferios cerebelares, pero su medida dorso-ventral no es mayor que la de éstos.

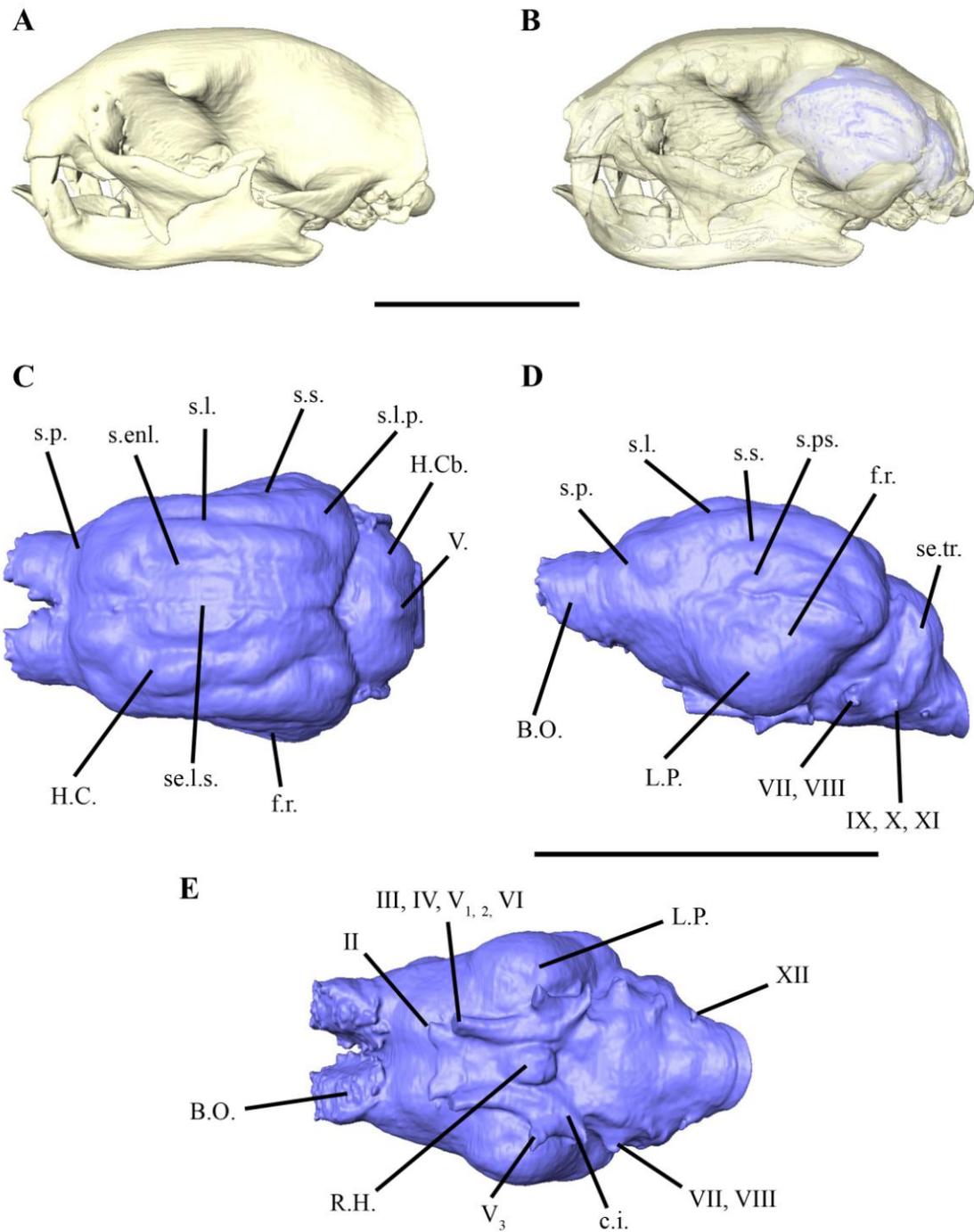


Figura 15: **A**, reconstrucción digital del cráneo de *Choloepus hoffmanni*. **B**, renderización transparente del cráneo para mostrar la ubicación del molde endocraneano. **C**, vista dorsal del molde endocraneano digital. **D**, vista lateral. **E**, vista ventral. La escala representa 5 cm.

En la superficie ventral se observan varios nervios craneanos. Hacia la región anterior se encuentra el nervio óptico (II), posteriormente a éste aparecen los nervios III, IV, V_{1,2} y VI. El trayecto de estos nervios se extiende hasta la zona media del molde donde se aprecia entre ellos la región hipofisaria. Lateralmente a ésta se encuentra el comienzo del trayecto del nervio V₃. Posteriormente, cerca de la base del cerebelo, aparece el meato auditivo interno (nervios VII y VIII), luego el foramen yugular (nervios IX, X y XI) y por último el nervio hipogloso (XII).

Respecto a la vasculatura craneal, se encuentra el seno longitudinal a lo largo de todo el cerebro. A los lados del cerebelo aparece parte del seno transversal y en la superficie ventral del molde se observa parte de la carótida interna.

Bradypus variegatus

El molde endocraneano de esta especie presenta algunas diferencias con respecto al de *C. hoffmanni* que se ajustan con las descripciones previas (Figura 16).

Los bulbos olfatorios son un poco más comprimidos en sentido dorso-ventral, algo más alargados en sentido antero-posterior y poco divergentes. El pedúnculo olfatorio es un poco más largo, lo que produce que los bulbos se encuentren un poco más separados del cerebro, por lo que podrían ser considerados como pedunculados.

El cerebro presenta un patrón de surcos corticales un poco menos complejo que en *C. hoffmanni*. Se observan los surcos lateral, suprasilviano, pseudosilviano y presilviano. La fisura rinal, que se aprecia en vista dorsal y lateral, presenta un recorrido bastante horizontal y poco sinuoso y delimita ventralmente un lóbulo piriforme casi tan grande como los hemisferios cerebrales. El ancho máximo transversal del cerebro se encuentra hacia la parte posterior y corresponde al ensanchamiento de la región occipito-temporal.

El cerebelo es de tamaño pequeño, con una medida transversal máxima bastante menor que la del cerebro y se encuentra separado de éste por un prominente surco transversal. A diferencia de todos de los moldes endocraneanos analizados, el vermis no es la estructura más prominente. De hecho, queda oculto por el desarrollo de los hemisferios cerebelares.

En la superficie ventral, en la región media del cerebro, se encuentra el nervio óptico (II), lateralmente a éste se observa el trayecto de los nervios III, IV, V_{1,2} y VI.

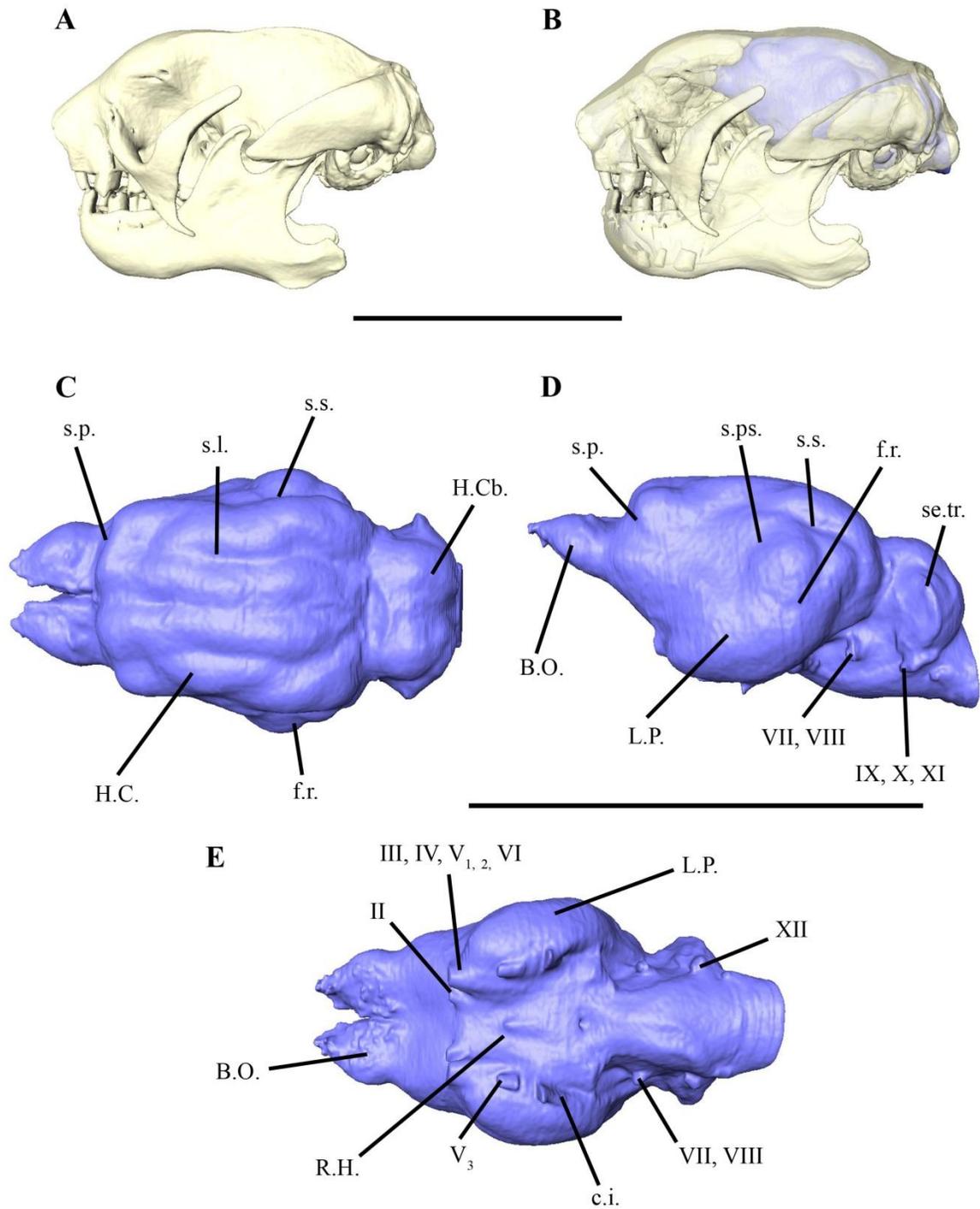


Figura 16: **A**, reconstrucción digital del cráneo de *Bradypus variegatus*. **B**, renderización transparente del cráneo para mostrar la ubicación del molde endocraneano. **C**, vista dorsal del molde endocraneano digital. **D**, vista lateral. **E**, vista ventral. La escala representa 5 cm.

Posteriormente, se puede apreciar de forma tenue la región hipofisaria y a los lados de ésta el comienzo del trayecto del nervio V₃. Hacia la parte posterior del molde, cerca de la base del cerebelo aparece el meato auditivo interno (nervios VII y VII), luego el foramen yugular (nervios IX, X y XII) y por último el nervio hipogloso (XII).

En cuanto a la vasculatura craneal, no se observa claramente el seno sagital. A los lados del cerebelo se encuentra parte del surco transversal y en la región ventral del molde, parte del trayecto del canal carotideo.

Perezosos terrestres

Lestodon armatus

Los bulbos olfatorios presentan una forma algo alargada en sentido antero-posterior. Se observa una orientación de su porción anterior algo divergente, pero la característica más notable que los distingue de lo observado en los perezosos actuales es que se encuentran muy separados entre sí, con una distancia entre ellos casi de la misma medida que el ancho transversal de cada bulbo. Están conectados al cerebro por unos pedúnculos olfatorios de gran tamaño, por lo que los bulbos son claramente pedunculados (Figura 17).

El cerebro presenta, en vista dorsal, una forma bastante rectangular algo alargada en sentido antero-posterior pero que no alcanza a cubrir los bulbos olfatorios ni el cerebelo. Sobre la zona media de los hemisferios cerebrales existe una constricción que separa el lóbulo fronto-parietal del lóbulo temporo-occipital (Dechaseaux, 1962), este último es algo mayor que el primero y marca la medida transversal máxima del cerebro. Los surcos corticales alcanzan un nivel de desarrollo similar al que presentan los perezosos actuales. En vista dorsal se encuentra un surco lateral (surco coronolateral según Dechaseaux, 1962) principalmente sobre el lóbulo fronto-parietal, también se observa parte de los surcos suprasilviano y presilviano. En vista lateral, en forma un poco menos clara, se evidencia un surco que probablemente corresponda al pseudosilviano, el cual estaría de acuerdo con lo descrito por Dechaseaux (1962). Con respecto a la fisura rinal se aprecia de manera más clara la porción anterior, aunque es posible distinguir la porción posterior.

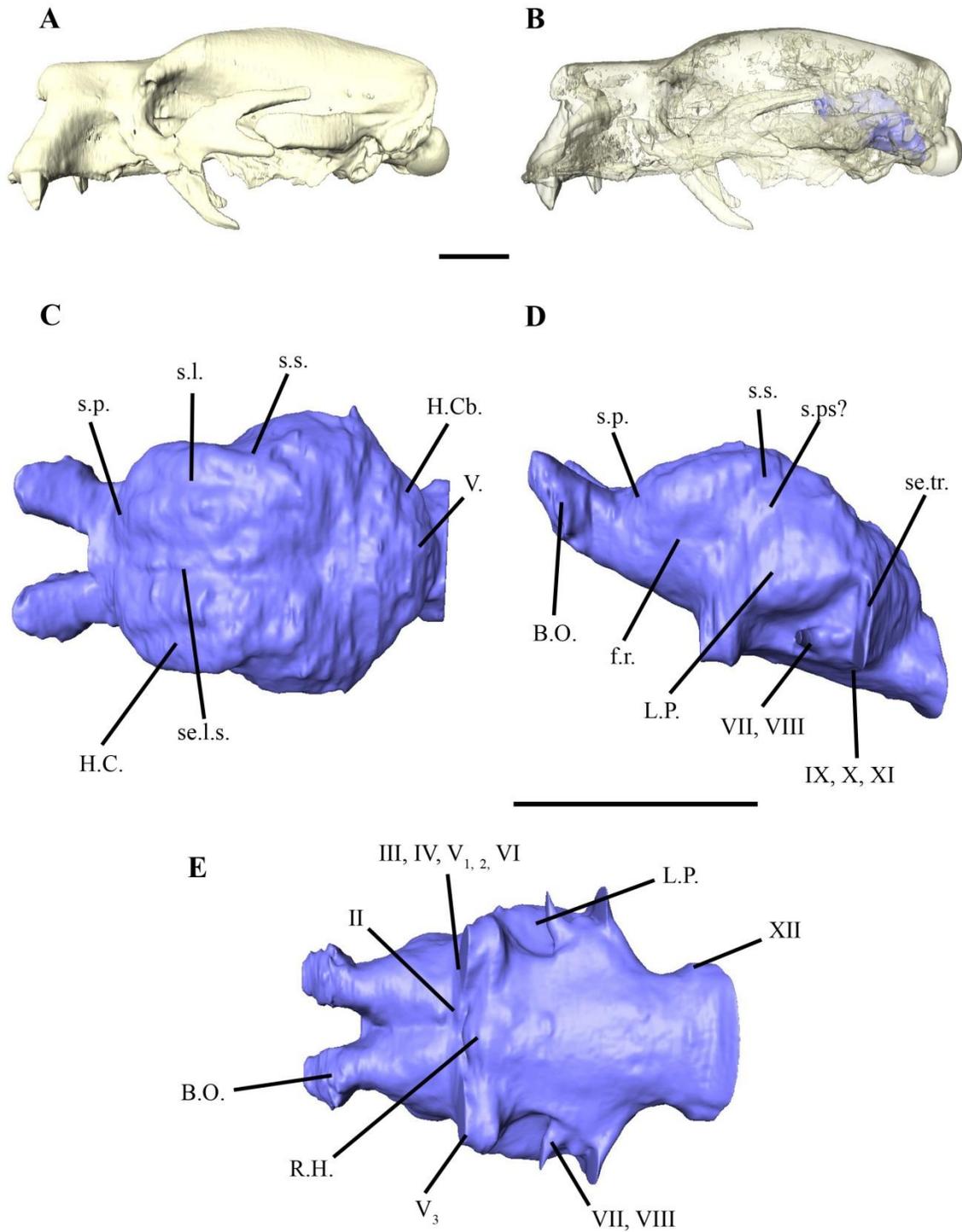


Figura 17: **A**, reconstrucción digital del cráneo de *Lestodon armatus*. **B**, renderización transparente del cráneo para mostrar la ubicación del molde endocraneano. **C**, vista dorsal del molde endocraneano digital. **D**, vista lateral. **E**, vista ventral. La escala representa 10 cm.

La fisura rinal presenta un trayecto bastante sinuoso que delimita un lóbulo piriforme de menor tamaño que el lóbulo temporo-occipital.

El cerebelo presenta un tamaño bastante grande, pero su medida transversal máxima no alcanza a igualar la del cerebro. Aunque no se aprecian de manera totalmente clara, se evidenciarnlos hemisferios cerebelares y el vermis, este último se proyecta un poco por encima de los hemisferios.

En la superficie ventral del molde, en la región media, se encuentra el comienzo del trayecto del nervio óptico (II). Lateralmente a éste aparecen los nervios III, IV, V_{1,2} y VI y todavía más lateralmente se observa el trayecto del nervio V₃. Medialmente a estos nervios y posteriormente al nervio II se aprecia una gran región hipofisaria. Hacia la parte posterior del molde y ubicados por delante de la base del cerebelo, se encuentran el meato auditivo interno (nervios VII y VIII), luego el foramen yugular y por último el nervio hipogloso (XII).

La vasculatura craneal se ve representada por el seno sagital a lo largo de la línea media de los hemisferios cerebrales y por el seno transversal a los lados del cerebelo. En la superficie ventral no hay evidencias claras de la carótida interna.

Glossotherium robustum

El ángulo dorso-ventral entre los bulbos olfatorios y el resto del cerebro es mayor que en *L. armatus*. Los bulbos son pedunculados aunque tienen pedúnculos olfatorios más cortos. Sin embargo, comparte la característica de una gran separación entre ellos (Figura 18).

El aspecto dorsal del cerebro posee una forma rectangular, algo alargada en sentido antero-posterior, que no alcanza a cubrir los bulbos olfatorios o el cerebelo. Se observa un estrangulamiento en la región media de los hemisferios cerebrales que separa el lóbulo fronto-parietal del lóbulo temporo-occipital. En vista lateral, los hemisferios cerebrales tienen una forma bastante globosa, con un gran desarrollo del lóbulo fronto-parietal. En cuanto a los surcos corticales, se aprecia el surco lateral, el surco presilviano y el surco suprasilviano. Sin embargo, no hay evidencias claras de un surco pseudosilviano. La fisura rinal presenta un trayecto algo sinuoso y delimita un lóbulo piriforme de menor tamaño que los hemisferios cerebrales.

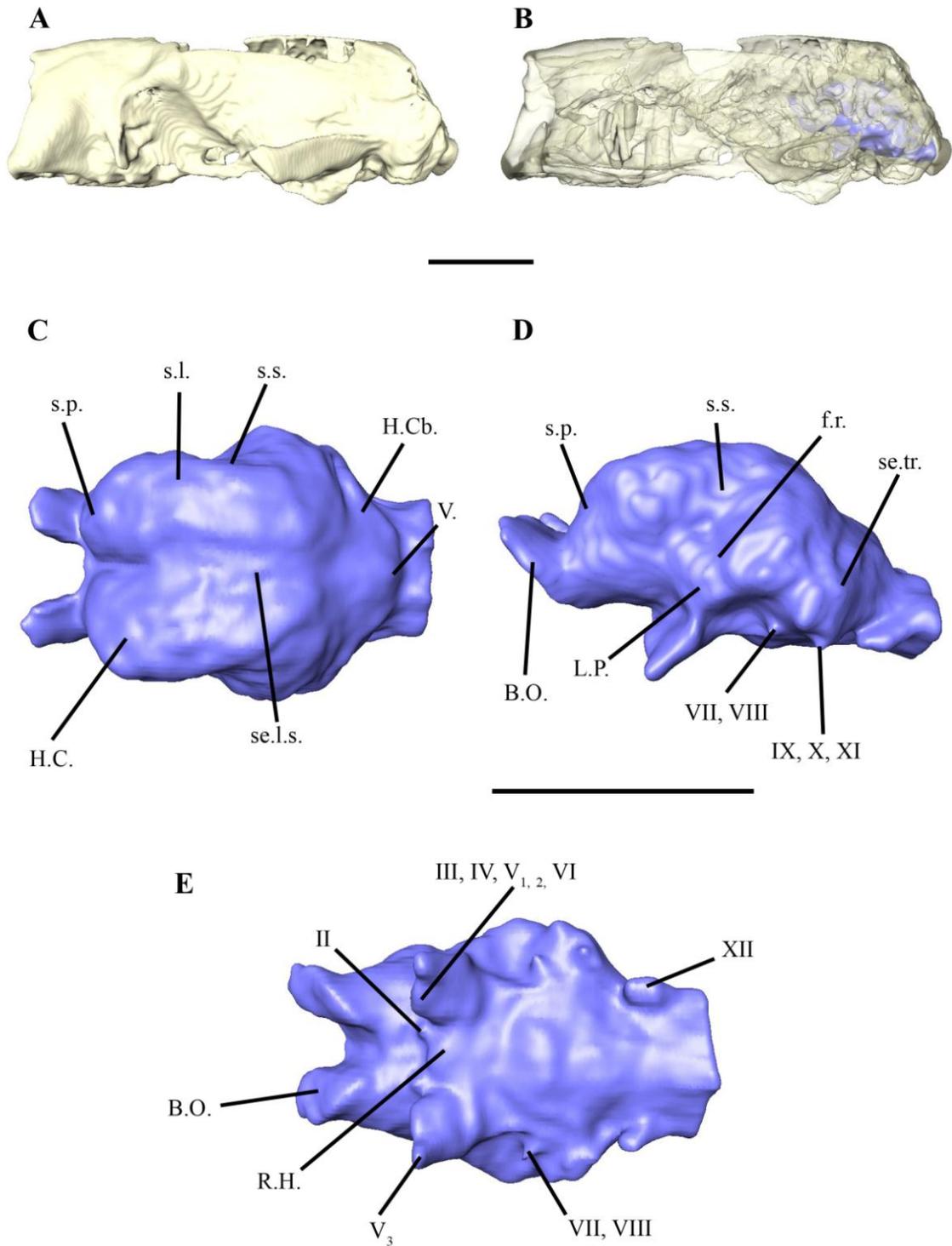


Figura 18: **A**, reconstrucción digital del cráneo de *Glossotherium robustum*. **B**, renderización transparente del cráneo para mostrar la ubicación del molde endocraneano. **C**, vista dorsal del molde endocraneano digital. **D**, vista lateral. **E**, vista ventral. La escala representa 10 cm.

El cerebelo presenta un tamaño relativamente pequeño, su medida transversal máxima es mucho menor que la del cerebro. Se observan los hemisferios cerebelares y el vermis, el cual se proyecta por encima de los anteriores.

En vista ventral, hacia el tercio anterior del molde, se encuentra el nervio óptico (II). Posteriormente a este nervio aparece la región hipofisaria; lateralmente a ésta se observa el comienzo del trayecto de los nervios III, IV, V_{1,2} y VI y más lateralmente el nervio V₃. Hacia la región posterior se encuentra el meato auditivo interno (nervios VII y VIII), luego el foramen yugular y por último el nervio hipogloso (XII).

En cuanto a la vasculatura craneal, se aprecia la parte posterior del seno longitudinal y a los lados del cerebro, el seno transversal. No hay claros indicios de la carótida interna.

Catonyx cuvieri

El molde endocraneano digital constituye la primera descripción del encéfalo en este género de perezosos terrestres (Figura 19).

Los bulbos olfatorios son pedunculados, algo elongados en sentido antero-posterior, poco divergentes entre sí y presentan una gran separación entre ellos.

En vista dorsal, el cerebro presenta una forma más cuadrangular que la observada en los perezosos anteriormente descritos. El estrangulamiento de los hemisferios cerebrales se ubica hacia la región posterior y el lóbulo fronto-parietal está bastante desarrollado lateralmente. En vista lateral, los hemisferios cerebrales presentan un desarrollo algo mayor en la región occipital, mientras que el desarrollo del lóbulo fronto-parietal es muy similar al de *L. armatus*. El esquema de surcos corticales parecería ser un poco más complejo que en los perezosos terrestres antes descritos, ya que se evidencia un surco en el polo occipital que podría homologarse al surco latero-posterior que presenta *C. hoffmanni*. Los restantes surcos corresponden al surco lateral, surco presilviano, surco suprasilviano y surco pseudosilviano. La fisura rinal presenta un recorrido algo sinuoso y delimita un lóbulo piriforme algo más pequeño que el lóbulo temporo-occipital.

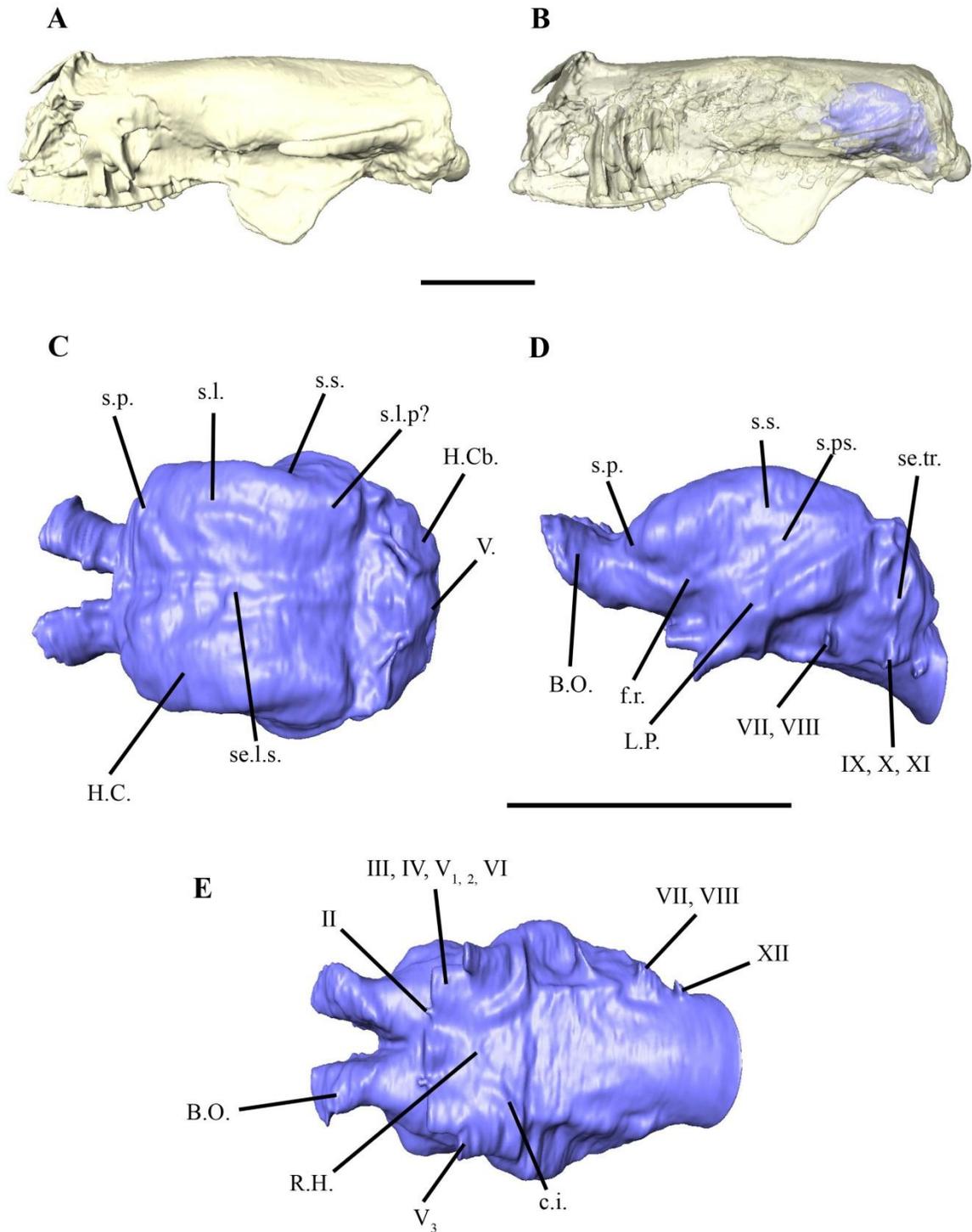


Figura 19: **A**, reconstrucción digital del cráneo de *Catonyx cuvieri*. **B**, renderización transparente del cráneo para mostrar la ubicación del molde endocraneano. **C**, vista dorsal del molde endocraneano digital. **D**, vista lateral. **E**, vista ventral. La escala representa 10 cm.

El cerebelo muestra un desarrollo considerable. En sentido dorso-ventral, sus dimensiones son comparativamente similares a las de *L. armatus*, pero relativamente mayores a las de *G. robustum*. Se distinguen claramente los hemisferios cerebelares y el vermis, éste se proyecta por encima de los hemisferios. La medida transversal máxima del cerebelo es algo menor que la del cerebro, al igual que en los perezosos antes descritos.

En la superficie ventral, hacia el tercio anterior del molde endocraniano se observa el comienzo de trayecto del nervio óptico (II). Lateralmente a este nervio, se encuentra el trayecto de los nervios III, IV, V_{1,2} y VI. El nervio V₃ se origina más postero-lateralmente que en *L. armatus* y *G. robustum*. Medialmente a estos últimos nervios se aprecia la región hipofisaria, la cual presenta un escaso desarrollo. Hacia la región posterior del molde se encuentra el meato auditivo interno (nervios VII y VII), luego el foramen yugular (nervios IX, X y XI) y por último, aunque de manera menos clara, el nervio hipogloso (XII).

En cuanto a la vasculatura craneal, se observa el seno longitudinal a lo largo de la línea media de los hemisferios cerebrales y el seno transversal sobre los lados del cerebelo. En vista ventral, se aprecia parte del recorrido de la carótida interna a los lados de la región hipofisaria.

Análisis cuantitativos

Los resultados de la estimación de masa corporal en base a medidas craneanas en los xenartros extintos y actuales se encuentran en la Tabla 2. Éstos son congruentes con otras estimaciones de masa corporal realizadas en xenartros extintos (Bargo *et al.*, 2000; Vizcaíno *et al.*, 2006, De Esteban-Trivigno *et al.*, 2008) y con datos reportados en la literatura para los xenartros actuales (Crile & Quiring, 1940; Biknevicius, 1999; Smith *et al.*, 2003; De Esteban-Trivigno *et al.*, 2008).

La relación alométrica entre el logaritmo del volumen cerebral vs. el logaritmo de la masa corporal analizada en el total de los datos dio como resultado una pendiente de 0,751 ($r^2 = 0,954$ $P < 0,0001$) y un intercepto de -1,295 (Figura 20). El análisis de los residuos del volumen cerebral en los distintos órdenes de mamíferos muestra que existe una gran variación en la media de los valores obtenidos para cada grupo (Figura 21). Estos resultados son congruentes con aquellos obtenidos por diversos autores (Isler, 2011; Boddy *et al.*, 2012).

Tabla 2: Masa corporal, volumen total de los moldes endocraneanos digitales y volúmenes de las tres regiones de los moldes endocraneanos analizados en xenartros fósiles y actuales.

Espece	Masa corporal (g)	Volumen total del molde endocraneano (cm ³)	Volumen Bulbos Olfatorios (cm ³)	Volumen Cerebro (cm ³)	Volumen Cerebelo (cm ³)	% Bulbos	% Cerebro	% Cerebelo
<i>Glyptodon</i> sp. MACN-Pv 15152	2012000	234,12	17,27	151,72	65,13	7,4	64,8	27,8
<i>Glyptodon</i> sp. Mpa 1104	946000	213,38	10,32	139,02	64,05	4,8	65,1	30,0
<i>Panochthus tuberculatus</i>	1453000	212,61	20,68	135,59	56,29	9,7	63,8	26,5
<i>Doedicurus clavicaudatus</i>	1229000	233,81	19,66	149,25	64,91	8,4	63,8	27,8
<i>Pseudohoplophorus absolutus</i>	209000	100,98	5,71	65,82	29,43	5,7	65,2	29,2
<i>Pampatherium humboldtii</i>	380000	132,93	10,64	91,15	31,14	8,0	68,6	23,4
<i>Glossotherium robustum</i>	1778000	519,05	18,31	409,06	91,68	3,5	78,8	17,7
<i>Lestodon armatus</i>	4613000	796,51	91,68	583,47	174,19	4,9	73,3	21,9
<i>Catonyx cuvierii</i>	795000	338,4	13,44	253,68	71,29	4,0	75,0	21,1
<i>Dasyus novemcinctus</i>	3500	10,17	1,09	6,65	2,43	10,7	65,4	23,9
<i>Dasyus hybridus</i>	4900	13,07	0,96	8,86	3,25	7,3	67,8	24,9
<i>Zaedyus pichiy</i>	1300	6,05	0,64	4,28	1,13	10,6	70,7	18,7
<i>Chaetophractus villosus</i>	3700	14,6	1,39	10,53	2,68	9,5	72,1	18,4
<i>Euphractus sexcinctus</i>	6800	20,65	2,08	14,51	4,06	10,1	70,3	19,7
<i>Bradypus variegatus</i>	3400	28,92	1,23	23,58	4,11	4,3	81,5	14,2
<i>Choloepus hoffmanni</i>	8900	25,95	1,25	21,59	3,12	4,8	83,2	12,0

Posteriormente, se analizaron de forma independiente los datos de placentados y marsupiales. Los placentados presentan una pendiente de 0,770 ($r^2 = 0,961$ $P < 0,0001$) y un intercepto de -1,311. Los marsupiales presentan una pendiente de 0,667 ($r^2 = 0,966$ $P < 0,0001$) y un intercepto de -1,218. Estos resultados son congruentes con datos que presentan Weisbecker & Goswami (2010) e Isler (2011). El análisis comparativo entre estos valores por medio de un ANCOVA mostró que la pendiente de los marsupiales es significativamente menor que la de los placentados ($F = 41,77$ $P < 0,0001$), por lo que a nivel de infraclass ya se observa una diferencia en la relación alométrica entre el tamaño cerebral y el tamaño corporal.

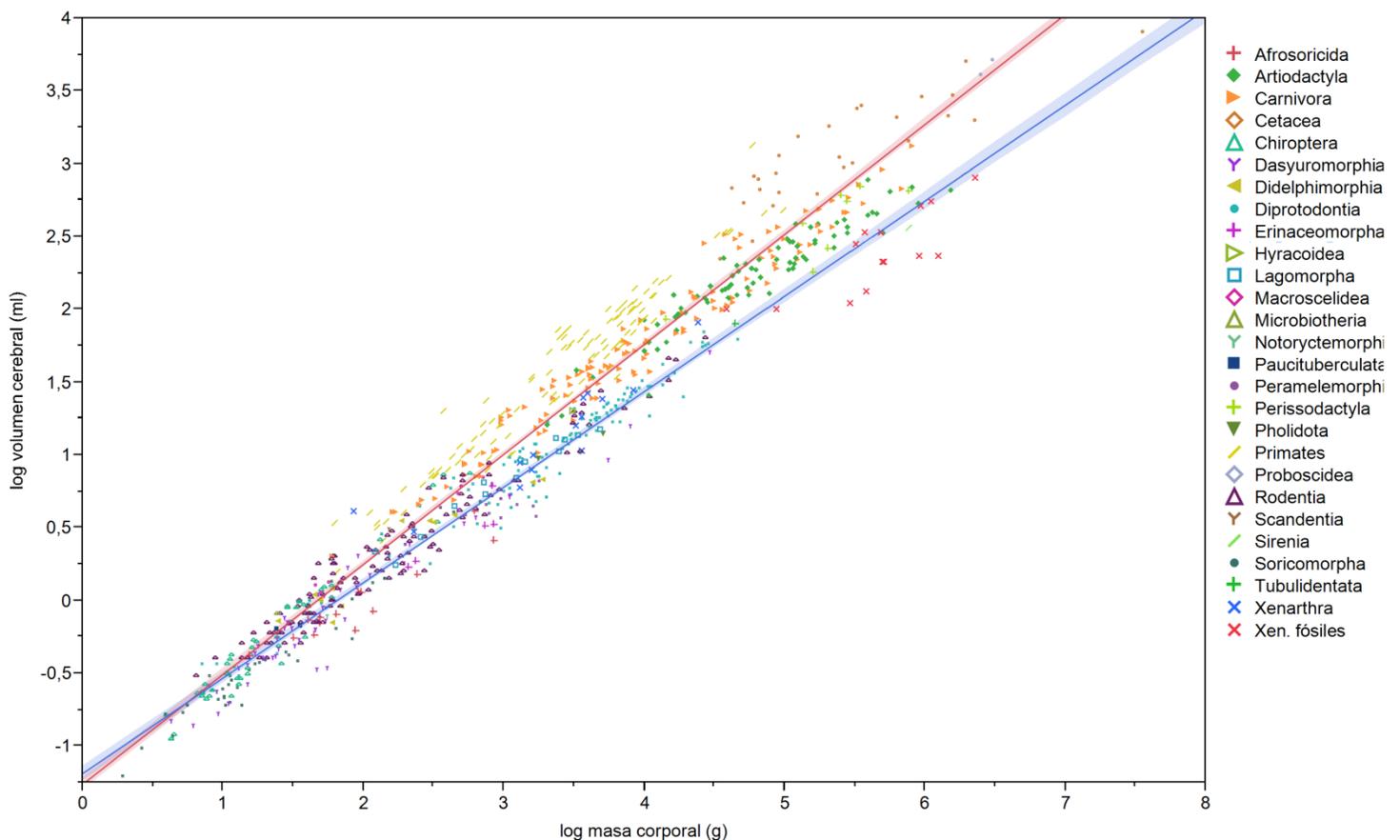


Figura 20: Relación alométrica entre el logaritmo del volumen cerebral y el logaritmo de la masa corporal en mamíferos actuales. Línea roja: regresión en placentados. Línea azul: regresión en marsupiales.

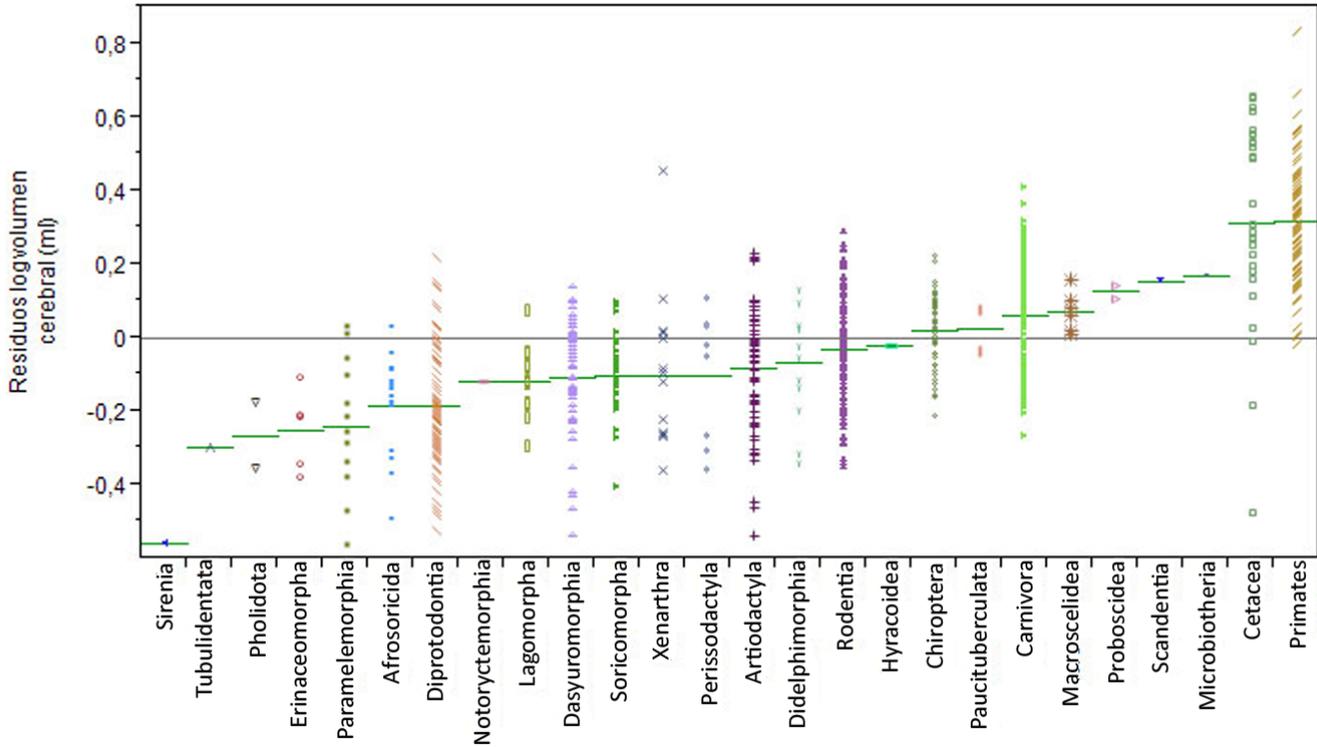


Figura 21: Gráfico de los residuos del volumen cerebral en cada uno de los órdenes de mamíferos actuales. Las líneas verdes representan el valor medio dentro de cada orden

Este mismo análisis se realizó para los distintos órdenes dentro de los placentados con el fin de identificar diferencias en las pendientes dentro de estos mamíferos. Se llevó a cabo solamente en aquellos órdenes que presentaron cinco o más especies, por lo que el total se redujo a 13 órdenes (Afrosoricida, Artiodactyla, Carnivora, Cetacea, Chiroptera, Erinaceomorpha, Lagomorpha, Macroscelidea, Perissodactyla, Primates, Rodentia, Soricomorpha y Xenarthra). Los valores de las pendientes obtenidas se encuentran en la Tabla 3 y presentan un rango entre 0,51 y 0,84. El análisis de covarianza muestra que cuatro órdenes presentan diferencias significativas en sus valores de pendiente con respecto al resto. Éstos son, Artiodactyla, Cetacea, Chiroptera y Primates. Los restantes órdenes tienen un rango en la pendiente que va desde 0,56 hasta 0,72. El análisis de covarianza entre éstos muestra que no existen diferencias significativas en el valor de la pendiente (ANCOVA, $F = 1,303$ $P = 0,240$), pero sí en el valor del intercepto (ANCOVA, $F = 35,415$ $P < 0,0001$). Según el test a posteriori de Tukey, los órdenes que presentan mayor

valor en el intercepto son Carnivora, Perissodactyla y Macroscelidea, seguidos en forma decreciente por Xenarthra, Rodentia, Lagomorpha, Soricomorpha, Erinaceomorpha y Afrosoricida.

Al realizar el análisis de la relación alométrica teniendo en cuenta las agrupaciones ordinales entre los mamíferos, la pendiente presenta una gran variación en los valores de cada grupo (Tabla 3). Estos resultados muestran que, si bien existe una tendencia alométrica general entre todos los mamíferos y con un alto valor significativo, las relaciones filogenéticas también influyen en los resultados, como ya había sido observado por Isler (2011) y Boddy *et al.* (2012). De esta manera, se puede ver que algunos órdenes de mamíferos presentan pendientes menores a 0,75 mientras que otros presentan pendientes por encima de este valor.

Tabla 3: Valores obtenidos en el análisis de la relación log masa corporal vs. log volumen cerebral en los distintos órdenes de placentados

	N	Pendiente	Intercepto	r²
Afrosoricida	14	0,564	-1,117	0,883
Artiodactyla	75	0,585	-0,578	0,903
Carnivora	128	0,681	-0,959	0,962
Cetacea	27	0,516	0,290	0,762
Chiroptera	45	0,847	-1,403	0,956
Erinaceomorpha	5	0,725	-1,476	0,785
Lagomorpha	14	0,615	-1,006	0,965
Macroscelidea	6	0,670	-1,045	0,995
Perissodactyla	8	0,647	-0,853	0,778
Primates	108	0,818	-1,208	0,937
Rodentia	122	0,663	-1,134	0,949
Soricomorpha	37	0,713	-1,351	0,943
Xenarthra	14	0,606	-0,907	0,791

De esta manera, se puede apreciar que entre los distintos órdenes de mamíferos existen grandes diferencias en la relación alométrica entre el tamaño cerebral y el tamaño corporal, en los cuales no solo hay una variación en el grado (representado por el valor del intercepto) sino también en los valores de la pendiente. Por estas razones, realizar un

estudio del cociente de encefalización considerando el total de los datos puede no ser lo más conveniente para analizar un grupo en particular. Es por esto que, para analizar el cociente de encefalización en los xenartros fósiles, se utilizaron solamente los datos de xenartros.

Con la estimación de la masa a partir de la media aritmética, la regresión lineal en los datos de xenartros fósiles presenta un valor de pendiente de 0,624 ($r^2 = 0,656$ $P < 0,001$) y un intercepto de -1,266. A partir de la media geométrica, el valor de la pendiente es 0,738 ($r^2 = 0,784$ $P < 0,001$) y el intercepto es -1,788. El análisis de covarianza entre los datos de xenartros actuales y xenartros fósiles muestra que no existen diferencias significativas ni en la pendiente ni en el intercepto entre los xenartros actuales y los fósiles. Este resultado es el mismo para la estimación a partir de la media geométrica (ANCOVA, $F = 0,152$ $P = 0,699$) o a partir de la media aritmética (ANCOVA, $F = 0,086$ $P = 0,771$). Estos resultados demuestran que es posible considerar una regresión lineal tomando en conjunto los datos de xenartros fósiles y actuales.

Para el análisis del cociente de encefalización en el conjunto de mamíferos (CE_T) se utilizó la ecuación $E_e = 0,050 m^{0,751}$. Dos grupos presentan los valores más elevados: primates y cetáceos (Figura 22). A su vez, como mencionaran Boddy *et al.* (2012), estos dos grupos también presentan una elevada variación en los valores de CE. Otros grupos de mamíferos, como artiodáctilos, roedores y carnívoros, también presentan cierta variación en los valores del CE, aunque el rango de variación es menor. Los xenartros actuales presentan valores que no difieren significativamente del resto de los órdenes.

El análisis del cociente de encefalización de los xenartros (CE_X) se llevó a cabo utilizando la ecuación $E_e = 0,192 m^{0,551}$ (Tabla 4). Ésta fue obtenida a partir de una regresión lineal del conjunto de xenartros actuales y fósiles, utilizando en estos últimos la masa estimada a partir de la media geométrica, ya que ésta presentó un mayor valor de r^2 . En los xenartros actuales no se encontraron diferencias entre el CE calculado de la forma clásica (CE_T) o a partir de la ecuación del total de xenartros (CE_X). Por otra parte, en ambos cálculos se mantiene que el promedio de CE en los Pilosa (1,32 y 1,501) es mayor que el de los Cingulata (0,697 y 0,833). Un ANOVA entre los dos grupos muestra que para el CE_T no hay diferencias significativas entre la media de ambos grupos (ANOVA, $F_{1, 12} = 4,012$ $P =$

0,068), mientras que para el CE_X sí hay diferencias significativas entre la media de ambos grupos (ANOVA, $F_{1,12} = 15,746$ $P = 0,001$).

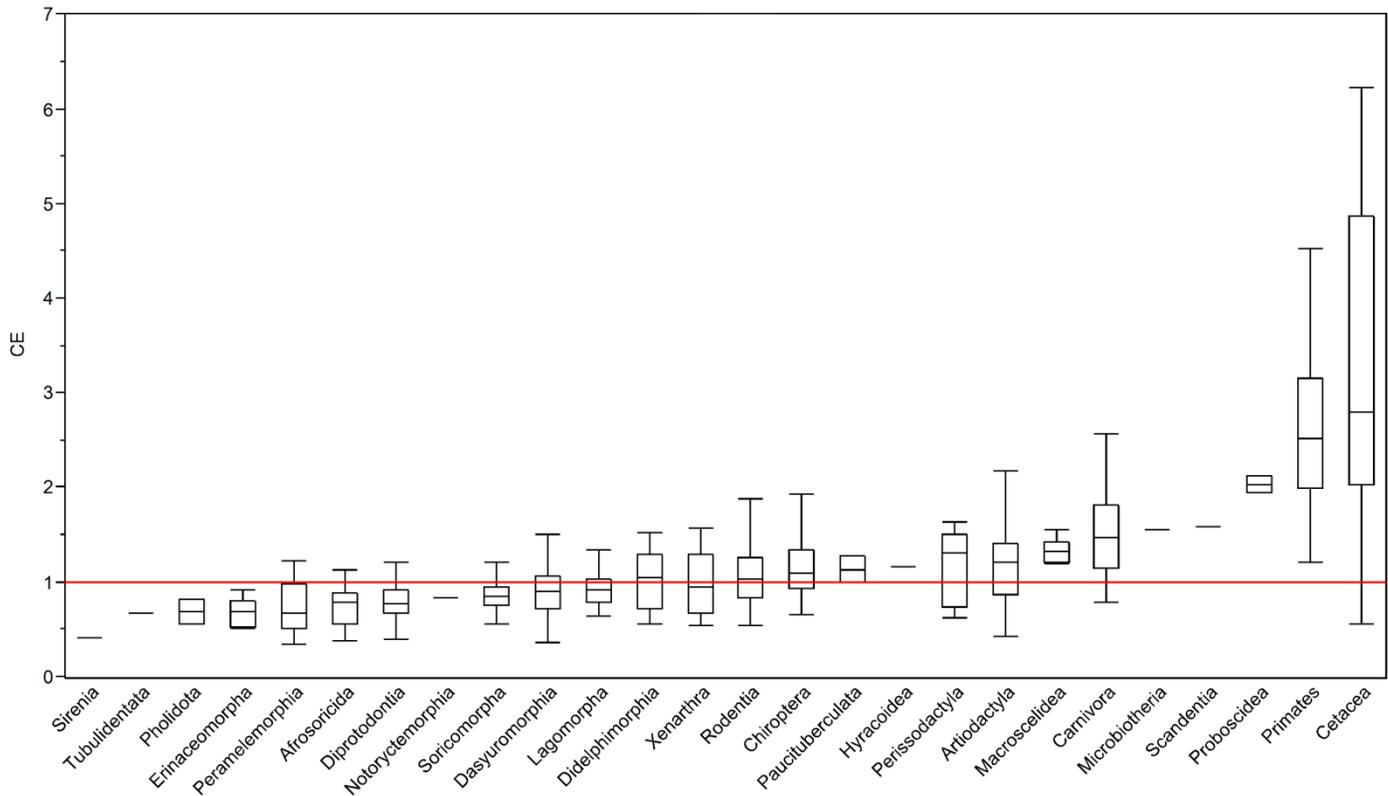


Figura 22: Box plots de los valores del cociente de encefalización en los distintos órdenes, obtenidos a partir de la ecuación total de mamíferos. La línea marca el valor de $CE = 1$

En los xenartros fósiles existe una diferencia más notoria entre los valores de CE calculados mediante la ecuación del total de mamíferos (CE_T) y mediante la ecuación de xenartros (CE_X). En el primer caso, los valores son bajos, están comprendidos entre 0,16 (*Glyptodon* sp. MACN-Pv 15152) y 0,45 (*Megalonyx*). Mientras que los valores calculados mediante la ecuación de xenartros resultan en un rango de entre 0,56 (*Vassallia*) y 1,51 (*Megalonyx*) (Tabla 4). Estos resultados dan cuenta de la diferencia entre las pendientes en cada una de las ecuaciones utilizadas. Debido a que la pendiente de la ecuación de xenartros es menor que la del total de mamíferos, las especies de gran tamaño se apartan en menor medida del valor esperado, por lo tanto el CE es más próximo a 1. El ANOVA entre Pilosa y Cingulata fósiles muestra que existen diferencias significativas entre los valores

medios del CE_x (ANOVA, $F_{1,12} = 24,109$ $P = 0,0004$) como también para los valores del CE_T (ANOVA, $F_{1,12} = 11,729$ $P = 0,005$), siendo la media de los Pilosa en ambos casos mayor a la media de los Cingulata.

Tabla 4: Cociente de encefalización (CE) en xenartros fósiles y actuales. CE_T , calculado en base a la ecuación del total de los mamíferos actuales. CE_x , calculado a partir de la ecuación de los xenartros actuales y fósiles.

	CE_T	CE_x
<i>Glyptodon</i> sp. MACN-Pv 15152	0,159	0,641
<i>Glyptodon</i> sp. Mpa 11-04	0,226	0,810
<i>Panochthus tuberculatus</i>	0,220	0,794
<i>Doedicurus clavicaudatus</i>	0,241	0,870
<i>Pseudohoplophorus absolutus</i>	0,398	1,005
<i>Pampatherium humboldtii</i>	0,171	0,583
<i>Glossotherium robustum</i>	0,341	1,388
<i>Lestodon armatus</i>	0,271	1,316
<i>Catonyx cuvierii</i>	0,368	1,310
<i>Hapalops</i>	0,342	0,773
<i>Megalonyx</i>	0,447	1,514
<i>Paramylodon harlani</i>	0,319	1,344
<i>Nothrotherium shastensis</i>	0,411	1,351
<i>Vassallia maxima</i>	0,174	0,560
<i>Ch. vallerosus</i>	0,818	0,896
<i>Tolypeutus mataco</i>	0,775	0,885
<i>Ch. truncatus</i>	1,017	0,785
<i>Cabassous</i>	1,066	1,453
<i>Myrmecophaga</i>	0,839	1,647
<i>Tamandua</i>	1,047	1,410
<i>Cyclopes</i>	2,898	1,839
<i>Dasypus novemcinctus</i>	0,443	0,591
<i>Dasypus hybridus</i>	0,443	0,630
<i>Zaedyus pichiy</i>	0,555	0,606
<i>Chaetophractus villosus</i>	0,610	0,822
<i>Euphractus sexcinctus</i>	0,547	0,832
<i>Bradypus variegatus</i>	1,289	1,706
<i>Choloepus hoffmanni</i>	0,561	0,901

Una comparación entre los resultados de xenartros fósiles y actuales, sin tener en cuenta la división entre Pilosa y Cingulata, muestra que los valores medios para el CE_T son significativamente mayores en los actuales que en los fósiles (ANOVA, $F_{1,26} = 13,876$ $P = 0,001$), mientras que los valores medios para el CE_X no presentan diferencias significativas entre ambos grupos (ANOVA, $F_{1,26} = 0,128$ $P = 0,723$). Por último, al tener en cuenta la separación entre fósiles, actuales, Pilosa y Cingulata, el ANOVA presenta diferencias significativas entre los grupos para el CE_T (ANOVA, $F_{3,24} = 8,496$ $P = 0,0005$). El test de Tukey muestra que esta diferencia se da entre los Pilosa actuales y el resto de los grupos. El análisis realizado para el CE_X también presenta diferencias significativas entre los grupos (ANOVA, $F_{3,24} = 12,338$ $P < 0,0001$) Sin embargo, el test de Tukey dice que estas diferencias se dan entre Cingulata y Pilosa pero no entre los representantes actuales y fósiles de éstos grupos.

Las relaciones alométricas evaluadas hasta aquí consideran solamente el volumen total del cerebro, pero no tienen en cuenta cómo es la relación entre cada una de sus regiones.

El volumen y el porcentaje que ocupan los bulbos olfatorios, el cerebro y el cerebelo, con respecto al volumen total del molde endocraneano, en los xenartros actuales y fósiles se encuentran en la Tabla 2.

El ANOVA entre Cingulata y Pilosa, tomando en conjunto los actuales y los extintos, presenta diferencias significativas entre ellos a nivel del tamaño de los bulbos olfatorios (ANOVA, $F_{1,14} = 23,29$ $P < 0,001$), los mayores valores se encuentran en Cingulata. A nivel del cerebro y del cerebelo no se encuentran diferencias significativas. Posteriormente, se llevo a cabo el mismo análisis entre Cingulata actuales y fósiles y Pilosa actuales y fósiles. En este caso, a nivel de los bulbos olfatorios existen diferencias significativas (ANOVA, $F_{3,12} = 12,49$ $P = 0,0005$). El test de Tukey muestra que las diferencias se dan entre los Cingulata actuales y los Pilosa actuales y fósiles ($p < 0,005$) y entre los Cingulata fósiles y los Pilosa fósiles ($p < 0,05$); en ambos casos los mayores valores los presentan los Cingulata. A nivel del cerebro, se encuentran diferencias significativas entre los grupos (ANOVA, $F_{3,12} = 105,47$ $P < 0,0001$). Según el test de Tukey, los únicos grupos que no presentan diferencias significativas son los Cingulata actuales y los Pilosa actuales, ambos tienen los mayores valores. Por último, a nivel del

cerebelo también se encuentran diferencias significativas (ANOVA, $F_{3,12} = 59,75$ $P < 0,0001$). El test de Tukey muestra nuevamente que entre los únicos grupos que no hay diferencias significativas son los Cingulata actuales y los Pilosa actuales, aunque en este caso, presentan los valores más bajos.

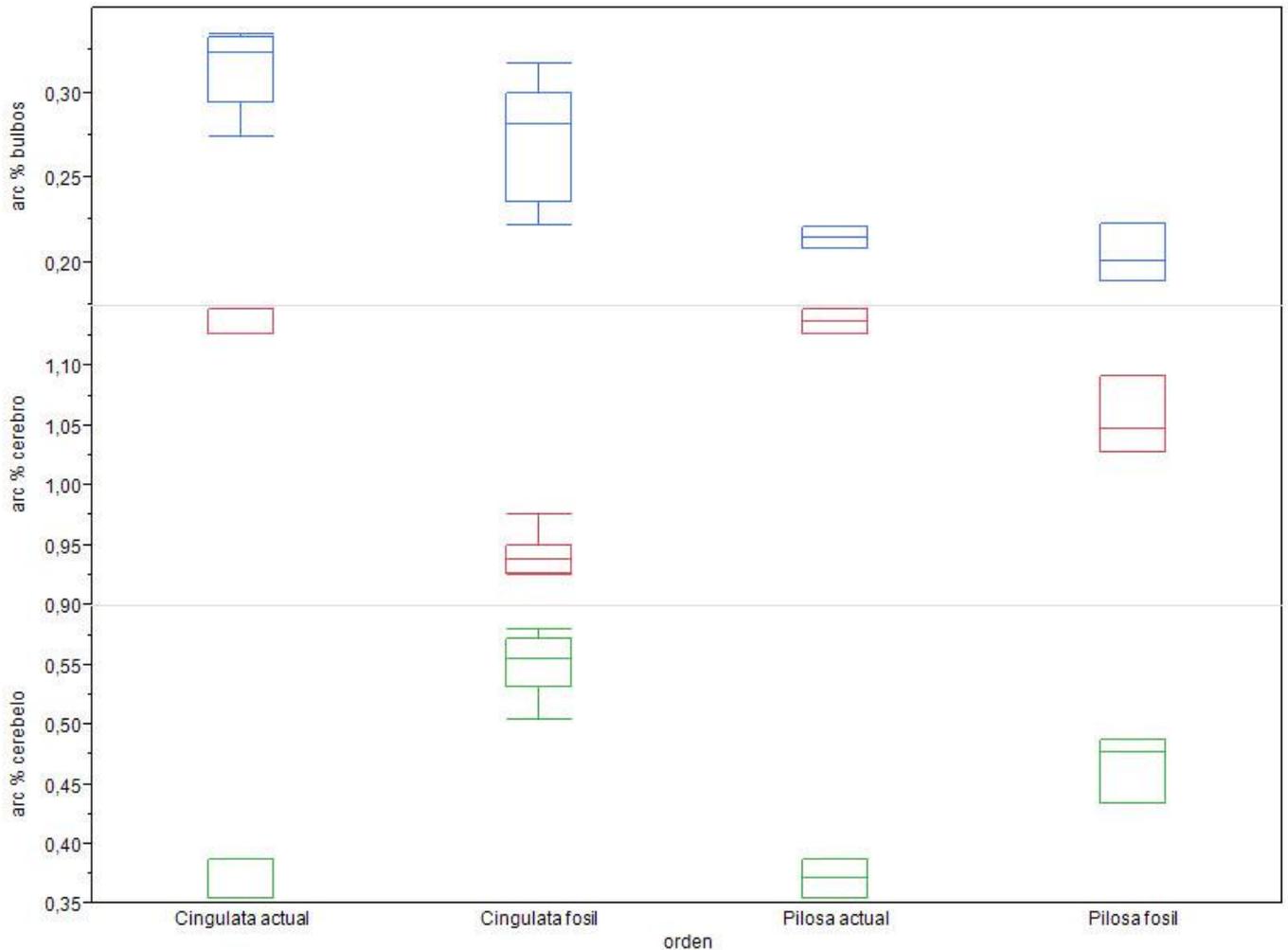


Figura 23: Box plots de las proporciones de los bulbos olfatorios, cerebro y cerebelo, expresados como el arcoseno del porcentaje del volumen total del molde endocraneano

A partir de estos resultados se observa que entre los xenartros, en relación al tamaño total del molde endocraneano, los armadillos presentan proporcionalmente los mayores bulbos olfatorios, seguidos de los gliptodontes y por último los perezosos arborícolas y terrestres. En cuanto a la región cerebral, la mayor proporción se encuentra en los armadillos y perezosos arborícolas, seguidos por los perezosos terrestres y en menor proporción que todos, los gliptodontes. Por último, el grupo que presenta la mayor

proporción de tamaño del cerebelo son los gliptodontes, seguidos por los perezosos terrestres y por último los armadillos y perezosos arborícolas (Figura 23).

En la Tabla 5 se encuentran los datos de masa corporal, tamaño cerebral y tasa metabólica basal en xenartros actuales. El análisis de los residuos del tamaño cerebral y la tasa metabólica muestra que no hay una correlación positiva entre ellos (Figura 24). Si se toman en cuenta de manera independiente los Pilosa y Cingulata, se aprecia una relación negativa entre estas variables. A su vez, existe una clara división entre Pilosa y Cingulata, en la que tanto los Tardígrada como los Vermilingua (excepto Cabassous) presentan tamaños cerebrales mayores que los Cingulata, esto es independiente de la masa corporal y para cualquier tasa metabólica basal.

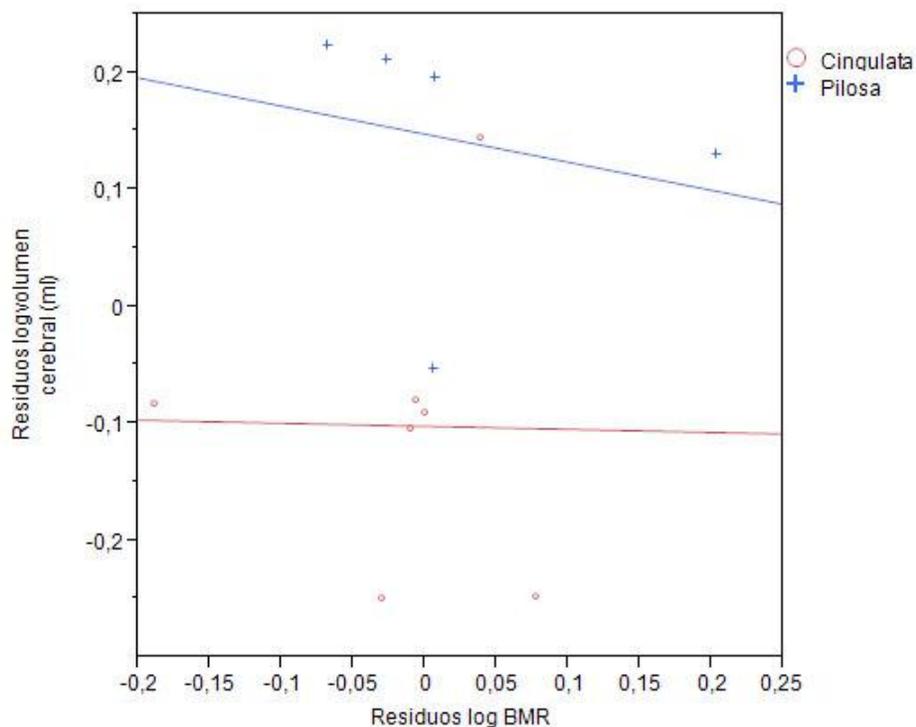


Figura 24: Relación entre los residuos del volumen cerebral y la tasa metabólica basal en Cingulata y Pilosa actuales.

Tabla 5: Logaritmo de la masa corporal y volumen cerebral obtenidos en este trabajo, y logaritmo de la masa corporal y tasa metabólica basal obtenidos de McNab (2008) para xenartros actuales.

	log masa corporal (g)	log volumen cerebral (ml)	log masa corporal (g)	log BMR (kJ/h)
Ch. vallerosus	3,119	0,954	3,045	0,795
Tolypeutus mataco	3,212	1	3,064	0,625
Cabassous	3,594	1,426	3,581	1,206
Dasypus novemcinctus	3,544	1,007	3,521	1,204
Zaedyus pichiy	3,114	0,782	3,241	0,905
Chaetophractus villosus	3,568	1,164	3,657	1,210
Euphractus sexcinctus	3,833	1,315	3,913	1,395
Bradypus variegatus	3,531	1,461	3,579	1,139
Choloepus hoffmanni	3,949	1,414	3,628	1,205
Myrmecophaga	4,386	1,917	4,486	1,718
Tamandua	3,567	1,398	3,398	1,245
Cyclopes	1,934	0,614	2,396	0,364

DISCUSIÓN

Morfología endocraneana

Armadillos actuales

Las descripciones de los moldes endocraneanos de los xenartros actuales presentadas en este trabajo son congruentes con las reportadas previamente por diversos autores.

Como mencionara Dozo (1989a, 1998) y como se muestra en éste trabajo, los armadillos actuales presentan cierta variación en la morfología encefálica entre las distintas especies, aunque algunas características son comunes a todas ellas. Los bulbos olfatorios alcanzan un gran desarrollo, ocupan una fracción del total del molde endocraneano cercana al 10% (Tabla 1). El cerebro tiene un patrón de surcos corticales poco complejo, representado por dos surcos: el surco suprasilviano y el surco presilviano. Existe un gran desarrollo del lóbulo piriforme, evidenciado por una posición bastante elevada de la fisura rinal, la cual en todos los ejemplares presenta una rama anterior y una posterior. El cerebelo también presenta un desarrollo bastante importante, con una fracción del total del molde endocraneano de entre 18 y 25% (Tabla 1). Estos valores del tamaño cerebelar representan una de las mayores proporciones en relación al tamaño total del encéfalo dentro de los mamíferos (Clark *et al.*, 2001). Grandes bulbos olfatorios y el cerebro poco desarrollado, son características de un estado basal en la evolución del encéfalo de los mamíferos, similar a lo que ocurre en marsupiales y monotremas (Macrini *et al.*, 2007a, b; O’Leary *et al.*, 2013).

Algunas de las diferencias en la morfología encefálica de los armadillos actuales pueden relacionarse con las distintas agrupaciones filogenéticas del grupo. Aquellas especies que se encuentran más cercanamente emparentadas entre sí presenten mayores similitudes en su morfología encefálica. Por ejemplo, Dozo (1998) muestra que *Chaetophractus* y *Euphractus* presentan el mismo esquema de surcos corticales. Estos dos géneros junto con *Zaedyus* conforman la tribu Euphractini, la cual se muestra sustentada filogenéticamente por caracteres craneodontarios y moleculares, aunque las hipótesis de

cómo se encuentran relacionados entre ellos todavía presentan algunas discrepancias (Gaudin & Wible, 2006; Delsuc & Douzery, 2008). A partir de los moldes endocraneanos digitales de *C. villosus*, *E. sexcinctus* y *Z. pichiy* aquí analizados, se aprecia que, como era esperado, *C. villosus* y *E. sexcinctus* tienen una gran similitud en la morfología general del molde y no solamente en el esquema de surcos. A su vez, *Z. pichiy* presenta un molde en el que la morfología y el esquema de surcos corticales se asemejan mucho a los que muestran los moldes de *C. villosus* y *E. sexcinctus* y difiere en mayor medida de los moldes digitales de las dos especies del género *Dasypus* (Figuras 4 y 5). En efecto, los moldes endocraneanos digitales de *D. novemcinctus* y *D. hybridus* muestran muy poca diferencia entre ellos, corroborando la estrecha relación filogenética entre estas especies.

Este análisis podría extenderse al otro grupo que de acuerdo a las reconstrucciones filogenéticas ha presentado problemas, los Tolypeutinae, conformado por los géneros *Tolypeutes*, *Priodontes* y *Cabassous* (Gaudin & Wible, 2006). Aunque en este trabajo no se obtuvieron moldes endocraneanos de ninguna de las especies pertenecientes a esta subfamilia, se podría realizar una aproximación a partir de las descripciones e ilustraciones de Gervais (1869), con la cautela de que solo ilustra la vista dorsal. En este caso, parecería existir una mayor similitud entre *Priodontes* y *Tolypeutes*. Sin embargo, los análisis filogenéticos moleculares (Delsuc & Douzery, 2008) y morfológicos (Gaudin & Wible, 2006) muestran que esta relación es la que presenta menor soporte. Es de destacar que el molde endocraneano de *Tolypeutes* ilustrado en vista dorsal por Gervais (1869) presenta una morfología similar a la de los eufractinos. Esto podría ser congruente con alguna de las reconstrucciones filogenéticas presentadas por Gaudin & Wible (2006, figuras 6.1 y 6.8A), que colocan a *Tolypeutes* como el taxón hermano de los eufractinos y con las reconstrucciones filogenéticas de Delsuc *et al.* (2002, 2003) que reconocen a las subfamilias Tolypeutinae y Euphractinae como taxones hermanos. Sin embargo, sería necesario realizar un análisis de los moldes endocraneanos completos en estas especies para poder evaluar esta hipótesis.

La relación entre similitudes morfológicas del cerebro y su implicancia filogenética se ha analizado en varios grupos, como los vivérridos (Radinsky 1975), roedores caviomorfos (Dozo, 1997), marsupiales (Haight & Murray, 1981) y la subfamilia Caninae dentro de los Carnivora (Lyras & Van der Geer, 2003). En estos trabajos, las relaciones

filogenéticas se ven sustentadas principalmente por la homologación de los surcos corticales, mientras que la forma general del encéfalo aporta menos información. En el caso de los armadillos, si bien existe cierta variación en la configuración de surcos corticales que, a su vez, puede ser relacionada con las diferentes agrupaciones sistemáticas, la variación en la forma del encéfalo puede ser un dato que aporte información a los estudios filogenéticos dentro de este grupo, aunque sería necesario contar con mayor cantidad de moldes endocraneanos para poder realizar una mejor evaluación.

Gliptodontes

Los cuatro géneros de gliptodontes pleistocénicos analizados muestran un molde endocraneano bastante similar en su morfología general y son congruentes con aquellos primeros moldes analizados por Serres (1865) y Gervais (1869). Es posible observar algunas variaciones morfológicas pero, al igual que en los armadillos actuales, algunos rasgos generales son comunes entre estas especies. Los bulbos olfatorios tienen un gran desarrollo y, en relación al volumen total del molde, presentan una fracción algo menor que la de los armadillos actuales (Tabla 1, Figura 22). El cerebelo representa una gran fracción del molde endocraneano (26 a 30%), siendo incluso algo mayor que en los armadillos, mientras que el cerebro presenta un menor desarrollo y menos complejidad que en ese clado (Tabla 1, Figura 22). Estos resultados son congruentes con las observaciones realizadas por Gervais (1869) acerca del pequeño tamaño del cerebro de los gliptodontes y de que éstos presentan un gran cerebelo.

Al igual que los armadillos actuales, los gliptodontes en general presentan un encéfalo bastante primitivo, incluso menos complejo que en aquellos. Como ya se mencionó, es posible distinguir solo un surco neocortical, que, por su posición y orientación, es homologado con el surco suprasilviano. Este surco fue descrito por Gervais (1869: 45) el cual según él delimita la circunvolución silviana: “...*montre une sorte de circonvolution rappelant la circonvolution sylvienne, et qui est elle-même labourée antérieurement par un ou deux sillons obliques assez évidents.*” Aunque el autor menciona un posible segundo surco oblicuo en *G. clavipes*, en los moldes digitales obtenidos en este trabajo no es evidente la presencia de otro surco, por lo que en los gliptodontes no se encontraría el surco presilviano presente en los Dasypodidae. Gervais (1869: 43) menciona la presencia de los

colículos superiores e inferiores en el fondo del surco transversal: “*Un large sillon transversal sépare les hémisphères cérébraux du cervelet... Dans le fond de ce sillon étaient à nu les tubercules quadrijumeaux.*” Sin embargo no queda claro si efectivamente pudo observarlos o solo menciona su presencia, ya que en la figura a la que hace referencia no es posible observarlos. En los moldes digitales de *Glyptodon* sp. no hay evidencias de que permitan asegurar que son visibles. Es probable que Gervais sólo hiciera mención a su presencia pero no los hubiera visto representados.

Este carácter primitivo del encéfalo de los gliptodontes no solo es característico de las formas más derivadas y recientes en el tiempo, como lo son *Glyptodon* sp., *P. tuberculatus* y *D. clavicaudatus* de edad Pleistoceno, sino que también es observable en al menos una forma más basal y anterior en el tiempo como *P. absolutus*, de edad Mioceno.

Como sucede en los armadillos actuales, aquellos gliptodontes cercanamente emparentados (*Glyptodon* sp., *P. tuberculatus* y *D. clavicaudatus*) presentan moldes endocraneanos con una morfología bastante similar entre ellos, aunque es posible distinguir algunas características que pueden estar relacionadas a su afinidad filogenética. Si bien los tres géneros presentan cierto grado de diferencia entre ellos, *Panochthus* parecería apartarse en mayor medida del esquema general que muestran los otros dos géneros. La principal diferencia se encuentra en el tamaño y orientación de los bulbos olfatorios. Entre los gliptodontes, *P. tuberculatus* presenta la mayor proporción en el tamaño de los bulbos (Tabla 1) y están orientados más lateral y ventral que en el resto (Figura 11). Esta particular configuración podría estar relacionada con el gran desarrollo de los senos paranasales, los cuales podrían haber provocado un desplazamiento de los bulbos olfatorios hacia la región ventral del cráneo. Tanto en *Glyptodon* sp. como en *D. clavicaudatus*, los senos paranasales no presentan el gran desarrollo que se observa en *P. tuberculatus* y los bulbos olfatorios no muestran el desplazamiento ventral que presenta este último (Figura 25). Se podría suponer entonces que efectivamente serían los senos paranasales los que afectarían la disposición de los bulbos en *P. tuberculatus*. Un gran desarrollo de los senos paranasales se observa también en los ejemplares del género *Neosclerocalyptus*. Éstos presentan a su vez una osificación anterior de los cartílagos nasales que produce una gran expansión de la cavidad nasal (Fernicola *et al.*, 2012). Se ha propuesto que esta expansión de la cavidad nasal permitiría una mayor efectividad para el intercambio gaseoso en un ambiente frío y árido,

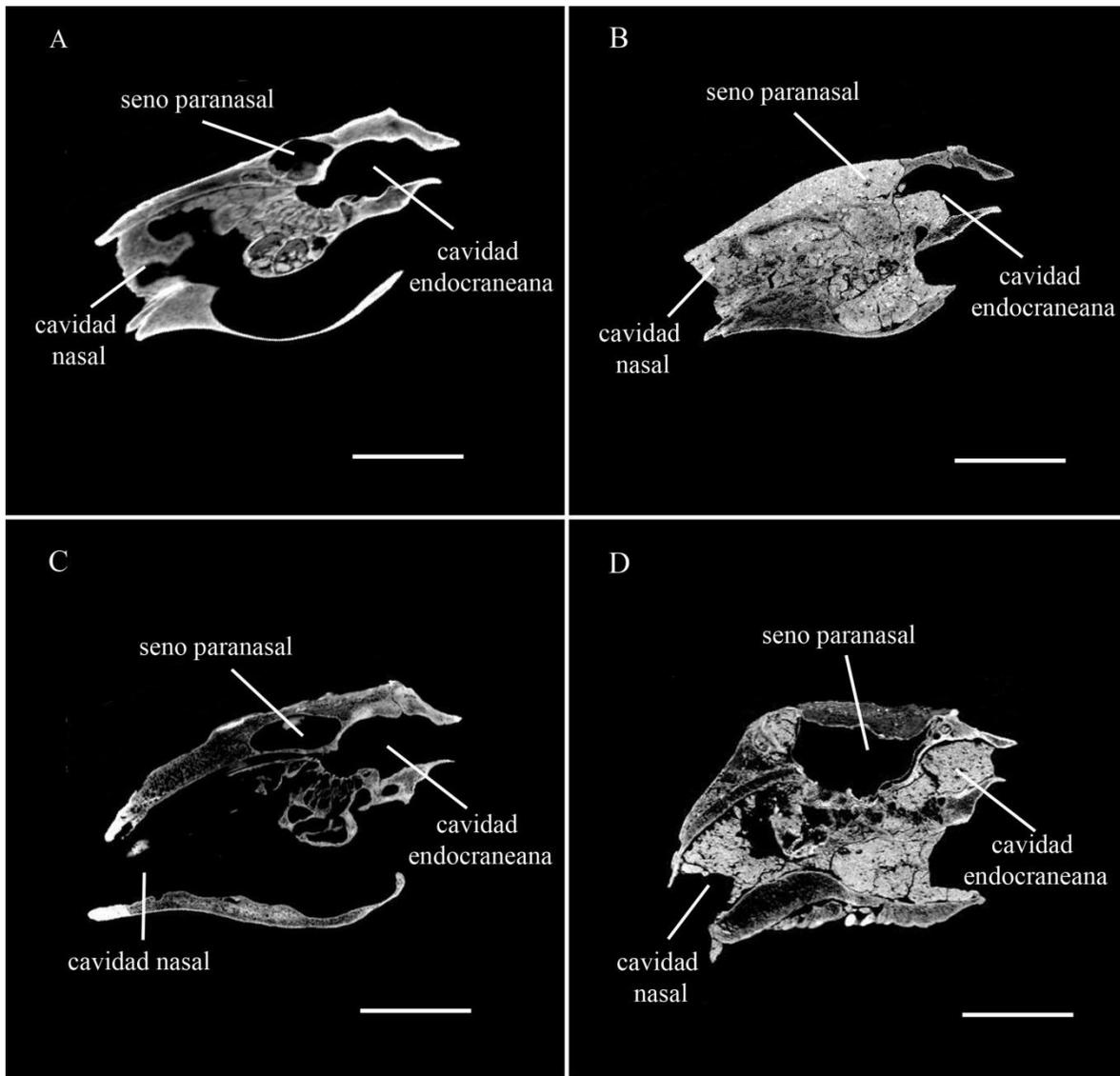


Figura 25: Cortes sagitales de los cráneos de **A**, *Glyptodon* sp. MACN-Pv 15152. **B**, *Glyptodon* sp. Mpa 11-04. **C**, *Doedicurus clavicaudatus*. **D**, *Panochthus tuberculatus*, donde se observan los senos paranasales. Las barras representan 10 cm.

ya que además este género no se encuentra en regiones donde el clima pudo haber sido más cálido y húmedo (Zurita *et al.*, 2011b). El estudio de la cavidad nasal y de los senos paranasales efectuado por Fernicola *et al.* (2012) se realizó en base a tomografías computadas del cráneo, pero las figuras presentadas en ese trabajo no ilustran la cavidad de los bulbos olfatorios. Por lo tanto, no es posible apreciar el tamaño o la orientación de éstos de manera que pueda ser corroborado que el desarrollo de los senos paranasales influya en

la disposición o el tamaño de los bulbos en este género. Sin embargo, dada la diferencia en el tamaño de los senos paranasales entre *Glyptodon* sp., *D. clavicaudatus* y *P. tuberculatus* y dada la estrecha afinidad sistemática entre este último y *Neoscleroclayptus* (Figura 1; Fernicola, 2008; Porpino *et al.*, 2010; Fernicola & Porpino, 2012), podría especularse que *Neoscleroclayptus* presente una orientación de los bulbos olfatorios más similar a la de *P. tuberculatus* que a la de los otros gliptodontes analizados.

Es interesante destacar que los moldes endocraneanos de *Glyptodon* sp. MACN-Pv 15152 y *Glyptodon* sp. Mpa 11-04 muestran varias diferencias entre ellos, particularmente en cuanto al desarrollo de los hemisferios cerebrales y los bulbos olfatorios. En los armadillos actuales, las dos especies del género *Dasypus* analizadas presentan muy poca variación entre ellas; en los otros géneros de armadillos (*Euphractus*, *Chaetophractus* y *Zaedyus*), si bien existe cierta similitud, la variación entre ellos es bastante mayor. Por lo tanto podría esperarse que, por tratarse del mismo género, los dos ejemplares de *Glyptodon* sp. presentaran poca variación entre ellos. Una de las causas de estas diferencias podría ser que el cerebro de los gliptodontes tuviera mayor variabilidad individual que en los armadillos. Sin embargo, el molde endocraneano ilustrado por Gervais (1869), correspondiente a un ejemplar de *G. clavipes*, es muy similar al molde endocraneano de *Glyptodon* sp. MACN-Pv 15152. Gran parte de la descripción del ejemplar MACN-Pv 15152, particularmente los hemisferios cerebrales y los bulbos olfatorios, no difiere mucho de la que hiciera Gervais (1869), salvo en lo referente a la región ventral del molde y a los nervios craneanos. Esta similitud entre *Glyptodon* sp. MACN-Pv 15152 y *G. clavipes* podría llevar a suponer que se trataran de individuos de la misma especie y que en el género *Glyptodon* las distintas especies presentaran gran variabilidad entre ellas, a diferencia de lo que se mostró en los armadillos del género *Dasypus*.

Por otra parte, las especies del género *Glyptodon* son muy similares a nivel craneano (Zurita, comunicación personal), por lo que la identificación de las especies se ha basado principalmente en la morfología de los osteodermos de la coraza dorsal (Zurita *et al.*, 2009, 2011a, 2012). Si se pudiera correlacionar la similitud (o diferencia) a nivel endocraneano con la asignación específica en este género, sería un importante logro ya que podría permitir identificar las especies a partir del cráneo, sin la necesidad de que se encuentren osteodermos asociados.

Por el momento no es posible distinguir si las diferencias entre los moldes endocraneanos de los ejemplares MACN-Pv 15152 y Mpa 11-04 se deben a la variación individual o a que son especies distintas (o a la variación entre sexos). Sería necesario contar con al menos un molde endocraneano de algún ejemplar perteneciente a otra de las especies del género para corroborar si existen diferencias en la morfología endocraneana y si es suficiente para poder correlacionarlas con una especie determinada.

El molde endocraneano de *P. absolutus* se aparta en ciertos aspectos de la forma general que presentan los gliptodontes pleistocénicos y se podría decir que tiene cierta semejanza superficial con los moldes endocraneanos de algunos armadillos, aunque sin alcanzar el nivel de desarrollo que presentan estos últimos. Esto podría responder a que *P. absolutus* es una especie de menor tamaño que los gliptodontes pleistocénicos analizados y más basal comparado con éstos (Perea, 2005). Teniendo en cuenta solamente el cerebro, éste es muy similar al de *Utaetus buccatus*, un armadillo del Eoceno temprano (Dozo, 1998), el cual presenta un cerebro algo menos desarrollado que los armadillos actuales. Esto se evidencia por la presencia de un solo surco cortical (aunque éste podría resultar de la unión de los surcos presilviano y suprasilviano), una fisura rinal continua en todo su recorrido y un escaso desarrollo del lóbulo fronto-parietal (Dozo, 1998). La presencia de un solo surco cortical, aun teniendo en cuenta que podría tratarse de dos surcos unidos, y una fisura rinal continua aparecerían como características primitivas (o si se quiere, ancestrales) de los Cingulata y podría representar la morfología encefálica presente en el ancestro común entre armadillos y gliptodontes. El cerebro de *U. buccatus* también se diferencia del de *P. absolutus* en que este último presenta un mayor desarrollo en el lóbulo fronto-parietal.

Pampaterio

El molde endocraneano de *P. humboldtii* muestra algunas características que lo hacen más similar a los gliptodontes que a los armadillos. La ausencia de un surco presilviano y una fisura rinal continua es compartida con los gliptodontes. *P. humboldtii* presenta un cerebro algo más desarrollado que el de los gliptodontes, particularmente en la región del lóbulo temporo-occipital, pero no se asemeja al de los armadillos. Una particularidad del molde endocraneano de *P. humboldtii* es que tiene los bulbos olfatorios

muy elongados en sentido antero-posterior. Esta característica no es compartida ni por los gliptodontes ni por los armadillos. En cambio, la clara separación entre los bulbos olfatorios y el cerebro por medio de los pedúnculos olfatorios también es característico de los gliptodontes, ya que los armadillos tienen los bulbos olfatorios muy cercanos al cerebro, por lo que los pedúnculos olfatorios no se observan en vista dorsal o lateral.

Debido a que solo se analizó un género de la familia Pamphathiidae, no es posible afirmar con seguridad si las particularidades de este molde endocraneano son compartidas por el resto de los géneros. Sin embargo, como se ha evidenciado en las descripciones de los gliptodontes y armadillos analizados, es probable que el resto de los pamphaterios presenten una morfología encefálica similar.

La ubicación filogenética de los pamphaterios ha sido muy discutida y diversos autores han sugerido su pertenencia tanto al clado Glyptodontoidea (Patterson & Pascual, 1968; Paula Couto, 1980; Engelmann, 1985; Patterson *et al.*, 1989; Vizcaíno *et al.*, 1998; De Iuliis *et al.*, 2000; Hill, 2005, 2006; Gaudin & Wible, 2006; Vizcaíno, 2009; Góis *et al.*, 2012) como al clado Dasypodoidea (Simpson, 1930; Hoffstetter, 1958; Paula Couto, 1979; Scillato-Yané, 1982; Cartelle & Bohórquez, 1985; Abrantes & Berqvist, 2006) debido a que sus caracteres morfológicos pueden ser asignados a uno u otro grupo. Como se observa en este trabajo, la morfología endocraneana no es ajena a esta problemática. Sin embargo, como se mencionó anteriormente, ciertos aspectos favorecen su inclusión dentro del clado Glyptodontoidea. Las características morfológicas endocraneanas son congruentes con la ubicación de *P. humboldtii* en una familia distinta a la de los gliptodontes y a la de los armadillos como propusieron De Iuliis & Edmund (2002), pero también son congruentes con la propuesta filogenética de que es el grupo hermano de los gliptodontes, siendo esta hipótesis la más aceptada recientemente (Gaudin & Wible, 2006; Fernicola *et al.*, 2008; Wolf *et al.*, 2012).

Perezosos actuales y fósiles

Los moldes endocraneanos digitales de los perezosos actuales aquí descritos representan fielmente la estructura macroscópica externa del cerebro y concuerdan con descripciones previas (Gervais, 1869; Elliot Smith, 1898; Dozo, 1987, 1994a). Las

descripciones de los moldes endocraneanos de perezosos fósiles realizadas en este trabajo son congruentes con aquellas llevadas a cabo por otros autores (Gervais, 1869; Dechaseaux, 1962). A grandes rasgos, la morfología general del encéfalo de los perezosos terrestres fósiles es similar a la que presentan los perezosos actuales.

Dechaseaux (1962) describe un molde endocraneano natural asignado a *Lestodon* sp. al cual le falta la región de los bulbos olfatorios, por lo que el molde endocraneano digital perteneciente a *L. armatus* aquí descrito permite complementar las descripciones previas ya que en éste molde se encuentran bien representadas todas las porciones del encéfalo (Figura 17).

Tanto los perezosos actuales como los fósiles tienen un encéfalo más desarrollado que los Cingulata actuales y fósiles, particularmente en el desarrollo de los surcos neocorticales, ya que los perezosos presentan un patrón de fisuración más complejo.

Los moldes endocraneanos de *L. armatus* y *G. robustum* difieren muy poco uno de otro, salvo que en el último el lóbulo frontal presenta un desarrollo algo mayor. Esta diferencia podría estar relacionada a los diferentes hábitos locomotores propuestos para estos géneros. Bargo *et al.* (2000), analizaron la morfología y la resistencia a las fuerzas de flexión en las extremidades en *Lestodon*, *Glossotherium* y *Scelidothorium* y encontraron que en los dos últimos géneros las extremidades anteriores estaban muy bien adaptadas para cavar, mientras que en *Lestodon* esto no se aprecia de manera tan clara. Posiblemente, la diferencia en la región frontal entre *Lestodon* y *Glossotherium* refleje una actividad motora más compleja en este último, relacionada con los hábitos cavadores propuestos por Bargo *et al.* (2000).

Entre los moldes analizados, se observa, de manera similar a los Cingulata, que los géneros más cercanamente relacionados presentan mayores similitudes en la morfología del molde endocraneano.

Las reconstrucciones filogenéticas más recientes (Gaudin, 2004; Gaudin & McDonald, 2008) colocan a *G. robustum* como el taxón hermano de *L. armatus*, lo cual, pese a las pequeñas diferencias observadas, es congruente con las descripciones del encéfalo en éstos. *C. cuvieri* presenta algunas diferencias con estas especies en cuanto a la forma general del molde endocraneano. La posible presencia de un surco latero-posterior en el polo occipital, que no se observa en *G. robustum* o en *L. armatus*, podría ser la causa del

mayor desarrollo aparente de la región occipital de *C. cuvieri*. Gervais (1869) ilustra un molde endocraneano de *Scelidotherium leptcephalum* en vista dorsal, en el cual se aprecian ciertas características que son compartidas con el molde endocraneano de *C. cuvieri* aquí descripto. En particular ambos comparten la forma cuadrangular del cerebro y la presencia de un surco en el polo occipital. Estas observaciones son congruentes con las hipótesis filogenéticas que presentan a *C. cuvieri* y *S. leptcephalum* como taxones hermanos (Gaudin, 2004).

Por lo tanto, la morfología endocraneana de los perezosos fósiles concuerda en cierta medida con las relaciones sistemáticas entre ellos. Si se incluyen en los análisis comparativos los moldes endocraneanos de los perezosos actuales y algunos perezosos fósiles del Mioceno (*Hapalops*, *Eucholoeops*) descritos anteriormente (Dozo, 1987, 1994), es posible obtener más información acerca de la evolución del cerebro en este grupo de xenartros. Tanto *Hapalops* como *Eucholoeops* presentan un molde endocraneano bastante similar entre sí en cuanto a la forma y configuración de surcos corticales. Sin embargo, según Gaudin (2004), ambos pertenecen a familias distintas, *Eucholoeops* es un miembro de la familia Megalonychidae (al igual que el perezoso actual *Choloepus*), mientras que *Hapalops* se presenta como el taxón hermano de las familias Megatheriidae y Nothrotheriidae. A su vez, ambos presentan ciertas similitudes con los moldes endocraneanos de *L. armatus* y *G. robustum*, los cuales se encuentran dentro de la familia Mylodontidae. Por último, el patrón de surcos corticales de todos estos taxones se asemeja más al que presenta *Bradypus* (asignado como el taxón hermano de los demás perezosos) que al de *Choloepus*, ya que este último presenta dos surcos (surco entolateral y surco lateral posterior) que no se aprecian en ninguno de los anteriores géneros.

Estas observaciones muestran que la configuración de surcos corticales presente en *Hapalops*, *Eucholoeops*, *Lestodon*, *Glossotherium* y *Bradypus* podría ser considerada como una configuración basal, mientras que la de *Choloepus* y, en cierta medida, *Catonyx* y *Scelidotherium* podría ser más derivada, ya que estos últimos presentan surcos que no se encuentran en los primeros.

Análisis cuantitativos

El análisis de la relación alométrica entre el logaritmo del tamaño cerebral y el logaritmo de la masa corporal realizado en una amplia muestra de mamíferos actuales indicó que esta relación presenta un valor de 0,75 en la pendiente, lo que es congruente con estudios previos (Eisenberg, 1981; Martin, 1981, 1996; Isler, 2011; Boddy *et al.*, 2012). Cuando se consideró la relación alométrica en los distintos órdenes de mamíferos, los resultados fueron similares a los que presentan Boddy *et al.* (2012). Una diferencia con estos autores es que no muestran a los Chiroptera como apartados de la tendencia del resto de los placentados a pesar del elevado valor de la pendiente, el cual es similar al de los Primates. Por otra parte, Boddy *et al.* (2012) consideran el grupo más inclusivo Cetartiodactyla, en el que se incluyen Artiodactyla y Cetacea. En este grupo encuentran un valor de pendiente de 0,64. Si bien este valor es mayor al obtenido aquí para cada uno de los órdenes, la tendencia de presentar un valor de pendiente distinto al resto de los placentados se mantiene.

Diversas hipótesis se han tenido en consideración para explicar la variación en el tamaño del cerebro en los mamíferos en general, y particularmente en aquellos que presentan grandes tamaños cerebrales, entre las cuales se incluyen la *Hipótesis de la Enregía Materna* (Martin, 1981, 1996), la *Hipótesis del tejido costoso* (Aiello & Wheeler, 1995) y la *Hipótesis del Cerebro Social* (Dunbar, 1998).

Es así que, si se quiere comparar el tamaño cerebral de una especie o un individuo en particular y se considera la ecuación general de los mamíferos, el valor de CE que se obtenga solamente brindará información en cuanto a si es más o menos encefalizado que el promedio de una amplia muestra de mamíferos que incluyen individuos lejanamente emparentados entre sí (Figuras 20 y 22). Por lo tanto, podría ofrecer poca información en cuanto a cómo es esta relación en el contexto del grupo al que pertenece. Éste es un punto importante cuando se está tratando con especies fósiles, como en el caso de los gliptodontes y perezosos terrestres.

Como se observa en los resultados y en la Tabla 4, cuando se calcula el CE de los xenartros a partir de la ecuación de todos los mamíferos, tanto los gliptodontes como los

perezosos terrestres tienen valores muy bajos, ya que todos se encuentran por debajo de 0,5; mientras que los xenartros actuales presentan valores más cercanos a 1, con un cierto grado de variación y sin claras tendencias entre ellos. Sin embargo, al calcular el CE a partir de la ecuación de los xenartros se observan varios cambios. Tanto los gliptodontes como los perezosos terrestres presentan valores que se encuentran más cercanos a 1, superando varios de ellos este valor; mientras que en los xenartros actuales los valores se mantienen aproximadamente con el mismo grado de variación que presentaban antes. Esto se explica principalmente porque la pendiente obtenida para los xenartros tiene un valor menor que la del conjunto de mamíferos, por lo que los individuos con masas corporales grandes, como lo son gliptodontes y perezosos, presentan un menor desvío en los residuos. Por otra parte, es posible observar ciertas tendencias en los valores entre los distintos grupos. Tanto los Pilosa actuales como los fósiles presentan valores que se encuentran por encima de 1, salvo el caso particular de *Choloepus*. Por otra parte, los Cingulata actuales y fósiles presentan valores menores a 1, salvo en *Cabassous*.

Este resultado es muy interesante, ya que dentro del grupo de los xenartros, los Cingulata muestran una tendencia a tener cerebros más pequeños del que se esperaría y esto es independiente de que sean actuales o fósiles.

Como se mencionó anteriormente, las variaciones en el tamaño cerebral relativo pueden tratar de explicarse en base a diversas teorías, entre las cuales la tasa metabólica de los individuos jugaría un papel importante al momento de determinar el tamaño cerebral, al menos para los individuos más encefalizados (Isler & Van Schaik, 2006b).

De acuerdo a la *Hipótesis de la Enregía Materna* (Martin, 1981, 1996), el tamaño cerebral del individuo adulto estaría ligado en una primera instancia a la tasa metabólica de la madre y, por lo tanto, a la inversión que ésta realice en el feto. De esta manera, se favorecería o limitaría el desarrollo del cerebro en el feto de forma primaria por la inversión energética que realice la madre, y posteriormente el desarrollo respondería a las presiones selectivas sobre el cerebro debido a distintos factores.

Según la *Hipótesis del tejido costoso* (Aiello & Wheeler, 1995) existiría un balance entre el tamaño de los órganos que consumen mucha energía, por ejemplo, cerebro y sistema digestivo, por lo que un aumento del tamaño en uno de ellos debería ser compensado por la reducción en el otro. Isler & Van Schaik (2006a) encontraron en las

aves una correlación negativa entre el tamaño relativo de los músculos pectorales y el cerebro, lo cual apoya lo postulado por esta teoría. Si bien el músculo no es un órgano muy costoso por unidad de masa, el gran tamaño de alguno de ellos (como los músculos pectorales de las aves) produce una elevada demanda energética.

Isler & Van Schaik (2006b) mostraron que en el conjunto de los mamíferos existe una relación positiva entre el tamaño cerebral y la tasa metabólica basal, por lo que un aumento en el tamaño cerebral se ve acompañado de un aumento en la tasa metabólica. Esta observación fue corroborada por Sobrero *et al.* (2011), quienes encontraron que, dentro del orden Rodentia, existe una correlación positiva entre la masa cerebral y la tasa metabólica basal. Sin embargo, esta relación solo explica una pequeña proporción de la variabilidad en el tamaño cerebral, por lo que se deberían tener en cuenta también las otras hipótesis planteadas para tratar explicar la variación en el tamaño cerebral.

Todas estas teorías, en general, tratan de dar cuenta del aumento del tamaño cerebral, ya que en última instancia se encuentra directamente relacionado con la evolución del cerebro en los humanos y las posibles explicaciones del gran tamaño desarrollado en este particular grupo de mamíferos. Sin embargo, también pueden aplicarse a otros casos y tratar de explicar por qué en algunos linajes el tamaño cerebral relativo no varía en su tamaño o disminuye a expensas de otros órganos, como mostraron Isler & Van Schaik (2006a).

Los Cingulata y los Pilosa actuales son dos de los órdenes de mamíferos euterios que presentan las menores tasas metabólicas basales (1,83 kJ/h y 2,05 kJ/h en promedio, respectivamente), siendo el tercer orden los Pholidota (1,81 kJ/h). En estos mamíferos, la baja tasa metabólica se vería asociada principalmente a sus hábitos alimenticios muy especializados (hojas de árboles, insectos, termitas, hormigas) como también al hecho de que pueden ser fosoriales o arborícolas (McNab, 1986, 2008). Sin embargo, algunas especies de cingulados presentan una dieta menos especializada en la que se incluyen plantas, pequeños vertebrados y una amplia variedad de artrópodos (McDonough & Loughry, 2008). Aquellos que tienen una dieta en gran parte insectívora presentarían un bajo metabolismo debido a que tendrían limitaciones espaciales y temporales en la disponibilidad de las presas (McNab, 1980a, b), mientras que en los que se alimentan de hojas se vería relacionado a la presencia de compuestos tóxicos o al bajo valor nutricional

de las hojas (McNab, 1980b). Este bajo metabolismo basal podría tener una gran influencia en el desarrollo de los órganos que presentan mayores costos energéticos, como los son el cerebro y los órganos del sistema digestivo.

En el análisis entre el tamaño cerebral y la tasa metabólica en xenartros actuales (Tabla 5, Figura 24), no se advierte la relación mostrada por Isler & Van Schaik (2006b) y Sobrero *et al.* (2011). La tendencia a presentar una relación negativa entre estas variables podría deberse a la poca cantidad de datos incluidos o a la influencia de algún otro factor biológico o ecológico, como podría ser la dieta.

La diferencia del tamaño cerebral entre Pilosa y Cingulata que se aprecia tanto en relación a la masa corporal así como también de manera independiente de ésta, podría deberse a la presencia de la coraza en los armadillos. Esta observación se ve sustentada al incluir a los Pholidota, otro grupo de mamíferos acorazados, en el análisis residual del tamaño cerebral y la tasa metabólica, ya que los residuos de éstos se ubican en conjunto con los Cingulata.

La presencia de una coraza impone ciertas restricciones en la biología y ecología de los mamíferos con armadura, como por ejemplo en aspectos locomotores (Lovegrove, 2001), termorregulación y protección, entre otras (Superina & Loughry, 2012). Es posible que estos mamíferos le dediquen menos energía a un órgano costoso como el cerebro por ciertos alivios que podría permitir la coraza.

En los gliptodontes, la presencia de una coraza, un gran tamaño corporal y posiblemente una baja tasa metabólica podrían haber afectado el tamaño cerebral. Sin embargo, probablemente el factor que pueda haber influido en mayor medida sea la coraza. En los xenartros actuales, aquellos que no poseen coraza presentan tamaños cerebrales mayores que los que la poseen y a su vez parecería ser independiente de la tasa metabólica. Los perezosos fósiles no poseen coraza y presentan un mayor tamaño cerebral relativo que los gliptodontes. La presencia de la coraza y el gran tamaño corporal en los gliptodontes actuarían como defensa natural por lo que no requerirían un elevado procesamiento neuronal para el desarrollo de estrategias de evasión o defensa ante depredadores.

Un caso de reducción en el tamaño cerebral fue observado por Köhler & Moyà-Solà (2004) en el bóvido Plio-Pleistoceno *Myotragus* de la isla de Mallorca. Estos autores encontraron que el tamaño cerebral relativo de este bóvido era muy pequeño en relación a

los actuales y a otros bóvidos fósiles de edad y tamaño comparables. Postularon que esta reducción se debió por un lado al hecho de habitar una isla (lo cual limita la cantidad de recursos disponibles y por lo tanto la absorción de energía) y por otra parte, a la ausencia de depredadores. Al estar en un ambiente libre de depredadores, las estrategias de evasión tanto locomotoras como aquellas asociadas al desarrollo cognitivo pueden ser reducidas y la energía dedicada a ellas podría ser reasignada a otros órganos o a estrategias alimenticias para maximizar la absorción de energía (Alexander, 1999; Köhler & Moyà-Solà, 2004). *Myotragus* también muestra una reducción en el tamaño corporal, que puede ser explicado por el hecho de habitar una isla. En las islas, la disponibilidad de recursos es más limitada que en el continente y además deben ser compartidos entre las especies, por lo que la reducción en el tamaño corporal es una forma de maximizar los recursos (McNab, 2010). A su vez, cuanto mayor sea la abundancia y disponibilidad de los recursos, los organismos pueden alcanzar tamaños corporales mayores (McNab, 2009).

Esta restricción en la disponibilidad de los recursos no habría afectado a los gliptodontes y no habría limitado su tamaño corporal; es más, sus hábitos alimenticios podrían haber representado una ventaja en la adquisición de recursos con respecto a los armadillos. La dieta pastadora, inferida para los gliptodontes a partir de los estudios del aparato masticatorio, habría permitido que éstos explotaran un recurso más disponible, lo que a su vez habría permitido que destinaran más recursos energéticos al aumento del tamaño corporal. En los armadillos este aumento del tamaño corporal no sería posible debido a las restricciones que impone su dieta. En los pampaterios, el gran tamaño corporal (cerca de 300 kg) puede ser correlacionado a que éstos también presentaban una dieta pastadora (De Iuliis *et al.*, 2000).

De acuerdo al análisis de la superficie oclusal de los dientes (Vizcaíno *et al.*, 2006), los gliptodontes podrían haber tenido tasas metabólicas bajas. Por lo tanto, la forma en que la energía fuera utilizada por los diversos sistemas tendría una gran importancia. De esta manera, al reducir la cantidad de energía dedicada al encéfalo, ésta podría ser reasignada a aquellos órganos o estrategias que presentaran mayores requerimientos energéticos.

De hecho, si bien el tamaño relativo del molde endocraneano de los gliptodontes es similar al de los armadillos, el análisis independiente del tamaño de las distintas regiones (bulbos olfatorios, cerebro y cerebelo) muestra que la proporción del cerebro en los

gliptodontes es la más pequeña entre todos los xenartros, actuales y fósiles. Esto sería congruente con lo planteado en los párrafos anteriores en lo que se refiere a la reducción de algunas regiones cerebrales de manera de disminuir su consumo energético.

Por otra parte, el tamaño del cerebelo en los gliptodontes es comparativamente mayor que el de los demás xenartros (Figura 23). El cerebelo tiene un gasto energético similar al de otras regiones del cerebro (Karbowski, 2007), por lo que mantener un cerebelo relativamente grande es energéticamente costoso, aunque sería justificado si brindara alguna ventaja adaptativa. El cerebelo se encuentra involucrado en funciones tanto motoras como cognitivas (Pauling, 1993; Butler & Hodos, 1996; Morton & Bastian, 2004; Horak, 2006). Dentro de las funciones motoras, tiene un importante rol en el control del balance y la postura (Feldman, 1983; Thach *et al.*, 1992). Se ha observado que el cerebelo se encuentra muy desarrollado en individuos que realizan actividades motoras que necesitan una gran coordinación (Hutchinson *et al.*, 2003).

El gran tamaño del cerebelo en los gliptodontes podría estar relacionado con la presencia del estuche caudal. Como se mencionó anteriormente, los demás xenartros presentan cerebelos relativamente más pequeños, incluso *P. humboldtii*, que presenta una gran masa corporal, posee un cerebelo relativamente menor y, al igual que los armadillos, no posee un estuche caudal.

Sin embargo, el estuche caudal no se encuentra presente en todos los géneros de gliptodontes. Por ejemplo, *Glyptodon* presenta una cola corta de forma cónica compuesta por una serie de anillos móviles en toda su longitud, mientras que *Propalaeohoplophorus* presenta una cola larga compuesta también por anillos móviles en toda su longitud (Ameghino, 1889). La presencia del estuche caudal ha sido considerada filogenéticamente como un evento único (Ameghino, 1889), o adquirida de forma independiente en varias ocasiones (Castellanos, 1932; Hoffstetter, 1958).

Los análisis filogenéticos más recientes, basados en caracteres craneodontarios y poscraneanos, dentro de los que se incluye el exoesqueleto y la cola (Porpino *et al.*, 2010; Fernicola & Porpino, 2012), apoyan la hipótesis de un origen único del estuche caudal en el clado Glyptodontoini (Fernicola, 2008), el cual abarca todos los gliptodontes menos los Propalaeoplophoridae (el clado al que pertenece *Propalaeohoplophorus*). La ausencia del estuche caudal en *Glyptodon* correspondería entonces a una reversión al estado ancestral.

En los gliptodontes, el gran tamaño del cerebelo pudo estar relacionado con la presencia del estuche caudal. Éste podría haber influido en las funciones locomotoras produciendo inestabilidad al momento de moverse o generando grandes momentos de inercia, lo que habría requerido un manejo más complejo de la información por parte del cerebelo. Por otra parte, la posibilidad de que los gliptodontes utilizaran su cola como medio de defensa o como parte de la exhibición durante el cortejo e incluso en luchas intraespecíficas (Fariña, 1995; Alexander *et al.*, 1999; Blanco *et al.*, 2009), habría demandado una gran coordinación de movimientos como también del balance corporal que podrían verse reflejados en el tamaño cerebelar.

Pese a que *Glyptodon* no presenta estuche caudal, el tamaño cerebelar es comparable al de los géneros en que sí se encuentra. Esto podría deberse a que este *Glyptodon* tuviera comportamientos similares a aquellos que presentan un estuche caudal, o a que la pérdida del estuche caudal sea reciente y no se haya reflejado en el encéfalo.

En este trabajo no se han evaluado moldes endocraneanos de *Propalaehoplophorus*, los cuales podrían ser comparados con aquellas especies que sí presentan estuche caudal de manera que pueda ser evaluada la relación entre el tamaño cerebelar y la presencia de estuche caudal.

CONCLUSIONES

Este trabajo permitió avanzar en el conocimiento que se tiene de la morfología encefálica de los xenartros fósiles al describir moldes endocraneanos digitales en varias especies que hasta el momento no habían sido descritas. Particularmente en los géneros de gliptodontes *Panochthus* y *Pseudoplohophorus*, en el género de pampaterio *Pampatherium* y en el género de perezoso terrestre *Catonyx*.

Los Pilosa actuales y fósiles se caracterizan por tener mayor volumen endocraneano total relativo y mayor complejidad en el esquema de surcos corticales que los Cingulata actuales y fósiles.

En los gliptodontes, el tamaño relativo del molde endocraneano es similar al de los armadillos actuales. Esto quiere decir que la relación alométrica entre el encéfalo y la masa

corporal en los gliptodontes no difiere de los armadillos actuales y se puede considerar que es igual en todos los Cingulata.

Sin embargo, considerando todos los xenartros, los gliptodontes y pampaterios son los grupos que presentan menor complejidad en el cerebro, ya que tienen un esquema de surcos corticales muy simple (se encuentra solamente el surco suprasilviano) y la proporción del tamaño cerebrale en relación al tamaño total del encéfalo muestra los valores más bajos entre todos los xenartros.

Esta pequeña proporción del tamaño del cerebro podría estar relacionada con el uso de la energía metabólica en los gliptodontes. Disminuir el tamaño del cerebro podría ser una forma de ahorrar energía en un órgano costoso. La presencia de la coraza podría actuar como un método de defensa pasiva y, por lo tanto, estos animales no habrían requerido un elevado procesamiento neuronal para el desarrollo de estrategias de evasión o defensa ante depredadores.

Por otra parte, la gran proporción del tamaño del cerebelo en los gliptodontes podría relacionarse con la presencia del estuche caudal, ya que éste requeriría de una gran coordinación del balance y la postura durante la locomoción y durante las luchas intraespecíficas propuestas para algunos géneros.

Si bien este trabajo ha permitido avanzar acerca del conocimiento que se tiene sobre el cerebro de los xenartros fósiles, aún quedan varias interrogantes para responder.

Sería necesario obtener moldes endocraneanos de gliptodontes más basales, como por ejemplo el género *Propalaeohoplophorus* del Mioceno Inferior, ya que de esa manera sería posible comparar las características morfológicas de los primeros representantes de este grupo con la de los representantes más derivados y de gran tamaño. También permitiría evaluar cómo ha influido el aumento del tamaño corporal en el cerebro y si la presencia de estuche caudal ha influido en el desarrollo del cerebelo.

Con el fin de aportar a los análisis filogenéticos en los gliptodontes y armadillos, también sería necesario realizar moldes digitales de los canales semicirculares del oído medio, ya que estos han probado ser de utilidad en diversos grupos.

BIBLIOGRAFÍA

- Abel, R.L., Laurini, C.R. & Richter, M. 2012. A palaeobiologist's guide to 'virtual' micro-CT preparation. *Palaeontologia Electronica* Vol. 15, Issue 2;6T,17p; palaeo-electronica.org/content/issue-2-2012-technical-articles/233-micro-ct-workflow
- Abrantes, E.A.L. & Bergqvist, L.P. 2006. Propuesta filogenética para los Dasypodidae (Mammalia: Cingulata). In: Gallo, V., Brito, P.M., Silva, H.M.A. & Figueiredo, F.J. eds. *Paleontologia de Vertebrados: Grandes Temas e Contribuições Científicas*, Interciência, 1: 261-274.
- Aiello, L.C. & Wheeler, P. 1995. The Expensive-Tissue Hypothesis. *Current Anthropology* 36: 199-221
- Alexander, R.M. 1999. *Energy for Animal Life* (Oxford Animal Biology Series), Oxford University Press. 176 pp.
- Alexander, R.M., Fariña, R.A & Vizcaíno, S.F. 1999. Tail blow energy and carapace fractures in a large glyptodont (Mammalia, Xenarthra). *Zoological Journal of the Linnean Society* 126: 41-49
- Ameghino, F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias (Córdoba)* 6: 1-1027.
- Ameghino, F. 1895. Sobre los desdentados fósiles de la Argentina. Volumen XI: 447-909 en *Obras completas y correspondencia científica*, (Ed) A. Torcelli.
- Anderson, R.P. & Handley, C.O. Jr. 2001. A new species of three-toed sloth (Mammalia: Xenarthra) from Panama, with a review of the genus *Bradypus*. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 114: 1-33
- Arbour, V.M. 2009. Estimating Impact Forces of Tail Club Strikes by Ankylosaurid Dinosaurs. *PLoS ONE* 4(8): e6738. doi:10.1371/journal.pone.0006738

- Arbour, V.M. & Snively, E. 2009. Finite Element Analyses of Ankylosaurid Dinosaur Tail Club Impacts. *The Anatomical Record* 292:1412-1426
- Armstrong, E. 1983. Relative Brain Size and Metabolism in Mammals. *Science* 220: 1302-1304
- Bargo, M.S. 2001a. El aparato masticatorio de los perezosos terrestres (Xenarthra, Tardigrada) del Pleistoceno de Argentina. *Morfometría y Biomecánica*. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, Argentina. 218 pp
- Bargo, M.S. 2001b. The ground sloth *Megatherium americanum*: Skull shape, bite forces, and diet. *Acta Paleontologica Polonica* 46: 173-192
- Bargo, M.S., De Iuliis, G. & Vizcaíno, S.F. 2006a. Hypsodonty in Pleistocene ground sloths. *Acta Palaeontologica Polonica* 51: 53–61
- Bargo, M.S., Toledo, N. & Vizcaíno, S.F. 2006b. Muzzle of South American Pleistocene Ground Sloths (Xenarthra, Tardigrada). *Journal of Morphology* 267: 248-263
- Bargo, M.s. & Vizcaíno, S.F. 2008. Paleobiology of Pleistocene ground sloths (Xenarthra, Tardigrada): biomechanics, morphogeometry and ecomorphology applied to the masticatory apparatus. *Ameghiniana* 45: 175-196
- Bargo, M.S., Vizcaíno, S.F., Archuby, F.M. & Blanco, R.E. 2000. Limb Bone Proportions, Strength and Digging in Some Lujanian (Late Pleistocene-Early Holocene) Mylodontid Ground Sloths (Mammalia, Xenarthra). *Journal of Vertebrate Paleontology* 20: 601-610
- Balzeau, A., Grimaud-Hervé, D. & Jacob, T. 2005. Internal cranial features of the Mojokerto child fossil (East Java, Indonesia). *Journal of Human Evolution* 48: 535-553.

- Benoit, J., Crumpton, N., Mérigeaud, S. & Tabuce, R. 2013. A Memory Already like an Elephant's? The Advanced Brain Morphology of the Last Common Ancestor of Afrotheria (Mammalia). *Brain Behav. Evol.* 81: 154-169
- Bever, G.S., Brusatte, S.L., Balanoff, A.M. & Norell, M.A. 2011. Variation, Variability, and the Origin of the Avian Endocranium: Insights from the Anatomy of *Alioramus altai* (Theropoda: Tyrannosauroidae). *PLoS ONE* 6(8): e23393. doi:10.1371/journal.pone.0023393
- Biknevicius, A.R. 1999. Body mass estimation in armoured mammals: cautions and encouragements for the use of parameters from the appendicular skeleton. *Journal of Zoology* 248: 179-187
- Billet, G., Hautier, L., Asher, R.J., Sxhwarz, C., Crumpton, N., Martin, T. & Ruf, I. 2012. High morphological variation of vestibular system accompanies slow and infrequent locomotion in three-toed sloths. *Proc. R. Soc. B* 279: 3932-3939
- Blanco, R.E. & Czerwonogora, A. 2003. The gait of *Megatherium* Cuvier, 1796 (Mammalia, Xenarthra, Megatheriidae). *Senckenbergiana biologica* 83: 61-68
- Blanco, R.E., Jones, W.W. & Rinderknecht, A. 2009. The sweet spot of a biological hammer: the centre of percussion of glyptodont (Mammalia: Xenarthra) tail clubs. *Proc. R. Soc. B* 276: 3971-3978
- Boddy, A.M., McGowen, M.R., Sherwood, C.C., Grossman, L.I., Goodman, M. & Wildman, D.E. 2012. Comparative analysis of encephalization in mammals reveals relaxed constraints on anthropoid primate and cetacean brain scaling. *Journal of Evolutionary Biology* 25: 981-994
- Brochu, C.A. 2000. A Digitally-Rendered Endocast for *Tyrannosaurus rex*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20: 1-6
- Bruner, E. 2004. Geometrics morphometrics and paloneurology: brain shape evolution in the genus *Homo*. *Journal of Human Evolution* 47: 279-303

- Buchholtz, E.A. & Seyfarth, E.A. 2001. The study of “fossil brains”: Tilly Edinger (1897-1967) and the beginnings of paleoneurology. *BioScience* 58: 674-682.
- Burish, J.M., Kueh, H.Y. & Wang, S.S.H. 2004. Brain architecture and social complexity in modern and ancient birds. *Brain Behav. Evol.* 63: 107-124.
- Burmeister, G. 1874. Monografía de los glyptodontes en el Museo Público de Buenos Aires. *Anales del Museo Público de Buenos Aires* 2: 1-412
- Butler, A.B. & Hodos, W. 1996. Comparative vertebrate neuroanatomy: evolution and adaptation. Wiley-Liss, New York. 514 pp
- Campbell Jr., K.E., Prothero, D.R., Romero-Pittman, L., Hertel, F. & Rivera, N. 2010. Amazonian magnetostratigraphy: Dating the first pulse of the Great American Faunal Interchange. *Journal of South American Earth Sciences* 29: 619-626
- Cartelle, C. & Bohórquez, G.A. 1985. *Pampatherium paulacoutoi*, uma nova espécie de tatu gigante da Bahia, Brasil (Edentata, Dasypodidae). *Revista Brasileira de Zoologia* 2: 229-254
- Casini, G.H., Vizcaíno, S.F. & Bargo, M.S. 2012. Body mass estimation in Early Miocene native South American ungulates: a predictive equation based on 3D landmarks. *Journal of Zoology* 287: 53–64
- Castellanos, A. 1932. Nuevos géneros de gliptodontes en relación con su filogenia. *Physis* 11:92–100
- Clark, D.A., Mitra, P.P. & Wang, S.S.-H. 2001. Scalable architecture in mammalian brains. *Nature* 411: 189-193
- Coombs, W.P. 1979. Osteology and myology of the hindlimb in the Ankylosauria (Reptilia, Ornithischia). *Journal of Paleontology* 53: 666-684
- Crile, G. & Quiring, D.P. 1940. A record of the body weight and certain organ and gland weights of 3690 animals. *The Ohio Journal of Science* 40: 219-259

- Cuvier G. 1796. Notice sur le squelette d'une très grande espèce de quadrupède inconnue jusqu'à présent, trouvé au Paraguay, et déposé au cabinet d'histoire naturelle de Madrid. *Magasin encyclopédique, ou Journal des Sciences, des Lettres et des Arts* (1): 303-310; (2): 227-228.
- Damuth, J. & McFadden, B.J. 1990. Body size in mammalian paleobiology: Estimation and biological implications. Cambridge University Press, Cambridge. 397 pp.
- Dardon, U., de Souza, R.S, Abranches, C.T.S. & Bergqvist, L.P. 2010. Modelagem 3D e suas aplicações na pesquisa paleontológica. *Journal of Geoscience* 6: 76-89
- De Esteban-Trivigno, S. 2011a. Buscando patrones ecomorfológicos comunes entre ungulados actuales y xenartros extintos. *Ameghiniana* 48: 189-209
- De Esteban-Trivigno, S. 2011b. Ecomorfología de xenartros extintos: análisis de la mandíbula con métodos de morfometría geométrica. *Ameghiniana* 48: 381-398.
- De Esteban-Trivigno, S. Mendoza, M. & De Renzi, M.. 2008. Body Mass Estimation in Xenarthra: A Predictive Equation Suitable for All Quadrupedal Terrestrial Placentals? *Journal of Morphology* 269: 1276-1293
- Dechaseaux, C. 1958. Encéphales de xénarthres fossiles. En: *Traité de paléontologie* (Piveteau, J. Ed) pp.637-640 Masson y Cie. Paris.
- Dechaseaux, C. 1962. Encéfalos de Notoungulados y de Desdentados Xenartrod fósiles. *Ameghiniana* 2: 193-210
- Delsuc, F. & Douzery, E.J.P. 2008. Chapter 2 Recent advances and future prospects in xenarthran molecular phylogenetics. in: Vizcaíno, S.F. & Loughry, W.J. eds. *The Biology of the Xenarthra*. University of Florida Press. pp 11-23
- Delsuc, F., Scally, M. Madsen, O., Stanhope, M.J., de Jong, W.W., Catzeflis, F.M., Springer, M.S. & Douzery, E.J.P. 2002. Molecular Phylogeny of Living Xenarthrans and the Impact of Character and Taxon Sampling on the Placental Tree Rooting. *Mol. Biol. Evol.* 19: 1656–1671

- Delsuc, F., Stanhope, M.J. & Douzery, E.J.P. 2003. Molecular systematics of armadillos (Xenarthra, Dasypodidae): contribution of maximum likelihood and Bayesian analyses of mitochondrial and nuclear genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 28: 261-75
- De Iuliis, G., Bargo, M.S. & Vizcaino, S.F. 2000. Variation in Skull Morphology and Mastication in the Fossil Giant Armadillos *Pampatherium* spp. and Allied Genera (Mammalia: Xenarthra: Pamphathiidae), with Comments in Their Systematics and Distribution. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20:743-754
- De Iuliis, G. & Edmund, A.G. 2002. *Vassallia maxima* Castellanos, 1946 (Mammalia: Xenarthra: Pamphathiidae), from Puerta del Corral Quemado (Late Miocene to Early Pliocene), Catamarca Province, Argentina. *Smithsonian Contributions to Paleobiology* 93: 49-64
- Dozo, M.T. 1987. The endocranial cast of an early Miocene Edentate, *Hapalops indifferens* Ameghino (Mammalia, Edentata, Tardigrada, Megatheriidae). Comparative study with brains of recent sloths. *J. Hirnforsch* 28: 397-406.
- Dozo, M.T. 1989a. Estudios correlativos paleo-neoneurológicos en edentados xenartros (Mammalia, Edentata, Xenarthra): Neuroevolución. Tesis Doctoral (inérita). Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, Argentina. 2 tomos
- Dozo, M.T. 1989b. Estudios paleoneurológicos en Didelphidae extinguidos (Mammalia, Marsupialia) de la formación Chapadmalal (Plioceno tardío), Provincia de Buenos Aires, Argentina. *Ameghiniana* 26: 43-54.
- Dozo, M.T. 1994a. Interpretación del molde endocraneano de *Eucholoeops fronto*, un Megalonychidae (Mammalia, Xenarthra, Tardigrada) del Mioceno temprano de Patagonia (Argentina). *Ameghiniana* 31: 317-329.

- Dozo, M.T. 1994b. Estudios Paleoneurológicos en Marsupiales "Carnívoros" Extinguidos de América del Sur: Neuromorfología y Encefalización. *Mastozoología Neotropical* 1: 5-16
- Dozo, M.T. 1997a. Paleoneurología de *Dolicavia minuscula* (Rodentia, Caviidae) y *Paedotherium insigne* (Notoungulata, Hegetotheriidae) del Plioceno de Buenos Aires, Argentina. *Ameghiniana* 34: 427-435
- Dozo, M.T. 1997b. Primer análisis paleoneurológico de un roedor caviomorfo (Cephalomyidae) y sus implicancias filogenéticas. *Mastozoología Neotropical* 4: 89-96
- Dozo, M.T. 1998. Neuromorfología de *Utaetus buccatus* (Xenarthra, Dasypodidae): un armadillo del Eoceno temprano de la Provincia del Chubut, Argentina. *Ameghiniana* 35: 285-289.
- Dozo, M.T., Vucetich, M.G. & Candela, A.M. 2004. Skull Anatomy and Neuromorphology of *Hypsosteiromys axiculus*, a Colhuehuapian Erethizontidae Rodent from Chubut, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24: 228-234
- Dunbar, R.I.M. 1998. The social brain hypothesis. *Evolutionary Anthropology* 6: 178-190
- Edinger, T. 1921. Über *Nothosaurus*. Ein Steinkern der Schädelhöhle. *Senckenbergiana* 3: 121-129.
- Edinger, T. 1942. The pituitary body in giant animals fossil and living: a survey and a suggestion. *Quarterly Review of Biology*, 17: 31-45.
- Edinger, T. 1948. Evolution of the Horse Brain. *Geological Society of America Memoir* 25: 1-177.
- Eisenberg, J.F. 1981. *The mammalian Radiations: An Analysis of Trends in Evolution, Adaptation and Behavior*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, 610 pp.
- Eisenberg, J.F. & Wilson, D.E. 1978. Relative Brain Size and Feeding Strategies in the Chiroptera. *Evolution* 32: 740-751

- Elliot Smith, G. 1898. The Brain in the Edentata. Transactions of the Linnean Society of London. 2nd Series: Zoology 7: 277-394
- Engelmann, G.F. 1985. The Phylogeny of the Xenarthra. In: Montgomery, G.G. ed. The Evolution and Ecology of Armadillos, Sloths, and Vermilinguas. Smithsonian Institution Press. pp 51-64
- Evans, D.C., Ridgely, R. & Witmer., L.M. 2009. Endocranial Anatomy of *Lambeosaurine Hadrosaurids* (Dinosauria: Ornithischia): A Sensorineural Perspective on Cranial Crest Function. The Anatomical Record 292: 1315-1337
- Fariña, R.A. 1985. Some functional aspects of mastication in Glyptodontidae. Fortschritte der Zoologie 30: 277-280
- Fariña, R.A. 1988. Observaciones adicionales sobre la biomecánica masticatoria en Glyptodontidae. Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay 4: 5-9
- Fariña, R.A. 1995. Limb bone strenght and habits in large glyptodonts. Lethaia 28: 189-196.
- Fariña, R.A. 1996. Trophic Relationships Among Lujanian Mammals. Evol. Theo. 11: 125-134
- Fariña, R.A. & Álvarez, F. 1994. La postura de *Toxodon*: una nueva reconstrucción. Acta Geológica Leopoldensia 39: 565-571
- Fariña, R.A. & Blanco, R.E. 1996. *Megatherium*, the stabber. Proc. R. Soc. Lon. B 263: 1725-1729
- Fariña, R.A. & Vizcaíno, S.F. 2001. Carved teeth and strange jaws: How glyptodonts masticates. Acta Paleontologica Polonica 46: 219-234
- Fariña, R.A. & Parieti, M. 1983. Uso del Método R.F.T.R.A. en la Comparación de la Morfología Craneana en Edentata (Mammalia). Res. Com. Jorn. C. Nat. 3: 106-108

- Fariña, R.A., Blanco, R.E. & Christiansen, P. 2005. Swerving as the escape strategy of *Macrauchenia patachonica* Owen (Mammalia; Litopterna). *Ameghiniana* 42: 751-760
- Fariña, R.A., Vizcaíno, S.F. & Bargo, M.S. 1998. Body mass estimations in Lujanian (Late Pleistocene-Early Holocene of South America) mammal megafauna. *Mastozoología Neotropical* 5: 87-108
- Fariña, R.A., Vizcaíno, S.F. & Blanco, R.E. 1997. Scaling of the Indicator of Athletic Capability in Fossil and Extant Land Tetrapods. *Journal of Theoretical Biology* 185: 442-446
- Fariña, R.A., Vizcaíno, S.F. & De Iuliis, G. 2013. *Megafauna: Giant Beasts of Pleistocene South America*. Indiana University Press. 448 pp
- Feldman, J.L. 1983. Control of vertebrate respiration and locomotion: a brief account. *The Physiologist*. 26: 310-316
- Fernicola, J.C. 2008. Nuevos aportes para la sistemática de los Glyptodontia Ameghino 1889 (Mammalia, Xenarthra, Cingulata). *Ameghiniana* 45: 553-574.
- Fernicola, J.C. & Porpino, K.O. 2012. Exoskeleton and Systematics: A Historical Problem in the Classification of Glyptodonts. *Journal of Mammalian Evolution* 19: 171-183
- Fernicola, J.C., Toledo, N., Bargo, M.S. & Vizcaíno, S.F. 2012. A neomorphic ossification of the nasal cartilages and the structure of paranasal sinus system of the glyptodont *Neosclerocalyptus* Paula Couto 1957 (Mammalia, Xenarthra). *Palaeontologia Electronica* Vol. 15, Issue 3;27A,22p; palaeo-electronica.org/content/2012-issue-3-articles/305-glyptodont-nasal-anatomy
- Fernicola, J.C., Vizcaíno, S.F. & Fariña, R.A. 2008. Chapter 7. The evolution of armoured xenarthrans and a phylogeny of the glyptodonts. In: Vizcaíno, S.F. & Loughry, W.J. eds. *Biology of the Xenarthra*. University of Florida Press. pp 80-85

- García, N., Santos, E., Arsuaga, J.L. & Carretero, J.M. 2006. High-resolution X-ray computed tomography applied to the study of some endocranial traits in Cave and Brown bears. *Sci. Annals, Geol. School, AUTH, special vol 98*: 41-146.
- Gaudin, T.J., 2004. Phylogenetic relationships among sloths (Mammalia, Xenarthra, Tardigrada): the craniodental evidence. *Zoological Journal of the Linnean Society* 140: 255-305
- Gaudin, T.J. & McDonald, H.G. 2008. Chapter 3 Morphology-based investigations of the phylogenetic relationships among extant and fossil Xenarthrans. in: Vizcaíno S.F. y Loughry, J., eds. *Biology of the Xenarthra*. University of Florida Press. pp. 24-36
- Gaudin, T.J. & Wible, J.R. 2006. Chapter 6. The phylogeny of living and extinct armadillos (Mammalia, Xenarthra, Cingulata): a craniodental analysis. In: Carrano, M.T., Gaudin, T.J., Blob, R.W. & Wible, J.R. (eds). *Amniote Paleobiology: Perspectives on the Evolution of Mammals, Birds, and Reptiles*. University of Chicago Press. pp 153-198
- Gervais, P. 1869. Mémoire sur les formes cérébrales propres aux édentés vivants et fossiles: précédé de remarques sur quelques points de la structure anatomique de ces animaux et sur leur classification. *Nouvelles archives du Musée d'Histoire naturelle* 5. Paris.
- Gervais, H. & Ameghino, F. 1880. *Los Mamíferos de la América del Sud*. Igon Hermanos, Buenos Aires. 225 pp.
- Gillette, D.D. & Ray, C.E. 1981. Glyptodonts of North America. *Smithsonian Contributions to Paleobiology* 40: 1-255
- Góis, F., Scillato-Yané, J.G. & Carlini, A.A. 2012. Una Nueva Especie de *Holmesina* Simpson (Xenarthra, Cingulata, Pamphathiidae) del Pleistoceno de Rondônia, Sudoeste de La Amazonia, Brasil. *Rev. bras. paleontol.* 15:211-227

- Green, P.A., Van Valkenburgh, B., Pang, B., Bird, D., Rowe, T. & Curtis, A. 2012. Respiratory and olfactory turbinal size in canid and arctoid carnivorans. *Journal of Anatomy* 221: 609-621
- Haight, J.R. & Murray, P.F. 1981. The cranial endocast of the Early Miocene marsupial, *Wynyardia bassiana*: An assessment of taxonomic relationships based upon comparisons with recent forms. *Brain, Behavior and Evolution* 19: 17-36
- Hallström, B.M., Kullberg, M., Nilsson, M.A. & Janke, A. 2007. Phylogenomic Data Analyses Provide Evidence that Xenarthra and Afrotheria Are Sister Groups. *Mol. Biol. Evol.* 24: 2059-2068
- Hayashi, S., Carpenter, K., Scheyer, T.M., Watabe, M. & Suzuki, D. 2010. Function and evolution of ankylosaur dermal armor. *Acta Palaeontologica Polonica* 55: 213-228
- Hill, R.V. 2005. Integrative morphological data sets for phylogenetic analysis of Amniota: the importance of integumentary characters and increased taxonomic sampling. *Systematic Biology* 54: 530-547
- Hill, R.V. 2006. Comparative anatomy and histology of xenarthran osteoderms. *Journal of Morphology* 267: 1441-1460
- Hoffstetter, R. 1958. Xenarthra. In: Piveteau, J. ed. *Traité de Paléontologie*, vol. 2, no. 6. Masson and Cie, Paris. pp 535–636
- Hofman, M.J. 1983. Energy Metabolism, Brain Size and Longevity in Mammals. *The Quarterly Review of Biology* 58: 495-512
- Holloway, W.L., Claeson, K.M. & O'keefe, F.R. 2013. A virtual phytosaur endocast and its implications for sensory system evolution in archosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* 33:848-857
- Hopson, J.A. 1977. Relative brain size and behavior in archosaurian reptiles. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 8: 429-448.

- Horak, F.B. 2006. Postural orientation and equilibrium: what do we need to know about neural control of balance to prevent falls? *Age and Ageing*. 35-S2: ii7–ii11
- Hutchinson, S., Lee, L.H-L., Gaab, N. & Schlaug, G. 2003. Cerebellar volume of musicians. *Cerebral Cortex* 13: 943-949
- Isler, K. 2011. Energetic trade-offs between brain size and offspring production: Marsupials confirm a general mammalian pattern. *Bioessays* 33: 173–179
- Isler, K. & van Shaik, C.P. 2006a. Costs of encephalization: the energy trade-off hypothesis tested on birds. *Journal of Human Evolution* 51: 228-243
- Isler, K. & van Shaik, C.P. 2006b. Metabolic costs of brain size evolution. *Biology Letters* 2: 557-560
- Isler, K. & van Shaik, C.P. 2009a. The Expensive Brain: A framework for explaining evolutionary changes in brain size. *Journal of Human Evolution* 57: 392–400
- Isler, K. & van Shaik, C.P. 2009b. Why are there so few smart mammals (but so many smart birds)? *Biology Letters* 5: 125-129
- Jerison, H.J. 1973. *Evolution of the brain and intelligence*. New York, Academic Press. 483 pp.
- Jerison, H. J. 2001. Epilogue: The study of primate brain evolution: Where do we go from here? In Falk, D. & Gibson, K. (Eds.) *Evolutionary anatomy of the primate cerebral cortex*, Pp. 305-337. Cambridge, England, Cambridge University Press.
- Jerison, H.J. 2007. *Fossils, brain and behavior. Integration of Comparative Neuroanatomy and Cognition*. Pp. 13-31. Tokyo, Keio University Press
- Karbowski, J. 2007. Global and regional brain metabolic scaling and its functional consequences. *BMC Biology* 5:18 doi:10.1186/1741-7007-5-18

- Kemp, T.S. 2009. The Endocranial Cavity of a Nonmammalian Eucynodont, *Chiniquodon theotenicus*, and its Implications for the Origin of the Mammalian Brain. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29: 1188-1198
- Kielan-Jaworowska, Z. & Lancaster, T.E. 2004. A new reconstruction of multituberculate endocranial casts and encephalization quotient of *Kryptobaatar*. *Acta Palaeontologica Polonica* 49: 177-188
- Knoll, F., Witmer, L.M., Ortega, F., Ridgely, R.C. & Schwarz-Wings, D. 2012. The Braincase of the Basal Sauropod Dinosaur *Spinophorosaurus* and 3D Reconstructions of the Cranial Endocast and Inner Ear. *PLoS ONE* 7(1): e30060. doi:10.1371/journal.pone.0030060
- Köhler, M. & Moyà-Solà, S. 2004. Reduction of Brain and Sense Organs in the Fossil Insular Bovid *Myotragus*. *Brain Behav. Evol.* 63: 125-140
- Larsson, H.C.E., Sereno, P.C. & Wilson, J.A. 2000. Forebrain enlargement among nonavian Theropod dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20: 615-618.
- Laughlin, S.B., de Ruyter Van Steveninck, R.R. & Anderson, J.C. 1998. The metabolic cost of neural information. *Nature Neuroscience* 1: 36-41
- Lautenschlager, S., Rayfield, E.J., Altangerel, P., Zanno, L.E. & Witmer, L.M. 2012. The Endocranial Anatomy of Therizinosauria and Its Implications for Sensory and Cognitive Function. *PLoS ONE* 7(12): e52289. doi:10.1371/journal.pone.0052289
- Lovegrove, B.G. 2001. The Evolution of Body Armor in Mammals: Plantigrade Constrains of Large Body Size. *Evolution* 55: 1464-1473
- Lund, P. W. 1839. Coup d'oeil sur les espèces éteintes de mammifères du Brésil; extrait de quelques mémoires présentés à l'Académie royale des Sciences de Copenhague. *Annales des Sciences Naturelles, Zoologie* 2, 11: 214-234
- Lydekker, R. 1894. Contributions to a Knowledge of the fossil vertebrates of Argentina, parte 2, Extinct Edentates of Argentina. *Anales del Museo de La Plata* 1-61

- Lyras, G.A. 2009. The evolution of the brain in Canidae (Mammalia: Carnivora). *Scripta Geologica*, 139: 1-93
- Lyras, G.A. & Van der Geer, A.A.E. 2003. External brain anatomy in relation to the phylogeny of Caninae (Carnivora: Canidae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 138: 505–522
- Macrini, T.E. 2009. Description of a Digital Cranial Endocast of *Bathygenys reevesi* (Merycoidodontidae; Oreodontoidea) and Implications for Apomorphy-Based diagnosis of Isolated, Natural Endocasts. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29: 1199-1211
- Macrini, T.E. 2012. Comparative Morphology of the Internal Nasal Skeleton of Adult Marsupials Based on X-Ray Computed Tomography. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 365: 1-91
- Macrini, T.E., de Muizon, C., Cifelli, R.L. & Rowe, T. 2007a. Digital cranial endocast of *Pucadelphys andinus*, a Paleocene Metatherian. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27: 99-107.
- Macrini, T.E., Flynn, J.J., Croft, D.A. & Wyss, A.R. 2010. Inner ear of a notoungulate placental mammal: anatomical description and examination of potentially phylogenetically informative characters. *Journal of Anatomy* 216: 600-610
- Macrini, T.E., Rougier, G.W. & Rowe, T. 2007b. Description of a cranial endocast from the fossil mammal *Vincelestes neuquenianus* (Theriiformes) and its relevance to de evolutions of endocranial characters in Therians. *The anatomical record* 290: 875-892.
- Macrini, T.E., Rowe, T. & Archer, M. 2006. Description of a Cranial Endocast From a Fossil Platypus, *Obdurodon dicksoni* (Monotremata, Ornithorhynchidae), and the Relevance of Endocranial Characters to Monotreme Monophyly. *Journal of Morphology* 267: 1000-1015

- Marino, L., Sudheimer, K.D., Murphy, T.L., Davids, K.K., Pabst, D.A., McLellan, W.A., Rilling, J.K. & Johnson, J.I. 2001. Anatomy and three-dimensional reconstruction of the brain of a bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) from magnetic resonance images. *The Anatomical Record* 264: 397-414.
- Martin, R.D. 1981. Relative brain size and basal metabolic rate in terrestrial vertebrates. *Nature* 293: 57-60
- Martin, R.D. 1996. Scaling of the Mammalian Brain: the Maternal Energy Hypothesis. *News in Physiological Sciences* 11: 149-156
- Martin, R.D. & Isler, K. 2010. Chapter 2. The Maternal Energy Hypothesis of Brain Evolution: An Update. In: *The Human Brain Evolving: Paleoneurological Studies in Honor of Ralph L. Holloway*. Broadfield, D., Yuan, M., Schick, K. & Toth, N. eds. Stone Age Publication Series Number 4. pp 15-35
- McDonough, C.M. & Loughry, W.J. 2008. Chapter 26. Behavioral ecology of armadillos. in: Vizcaíno S.F. & Loughry J, eds. *Biology of the Xenarthra*. University of Florida Press. pp. 281-293
- McKenna, M.C. & Bell, S.K. 1997. *Classification of Mammals Above the Species Level*. Columbia University Press, New York. 631 pp
- McNab, B.K. 1980a. Energetics and the limits to a temperate Distribution in armadillos
- McNab, B.K. 1980b. Food habits, energetic, and the population biology of mammals
- McNab, B.K. 1985. Energetics, population biology, and distribution of xenarthrans, living and extinct. In: Montgomery, G.G. ed. *The Evolution and Ecology of Armadillos, Sloths and Vermilinguas*. Smithsonian Institution Press. pp. 219-232
- McNab, B.K. 1986. The Influence of Food Habits on the Energetics of Eutherian Mammals. *Ecological Monographs* 56: 1-19
- McNab, B.K. 1988. Complications Inherent in Scaling the Basal Rate of Metabolism in Mammals. *The Quarterly Review of Biology* 63: 25-54

- McNab, B.K. 2002. *The Physiological Ecology of Vertebrates: A View from Energetics*. Cornell University Press. 576 pp
- McNab, B.K. 2007. The Evolution of Energetics in Birds and Mammals. In: Kelt, D. A., Lessa, E. P., Salazar-Bravo, J. & Patton, J. L. eds. *The Quintessential Naturalist: Honoring the Life and Legacy of Oliver P. Pearson*. University of California Publications in Zoology. pp. 67-110
- McNab, B.K. 2008. An analysis of the factors that influence the level and scaling of mammalian BMR. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A* 151: 5-28
- McNab, B.K. 2009. Resources and energetics determined dinosaur maximal size. *PNAS* 106: 12184-12188
- McNab, B.K. 2010. Geographic and temporal correlations of mammalian size reconsidered: a resource rule. *Oecologia* 164: 13-23
- McNab, B.K. & Eisenberg, J.F. 1989. Brain Size and Its Relation to the Rate of Metabolism in Mammals. *The American Naturalist* 133: 157-167
- Mendoza, M., Janis, C.M. & Palmqvist, P. 2006. Estimating the body mass of extinct ungulates: a study on the use of multiple regression. *Journal of Zoology* 270: 90-101
- Millien, V. & Bovy, H. 2010. When teeth and bones disagree: body mass estimation of a giant extinct rodent. *Journal of Mammalogy* 91: 11-18
- Morton, D.M. & Bastian, A.J. 2004. Cerebellar control of balance and locomotion. *The Neuroscientist*. 10: 247-259
- Motani, R. 2001. Estimating body mass from silhouettes: testing the assumption of elliptical body cross-sections. *Paleobiology* 27: 735-750
- Mozolevskaya, G. 2013. Yakut paleontologists: Mammoth Yuka gave us a lot of surprises. Sakha Information Agency. <http://www.ysia.ru/eng/nature/1202>

- Murphy, W.J., Eizirik, E., Johnson, W.E., Zhang, Y.P., Ryderk, O.A. & O'Brien, S.J. 2001. Molecular phylogenetics and the origins of placental mammals. *Nature* 409: 614-618
- Myers, T.J. 2001. Prediction of marsupial body mass. *Australian Journal of Zoology* 49: 99-118
- Nieven, J.E. & Laughlin, S.B. 2008. Energy limitation as a selective pressure on the evolution of sensory systems. *The Journal of Experimental Biology* 211: 1792-1804
- O'Leary, M.A., Bloch, J.I., Flynn, J.J., Gaudin, T.J., Giallombardo, A., Giannini, N.P., Goldberg, S.L., Kraatz, B.P., Luo, Z-X., Meng, J., Ni, X., Novacek, M.J., Perini, F.A., Randall, Z.S., Rougier, G.W., Sargis, E.J., Silcox, M.T., Simmons, N.B., Spaulding, M., Velazco, P.M., Weksler, M., Wible, J.R. & Cirranello, A.L. 2013. The Placental Mammal Ancestor and the Post-K-Pg Radiation of Placentals. *Science* 339: 662-667
- Orliac, M.J., Argot, C. & Gilissen, E. 2012. Digital Cranial Endocast of *Hyopsodus* (Mammalia, "Condylarthra"): A Case of Paleogene Terrestrial Echolocation? *PLoS ONE* 7(2): e30000. doi:10.1371/journal.pone.0030000
- Owen, R. 1841. Description of a Tooth and part of the Skeleton of the *Glyptodon clavipes*, a large Quadruped of the Edentate Order, to which belongs the tessellated bony armour described and figures by Mr. Clift in the former Volume of the Transactions of the Geological Society; with a consideration of the question whether the *Megatherium* possessed an analogous dermal armour. *Transactions of the Geological Society of London, Second Series* 6: 81-106
- Owen, R. 1842. Description of the Skeleton of an Extinct Gigantic Sloth, *Myiodon robustus*, Owen, With Observations on the Osteology, Natural Affinities, and Probable Habits of the *Megatherioid* Quadrupeds in General. R. & J. E. Taylor, London, pp. 176
- Paula Couto, C. 1979. *Tratado de Paleomastozoologia*. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro. 590 pp

- Paula Couto, C. 1980. Um tatu gigante do Pleistoceno de Santa Catarina. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 52:527-531
- Paulin, M.G. 1993. The role of the cerebellum in motor control and perception. *Brain Behav. Evol.* 41: 39-50
- Patterson, B. & Pascual, R. 1968. The Fossil Mammal Fauna of South America. *The Quarterly Review of Biology* 43: 409-451
- Patterson, B., Segall, W. & Turnbull, W.D. 1989. The Ear Region in Xenarthrans (= Edentata: Mammalia), Part I: Cingulates. *Fieldiana, new series (Geology)* 18:1-46
- Perea, D. 2005. *Pseudoplohophorus absolutus* n. sp. (Xenarthra, Glyptodontidae), variabilidad en Sclerocalyptinae y redefinición de una biozona del Mioceno Superior de Uruguay. *Ameghiniana* 42: 175-190.
- Picasso, M.B.J., Tambussi, C. & Dozo, M.T. 2009. Neurocranial and brain anatomy of a Late Miocene eagle (Aves, Accipitridae) from Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29: 831-836
- Porpino, K.O., Fernicola, J.C. & Bergqvist, L.P. 2010. Revisiting the intertropical Brazilian species *Hoplophorus euphractus* (Cingulata, Glyptodontoidea) and the phylogenetic affinities of *Hoplophorus*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30: 911-927
- Pujos, F., Gaudin, T.J., De Iuliis, G. & Cartelle, C. 2012. Recent Advances on Variability, Morpho-Functional Adaptations, Dental Terminology, and Evolution of Sloths. *J. Mammal. Evol.* DOI: 10.1007/s10914-012-9189-y
- Quiroga, J.C. 1980. The brain of the mammal-like reptile *Probainognathus jenseni* (Therapsida, Cynodontia). A correlative paleo-neurological approach to the neocortex at the reptile- mammal transition. *J. Hirnforsch* 21: 299-336.
- Quiroga, J.C. 1988. Cuantificación de la corteza cerebral en moldes endocraneanos de mamíferos girencéfalos. Procedimiento y aplicación en tres mamíferos extinguidos. *Ameghiniana* 25: 67-84.

- Quiroga, J.C. & Dozo, M.T. 1988. The brain of *Thylacosmilus atrox*. Extinct South American saber-tooth Carnivore Marsupial. *J. Hirnforsch* 29: 573-586.
- Radinsky, L. 1975. Viverrid Neuroanatomy: Phylogenetic and Behavioral Implications. *Journal of Mammalogy* 56: 130-150
- Radinsky, L. 1978. Evolution of Brain Size in Carnivores and Ungulates. *The American Naturalist* 112: 815-831
- Radinsky, L. 1981. Brain Evolution in Extinct South American Ungulates. *Brain Behav Evol.* 18: 169-187
- Rinderknecht, A. & Blanco, R.E. 2008. The largest fossil rodent. *Proc. R. Soc. B* 275: 923-928
- Rogers, S.W. 2005. Reconstructing the behaviors of extint species: An excursion into comparative paleoneurology. *American journal of medicals genetics* 134A: 349-356.
- Rojas, D., Mancina, C.A., Flores-Martínez, J.J. & Navarro, L. 2013. Phylogenetic signal, feeding behaviour and brain volume in Neotropical bats. *Journal of Evolutionary Biology* 26: 1925-1933
- Rowe, T.B., Macrini, T.E. & Luo, Z-X. 2011. Fossil Evidence on Origin of the Mammalian Brain. *Science* 332: 955-957
- Sakai, S.T., Arsznov, B.M., Lundrigan, B.L. & Holekamp, K.E. 2011. Brain Size and Social Complexity: A Computed Tomography Study in Hyaenidae. *Brain Behav. Evol.* 77: 91-104
- Sanders, R.K. & Smith, D.K. 2005. The endocranium of the theropod dinosaur *Ceratosaurus* studied with computed tomography. *Acta Paleontologica Polonica* 50: 601-616.

- Saveliev, S.V. & Lavrov, A.V. 2007. Morphofunctional Reconstruction of the Brain of *Paroxyaena pavlovi* (Hyaenodontidae, Creodonta) Based on a Natural Endocranial Cast. *Paleontological Journal* 41: 661-670
- Scillato-Yané, G.J. 1982. Los Dasypodidae (Mammalia, Edentata) del Plioceno y Pleistoceno de Argentina. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. 244 pp
- Scofield, R.P. & Ashwell, K.N.S. 2009. Rapid Somatic Expansion Causes the Brain Lag Behind: the Case of the Brain and Behavior of New Zealand's Haast's Eagle (*Harpagornis moorei*). *Journal of Vertebrate Paleontology* 29: 637-649
- Serres, M. 1865. Deuxième Note sur le squelette du *Glyptodon clavipes*. *Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des sciences* 61: 457-466
- Silcox, M.T., Dalmy, C.K., Hrenchuk, A., Bloch, J.I., Boyer, D.M. & Houde, P. 2011. Endocranial Morphology of *Labidolemur kayi* (Apatemyidae, Apatotheria) and Its Relevance to the Study of Brain Evolution in Euarcohomotoglires. *Journal of Vertebrate Paleontology* 31(6): 1314-1325
- Simpson, G.G. 1930. *Holmesina septentrionalis*, extinct giant armadillo de Florida. *American Museum Novitates* 422: 1-10
- Simpson, G.G. 1933a. Braincast of *Phenacodus*, *Notostylops*, and *Rhyphodon*. *American Museum Novitates* 622: 1-19
- Simpson, G.G. 1933b. Braincasts of two thypotheres and a litoptern. *American Museum Novitates* 629: 1-18
- Smith, N.A. & Clarke, J.A. 2012. Endocranial Anatomy of the Charadriiformes: Sensory System Variation and the Evolution of Wing-Propelled Diving. *PLoS ONE* 7(11): e49584. doi:10.1371/journal.pone.0049584

- Smith, F.A., Lyons, S.K. Ernest, S.K.M., Jones, K.E., Kauffman, D.M., Dayan, T., Marquet, P.A., Brown, J.H. & Haskell, J.P. 2003. Body mass of late Quaternary mammals. *Ecology* 84: 3403
- Sobrero, R., May-Collado, L.J., Agnarsson, I. & Hernández, C. 2011. Expensive brains: “brainy” rodents have higher metabolic rate. *Frontiers in Evolutionary Neuroscience* 3: 1-12
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. 1981. *Biometry*. 2 ed. Freeman, New York. 859 pp.
- Superina, M. & Boily, P. 2007. Hibernation and daily torpor in an armadillo, the pichi (*Zaedyus pichiy*). *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A* 148: 893-898
- Superina, M. & Loughry, W.J. 2012. Life on the Half-Shell: Consequences of a Carapace in the Evolution of Armadillos (*Xenarthra: Cingulata*). *Journal of Mammalian Evolution* 19: 217-224
- Sutton, M.D. 2008. Tomographic techniques for the study of exceptionally preserved fossils. *Proc. R. Soc. B* 275: 1-7.
- Thach, W.T., Goodkin, H.P. & Keating, J.G. 1992. The cerebellum and the adaptive coordination of movement. *Annu. Rev. Neurosci.* 15: 403-442.
- Tobias, P.V. 2001. Re-creating ancient hominid virtual endocasts by CT-scanning. *Clinical anatomy* 14: 134-141.
- Turner, M.B. 1867. On the Brain of *Dasyus Sexcinctus*. *J Anat Physiol.* 1: 313-315
- Vizcaíno, S.F. 2009. The teeth of the “toothless”: novelties and key innovations in the evolution of xenarthrans (*Mammalia, Xenarthra*). *Paleobiology* 35: 343-366
- Vizcaíno, S.F. & Loughry, W.J. 2008. *Biology of the Xenarthra*. University of Florida Press. 370 pp.

- Vizcaíno, S.F., De Iuliis, G. & Bargo, M.S. 1998. Skull Shape, Masticatory Apparatus, and Diet of *Vassallia* and *Holmesina* (Mammalia: Xenarthra: Pamphathiidae): When Anatomy Constrains Destiny. *Journal of Mammalian Evolution* 5: 291-322
- Vizcaíno, S.F., Bargo, M.S. & Cassini, G.H. 2006. Dental occlusal surface area in relation to body mass, food habits and other biological features in fossil xenarthrans. *Ameghiniana* 43: 11-26
- Vizcaíno, S.F., Bargo, M.S. & Fariña, R. A. 2008, Chapter 8. Form, function and paleobiology in Xenarthrans. in: Vizcaíno S.F. & Loughry J, eds. *Biology of the Xenarthra*. University of Florida Press. pp. 86-99
- Vizcaíno, S.F., Blanco, R.E., Bender, J.B. & Milne, N. 2011a. Proportions and function of the limbs of glyptodonts. *Lethaia* 44: 93-101
- Vizcaíno, S.F., Cassini, G.H., Fernicola, J.C. & Bargo, M.S. 2011b. Evaluating Habitats and Feeding Habits Through Ecomorphological Features in Glyptodonts (Mammalia, Xenarthra). *Ameghiniana* 48: 305-319
- Vizcaíno, S.F., Fariña, R.A., Bargo, M.S. & De Iuliis, G. 2004. Phylogenetical assessment of the masticatory adaptations in Cingulata (Mammalia, Xenarthra). *Ameghiniana* 41: 651-664
- Webb, S.D. 1976. Mammalian faunal dynamics of the Great American Interchange. *Paleobiology* 2: 216-234
- Webb, S.D. 2006. The Great American Biotic Interchange: Patterns and Processes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 98: 245-257
- Witmer, L.M. & Ridgely, R.C. 2009. New Insights Into the Brain, Braincase, and Ear Region of *Tyrannosaurs* (Dinosauria, Theropoda), with Implications for Sensory Organization and Behavior. *The Anatomical Record* 292: 1266-1296.
- Witmer, L.M., Chatterjee, S., Franzosa, J. & Rowe, T. 2003. Neuroanatomy of flying reptiles and implications for flight, posture and behavior. *Nature* 425: 950-953

- Wolf, D., Kalthoff, D.C. & Sander, P.M. 2012. Osteoderm Histology of the Pampatheriidae (Cingulata, Xenarthra, Mammalia): Implications for Systematics, Osteoderm Growth, and Biomechanical Adaptation. *Journal of Morphology* 273: 388-404
- Woodburne, M.O. 2010. The Great American Biotic Interchange: Dispersals, Tectonics, Climate, Sea Level and Holding Pens. *Journal of Mammalian Evolution* 17: 245-264
- Zurita, A.E., Gonzáles Ruiz, L.R., Gómez-Cruz, A.J. & Arenas-Mosquera, J.E. 2013. The most complete known Neogene Glyptodontidae (Mammalia, Xenarthra, Cingulata) from northern South America: taxonomic, paleobiogeographic, and phylogenetic implications. *Journal of Vertebrate Paleontology* 33: 696-708
- Zurita, A.E., Miño-Bolini, Á.R., Francia, A. & Arenas-Mosquera, J.E. 2012. The Pleistocene Glyptodontidae Gray, 1869 (Xenarthra: Cingulata) of Colombia and Some Considerations about the South American Glyptodontinae. *Rev. bras. paleontol.* 15: 273-280
- Zurita A.E., Miño-Bolini, Á.R., Soilbelzon, E., Carlini, A.A. & Ríos, F.P. 2009. The diversity of Glyptodontidae (Xenarthra, Cingulata) in the Tarija Valley (Bolivia): systematic, biostratigraphic and paleobiogeographic aspects of a particular assemblage. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.* 251: 225-237
- Zurita, A.E., Oliveira, E.V., Toriño, P. Rofriguez-Bualó, S.M., Scillato-Yané, G.J., Luna, C. & Krapovickas, J. 2011a. On the taxonomic status of some Glyptodontidae (Mammalia, Xenarthra, Cingulata) from the Pleistocene of South America. *Annales de Paléontologie* 97: 63-83
- Zurita, A.E., Scarano, A.C., Carlini, A.A., Scillato-Yané, G.J. & Soilbelzon, E. 2011b. *Neosclerocalyptus* spp. (Cingulata: Glyptodontidae: Hoplophorini): cranial morphology and palaeoenvironments along the changing Quaternary. *Journal of Natural History* 45: 893-914

APÉNDICE

Tabla A1: Datos de masa corporal y tamaño cerebral de los mamíferos actuales y fósiles analizados.

Orden	Especie	Masa corporal (g)	Cerebro (cm ³ o g)	log masa corporal	log cerebro	Fuente
Dasyuromorphia	<i>Antechinomys laniger</i>	25	0,47	1,398	-0,328	Weisbecker et al 2013
	<i>Antechinus agilis</i>	24	0,56	1,380	-0,252	Weisbecker et al 2013
	<i>Antechinus bellus</i>	45	0,63	1,653	-0,201	Weisbecker et al 2013
	<i>Antechinus melanurus</i>	31	0,65	1,491	-0,187	Weisbecker et al 2013
	<i>Antechinus flavipes</i>	45	0,64	1,653	-0,194	Weisbecker et al 2013
	<i>Antechinus leo</i>	74	0,75	1,869	-0,125	Weisbecker et al 2013
	<i>Antechinus minimus</i>	53,5	0,74	1,728	-0,131	Weisbecker et al 2013
	<i>Antechinus naso</i>	48,5	0,77	1,686	-0,114	Weisbecker et al 2013
	<i>Antechinus stuartii</i>	27,5	0,76	1,439	-0,119	Weisbecker et al 2013
	<i>Antechinus subtropicus</i>	28,5	0,72	1,455	-0,143	Weisbecker et al 2013
	<i>Antechinus swainsonii</i>	53	1,09	1,724	0,037	Weisbecker et al 2013
	<i>Dasyercus cristicauda</i>	90	1,24	1,954	0,093	Weisbecker et al 2013
	<i>Dasykaluta rosamondae</i>	35	0,54	1,544	-0,268	Weisbecker et al 2013
	<i>Dasyuroides byrnei</i>	110	1,5	2,041	0,176	Weisbecker et al 2013
	<i>Dasyurus albopunctatus</i>	627	3,79	2,797	0,579	Weisbecker et al 2013
	<i>Dasyurus geoffroii</i>	1100	5,17	3,041	0,713	Weisbecker et al 2013
	<i>Dasyurus hallucatus</i>	525	3,38	2,720	0,529	Weisbecker et al 2013
	<i>Dasyurus maculatus</i>	5500	9,41	3,740	0,974	Weisbecker et al 2013
	<i>Dasyurus viverrinus</i>	1090	5,33	3,037	0,727	Weisbecker et al 2013
	<i>Murexia longicaudata</i>	78	1,68	1,892	0,225	Weisbecker et al 2013
	<i>Murexia rothschildi</i>	60	1,05	1,778	0,021	Weisbecker et al 2013
	<i>Myoictis melas</i>	91	2,05	1,959	0,312	Weisbecker et al 2013
	<i>Myrmecobius fasciatus</i>	471,5	4,25	2,673	0,628	Weisbecker et al 2013
	<i>Neophascogale lorentzi</i>	212	2,45	2,326	0,389	Weisbecker et al 2013
	<i>Ningau ridei</i>	9	0,24	0,954	-0,620	Weisbecker et al 2013
	<i>Ningau yvonneae</i>	8	0,26	0,903	-0,585	Weisbecker et al 2013
	<i>Parantechinus apicalis</i>	69	1,2	1,839	0,079	Weisbecker et al 2013
	<i>Parantechinus bilarni</i>	27,5	0,65	1,439	-0,187	Weisbecker et al 2013
	<i>Phascogale calura</i>	51,5	0,91	1,712	-0,041	Weisbecker et al 2013
	<i>Phascogale tapoatafa</i>	193,5	1,81	2,287	0,258	Weisbecker et al 2013
	<i>Phascalosorex dorsalis</i>	47,5	1,11	1,677	0,045	Weisbecker et al 2013
	<i>Planigale gilesi</i>	9,2	0,17	0,964	-0,770	Weisbecker et al 2013
	<i>Planigale ingrami</i>	4,25	0,15	0,628	-0,824	Weisbecker et al 2013
<i>Planigale maculata</i>	11	0,2	1,041	-0,699	Weisbecker et al 2013	

	<i>Planigale novaeguineae</i>	14,9	0,27	1,173	-0,569	Weisbecker et al 2013
	<i>Planigale tenuirostris</i>	6,05	0,14	0,782	-0,854	Weisbecker et al 2013
	<i>Pseudantechinus macdonnellensis</i>	32,5	0,49	1,512	-0,310	Weisbecker et al 2013
	<i>Pseudantechinus roryi</i>	23,5	0,42	1,371	-0,377	Weisbecker et al 2013
	<i>Sarcophilus harrisii</i>	8000	16,09	3,903	1,207	Weisbecker et al 2013
	<i>Sminthopsis bindi</i>	13	0,35	1,114	-0,456	Weisbecker et al 2013
	<i>Sminthopsis crassicaudata</i>	15	0,36	1,176	-0,444	Weisbecker et al 2013
	<i>Sminthopsis douglasi</i>	55	0,35	1,740	-0,456	Weisbecker et al 2013
	<i>Sminthopsis griseoventer</i>	17,5	0,49	1,243	-0,310	Weisbecker et al 2013
	<i>Sminthopsis hirtipes</i>	19	0,41	1,279	-0,387	Weisbecker et al 2013
	<i>Sminthopsis leucopus</i>	22,5	0,41	1,352	-0,387	Weisbecker et al 2013
	<i>Sminthopsis macroura</i>	20	0,4	1,301	-0,398	Weisbecker et al 2013
	<i>Sminthopsis murina</i>	17	0,44	1,230	-0,357	Weisbecker et al 2013
	<i>Sminthopsis virginiae</i>	46	0,34	1,663	-0,469	Weisbecker et al 2013
Dasyuromorphia	<i>Thylacinus cynocephalus</i>	29500	51,19	4,470	1,709	Weisbecker et al 2013
	<i>Caluromys derbianus</i>	318	3,4	2,502	0,531	Weisbecker et al 2013
	<i>Caluromys philander</i>	188,5	3,5	2,275	0,544	Weisbecker et al 2013
	<i>Didelphis marsupialis californica</i>	1620	6,35	3,210	0,803	Weisbecker et al 2013
	<i>Didelphis virginiana</i>	1900	6,72	3,279	0,827	Weisbecker et al 2013
	<i>Marmosa mexicana</i>	49,5	1	1,695	0,000	Weisbecker et al 2013
	<i>Marmosa murina maderensis</i>	45	1,1	1,653	0,041	Weisbecker et al 2013
	<i>Marmosa robinsoni</i>	60	0,7	1,778	-0,155	Weisbecker et al 2013
	<i>Marmosa rubra</i>	61	1,2	1,785	0,079	Weisbecker et al 2013
	<i>Metachirus nudicaudatus</i>	300	3,5	2,477	0,544	Weisbecker et al 2013
	<i>Monodelphis breviceaudata</i>	70	0,9	1,845	-0,046	Weisbecker et al 2013
	<i>Philander opossum</i>	450	3,83	2,653	0,583	Weisbecker et al 2013
	<i>Thylamys elegans</i>	25	0,71	1,398	-0,149	Weisbecker et al 2013
Diprotodontia	<i>Acrobates pygmaeus</i>	12	0,35	1,079	-0,456	Weisbecker et al 2013
	<i>Aepyprymnus rufescens</i>	2600	12,3	3,415	1,090	Weisbecker et al 2013
	<i>Bettongia gaimardi</i>	1660	11,7	3,220	1,068	Weisbecker et al 2013
	<i>Bettongia lesueur</i>	1300	10,5	3,114	1,021	Weisbecker et al 2013
	<i>Bettongia penicillata</i>	1300	9,56	3,114	0,980	Weisbecker et al 2013
	<i>Bettongia tropica</i>	1200	8,92	3,079	0,950	Weisbecker et al 2013
	<i>Burrarnys parvus</i>	41,5	1	1,618	0,000	Weisbecker et al 2013
	<i>Cercartetus caudatus</i>	30	0,71	1,477	-0,149	Weisbecker et al 2013
	<i>Cercartetus concinnus</i>	13	0,3	1,114	-0,523	Weisbecker et al 2013
	<i>Cercartetus lepidus</i>	7	0,36	0,845	-0,444	Weisbecker et al 2013
	<i>Cercartetus nanus</i>	24	0,43	1,380	-0,367	Weisbecker et al 2013
	<i>Dactylonax palpator</i>	435	6,91	2,638	0,839	Weisbecker et al 2013
	<i>Dactylopsila tatei</i>	252	4,45	2,401	0,648	Weisbecker et al 2013

<i>Dactylopsila trivirgata</i>	423	5,83	2,626	0,766	Weisbecker et al 2013
<i>Dendrolagus bennetianus</i>	10950	18,5	4,039	1,267	Weisbecker et al 2013
<i>Dendrolagus dorianus</i>	9550	32,3	3,980	1,509	Weisbecker et al 2013
<i>Dendrolagus goodfellowi</i>	7500	28,4	3,875	1,453	Weisbecker et al 2013
<i>Dendrolagus inustus</i>	13450	30,1	4,129	1,479	Weisbecker et al 2013
<i>Dendrolagus lumholtzi</i>	7195	26,2	3,857	1,418	Weisbecker et al 2013
<i>Dendrolagus matschiei</i>	8800	27,5	3,944	1,439	Weisbecker et al 2013
<i>Dendrolagus scottae</i>	10500	29,2	4,021	1,465	Weisbecker et al 2013
<i>Dendrolagus spadix</i>	9100	28,5	3,959	1,455	Weisbecker et al 2013
<i>Dendrolagus ursinus</i>	8200	26,3	3,914	1,420	Weisbecker et al 2013
<i>Distoechurus pennatus</i>	50	0,94	1,699	-0,027	Weisbecker et al 2013
<i>Dorcopsis atrata</i>	2050	16,7	3,312	1,223	Weisbecker et al 2013
<i>Dorcopsis hageni</i>	5500	22,5	3,740	1,352	Weisbecker et al 2013
<i>Dorcopsis luctuosa</i>	6350	20,6	3,803	1,314	Weisbecker et al 2013
<i>Dorcopsis muelleri</i>	3150	20,4	3,498	1,310	Weisbecker et al 2013
<i>Dorcopsulus vanheurni</i>	1696,5	11,8	3,230	1,072	Weisbecker et al 2013
<i>Dorcopsulusmacleayi</i>	2988	13,5	3,475	1,130	Weisbecker et al 2013
<i>Gymnobelideus leadbeateri</i>	133	2,85	2,124	0,455	Weisbecker et al 2013
<i>Hemibelideus lemuroides</i>	952,5	3,15	2,979	0,498	Weisbecker et al 2013
<i>Lagorchestes conspicillatus</i>	3000	14	3,477	1,146	Weisbecker et al 2013
<i>Lagorchestes hirsutus</i>	1265	7,77	3,102	0,890	Weisbecker et al 2013
<i>Lagorchestes leporides</i>	3000	12,6	3,477	1,100	Weisbecker et al 2013
<i>Lagostrophus fasciatus</i>	1750	7	3,243	0,845	Weisbecker et al 2013
<i>Lasiorhinus latifrons</i>	26000	55,5	4,415	1,744	Weisbecker et al 2013
<i>Macropus agilis</i>	15000	33,3	4,176	1,522	Weisbecker et al 2013
<i>Macropus antilopinus</i>	27250	56,8	4,435	1,754	Weisbecker et al 2013
<i>Macropus dorsalis</i>	11250	29,2	4,051	1,465	Weisbecker et al 2013
<i>Macropus eugenii</i>	6500	23,7	3,813	1,375	Weisbecker et al 2013
<i>Macropus fuliginosus</i>	28850	58	4,460	1,763	Weisbecker et al 2013
<i>Macropus giganteus</i>	26400	69,8	4,422	1,844	Weisbecker et al 2013
<i>Macropus greyi</i>	19000	25	4,279	1,398	Weisbecker et al 2013
<i>Macropus irma</i>	8000	24,7	3,903	1,393	Weisbecker et al 2013
<i>Macropus parma</i>	4275	18,7	3,631	1,272	Weisbecker et al 2013
<i>Macropus parryi</i>	13500	41,3	4,130	1,616	Weisbecker et al 2013
<i>Macropus robustus</i>	21200	59	4,326	1,771	Weisbecker et al 2013
<i>Macropus rufogriseus</i>	16200	36	4,210	1,556	Weisbecker et al 2013
<i>Macropus rufus</i>	46250	62,4	4,665	1,795	Weisbecker et al 2013
<i>Onychogalea fraenata</i>	4550	14,7	3,658	1,167	Weisbecker et al 2013
<i>Onychogalea lunata</i>	3500	10,2	3,544	1,009	Weisbecker et al 2013
<i>Onychogalea unguifera</i>	6650	16,7	3,823	1,223	Weisbecker et al 2013
<i>Petauroides volans</i>	1700	4,69	3,230	0,671	Weisbecker et al 2013
<i>Petaurus australis</i>	555	5,71	2,744	0,757	Weisbecker et al 2013

<i>Petaurus breviceps</i>	127,5	2,09	2,106	0,320	Weisbecker et al 2013
<i>Petaurus norfolcensis</i>	230	3,02	2,362	0,480	Weisbecker et al 2013
<i>Petrogale assimilis</i>	4500	17,5	3,653	1,243	Weisbecker et al 2013
<i>Petrogale brachyotis</i>	4050	15,75	3,607	1,197	Weisbecker et al 2013
<i>Petrogale concinna</i>	1350	11	3,130	1,041	Weisbecker et al 2013
<i>Petrogale godmani</i>	4750	18	3,677	1,255	Weisbecker et al 2013
<i>Petrogale herberti</i>	5150	21,2	3,712	1,326	Weisbecker et al 2013
<i>Petrogale inornata</i>	4600	17	3,663	1,230	Weisbecker et al 2013
<i>Petrogale lateralis</i>	4600	19,2	3,663	1,283	Weisbecker et al 2013
<i>Petrogale mareeba</i>	4150	17	3,618	1,230	Weisbecker et al 2013
<i>Petrogale penicillata</i>	7100	23,9	3,851	1,378	Weisbecker et al 2013
<i>Petrogale persephone</i>	6200	21,5	3,792	1,332	Weisbecker et al 2013
<i>Petrogale xanthopus</i>	7500	23	3,875	1,362	Weisbecker et al 2013
<i>Petropseudes dahli</i>	2000	5,038	3,301	0,702	Weisbecker et al 2013
<i>Phalanger carmelitae</i>	1000	8,49	3,000	0,929	Weisbecker et al 2013
<i>Phalanger gymnotis</i>	2700	13	3,431	1,114	Weisbecker et al 2013
<i>Phalanger mimicus</i>	2000	8,13	3,301	0,910	Weisbecker et al 2013
<i>Phalanger lulullae</i>	1632,5	6,09	3,213	0,785	Weisbecker et al 2013
<i>Phalanger orientalis</i>	2500	7,37	3,398	0,867	Weisbecker et al 2013
<i>Phalanger ornatus</i>	1800	7,02	3,255	0,846	Weisbecker et al 2013
<i>Phalanger sericeus</i>	2003	9,96	3,302	0,998	Weisbecker et al 2013
<i>Phalanger vestitus</i>	1850	9,54	3,267	0,980	Weisbecker et al 2013
<i>Phascolarctos cinereus</i>	5800	20,2	3,763	1,305	Weisbecker et al 2013
<i>Potorous platyops</i>	600	6,3	2,778	0,799	Weisbecker et al 2013
<i>Potorous tridactylus</i>	1100	9,53	3,041	0,979	Weisbecker et al 2013
<i>Pseudocheirus occidentalis</i>	1000	5,58	3,000	0,747	Weisbecker et al 2013
<i>Pseudocheirus peregrinus</i>	900	4,52	2,954	0,655	Weisbecker et al 2013
<i>Pseudocheirops albertisii</i>	784,5	4,68	2,895	0,670	Weisbecker et al 2013
<i>Pseudocheirops archeri</i>	1095	5,87	3,039	0,769	Weisbecker et al 2013
<i>Pseudocheirops corinnae</i>	1123	5,36	3,050	0,729	Weisbecker et al 2013
<i>Pseudocheirops coronatus</i>	1500	5,13	3,176	0,710	Weisbecker et al 2013
<i>Pseudocheirops cupreus</i>	1700	7,54	3,230	0,877	Weisbecker et al 2013
<i>Pseudochirulus canescens</i>	300	1,8	2,477	0,255	Weisbecker et al 2013
<i>Pseudochirulus carolli</i>	440	3,2	2,643	0,505	Weisbecker et al 2013
<i>Pseudochirulus forbesi</i>	650	3,36	2,813	0,526	Weisbecker et al 2013
<i>Pseudochirulus herbertensis</i>	1115	4,32	3,047	0,635	Weisbecker et al 2013
<i>Pseudochirulus mayeri</i>	151,75	2,01	2,181	0,303	Weisbecker et al 2013
<i>Pseudochirulus schlegelli</i>	274	2,8	2,438	0,447	Weisbecker et al 2013
<i>Setonix brachyurus</i>	3250	13,9	3,512	1,143	Weisbecker et al 2013
<i>Spilocuscus maculatus</i>	3815	13,4	3,581	1,127	Weisbecker et al 2013
<i>Spilocuscus rufoniger</i>	6000	16,8	3,778	1,225	Weisbecker et al 2013

	<i>Tarsipes rostratus</i>	9	0,36	0,954	-0,444	Weisbecker et al 2013
	<i>Thylogale billardieri</i>	5450	22,1	3,736	1,344	Weisbecker et al 2013
	<i>Thylogale browni</i>	5478	18,3	3,739	1,262	Weisbecker et al 2013
	<i>Thylogale brunii</i>	3620	17,5	3,559	1,243	Weisbecker et al 2013
	<i>Thylogale stigmatica</i>	4600	17,8	3,663	1,250	Weisbecker et al 2013
	<i>Thylogale thetis</i>	5400	19,2	3,732	1,283	Weisbecker et al 2013
	<i>Trichosurus caninus</i>	2900	11,9	3,462	1,076	Weisbecker et al 2013
	<i>Trichosurus vulpecula</i>	2600	11	3,415	1,041	Weisbecker et al 2013
	<i>Vombatus ursinus</i>	26000	59	4,415	1,771	Weisbecker et al 2013
	<i>Wallabia bicolor</i>	15000	32,9	4,176	1,517	Weisbecker et al 2013
	<i>Wyulda squamicaudata</i>	1675	10,1	3,224	1,004	Weisbecker et al 2013
Microbiotheria	<i>Dromiciops gliroides</i>	24	0,81	1,380	-0,092	Weisbecker et al 2013
Notoryctemorphia	<i>Notoryctes caurinus</i>	55	0,78	1,740	-0,108	Weisbecker et al 2013
Paucituberculata	<i>Caenolestes fuliginosus</i>	35	0,68	1,544	-0,167	Weisbecker et al 2013
	<i>Rhyncholestes raphanurus</i>	23,5	0,65	1,371	-0,187	Weisbecker et al 2013
Peramelemorphia	<i>Chaeropus ecaudatus</i>	200	2,4	2,301	0,380	Weisbecker et al 2013
	<i>Echymipera clara</i>	1236,5	4,48	3,092	0,651	Weisbecker et al 2013
	<i>Echymipera kalubu</i>	950	3,67	2,978	0,565	Weisbecker et al 2013
	<i>Echymipera rufescens</i>	1700	3,73	3,230	0,572	Weisbecker et al 2013
	<i>Isodon macrourus</i>	1600	4,42	3,204	0,645	Weisbecker et al 2013
	<i>Isodon obesulus</i>	775	3,89	2,889	0,590	Weisbecker et al 2013
	<i>Macrotis lagotis</i>	1800	6,57	3,255	0,818	Weisbecker et al 2013
	<i>Macrotis leucura</i>	355,5	4,3	2,551	0,633	Weisbecker et al 2013
	<i>Microperoryctes longicauda</i>	538	3,81	2,731	0,581	Weisbecker et al 2013
	<i>Perameles bougainville</i>	226	3,21	2,354	0,507	Weisbecker et al 2013
	<i>Perameles gunnii</i>	750	4,5	2,875	0,653	Weisbecker et al 2013
	<i>Perameles nasuta</i>	960	4,96	2,982	0,695	Weisbecker et al 2013
	<i>Peroryctes raffrayana</i>	830	6,33	2,919	0,801	Weisbecker et al 2013
Afrosoricida	<i>Chlorotalpa stuhlmanni</i>	40,2	0,74	1,604	-0,133	Kaufman et al. 2013
	<i>Chrysochlori asiatica</i>	49	0,70	1,690	-0,155	Kaufman et al. 2013
	<i>Echinops telfairi</i>	87,5	0,62	1,942	-0,206	Kaufman et al. 2013
	<i>Hemicentetes semispinosus</i>	116	0,84	2,064	-0,076	Kaufman et al. 2013
	<i>Limnogale mergulus</i>	92	1,15	1,964	0,061	Kaufman et al. 2013
	<i>Microgale cowani</i>	15,2	0,42	1,182	-0,377	Kaufman et al. 2013
	<i>Microgale dobsoni</i>	31,9	0,56	1,504	-0,254	Kaufman et al. 2013
	<i>Microgale talazaci</i>	48,2	0,77	1,683	-0,116	Kaufman et al. 2013
	<i>Micropotamog lamottei</i>	64,2	0,80	1,808	-0,097	Kaufman et al. 2013
	<i>Micropotamog ruwenzorii</i>	96,8	1,13	1,986	0,055	Kaufman et al. 2013
	<i>Oryzorictes talpoides</i>	44,2	0,58	1,645	-0,237	Kaufman et al. 2013
	<i>Potamogale velox</i>	618	4,15	2,791	0,618	Kaufman et al. 2013
	<i>Setifer setosus</i>	237	1,52	2,375	0,181	Kaufman et al. 2013

	<i>Tenrec ecaudatus</i>	852	2,59	2,930	0,413	Kaufman et al. 2013
Artiodactyla	<i>Addax nasomaculatus</i>	107000	185	5,029	2,267	Isler & van Schaik 2012
	<i>Aepyceros melampus</i>	47000	181,7	4,672	2,259	Isler & van Schaik 2012
	<i>Alcelaphus buselaphus</i>	114750	284,9	5,060	2,455	Isler & van Schaik 2012
	<i>Alces alces</i>	272160	406,5	5,435	2,609	Isler & van Schaik 2012
	<i>Ammotragus lervia</i>	110000	209	5,041	2,320	Isler & van Schaik 2012
	<i>Antidorcas marsupialis</i>	36518	135	4,563	2,130	Isler & van Schaik 2012
	<i>Antilocapra americana</i>	46750	125,6	4,670	2,099	Isler & van Schaik 2012
	<i>Antilope cervicapra</i>	28800	110,8	4,459	2,045	Isler & van Schaik 2012
	<i>Axis axis</i>	88450	219	4,947	2,340	Isler & van Schaik 2012
	<i>Axis porcinus</i>	30000	142	4,477	2,152	Isler & van Schaik 2012
	<i>Babyrousa babyrussa</i>	78000	127	4,892	2,104	Isler & van Schaik 2012
	<i>Bison bison</i>	431500	458	5,635	2,661	Isler & van Schaik 2012
	<i>Bos grunniens</i>	500034,53	334,20	4,709	2,732	Isler & van Schaik 2012
	<i>Bos taurus</i>	461000	452,8	5,664	2,656	Isler & van Schaik 2012
	<i>Boselaphus tragocamelus</i>	125000	267,2	5,097	2,427	Isler & van Schaik 2012
	<i>Camelus dromedarius</i>	400000	762	5,602	2,882	Isler & van Schaik 2012
	<i>Capra hircus</i>	27660	115	4,442	2,061	Isler & van Schaik 2012
	<i>Capreolus capreolus</i>	17472	92,7	4,242	1,967	Isler & van Schaik 2012
	<i>Cephalophus dorsalis</i>	56363,77	125,03	4,751	2,097	Barton & Capellini 2011
	<i>Cephalophus maxwellii</i>	3357	38	3,526	1,580	Isler & van Schaik 2012
	<i>Cephalophus silvicultor</i>	43000	170	4,633	2,230	Isler & van Schaik 2012
	<i>Cephalophus zebra</i>	10000	83	4,000	1,919	Boddy et al. 2012
	<i>Cervus elaphus</i>	120177	379,2	5,080	2,579	Isler & van Schaik 2012
	<i>Cervus nippon</i>	52966,34	200,91	0,854	-0,629	Isler & van Schaik 2012
	<i>Cervus timorensis</i>	65765,78	219,79	0,845	-0,638	Isler & van Schaik 2012
	<i>Cervus unicolor</i>	176197,60	382,82	0,602	-0,796	Isler & van Schaik 2012
	<i>Connochaetes taurinus</i>	154667	365,6	5,189	2,563	Isler & van Schaik 2012
	<i>Dama dama</i>	37195	224,5	4,570	2,351	Isler & van Schaik 2012
	<i>Damaliscus lunatus</i>	111000	290,6	5,045	2,463	Isler & van Schaik 2012
	<i>Gazella dama</i>	60000	150	4,778	2,176	Isler & van Schaik 2012
	<i>Gazella dorcas</i>	17275	70,8	4,237	1,850	Isler & van Schaik 2012
	<i>Gazella granti</i>	40500	139	4,607	2,143	Isler & van Schaik 2012
	<i>Gazella thomsonii</i>	17000	88	4,286	1,86	Barton & Capellini 2011
	<i>Giraffa camelopardalis</i>	828000	678,3	5,918	2,831	Isler & van Schaik 2012
	<i>Hemitragus jemlahicus</i>	67920,36	165,96	3,079	0,950	Isler & van Schaik 2012
	<i>Hexaprotodon liberiensis</i>	226986,49	260,02	1,114	-0,523	Isler & van Schaik 2012
	<i>Hippopotamus amphibius</i>	1553000	651	6,191	2,814	Isler & van Schaik 2012
	<i>Hippotragus equinus</i>	238375	387,9	5,377	2,589	Isler & van Schaik 2012
	<i>Hippotragus niger</i>	165000	282	5,217	2,450	Isler & van Schaik 2012
	<i>Hydropotes inermis</i>	12705,74	52,97	3,980	1,509	Isler & van Schaik 2012
	<i>Hyemoschus aquaticus</i>	10800	25,2	4,033	1,401	Isler & van Schaik 2012

	<i>Kobus ellipsiprymnus</i>	230200	313	5,362	2,496	Isler & van Schaik 2012
	<i>Kobus kob</i>	117500	204	5,070	2,310	Isler & van Schaik 2012
	<i>Kobus leche</i>	123000	222,7	5,090	2,348	Isler & van Schaik 2012
	<i>Lama glama</i>	90217	264,2	4,955	2,422	Isler & van Schaik 2012
	<i>Litocranius walleri</i>	39750	117,5	4,599	2,070	Isler & van Schaik 2012
	<i>Madoqua kirkii</i>	4345	34	3,638	1,531	Isler & van Schaik 2012
	<i>Muntiacus muntjak</i>	16600	124,5	4,220	2,095	Isler & van Schaik 2012
	<i>Odocoileus hemionus</i>	58990	189,3	4,771	2,277	Isler & van Schaik 2012
	<i>Odocoileus virginianus</i>	63300	184,4	4,801	2,266	Isler & van Schaik 2012
	<i>Oreotragus oreotragus</i>	11000	59,4	4,041	1,774	Isler & van Schaik 2012
	<i>Oryx gazella</i>	165000	292	2,57	1,299	Barton & Capellini 2011
	<i>Ourebia ourebi</i>	14617	58,3	2,89	0,978	Barton & Capellini 2011
	<i>Ovis ammon</i>	55000	140	3,897	2,029	Barton & Capellini 2011
	<i>Ovis aries</i>	1150,80	10,30	3,061	1,013	Barton & Capellini 2011
	<i>Pecari tajacu</i>	18309	101,5	4,263	2,006	Isler & van Schaik 2012
	<i>Pelea capreolus</i>	24000	121	4,380	2,083	Isler & van Schaik 2012
	<i>Rangifer tarandus</i>	106360	299	5,027	2,476	Isler & van Schaik 2012
	<i>Raphicerus campestris</i>	10200	51,3	4,009	1,710	Isler & van Schaik 2012
	<i>Redunca arundinum</i>	38200	136,8	4,582	2,136	Isler & van Schaik 2012
	<i>Rupicapra rupicapra</i>	27167	117,8	4,434	2,071	Isler & van Schaik 2012
	<i>Sus scrofa</i>	117000	188,2	5,068	2,275	Isler & van Schaik 2012
	<i>Sylvicapra grimmia</i>	12625	77,2	4,101	1,888	Isler & van Schaik 2012
	<i>Syncerus caffer</i>	571880	631,5	5,757	2,800	Isler & van Schaik 2012
	<i>Taurotragus derbianus</i>	900000	534	5,954	2,728	Isler & van Schaik 2012
	<i>Taurotragus oryx</i>	400000	440	5,602	2,643	Isler & van Schaik 2012
	<i>Tragelaphus angasii</i>	137000	230	3,559	1,281	Barton & Capellini 2011
	<i>Tragelaphus buxtoni</i>	280000	330	1,626	0,017	Barton & Capellini 2011
	<i>Tragelaphus imberbis</i>	145000	219	1,663	-0,143	Barton & Capellini 2011
	<i>Tragelaphus scriptus</i>	30293	143,3	1,971	0,049	Barton & Capellini 2011
	<i>Tragelaphus spekii</i>	42000	145	3,859	1,317	Barton & Capellini 2011
	<i>Tragelaphus strepsiceros</i>	280000	361	1,466	-0,167	Barton & Capellini 2011
	<i>Tragulus javanicus</i>	2037	15,8	2,036	0,072	Barton & Capellini 2011
	<i>Tragulus napu</i>	2590	18,4	3,413	1,265	Isler & van Schaik 2012
	<i>Vicugna vicugna</i>	46215	199,9	4,665	2,301	Isler & van Schaik 2012
Carnivora	<i>Acinonyx jubatus</i>	43000	111	4,633	2,045	Isler & van Schaik 2012
	<i>Ailuropoda melanoleuca</i>	87500	205	4,942	2,312	Isler & van Schaik 2012
	<i>Ailurus fulgens</i>	5400	40,8	3,732	1,611	Isler & van Schaik 2012
	<i>Alopex lagopus</i>	3415	35,5	3,533	1,550	Isler & van Schaik 2012
	<i>Aonyx capensis</i>	19110	94,6	4,281	1,976	Isler & van Schaik 2012
	<i>Arctocephalus australis</i>	48500	265	4,686	2,423	Isler & van Schaik 2012
	<i>Arctocephalus galapagoensis</i>	27400	280	4,438	2,447	Isler & van Schaik 2012

<i>Arctocephalus gazella</i>	38200	322	4,582	2,508	Isler & van Schaik 2012
<i>Arctocephalus pusillus</i>	78000	337,5	4,892	2,528	Isler & van Schaik 2012
<i>Arctocephalus tropicalis</i>	50000	326,3	4,699	2,514	Isler & van Schaik 2012
<i>Arctonyx collaris</i>	10490	49,4	4,021	1,694	Isler & van Schaik 2012
<i>Bassariscus astutus</i>	985	16	2,993	1,204	Isler & van Schaik 2012
<i>Callorhinus ursinus</i>	44750	302,5	4,651	2,481	Isler & van Schaik 2012
<i>Canis aureus</i>	7150	72,2	3,854	1,859	Isler & van Schaik 2012
<i>Canis latrans</i>	9760	84,5	3,989	1,927	Isler & van Schaik 2012
<i>Canis lupus</i>	31100	130	4,493	2,114	Isler & van Schaik 2012
<i>Canis mesomelas</i>	6600	52	3,820	1,716	Isler & van Schaik 2012
<i>Chrysocyon brachyurus</i>	23250	120,3	4,366	2,080	Isler & van Schaik 2012
<i>Civettictis civetta</i>	11250	37	4,051	1,568	Isler & van Schaik 2012
<i>Conepatus leuconotus</i>	2010	14,4	3,303	1,158	Isler & van Schaik 2012
<i>Crocuta crocuta</i>	57800	134	4,762	2,127	Isler & van Schaik 2012
<i>Cryptoprocta ferox</i>	6775	32,1	3,831	1,507	Isler & van Schaik 2012
<i>Cuon alpinus</i>	13800	94,6	4,140	1,976	Isler & van Schaik 2012
<i>Cynictis penicillata</i>	571	10,5	2,757	1,021	Isler & van Schaik 2012
<i>Cystophora cristata</i>	283139,20	454,99	1,724	0,037	Isler & van Schaik 2012
<i>Enhydra lutris</i>	23600	119	4,373	2,076	Isler & van Schaik 2012
<i>Erignathus barbatus</i>	270680	460	5,432	2,663	Isler & van Schaik 2012
<i>Eumetopias jubatus</i>	287550	575	5,459	2,760	Isler & van Schaik 2012
<i>Eupleres goudotii</i>	1850	17	3,267	1,230	Isler & van Schaik 2012
<i>Felis chaus</i>	5050	37	3,703	1,568	Isler & van Schaik 2012
<i>Felis nigripes</i>	1100	20,1	3,041	1,303	Isler & van Schaik 2012
<i>Felis silvestris</i>	4130	35,5	3,616	1,550	Isler & van Schaik 2012
<i>Galerella sanguinea</i>	533	8,8	2,727	0,944	Isler & van Schaik 2012
<i>Galidia elegans</i>	914	10,7	2,961	1,029	Isler & van Schaik 2012
<i>Genetta genetta</i>	1820	14	3,260	1,146	Isler & van Schaik 2012
<i>Genetta tigrina</i>	1750	15,2	3,243	1,182	Isler & van Schaik 2012
<i>Gulo gulo</i>	10600	72,5	4,025	1,860	Isler & van Schaik 2012
<i>Halichoerus grypus</i>	155000	272,5	5,190	2,435	Isler & van Schaik 2012
<i>Helogale parvula</i>	267	4,8	2,427	0,681	Isler & van Schaik 2012
<i>Hemigalus derbyanus</i>	2041	18,9	3,310	1,276	Isler & van Schaik 2012
<i>Herpestes ichneumon</i>	3265	23,3	3,514	1,367	Isler & van Schaik 2012
<i>Herpestes javanicus</i>	527	7,2	2,722	0,857	Isler & van Schaik 2012
<i>Hyaena hyaena</i>	36300	97,5	4,560	1,989	Isler & van Schaik 2012
<i>Hydrurga leptonyx</i>	345500	712,5	5,538	2,853	Isler & van Schaik 2012
<i>Ichneumia albicauda</i>	4315	24,3	3,635	1,386	Isler & van Schaik 2012
<i>Ictonyx striatus</i>	713	8,5	2,853	0,929	Isler & van Schaik 2012
<i>Leopardus pardalis</i>	10750	60	4,031	1,778	Isler & van Schaik 2012
<i>Leptailurus serval</i>	10400	57	4,017	1,756	Isler & van Schaik 2012
<i>Leptonychotes weddellii</i>	368000	532,3	5,566	2,726	Isler & van Schaik 2012

<i>Lobodon carcinophagus</i>	222250	558,5	5,347	2,747	Isler & van Schaik 2012
<i>Lontra canadensis</i>	7850	50,5	3,895	1,703	Isler & van Schaik 2012
<i>Lontra felina</i>	4000	38,9	3,602	1,590	Isler & van Schaik 2012
<i>Lontra longicaudis</i>	8000	57,4	3,903	1,759	Isler & van Schaik 2012
<i>Lutra lutra</i>	6750	39	3,829	1,591	Isler & van Schaik 2012
<i>Lutra maculicollis</i>	4300	33	3,633	1,519	Isler & van Schaik 2012
<i>Lutrogale perspicillata</i>	7300	61	3,863	1,785	Isler & van Schaik 2012
<i>Lycaon pictus</i>	22050	129	4,343	2,111	Isler & van Schaik 2012
<i>Lynx canadensis</i>	19319,68	72,44	3,607	1,197	Isler & van Schaik 2012
<i>Lynx lynx</i>	17200	68,5	4,236	1,836	Isler & van Schaik 2012
<i>Lynx rufus</i>	7500	58,5	3,875	1,767	Isler & van Schaik 2012
<i>Martes foina</i>	1450	20,9	3,161	1,320	Isler & van Schaik 2012
<i>Martes martes</i>	982	18	2,992	1,255	Isler & van Schaik 2012
<i>Martes pennanti</i>	2250	29	3,352	1,462	Isler & van Schaik 2012
<i>Martes zibellina</i>	1130	18,5	3,053	1,267	Isler & van Schaik 2012
<i>Meles meles</i>	10100	45,5	4,004	1,658	Isler & van Schaik 2012
<i>Melursus ursinus</i>	99750	304,9	4,999	2,484	Isler & van Schaik 2012
<i>Mephitis mephitis</i>	1790	10,3	3,253	1,013	Isler & van Schaik 2012
<i>Mirounga angustirostris</i>	700000	670	5,845	2,826	Isler & van Schaik 2012
<i>Mirounga leonina</i>	503000	898,7	5,702	2,954	Isler & van Schaik 2012
<i>Monachus schauinslandi</i>	173000	370	5,238	2,568	Isler & van Schaik 2012
<i>Mungos mungo</i>	860	10,5	2,934	1,021	Isler & van Schaik 2012
<i>Mustela erminea</i>	172	4	2,236	0,602	Isler & van Schaik 2012
<i>Mustela frenata</i>	165	4	2,217	0,602	Isler & van Schaik 2012
<i>Mustela lutreolina</i>	538	8,5	2,731	0,929	Isler & van Schaik 2012
<i>Mustela nigripes</i>	809	8,5	2,908	0,929	Isler & van Schaik 2012
<i>Mustela nivalis</i>	60	2	1,778	0,301	Isler & van Schaik 2012
<i>Mustela putorius</i>	689	7	2,838	0,845	Isler & van Schaik 2012
<i>Mustela sibirica</i>	395	6	2,597	0,778	Isler & van Schaik 2012
<i>Mustela vison</i>	645	7	2,810	0,845	Isler & van Schaik 2012
<i>Nandinia binotata</i>	3190	17,3	3,504	1,238	Isler & van Schaik 2012
<i>Nasua narica</i>	3700	37	3,568	1,568	Isler & van Schaik 2012
<i>Nasua nasua</i>	3000	30	3,477	1,477	Isler & van Schaik 2012
<i>Neofelis nebulosa</i>	19490	68,7	4,290	1,837	Isler & van Schaik 2012
<i>Neophoca cinerea</i>	78550	337,5	4,895	2,528	Isler & van Schaik 2012
<i>Nyctereutes procyonoides</i>	4020	28,5	3,604	1,455	Isler & van Schaik 2012
<i>Odobenus rosmarus</i>	811500	1321,7	5,909	3,121	Isler & van Schaik 2012
<i>Ommatophoca rossii</i>	179400	477,5	5,254	2,679	Isler & van Schaik 2012
<i>Otaria byronia</i>	144000	470	3,437	1,851	Barton & Capellini 2011
<i>Otocyon megalotis</i>	4075	26,8	3,934	2,146	Barton & Capellini 2011
<i>Paguma larvata</i>	4800	30,9	2,883	0,898	Barton & Capellini 2011
<i>Panthera leo</i>	124000	219	5,093	2,340	Isler & van Schaik 2012

	<i>Panthera onca</i>	77700	149	4,890	2,173	Isler & van Schaik 2012
	<i>Panthera pardus</i>	31500	112	4,498	2,049	Isler & van Schaik 2012
	<i>Panthera tigris</i>	130000	247	5,114	2,393	Isler & van Schaik 2012
	<i>Parahyaena brunnea</i>	39300	106,7	4,594	2,028	Isler & van Schaik 2012
	<i>Phoca caspica</i>	55000	162,5	4,740	2,211	Isler & van Schaik 2012
	<i>Phoca fasciata</i>	80360	248,7	4,905	2,396	Isler & van Schaik 2012
	<i>Phoca groenlandica</i>	132250	275	5,121	2,439	Isler & van Schaik 2012
	<i>Phoca hispida</i>	69085	224,6	4,839	2,351	Isler & van Schaik 2012
	<i>Phoca sibirica</i>	89500	187,5	4,952	2,273	Isler & van Schaik 2012
	<i>Poecilogale albinucha</i>	250	4,5	2,398	0,653	Isler & van Schaik 2012
	<i>Potos flavus</i>	2800	25,5	3,447	1,407	Isler & van Schaik 2012
	<i>Prionodon linsang</i>	698	8,5	2,844	0,929	Isler & van Schaik 2012
	<i>Procyon lotor</i>	5620	40	3,750	1,602	Isler & van Schaik 2012
	<i>Proteles cristatus</i>	8820	35,2	3,945	1,547	Isler & van Schaik 2012
	<i>Pseudalopex culpaeus</i>	8840	51,4	3,946	1,711	Isler & van Schaik 2012
	<i>Pseudalopex gymnocercus</i>	4350	40	3,638	1,602	Isler & van Schaik 2012
	<i>Pteronura brasiliensis</i>	24000	85,6	4,380	1,932	Isler & van Schaik 2012
	<i>Puma concolor</i>	42700	119	4,630	2,076	Isler & van Schaik 2012
	<i>Speothos venaticus</i>	5990	40,5	3,777	1,607	Isler & van Schaik 2012
	<i>Spilogale putorius</i>	326	5	2,513	0,699	Isler & van Schaik 2012
	<i>Suricata suricatta</i>	725	10,3	2,860	1,013	Isler & van Schaik 2012
	<i>Taxidea taxus</i>	7425	48,9	3,871	1,689	Isler & van Schaik 2012
	<i>Uncia uncia</i>	32500	101,5	4,512	2,006	Isler & van Schaik 2012
	<i>Urocyon cinereoargenteus</i>	4010	39,5	3,603	1,597	Boddy et al. 2012
	<i>Urocyon littoralis</i>	1896	27,7	3,278	1,442	Boddy et al. 2012
	<i>Ursus americanus</i>	84700	228	4,928	2,358	Isler & van Schaik 2012
	<i>Ursus arctos</i>	182000	337	5,260	2,528	Boddy et al. 2012
	<i>Ursus maritimus</i>	225000	365	5,352	2,562	Boddy et al. 2012
	<i>Viverra zangon</i>	4710	24,1	3,673	1,382	Isler & van Schaik 2012
	<i>Viverra zibetha</i>	8500	37	3,929	1,568	Boddy et al. 2012
	<i>Vormela peregusna</i>	448	4,8	2,651	0,681	Boddy et al. 2012
	<i>Vulpes bengalensis</i>	2260	24,5	3,354	1,389	Boddy et al. 2012
	<i>Vulpes chama</i>	2955	33,5	3,471	1,525	Isler & van Schaik 2012
	<i>Vulpes velox</i>	2345	32,1	3,370	1,507	Isler & van Schaik 2012
	<i>Vulpes vulpes</i>	4210	43,4	3,624	1,637	Isler & van Schaik 2012
	<i>Vulpes zerda</i>	969	17,3	2,986	1,238	Isler & van Schaik 2012
	<i>Zalophus californianus</i>	91000	361,5	4,959	2,558	Isler & van Schaik 2012
Cetacea	<i>Delphinapterus leucas</i>	636000	2083	5,803	3,319	Marino 2007
	<i>Delphinus delphis</i>	60170	815	4,779	2,911	Marino 2007
	<i>Globicephala melas</i>	943200	2893	5,975	3,461	Marino 2007
	<i>Grampus griseus</i>	32800	2387	4,516	3,378	Marino 2007
	<i>Inia geoffrensis</i>	92004	634	4,964	2,802	Marino 2007

	<i>Kogia breviceps</i>	305000	1012	5,484	3,005	Marino 2007
	<i>Kogia simus</i>	168500	622	5,227	2,794	Marino 2007
	<i>Lagenorhynchus acutus</i>	244667	1103	5,389	3,043	Marino 2007
	<i>Lagenorhynchus obliquidens</i>	91050	1148	4,959	3,060	Marino 2007
	<i>Lipotes vexillifer</i>	82000	510	4,914	2,708	Marino 2007
	<i>Mesoplodon densirostris</i>	770500	1425	5,887	3,154	Marino 2007
	<i>Mesoplodon europaeus</i>	1465000	2149	6,166	3,332	Marino 2007
	<i>Monodon monoceros</i>	1578330	2997	6,198	3,477	Marino 2007
	<i>Orcinus orca</i>	1955450	5059	6,291	3,704	Marino 2007
	<i>Phocoena phocoena</i>	51193	540	4,709	2,732	Marino 2007
	<i>Phocoenoides dalli</i>	86830	866	4,939	2,938	Marino 2007
	<i>Physeter macrocephalus</i>	35833330	8028	7,554	3,905	Marino 2007
	<i>Platanista gangetica</i>	59630	295	4,775	2,470	Marino 2007
	<i>Pontoporia blainvillei</i>	34859	221	4,542	2,344	Marino 2007
	<i>Pseudorca crassidens</i>	350098	2534	5,544	3,404	Marino 2007
	<i>Sotalia fluviatilis</i>	42240	688	4,626	2,838	Marino 2007
	<i>Stenella attenuata</i>	65614,53	779,83	4,817	2,892	Barton & Capellini 2011
	<i>Stenella coeruleoalba</i>	261099	940	5,417	2,973	Marino 2007
	<i>Stenella longirostris</i>	66200	660	4,821	2,820	Marino 2007
	<i>Steno bredanensis</i>	124857	1542	5,096	3,188	Marino 2007
	<i>Tursiops truncatus</i>	209530	1824	5,321	3,261	Marino 2007
	<i>Ziphius cavirostris</i>	2273000	2004	6,357	3,302	Marino 2007
Chiroptera	<i>Artibeus jamaicensis</i>	37,5	0,93	1,574	-0,032	Boddy et al. 2012
	<i>Artibeus lituratus</i>	58,7	1,05	1,769	0,021	Boddy et al. 2012
	<i>Carollia perspicillata</i>	16	0,47	1,204	-0,328	Boddy et al. 2012
	<i>Casinycteris argynnis</i>	40,5	0,92	1,607	-0,036	Boddy et al. 2012
	<i>Chaerephon pumila</i>	13,3	0,29	1,124	-0,538	Boddy et al. 2012
	<i>Cynopterus brachyotis</i>	29	0,88	1,462	-0,056	Boddy et al. 2012
	<i>Cynopterus horsfieldi</i>	53	1,23	1,724	0,090	Boddy et al. 2012
	<i>Desmodus rotundus</i>	29	0,898	1,462	-0,047	Boddy et al. 2012
	<i>Diaemus youngi</i>	34,6	0,97	1,539	-0,013	Boddy et al. 2012
	<i>Eonycteris spelaea</i>	50	1,18	1,699	0,072	Boddy et al. 2012
	<i>Glossophaga soricina</i>	11,2	0,39	1,049	-0,409	Boddy et al. 2012
	<i>Hipposideros bicolor</i>	8,4	0,24	0,924	-0,620	Boddy et al. 2012
	<i>Hipposideros caffer</i>	10,7	0,32	1,029	-0,495	Boddy et al. 2012
	<i>Hypsignathus monstrosus</i>	340	3,4	2,531	0,531	Boddy et al. 2012
	<i>Leptonycteris curasoae</i>	24,5	0,55	1,389	-0,260	Boddy et al. 2012
	<i>Mimon crenulatum</i>	14,8	0,34	1,170	-0,469	Boddy et al. 2012
	<i>Miniopterus schreibersi</i>	12,7	0,29	1,104	-0,538	Boddy et al. 2012
	<i>Molossus molossus</i>	13	0,26	1,114	-0,585	Boddy et al. 2012
	<i>Mormoops megalophylla</i>	15,6	0,42	1,193	-0,377	Boddy et al. 2012

	<i>Mormopterus jugularis</i>	11,5	0,22	1,061	-0,658	Boddy et al. 2012
	<i>Myotis bechsteini</i>	7,5	0,265	0,875	-0,577	Boddy et al. 2012
	<i>Myotis bocagei</i>	7,6	0,21	0,881	-0,678	Boddy et al. 2012
	<i>Myotis dasycneme</i>	15	0,31	1,176	-0,509	Boddy et al. 2012
	<i>Myotis daubentoni</i>	7	0,23	0,845	-0,638	Boddy et al. 2012
	<i>Myotis myotis</i>	25	0,48	1,398	-0,319	Boddy et al. 2012
	<i>Myotis mystacinus</i>	4	0,16	0,602	-0,796	Boddy et al. 2012
	<i>Myotis nattereri</i>	7	0,22	0,845	-0,658	Boddy et al. 2012
	<i>Myotis nigricans</i>	4,5	0,12	0,653	-0,921	Boddy et al. 2012
	<i>Noctilio albiventris</i>	38,5	0,55	1,585	-0,260	Boddy et al. 2012
	<i>Noctilio leporinus</i>	58,5	1,26	1,767	0,100	Boddy et al. 2012
	<i>Nyctalus noctula</i>	26,00	0,36	1,415	-0,444	Barton & Capellini 2011
	<i>Nycteris arge</i>	10,6	0,36	1,025	-0,444	Boddy et al. 2012
	<i>Phyllostomus discolor</i>	33	0,89	1,519	-0,051	Boddy et al. 2012
	<i>Platyrrhinus helleri</i>	11,6	0,42	1,064	-0,377	Boddy et al. 2012
	<i>Plecotus auritus</i>	6,61	0,23	0,82	-0,638	Barton & Capellini 2011
	<i>Pteronotus davyi</i>	10,6	0,31	1,025	-0,509	Boddy et al. 2012
	<i>Pteropus giganteus</i>	576,77	7,43	2,761	0,871	Barton & Capellini 2011
	<i>Pteropus lylei</i>	314,29	6,13	2,497	0,787	Boddy et al. 2012
	<i>Pteropus rufus</i>	374,86	7,30	2,574	0,863	Boddy et al. 2012
	<i>Rhinolophus hipposideros</i>	7,15	0,235	0,854	-0,629	Boddy et al. 2012
	<i>Rhynchonycteris naso</i>	4,3	0,11	0,633	-0,959	Boddy et al. 2012
	<i>Rousettus aegyptiacus</i>	130	2,6	2,114	0,415	Boddy et al. 2012
	<i>Saccopteryx bilineata</i>	8	0,22	0,903	-0,658	Boddy et al. 2012
	<i>Sturnira lilium</i>	17,1	0,52	1,233	-0,284	Boddy et al. 2012
	<i>Uroderma bilobatum</i>	16,4	0,53	1,215	-0,276	Boddy et al. 2012
Erinaceomorpha	<i>Atelerix albiventris</i>	207	1,7	2,316	0,230	Isler & van Schaik 2012
	<i>Atelerix algirus</i>	736	3,26	2,867	0,514	Kaufman et al. 2013
	<i>Echinosorex gymnurus</i>	823	6,08	2,915	0,784	Kaufman et al. 2013
	<i>Erinaceus europaeus</i>	849	3,37	2,929	0,527	Kaufman et al. 2013
	<i>Hemiechinus auritus</i>	235	1,88	2,371	0,274	Kaufman et al. 2013
Hyracoidea	<i>Procavia capensis</i>	3090	20,1	3,490	1,303	Isler & van Schaik 2012
Lagomorpha	<i>Lepus americanus</i>	1400	9,1	3,146	0,959	Isler & van Schaik 2012
	<i>Lepus arcticus</i>	4810	15,2	3,682	1,182	Isler & van Schaik 2012
	<i>Lepus californicus</i>	2314,9	13,23	3,365	1,122	Isler & van Schaik 2012
	<i>Lepus capensis</i>	2412,5	10,78	3,382	1,033	Isler & van Schaik 2012
	<i>Lepus europaeus</i>	3330	13,8	3,522	1,140	Isler & van Schaik 2012
	<i>Lepus timidus</i>	2700	12,9	3,431	1,111	Isler & van Schaik 2012
	<i>Ochotona hyperborea</i>	120	2,22	2,079	0,346	Isler & van Schaik 2012
	<i>Ochotona princeps</i>	167	1,8	2,223	0,255	Isler & van Schaik 2012
	<i>Ochotona rufescens</i>	250	2,75	2,398	0,439	Isler & van Schaik 2012
	<i>Oryctolagus cuniculus</i>	1308	9,4	3,117	0,973	Isler & van Schaik 2012

	<i>Oryctolagus cuniculus</i>	2157,6	11,09	2,49	0,886	Barton & Capellini 2011
	<i>Sylvilagus audubonii</i>	725	5,5	2,860	0,740	Isler & van Schaik 2012
	<i>Sylvilagus bachmani</i>	712,4	6,58	2,853	0,818	Isler & van Schaik 2012
	<i>Sylvilagus brasiliensis</i>	439	4,5	2,642	0,653	Isler & van Schaik 2012
	<i>Sylvilagus floridanus</i>	1215	7	3,085	0,845	Isler & van Schaik 2012
Macroscelidea	<i>Elephantulus fuscipes</i>	57	1,33	1,756	0,124	Kaufman et al. 2013
	<i>Elephantulus intufi</i>	49,55	1,14	1,695	0,057	Barton & Capellini 2011
	<i>Elephantulus myurus</i>	45,1	1,27	1,654	0,104	Kaufman et al. 2013
	<i>Rhynchocyon petersi</i>	471	5,40	2,673	0,732	Kaufman et al. 2013
	<i>Rhynchocyon stuhlmanni</i>	490	6,10	2,690	0,785	Kaufman et al. 2013
	<i>Rhynchocyon udzugwensis</i>	710	7,13	2,851	0,853	Kaufman et al. 2013
Perissodactyla	<i>Diceros bicornis</i>	765450	655	5,884	2,816	Isler & van Schaik 2012
	<i>Equus asinus</i>	134720	389,1	5,129	2,590	Isler & van Schaik 2012
	<i>Equus burchellii</i>	250000	612	5,398	2,787	Isler & van Schaik 2012
	<i>Equus caballus</i>	340722	693	5,532	2,841	Isler & van Schaik 2012
	<i>Equus zebra</i>	275885	548	5,441	2,739	Isler & van Schaik 2012
	<i>Tapirus bairdii</i>	14260	85	4,154	1,929	Isler & van Schaik 2012
	<i>Tapirus indicus</i>	201000	265	5,303	2,423	Isler & van Schaik 2012
	<i>Tapirus terrestris</i>	160000	180,5	5,204	2,256	Isler & van Schaik 2012
Pholidota	<i>Manis javanica</i>	5150	13,7	3,712	1,137	Isler & van Schaik 2012
	<i>Manis tricuspis</i>	1790	9,4	3,253	0,973	Isler & van Schaik 2012
Primates	<i>Alouatta caraya</i>	4240	47,8	3,627	1,679	Isler & van Schaik 2012
	<i>Alouatta guariba</i>	4550	49,1	3,658	1,691	Isler & van Schaik 2012
	<i>Alouatta palliata</i>	5350	48	3,728	1,681	Isler & van Schaik 2012
	<i>Alouatta seniculus</i>	5210	54,3	3,717	1,735	Isler & van Schaik 2012
	<i>Aotus azarai</i>	1230	20,7	3,090	1,316	Isler & van Schaik 2012
	<i>Aotus lemurinus</i>	716	16,3	2,855	1,212	Isler & van Schaik 2012
	<i>Aotus trivirgatus</i>	933	16,1	2,970	1,207	Isler & van Schaik 2012
	<i>Arctocebus calabarensis</i>	309,03	7,69	3,929	1,568	Isler & van Schaik 2012
	<i>Ateles belzebuth</i>	8484	112,7	3,929	2,052	Isler & van Schaik 2012
	<i>Ateles fusciceps</i>	9160	108,7	3,962	2,036	Isler & van Schaik 2012
	<i>Ateles geoffroyi</i>	7290	109,6	3,863	2,040	Isler & van Schaik 2012
	<i>Ateles paniscus</i>	8070	101,2	3,907	2,005	Isler & van Schaik 2012
	<i>Avahi laniger</i>	1106	9,9	3,044	0,996	Isler & van Schaik 2012
	<i>Cacajao calvus</i>	2880	74,3	3,459	1,871	Isler & van Schaik 2012
	<i>Cacajao melanocephalus</i>	2710	64,9	3,433	1,812	Isler & van Schaik 2012
	<i>Callicebus cupreus</i>	815	17,1	2,911	1,233	Isler & van Schaik 2012
	<i>Callicebus torquatus</i>	980	19,1	2,991	1,281	Isler & van Schaik 2012
	<i>Callimico goeldii</i>	484	11,4	2,685	1,057	Isler & van Schaik 2012
	<i>Callithrix argentata</i>	345	8	2,538	0,903	Isler & van Schaik 2012
	<i>Callithrix geoffroyi</i>	371,54	19,91	6,357	3,302	Isler & van Schaik 2012
	<i>Callithrix jacchus</i>	320	7,2	2,505	0,857	Isler & van Schaik 2012

<i>Callithrix penicillata</i>	328	7,3	2,516	0,863	Isler & van Schaik 2012
<i>Callithrix pygmaea</i>	110	4	2,041	0,602	Isler & van Schaik 2012
<i>Cebus albifrons</i>	176197,60	382,82	5,246	2,583	Barton & Capellini 2011
<i>Cebus apella</i>	2489	64,3	4,832	2,22	Barton & Capellini 2011
<i>Cebus capucinus</i>	2436	72,1	5,356	2,415	Barton & Capellini 2011
<i>Cebus olivaceus</i>	2633	68,4	4,104	1,724	Barton & Capellini 2011
<i>Cercocebus atys</i>	6200	86,8	3,792	1,939	Isler & van Schaik 2012
<i>Cercocebus torquatus</i>	8590,14	139,96	1,769	0,021	Isler & van Schaik 2012
<i>Cercopithecus ascanius</i>	2901	54,9	3,463	1,740	Isler & van Schaik 2012
<i>Cercopithecus campbelli</i>	2700	54,4	3,431	1,736	Isler & van Schaik 2012
<i>Cercopithecus diana</i>	3900	55,2	3,591	1,742	Boddy et al. 2012
<i>Cercopithecus lowei</i>	2097	51,2	3,322	1,709	Isler & van Schaik 2012
<i>Cercopithecus mitis</i>	4628	65,2	3,665	1,814	Isler & van Schaik 2012
<i>Cercopithecus neglectus</i>	4130	60,9	3,616	1,785	Isler & van Schaik 2012
<i>Cheirogaleus medius</i>	139	2,6	2,143	0,415	Isler & van Schaik 2012
<i>Chlorocebus aethiops</i>	3039	59	3,483	1,771	Isler & van Schaik 2012
<i>Colobus guereza</i>	7506	69,8	3,875	1,844	Isler & van Schaik 2012
<i>Colobus polykomos</i>	8300	70,2	3,919	1,846	Isler & van Schaik 2012
<i>Erythrocebus patas</i>	6500	88,9	3,813	1,949	Isler & van Schaik 2012
<i>Eulemur fulvus</i>	2292	25,8	3,360	1,412	Isler & van Schaik 2012
<i>Eulemur macaco</i>	2390	24,5	3,378	1,389	Isler & van Schaik 2012
<i>Eulemur rubriventer</i>	1960	26,2	3,292	1,418	Isler & van Schaik 2012
<i>Galago senegalensis</i>	194	4	2,288	0,602	Isler & van Schaik 2012
<i>Galagoides demidoff</i>	61,52	3,38	1,740	-0,456	Isler & van Schaik 2012
<i>Galagoides zanzibaricus</i>	143	3,5	2,155	0,544	Isler & van Schaik 2012
<i>Gorilla beringei</i>	97500	480,2	4,989	2,681	Isler & van Schaik 2012
<i>Gorilla gorilla</i>	71500	455,9	4,854	2,659	Isler & van Schaik 2012
<i>Hapalemur griseus</i>	709	14,1	2,851	1,149	Isler & van Schaik 2012
<i>Homo sapiens</i>	59292,53	1330,45	2,401	0,648	Isler & van Schaik 2012
<i>Hylobates lar</i>	5595	101,9	3,748	2,008	Isler & van Schaik 2012
<i>Hylobates syndactylus</i>	11295	123,5	4,053	2,092	Isler & van Schaik 2012
<i>Indri indri</i>	6335	34,8	3,802	1,542	Isler & van Schaik 2012
<i>Lagothrix lagotricha</i>	7020	98	3,846	1,991	Isler & van Schaik 2012
<i>Lemur catta</i>	2210	22,9	3,344	1,360	Isler & van Schaik 2012
<i>Leontopithecus rosalia</i>	609	12,8	2,785	1,107	Isler & van Schaik 2012
<i>Lepilemur mustelinus</i>	776,25	9,51	3,243	0,845	Isler & van Schaik 2012
<i>Loris lydekkerianus</i>	267	6,3	2,427	0,799	Isler & van Schaik 2012
<i>Loris tardigradus</i>	193	5,9	2,286	0,771	Isler & van Schaik 2012
<i>Macaca arctoides</i>	8400	99,8	3,924	1,999	Isler & van Schaik 2012
<i>Macaca fascicularis</i>	3518	62,1	3,546	1,793	Isler & van Schaik 2012
<i>Macaca fuscata</i>	8030	96,8	3,905	1,986	Isler & van Schaik 2012
<i>Macaca maura</i>	7888,60	106,91	3,618	1,230	Isler & van Schaik 2012

<i>Macaca mulatta</i>	5670	84,3	3,754	1,926	Isler & van Schaik 2012
<i>Macaca nemestrina</i>	6539	100,7	3,816	2,003	Isler & van Schaik 2012
<i>Macaca radiata</i>	3856	69,4	3,586	1,841	Isler & van Schaik 2012
<i>Macaca sylvanus</i>	9625	97,9	3,983	1,991	Isler & van Schaik 2012
<i>Microcebus murinus</i>	65,1	1,6	1,814	0,204	Isler & van Schaik 2012
<i>Miopithecus talapoin</i>	1560	34,8	3,193	1,542	Isler & van Schaik 2012
<i>Nasalis concolor</i>	6800	56,2	3,833	1,750	Isler & van Schaik 2012
<i>Nasalis larvatus</i>	9730	83,8	3,988	1,923	Isler & van Schaik 2012
<i>Nycticebus bengalensis</i>	1060	13,5	3,025	1,130	Isler & van Schaik 2012
<i>Nycticebus coucang</i>	652	10,1	2,814	1,004	Isler & van Schaik 2012
<i>Nycticebus pygmaeus</i>	307	7,2	2,487	0,857	Isler & van Schaik 2012
<i>Otolemur crassicaudatus</i>	61,52	3,38	1,789	0,529	Barton & Capellini 2011
<i>Otolemur garnettii</i>	59292,53	1330,45	4,773	3,124	Barton & Capellini 2011
<i>Pan paniscus</i>	33200	326,3	4,521	2,514	Isler & van Schaik 2012
<i>Pan troglodytes</i>	40367	350,5	4,606	2,545	Isler & van Schaik 2012
<i>Papio anubis</i>	13300	152,4	4,124	2,183	Isler & van Schaik 2012
<i>Papio cynocephalus</i>	12000	156,1	4,079	2,193	Isler & van Schaik 2012
<i>Papio hamadryas</i>	10300	133	4,013	2,124	Isler & van Schaik 2012
<i>Papio ursinus</i>	14800	165	4,170	2,217	Isler & van Schaik 2012
<i>Perodicticus potto</i>	835	12,4	2,922	1,093	Isler & van Schaik 2012
<i>Pithecia monachus</i>	2110	36,9	3,324	1,567	Isler & van Schaik 2012
<i>Pithecia pithecia</i>	1580	32,6	3,199	1,513	Isler & van Schaik 2012
<i>Pongo abelii</i>	41148	341,2	4,614	2,533	Isler & van Schaik 2012
<i>Pongo pygmaeus</i>	36948	337,7	4,568	2,529	Isler & van Schaik 2012
<i>Presbytis comata</i>	6695	80,3	3,826	1,905	Isler & van Schaik 2012
<i>Presbytis melalophos</i>	6567	59,2	3,817	1,772	Isler & van Schaik 2012
<i>Propithecus edwardsi</i>	5682	39,5	3,755	1,597	Isler & van Schaik 2012
<i>Propithecus verreauxi</i>	2955	26,2	3,471	1,418	Isler & van Schaik 2012
<i>Pygathrix nemaeus</i>	8440	81,1	3,926	1,909	Isler & van Schaik 2012
<i>Saguinus fuscicollis</i>	401	7,9	2,603	0,898	Isler & van Schaik 2012
<i>Saguinus geoffroyi</i>	517	10,1	2,713	1,004	Isler & van Schaik 2012
<i>Saguinus mystax</i>	584	11,1	2,766	1,045	Isler & van Schaik 2012
<i>Saguinus nigricollis</i>	476	8,9	2,678	0,949	Isler & van Schaik 2012
<i>Saguinus oedipus</i>	431	9,8	2,634	0,991	Isler & van Schaik 2012
<i>Saimiri sciureus</i>	742	24	2,870	1,380	Isler & van Schaik 2012
<i>Semnopithecus hypoleucos</i>	10130	88,3	4,006	1,946	Isler & van Schaik 2012
<i>Tarsius bancanus</i>	126	3,2	2,100	0,505	Isler & van Schaik 2012
<i>Tarsius spectrum</i>	126	3,4	2,100	0,531	Isler & van Schaik 2012
<i>Theropithecus gelada</i>	11700	124,5	4,068	2,095	Isler & van Schaik 2012
<i>Trachypithecus cristatus</i>	6060	55	3,782	1,740	Isler & van Schaik 2012
<i>Trachypithecus geei</i>	9500	81,3	3,978	1,910	Isler & van Schaik 2012
<i>Trachypithecus johnii</i>	11600	84,6	4,064	1,927	Isler & van Schaik 2012

	<i>Trachypithecus obscurus</i>	6765	60	4,229	1,653	Barton & Capellini 2011
	<i>Trachypithecus vetulus</i>	5103	60,4	2,736	0,651	Barton & Capellini 2011
	<i>Varecia variegata</i>	3575	32,1	3,553	1,507	Isler & van Schaik 2012
Proboscidea	<i>Elephas maximus</i>	3030982	5211,2	6,482	3,717	Isler & van Schaik 2012
	<i>Loxodonta africana</i>	2498825	4142,5	6,398	3,617	Isler & van Schaik 2012
Rodentia	<i>Acomys cahirinus</i>	31	0,7	1,491	-0,155	Isler & van Schaik 2012
	<i>Agouti paca</i>	3627	21,9	3,560	1,340	Isler & van Schaik 2012
	<i>Ammospermophilus harrisi</i>	122	2,2	2,086	0,342	Isler & van Schaik 2012
	<i>Ammospermophilus leucurus</i>	106	2,3	2,025	0,362	Isler & van Schaik 2012
	<i>Arvicanthis niloticus</i>	89	1,3	1,949	0,114	Isler & van Schaik 2012
	<i>Arvicola terrestris</i>	272	1,6	2,435	0,204	Isler & van Schaik 2012
	<i>Atherurus africanus</i>	3180	19,5	3,502	1,290	Isler & van Schaik 2012
	<i>Bathyergus suillus</i>	723	3,8	2,859	0,580	Isler & van Schaik 2012
	<i>Castor canadensis</i>	15000	45,5	5,699	2,524	Barton & Capellini 2011
	<i>Castor fiber</i>	19998,62	92,90	4,301	1,968	Barton & Capellini 2011
	<i>Cavia aperea</i>	500	5,3	4,724	2,303	Barton & Capellini 2011
	<i>Cavia porcellus</i>	65765,78	219,79	4,818	2,342	Barton & Capellini 2011
	<i>Chaetodipus californicus</i>	26	0,6	1,415	-0,222	Isler & van Schaik 2012
	<i>Chaetodipus fallax</i>	20,3	0,5	1,307	-0,301	Isler & van Schaik 2012
	<i>Chaetodipus hispidus</i>	35,2	0,7	1,547	-0,155	Isler & van Schaik 2012
	<i>Chinchilla lanigera</i>	372	6,8	2,571	0,833	Isler & van Schaik 2012
	<i>Clethrionomys glareolus</i>	21,9	0,5	1,340	-0,301	Isler & van Schaik 2012
	<i>Clethrionomys rufocanus</i>	37	0,6	1,568	-0,222	Isler & van Schaik 2012
	<i>Clethrionomys rutilus</i>	23	0,6	1,362	-0,222	Isler & van Schaik 2012
	<i>Cricetomys gambianus</i>	1170	6,6	3,068	0,820	Isler & van Schaik 2012
	<i>Cricetus cricetus</i>	211	2,5	2,324	0,398	Isler & van Schaik 2012
	<i>Cynomys gunnisoni</i>	796	5,2	2,901	0,716	Isler & van Schaik 2012
	<i>Cynomys leucurus</i>	925	5,7	2,966	0,756	Isler & van Schaik 2012
	<i>Cynomys ludovicianus</i>	776	7,3	2,890	0,863	Isler & van Schaik 2012
	<i>Dasyprocta leporina</i>	3622,43	19,10	2,041	0,176	Isler & van Schaik 2012
	<i>Dasyprocta punctata</i>	3172	18,3	3,501	1,262	Isler & van Schaik 2012
	<i>Dipodomys deserti</i>	115	1,7	2,061	0,230	Isler & van Schaik 2012
	<i>Dipodomys heermanni</i>	71,3	1,4	1,853	0,146	Isler & van Schaik 2012
	<i>Dipodomys merriami</i>	41	1,1	1,613	0,041	Isler & van Schaik 2012
	<i>Dipodomys microps</i>	65,7	1,2	1,818	0,079	Isler & van Schaik 2012
	<i>Dipodomys ordii</i>	60,2	1,5	1,780	0,176	Isler & van Schaik 2012
	<i>Dipodomys spectabilis</i>	147	2,1	2,167	0,322	Isler & van Schaik 2012
	<i>Dolichotis patagonum</i>	4925	27,1	3,692	1,433	Isler & van Schaik 2012
	<i>Erethizon dorsatum</i>	11000	24,6	4,041	1,391	Isler & van Schaik 2012
	<i>Galea musteloides</i>	230	2,7	2,362	0,431	Isler & van Schaik 2012
	<i>Geomys bursarius</i>	192	1,6	2,283	0,204	Isler & van Schaik 2012

<i>Geomys pinetis</i>	313	2,4	2,496	0,380	Isler & van Schaik 2012
<i>Gerbillus pyramidum</i>	42,27	1,04	1,653	0,041	Isler & van Schaik 2012
<i>Glaucomys sabrinus</i>	158	3	2,199	0,477	Isler & van Schaik 2012
<i>Glaucomys volans</i>	60,2	1,8	1,780	0,255	Isler & van Schaik 2012
<i>Heliophobius argenteocinereus</i>	88	1,4	1,944	0,146	Isler & van Schaik 2012
<i>Hydrochaeris hydrochaeris</i>	27308	62,5	4,436	1,796	Isler & van Schaik 2012
<i>Hystrix cristata</i>	15000	32,4	4,176	1,511	Isler & van Schaik 2012
<i>Lagostomus maximus</i>	3070	16,5	3,487	1,217	Isler & van Schaik 2012
<i>Lagurus lagurus</i>	20,3	0,4	1,307	-0,398	Isler & van Schaik 2012
<i>Lemmus lemmus</i>	68,9	0,9	1,838	-0,046	Isler & van Schaik 2012
<i>Liomys pictus</i>	40,2	0,8	1,604	-0,097	Isler & van Schaik 2012
<i>Liomys salvini</i>	44	0,8	5,452	2,658	Barton & Capellini 2011
<i>Marmota flaviventris</i>	2800	10,3	3,447	1,013	Isler & van Schaik 2012
<i>Marmota marmota</i>	4050	16,1	3,607	1,207	Isler & van Schaik 2012
<i>Marmota monax</i>	3485	10,6	3,542	1,025	Isler & van Schaik 2012
<i>Mastomys natalensis</i>	46,03	0,72	3,041	0,979	Isler & van Schaik 2012
<i>Meriones unguiculatus</i>	51,4	1,1	1,711	0,041	Isler & van Schaik 2012
<i>Mesocricetus auratus</i>	93,54	1,12	3,050	0,729	Isler & van Schaik 2012
<i>Microdipodops megacephalus</i>	13,6	0,5	1,134	-0,301	Isler & van Schaik 2012
<i>Micromys minutus</i>	6,4	0,3	0,806	-0,523	Isler & van Schaik 2012
<i>Microtus arvalis</i>	36	0,5	1,556	-0,301	Isler & van Schaik 2012
<i>Microtus californicus</i>	39,8	0,8	1,600	-0,097	Isler & van Schaik 2012
<i>Microtus guentheri</i>	51,4	0,7	1,711	-0,155	Isler & van Schaik 2012
<i>Microtus montanus</i>	47,4	0,7	1,676	-0,155	Isler & van Schaik 2012
<i>Microtus ochrogaster</i>	35,5	0,7	1,550	-0,155	Isler & van Schaik 2012
<i>Microtus pennsylvanicus</i>	38,5	0,8	1,585	-0,097	Isler & van Schaik 2012
<i>Microtus pinetorum</i>	21,3	0,6	1,328	-0,222	Isler & van Schaik 2012
<i>Microtus townsendii</i>	57,9	0,9	1,763	-0,046	Isler & van Schaik 2012
<i>Mus musculus</i>	15,1	0,4	1,179	-0,398	Isler & van Schaik 2012
<i>Myocastor coypus</i>	7227,70	20,75	2,915	0,784	Isler & van Schaik 2012
<i>Myoxus glis</i>	148	1,9	2,170	0,279	Isler & van Schaik 2012
<i>Neotoma cinerea</i>	271	2,7	2,433	0,431	Isler & van Schaik 2012
<i>Neotoma floridana</i>	309	3	2,490	0,477	Isler & van Schaik 2012
<i>Neotoma fuscipes</i>	191	2,7	2,281	0,431	Isler & van Schaik 2012
<i>Notomys alexis</i>	35	1	1,544	0,000	Isler & van Schaik 2012
<i>Ochrotomys nuttalli</i>	20,6	0,7	1,314	-0,155	Isler & van Schaik 2012
<i>Octodon degus</i>	210	2,1	2,322	0,322	Isler & van Schaik 2012
<i>Ondatra zibethicus</i>	1265	6,6	3,102	0,820	Isler & van Schaik 2012
<i>Onychomys leucogaster</i>	25,3	0,8	1,403	-0,097	Isler & van Schaik 2012
<i>Onychomys torridus</i>	24,9	0,6	1,396	-0,222	Isler & van Schaik 2012

<i>Orthogeomys heterodus</i>	630	4,2	2,799	0,623	Isler & van Schaik 2012
<i>Paraxerus cepapi</i>	147	2,8	2,167	0,447	Isler & van Schaik 2012
<i>Peromyscus aztecus</i>	39,7	0,9	1,599	-0,046	Isler & van Schaik 2012
<i>Peromyscus californicus</i>	33,6	0,9	1,526	-0,046	Isler & van Schaik 2012
<i>Peromyscus gossypinus</i>	29,24	0,68	3,863	2,040	Isler & van Schaik 2012
<i>Peromyscus leucopus</i>	21,1	0,6	1,324	-0,222	Isler & van Schaik 2012
<i>Peromyscus maniculatus</i>	16,3	0,6	1,212	-0,222	Isler & van Schaik 2012
<i>Peromyscus melanocarpus</i>	58,8	1	1,769	0,000	Isler & van Schaik 2012
<i>Peromyscus mexicanus</i>	60,5	1	1,782	0,000	Isler & van Schaik 2012
<i>Peromyscus polionotus</i>	13,5	0,4	1,130	-0,398	Isler & van Schaik 2012
<i>Psammomys obesus</i>	69,1	1,3	1,839	0,114	Isler & van Schaik 2012
<i>Pseudomys australis</i>	65	1,2	1,813	0,079	Isler & van Schaik 2012
<i>Rattus fuscipes</i>	135	1,6	2,130	0,204	Isler & van Schaik 2012
<i>Rattus lutreolus</i>	125	1,6	2,097	0,204	Isler & van Schaik 2012
<i>Rattus norvegicus</i>	301	2,3	2,479	0,362	Isler & van Schaik 2012
<i>Rattus rattus</i>	150	1,4	2,176	0,146	Isler & van Schaik 2012
<i>Reithrodontomys megalotis</i>	8,7	0,4	0,940	-0,398	Isler & van Schaik 2012
<i>Rhabdomys pumilio</i>	43,9	0,7	1,642	-0,155	Isler & van Schaik 2012
<i>Saccostomus campestris</i>	42,2	0,8	1,625	-0,097	Isler & van Schaik 2012
<i>Sciurus carolinensis</i>	513	7,2	2,710	0,857	Isler & van Schaik 2012
<i>Sciurus niger</i>	786	8,7	2,895	0,940	Isler & van Schaik 2012
<i>Sciurus vulgaris</i>	289	5,8	2,461	0,763	Isler & van Schaik 2012
<i>Sigmodon hispidus</i>	108,64	1,18	3,754	1,926	Isler & van Schaik 2012
<i>Spermophilus beecheyi</i>	573	5,1	2,758	0,708	Isler & van Schaik 2012
<i>Spermophilus beldingi</i>	225	3,3	2,352	0,519	Isler & van Schaik 2012
<i>Spermophilus columbianus</i>	505	3,7	2,703	0,568	Isler & van Schaik 2012
<i>Spermophilus franklinii</i>	385	3,8	2,585	0,580	Isler & van Schaik 2012
<i>Spermophilus lateralis</i>	217	3,2	2,336	0,505	Isler & van Schaik 2012
<i>Spermophilus parryii</i>	482	4,1	2,683	0,613	Isler & van Schaik 2012
<i>Spermophilus tereticaudus</i>	188	1,8	2,274	0,255	Isler & van Schaik 2012
<i>Spermophilus tridecemlineatus</i>	146	2,3	2,164	0,362	Isler & van Schaik 2012
<i>Tachyoryctes splendens</i>	183	2	2,262	0,301	Isler & van Schaik 2012
<i>Tamias amoenus</i>	44,3	1,4	1,646	0,146	Isler & van Schaik 2012
<i>Tamias cinereicollis</i>	61,7	1,8	1,790	0,255	Isler & van Schaik 2012
<i>Tamias dorsalis</i>	62,7	2	1,797	0,301	Isler & van Schaik 2012
<i>Tamias palmeri</i>	60,8	2	1,784	0,301	Isler & van Schaik 2012
<i>Tamias panamintinus</i>	47,3	1,8	1,675	0,255	Isler & van Schaik 2012
<i>Tamias speciosus</i>	59,9	1,9	1,777	0,279	Isler & van Schaik 2012
<i>Tamias striatus</i>	111	2,2	2,045	0,342	Isler & van Schaik 2012
<i>Tamiasciurus hudsonicus</i>	201	3,8	2,303	0,580	Isler & van Schaik 2012
<i>Thomomys bottae</i>	185	1,5	2,267	0,176	Isler & van Schaik 2012

	<i>Thomomys bulbivorus</i>	344	2,2	2,537	0,342	Isler & van Schaik 2012
	<i>Thomomys talpoides</i>	90,6	1,1	1,957	0,041	Isler & van Schaik 2012
	<i>Xerus erythropus</i>	502	6,6	2,701	0,820	Isler & van Schaik 2012
	<i>Zapus hudsonius</i>	18,2	0,4	1,260	-0,398	Isler & van Schaik 2012
	<i>Zapus trinotatus</i>	27,5	0,5	1,439	-0,301	Isler & van Schaik 2012
Scandentia	<i>Tupaia glis</i>	150	3,1	2,176	0,491	Isler & van Schaik 2012
Sirenia	<i>Trichechus manatus</i>	756000	364	5,879	2,561	Isler & van Schaik 2012
Soricomorpha	<i>Anourosorex squamipes</i>	20,1	0,39	1,303	-0,410	Kaufman et al. 2013
	<i>Blarina brevicauda</i>	19,7	0,39	1,294	-0,406	Kaufman et al. 2013
	<i>Crocidura attenuata</i>	9,3	0,21	0,968	-0,680	Kaufman et al. 2013
	<i>Crocidura flavescens</i>	29,3	0,41	1,467	-0,383	Kaufman et al. 2013
	<i>Crocidura giffardi</i>	82	0,55	1,914	-0,264	Kaufman et al. 2013
	<i>Crocidura hildegardeae</i>	10,2	0,21	1,009	-0,672	Kaufman et al. 2013
	<i>Crocidura jacksoni</i>	12,7	0,25	1,104	-0,602	Kaufman et al. 2013
	<i>Crocidura leucodon</i>	13,5	0,19	1,130	-0,721	Kaufman et al. 2013
	<i>Crocidura occidentalis</i>	28	0,44	1,447	-0,357	Kaufman et al. 2013
	<i>Crocidura russula</i>	11,1	0,20	1,045	-0,706	Kaufman et al. 2013
	<i>Crocidura suaveolens</i>	10,3	0,19	1,013	-0,721	Kaufman et al. 2013
	<i>Cryptotis parva</i>	9,9	0,25	0,996	-0,611	Kaufman et al. 2013
	<i>Desmana moschata</i>	443	4,00	2,646	0,602	Kaufman et al. 2013
	<i>Galemys pyrenaicus</i>	59,7	1,33	1,776	0,124	Kaufman et al. 2013
	<i>Microsorex hoyi</i>	2,6	0,10	0,415	-1,018	Kaufman et al. 2013
	<i>Myosorex babaulti</i>	17	0,36	1,230	-0,444	Kaufman et al. 2013
	<i>Neomys anomalus</i>	11,6	0,28	1,064	-0,550	Kaufman et al. 2013
	<i>Neomys fodiens</i>	15,3	0,33	1,185	-0,484	Kaufman et al. 2013
	<i>Parascalops breweri</i>	53,8	0,88	1,731	-0,056	Kaufman et al. 2013
	<i>Ruwenzorisor suncooides</i>	18,2	0,37	1,260	-0,432	Kaufman et al. 2013
	<i>Scalopus aquaticus</i>	115	1,31	2,061	0,117	Kaufman et al. 2013
	<i>Scapanus townsendii</i>	141	1,4	2,149	0,146	Isler & van Schaik 2012
	<i>Scutisorex somereni</i>	63,4	0,64	1,802	-0,194	Kaufman et al. 2013
	<i>Solenodon paradoxus</i>	672	4,72	2,827	0,674	Kaufman et al. 2013
	<i>Sorex alpinus</i>	11	0,26	1,041	-0,582	Kaufman et al. 2013
	<i>Sorex araneus</i>	10,2	0,22	1,009	-0,666	Kaufman et al. 2013
	<i>Sorex arcticus</i>	8	0,3	0,903	-0,523	Isler & van Schaik 2012
	<i>Sorex cinereus</i>	5,2	0,17	0,716	-0,775	Kaufman et al. 2013
	<i>Sorex fumeus</i>	8,4	0,24	0,924	-0,618	Kaufman et al. 2013
	<i>Sorex minutus</i>	4,4	0,12	0,643	-0,939	Kaufman et al. 2013
	<i>Sorex palustris</i>	11,2	0,3	1,049	-0,523	Isler & van Schaik 2012
	<i>Suncus etrescus</i>	1,9	0,06	0,279	-1,208	Kaufman et al. 2013
	<i>Suncus murinus</i>	33,8	0,38	1,529	-0,417	Kaufman et al. 2013
	<i>Sylvisorex granti</i>	3,9	0,17	0,591	-0,783	Kaufman et al. 2013
	<i>Sylvisorex megalura</i>	5,5	0,19	0,740	-0,726	Kaufman et al. 2013

	<i>Talpa europaea</i>	82,1	1,02	1,914	0,010	Kaufman et al. 2013
	<i>Talpa micrura</i>	41,4	0,82	1,617	-0,088	Kaufman et al. 2013
Tubulidentata	<i>Orycteropus afer</i>	44650	79,5	4,650	1,900	Isler & van Schaik 2012
Xenartros	<i>Dasyopus novemcinctus</i>	3500	10,17	3,544	1,007	Este trabajo
	<i>Dasyopus hybridus</i>	4900	13,07	3,690	1,116	Este trabajo
	<i>Chaetophractus villosus</i>	3700	14,6	3,568	1,164	Este trabajo
	<i>Ch. vallerus</i>	1315	9	3,119	0,954	Dozo 1989a
	<i>Ch. truncatus</i>	228	3	2,358	0,477	Dozo 1989a
	<i>Cabassous</i>	3930	26,68	3,594	1,426	Dozo 1989a
	<i>Euphractus sexcinctus</i>	6800	20,65	3,833	1,315	Este trabajo
	<i>Zaedyus pichiy</i>	1300	6,05	3,114	0,782	Este trabajo
	<i>Bradypus variegatus</i>	3400	28,92	3,531	1,461	Este trabajo
	<i>Choloepus hoffmanni</i>	8900	25,95	3,949	1,414	Este trabajo
	<i>Myrmecophaga</i>	24347	82,6	4,386	1,917	Dozo 1989a
	<i>Tamandua</i>	3692	25	3,567	1,398	Dozo 1989a
	<i>Cyclopes</i>	86	4,11	1,934	0,614	Dozo 1989a
	<i>Glyptodon reticulatus</i>	2012000	234,12	6,304	2,369	Este trabajo
	<i>Glyptodon sp.</i>	946000	213,38	5,976	2,329	Este trabajo
	<i>Panochthus tuberculatus</i>	1453000	212,61	6,162	2,328	Este trabajo
	<i>Doedicurus clavicaudatus</i>	1229000	233,81	6,090	2,369	Este trabajo
	<i>Pseudohoplophorus absolutus</i>	209000	100,98	5,320	2,004	Este trabajo
	<i>Pampatherium humboldtii</i>	380000	132,93	5,580	2,124	Este trabajo
	<i>Glossotherium robustum</i>	1778000	519,05	6,250	2,715	Este trabajo
	<i>Lestodon armatus</i>	4613000	796,51	6,664	2,901	Este trabajo
	<i>Catonyx cuvierii</i>	795000	338,4	5,900	2,529	Jerison 1973
	<i>Hapalops indifferens</i>	38019	100	4,580	2,000	Jerison 1973
	<i>Megalonyx</i>	370000	340	5,568	2,531	Jerison 1973
	<i>Paramylodon harlani</i>	1100000	550	6,041	2,740	Jerison 1973
	<i>Nothrotherium shastensis</i>	320000	280	5,505	2,447	Jerison 1973
	<i>Vassallia maxima</i>	290000	110	5,462	2,041	Jerison 1973